

N° d'ordre : 3380



THESE

PRESENTEE A

L'UNIVERSITE BORDEAUX 1

ECOLE DOCTORALE

« Sciences du vivant, Géosciences et Sciences de l'Environnement »

par Emilie BREUGNOT

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR

SPECIALITE : ECOTOXICOLOGIE

Déterminisme spatio-temporel des peuplements macrophytiques en grands cours d'eau

Application à la Garonne et à la Dordogne



Soutenue le 8 juin 2007

Devant la commission d'examen formée de :

Mr. Didier ALARD

Professeur, UMR Biodiversité, Gènes, ECOsystèmes, Université Bordeaux I

Président

Mme. Arlette CAZAUBON

Professeur, Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, Université Aix-Marseille III

Rapporteur

Mr. Jean-Bernard LACHAVANNE

Professeur, Département Anthropologie et Ecologie, Université de Genève

Rapporteur

Mr. Jacques HAURY

Professeur, Département agriculture, espaces ruraux et environnement, Agrocampus, Rennes

Directeur de Thèse

Mr. Alain DUTARTRE

Ingénieur de Recherche, Unité Réseaux Epuration et Qualité des Eaux, CEMAGREF, Bordeaux.

Examineur

N° d'ordre : 3380

THESE
PRESENTEE A
L'UNIVERSITE BORDEAUX 1
ECOLE DOCTORALE
« Sciences du vivant, Géosciences et Sciences de l'Environnement »
par Emilie BREUGNOT
POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR
SPECIALITE : ECOTOXICOLOGIE

**Déterminisme spatio-temporel des peuplements macrophytiques
en grands cours d'eau**
Application à la Garonne et à la Dordogne

Soutenue le 8 juin 2007

Après avis de :

Mme Arlette CAZAUBON Professeur, Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocéologie, Université Aix-Marseille III	Rapporteur
Mr. Jean-Bernard LACHAVANNE Professeur, Département Anthropologie et Ecologie, Université de Genève	Rapporteur

Devant la commission d'examen formée de :

Mr. Didier ALARD Professeur, UMR Biodiversité, Gènes, ECOSystèmes, Université Bordeaux I	Président
Mme. Arlette CAZAUBON Professeur, Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocéologie, Université Aix-Marseille III	Rapporteur
Mr. Jean-Bernard LACHAVANNE Professeur, Département Anthropologie et Ecologie, Université de Genève	Rapporteur
Mr. Jacques HAURY Professeur, Département agriculture, espaces ruraux et environnement, Agrocampus, Rennes	Directeur de Thèse
Mr. Alain DUTARTRE Ingénieur de Recherche, Unité Réseaux Epuración et Qualité des Eaux, CEMAGREF, Bordeaux.	Examineur

RESUME

Les macrophytes aquatiques représentent un compartiment fonctionnel des hydrosystèmes, aux rôles écologiques multiples et fondamentaux. Leur capacité à intégrer les conditions environnementales par exemple, expliquent leur utilisation dans l'estimation du statut trophique des rivières.

Néanmoins, les grands cours d'eau, qui représentent des écosystèmes souvent très impactés et aux fortes contraintes physiques, n'ont été que rarement prospectés. L'objectif principal de ce travail est donc d'établir le déterminisme à différentes échelles de temps et d'espace des peuplements végétaux dans ces grands cours d'eau.

A travers le suivi de huit stations sur deux grands cours d'eau du Sud Ouest de la France (la Dordogne et la Garonne), les communautés macrophytiques ont été décrites et leur déterminisme analysé. La méthode des points-contacts a été utilisée pour les prélèvements végétaux.

Les communautés à *Ranunculus fluitans* observées sur les deux cours d'eau sont relativement semblables et sont caractéristiques de milieux méso-eutrophes courants. Les contraintes physiques (profondeur, substrat, vitesses de courant) apparaissent prépondérantes pour la composition floristique et la répartition des macrophytes à l'échelle du tronçon comme à l'échelle locale. En comparaison avec de petits systèmes, la trophie du cours d'eau ne joue un rôle que très secondaire.

Les facteurs hydrologiques s'avèrent également déterminants aux différentes échelles de temps considérées. Les crues représentent la source principale de perturbations et peuvent avoir des répercussions pluri-annuelles.

Nos résultats ont également permis d'illustrer les interactions complexes plantes-écoulements. Les plantes aquatiques intègrent non seulement les conditions environnementales, mais agissent également en modifiant les écoulements, en particulier les hauteurs d'eau et les vitesses de courant.

Enfin, l'utilisation d'un modèle biologique simple associé aux contraintes physiques du milieu, a permis de poser les bases d'un modèle dynamique de croissance des macrophytes aquatiques en grand cours d'eau.

En améliorant les connaissances sur le fonctionnement des phytocénoses en grands cours d'eau, ces résultats ouvrent également des perspectives en termes d'application de l'Indice Biologique Macrophytique en Rivière dans ces milieux.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier Arlette Cazaubon et Jean-Bernard Lachavanne, rapporteurs de ce travail, ainsi que Didier Alard, président de jury, pour avoir accepté de participer à mon jury de thèse et s'être penchés sur mon travail.

Mes remerciements vont ensuite naturellement à Jacques Haury et Alain Dutartre pour leur encadrement tout au long de ces quatre années. Leurs précieux conseils et commentaires m'ont appris à être autonome dans mon travail et m'ont permis de mener à bien cette thèse, malgré les moments de doutes et les réorientations de sujet.

Je remercie également François Delmas et Daniel Poulain qui m'ont tour à tour accueillie au sein de l'unité Qualité des Eaux puis Réseaux Epuration et Qualité des Eaux.

Une partie importante de cette thèse n'aurait pu exister sans le travail réalisé en collaboration avec l'équipe Hydrologie Hydraulique du Cemagref de Lyon, dans le cadre de MAITRISES. Je souhaite en particulier remercier Marie-Bernadette Albert, Pascal Breil, Frédéric Gob, Eric Héroin, André Paquier et Guillaume Dramais pour leur enthousiasme et pour ce travail accompli.

La collecte d'informations sur la Garonne et la Dordogne a été grandement facilitée par EPIDOR pour la Dordogne, et par l'Agence de l'Eau Adour Garonne (merci à Jean-Pierre Rebillard).

Je ne remercierai jamais assez tous les râtisseurs de macrophytes, qui ont bravé avec le sourire pluie, neige et canicule (en wadders), pour me permettre de mener à bien toutes mes campagnes de terrain. En particulier Christophe, qui durant trois ans n'a échappé qu'exceptionnellement au râteau télescopique et à la réparation de bateau/ADCP/GPS/remorque (au choix). Un grand merci à Vincent qui a accepté de venir m'aider à traquer le macrophyte à de très nombreuses reprises. Merci également à Matthieu, à Céline et aux stagiaires de passage, et spécialement à Nils et à David.

Merci à Seb pour sa formation express à R et sa disponibilité. Et un très grand merci à Soizic pour sa bonne humeur et ses précieuses relectures.

Enfin, je remercie très chaleureusement tous les « cemagrefiens » qui ont égayé le quotidien de ces quatre années, pour les bons moments passés dans et hors des murs du Cemagref. Et parmi eux les nombreux colocataires de bureau : (dans l'ordre d'apparition) Christel, Philippe, Juju, Vincent, Soizic et enfin Maria ; les bodyboardeurs du dimanche : Béné, Sandy, Vincent, PtiLu et Gilou (merci d'avoir été là et d'avoir évité à mon ordinateur d'exploser avant la fin); les autres aventuriers de la thèse, l'infatigable Oliv, AnSo pour nos petites et grandes randos, Clara pour avoir partagé et compris mes moments de doutes, mais aussi Ludop, Steph, Aude...

Enfin je veux remercier tous ceux qui m'ont apporté leur soutien, même de loin, en particulier tous les minis bivalves éparpillés en France et ailleurs (surtout Chnie pour son coaching actif que ce soit depuis Bordeaux ou Marseille). Merci également aux Bés pour leur bonne humeur et leur gentillesse sur cette fin de thèse inévitablement difficile.

Et évidemment un grand merci à ma famille pour m'avoir supportée (dans tous les sens du terme) et pour être parvenue, les derniers mois, à ne plus demander « alors, t'en es où ? », en bref, pour son soutien et sa patience.

Merci à tous...

AVANT-PROPOS

La consolidation des connaissances sur la qualité des cours d'eau est indispensable aujourd'hui, d'autant que la majorité des grands systèmes aquatiques subit l'impact de nombreuses activités d'origine anthropique. Le manque de connaissances sur le fonctionnement de ces systèmes et les besoins en termes d'outils d'aide à la décision entraînent le développement de programmes de recherche interdisciplinaires.

Dans ce contexte, le groupement ECOBAG (Ecologie Economie du Bassin Adour-Garonne) a été mis en place pour créer une interface entre les acteurs de la Recherche et la demande sociétale dans le domaine de l'eau et du développement durable. Ce travail de thèse est une participation au programme P1 d'ECOBAG, dont l'un des axes de recherche, « la Garonne dans son bassin » vise à consolider les connaissances scientifiques sur le fonctionnement de l'hydrosystème Garonne. Différents compartiments biotiques ont ainsi fait l'objet d'études cherchant à mettre en évidence l'impact des barrages et de la fragmentation des habitats sur les écosystèmes lotiques. L'hypothèse de départ de ce travail a donc été que les discontinuités, qu'elles soient naturelles (confluences) ou d'origine anthropique (barrages) sont des éléments essentiels dans la structuration des peuplements de macrophytes.

La Dordogne et la Garonne sont deux exemples de grands cours d'eau régulés. Huit sites à proximité de confluences et de barrages sur ces deux cours d'eau ont fait l'objet de suivis, afin de mettre en évidence des impacts amont-aval des discontinuités sur la dynamique de la végétation aquatique. Cependant, les premiers résultats obtenus n'ont pas permis de confirmer notre hypothèse, l'effet « site » semblant le plus souvent dominer un potentiel effet « discontinuité » (Breugnot *et al.* 2005). D'autres mécanismes entrent donc en jeu dans la structuration des communautés de macrophytes aquatiques et c'est donc cette dernière, envisagée en termes de déterminisme spatio-temporel, qui a fait l'objet du présent mémoire.

Les aspects de modélisation hydraulique présentés dans ce mémoire ont été réalisés dans le cadre d'une collaboration avec l'unité Hydrologie Hydraulique du Cemagref de Lyon. Ce projet a impliqué Marie-Bernadette Albert et Frédéric Gob pour les aspects de géométrie hydraulique, André Paquier pour la modélisation bidimensionnelle, Eric Hérouin et Pascal Breil pour les descripteurs hydrauliques et la création d'un modèle de croissance.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	1
-----------------------------	---

PARTIE A. MACROPHYTES EN GRANDS COURS D'EAU : ELABORATION D'UNE PROBLEMATIQUE SCIENTIFIQUE APPLIQUEE A LA GARONNE ET A LA DORDOGNE	3
---	----------

CHAPITRE I. DEFINITIONS ET DELIMITATION DU SUJET	5
--	---

I.1. Qu'est ce qu'un grand cours d'eau ?.....	5
I.2. Différentes classifications pour les macrophytes aquatiques	8
I.3. Quel déterminisme pour les macrophytes aquatiques ?	9

CHAPITRE II. LES MACROPHYTES DES COURS D'EAU : DE L'ÉCOLOGIE DESCRIPTIVE A L'ÉCOLOGIE FONCTIONNELLE POUR PRECISER LA PROBLEMATIQUE D'ETUDE	11
---	----

II.1. L'hydrosystème fluvial.....	11
-----------------------------------	----

II.1.1. Continuités et discontinuités.....	11
II.1.1.1. Continuités et échanges.....	11
II.1.1.2. Discontinuités.....	12
II.1.2. Fonctionnement hydrologique et perturbations	13
II.1.2.1. Débits caractéristiques et vitesses de courant.....	13
II.1.2.2. Les crues comme perturbations principales des écosystèmes lotiques	14

II.2. Les macrophytes aquatiques en rivières.....	17
---	----

II.2.1. Traits biologiques et adaptation aux conditions environnementales	17
II.2.2. De nombreux facteurs abiotiques influençant la distribution des macrophytes.....	19
II.2.2.1. Lumière.....	19
II.2.2.2. Courant.....	20
II.2.2.3. Substrat.....	20
II.2.2.4. Profondeur	21
II.2.2.5. Température	21
II.2.2.6. Echanges gazeux et pH.....	21
II.2.2.7. Pression hydrostatique.....	22
II.2.2.8. Trophie	22
II.2.3. Importance écologique des macrophytes aquatiques.....	23
II.2.3.1. Organisation des peuplements	23
II.2.3.2. Interactions biotiques.....	23
II.2.3.3. Les macrophytes, des espèces-ingénieurs ?	24
II.2.3.4. Les macrophytes utilisés comme bio-indicateurs	26

II.3. Interactions macrophytes-écoulements : approches de la modélisation.....	27
--	----

II.4. Conclusion	28
------------------------	----

II.4.1. Emboîtement d'échelles.....	29
II.4.2. Questions scientifiques	31

CHAPITRE III. CHOIX DE LA METHODOLOGIE EMPLOYEE, SELECTION ET CARACTERISTIQUES DES SITES D'ETUDE 35

III.1. Acquisition des données..... 35

III.1.1. Relevés biologiques et méthode des points contacts.....	35
<i>III.1.1.1. Méthodes existantes et contraintes du milieu.....</i>	<i>35</i>
<i>III.1.1.2. Méthode d'échantillonnage retenue.....</i>	<i>36</i>
<i>III.1.1.3. Données floristiques antérieures existant sur la Dordogne et la Garonne.....</i>	<i>39</i>
III.1.2. Mesures de traits biologiques.....	41
<i>III.1.2.1. Traits biologiques inter-spécifiques et conditions environnementales.....</i>	<i>41</i>
<i>III.1.2.2. Variabilité intra-spécifique de traits morphologiques : mesures in situ sur deux espèces de macrophytes.....</i>	<i>41</i>
III.1.3. Acquisition des données mésologiques.....	43
<i>III.1.3.1. Données hydrologiques / hydrauliques.....</i>	<i>43</i>
<i>III.1.3.2. Substrat apparent.....</i>	<i>44</i>
<i>III.1.3.3. Données physico-chimiques.....</i>	<i>44</i>
<i>III.1.3.4. Relevés topographiques.....</i>	<i>44</i>
<i>III.1.3.5. Mesures de vitesses intra-herbiers.....</i>	<i>46</i>

III.2. Sites d'étude et particularités en terme de régulation 49

III.2.1. Deux cours d'eau régulés.....	49
<i>III.2.1.1. La Garonne.....</i>	<i>49</i>
III.2.1.1.1. Présentation/caractéristiques.....	49
III.2.1.1.2. Confluence Garonne/Ariège.....	50
III.2.1.1.3. Retenue de Malause.....	51
III.2.1.1.4. Confluence avec le Gers.....	51
<i>III.2.1.2. La Dordogne.....</i>	<i>52</i>
III.2.1.2.1. Présentation/caractéristiques.....	52
III.2.1.2.2. Barrage de Tuilières.....	53
III.2.1.2.3. Barrage de Bergerac.....	53
III.2.2. Caractéristiques des huit stations d'étude.....	54
<i>III.2.2.1. Garonne.....</i>	<i>55</i>
III.2.2.1.1. Roques s/ Garonne.....	55
III.2.2.1.2. Portet.....	55
III.2.2.1.3. Castelsarrasin.....	55
III.2.2.1.4. Lamagistère.....	55
III.2.2.1.5. Boé.....	56
<i>III.2.2.2. Dordogne.....</i>	<i>56</i>
III.2.2.2.1. Lalinde.....	56
III.2.2.2.2. Mouleydier.....	56
III.2.2.2.3. Gardonne.....	57

III.3. Traitement de données et modélisation..... 57

III.3.1. Traitement statistique des données floristiques et mésologiques.....	58
<i>III.3.1.1. Classification Ascendante Hiérarchique (CAH).....</i>	<i>58</i>
<i>III.3.1.2. Analyses multivariées.....</i>	<i>58</i>
<i>III.3.1.3. Couplages de tableaux.....</i>	<i>59</i>
<i>III.3.1.4. Régression logistique.....</i>	<i>60</i>
<i>III.3.1.5. Analyse de Similarité.....</i>	<i>60</i>
<i>III.3.1.6. Tests statistiques.....</i>	<i>61</i>
III.3.2. Traitement des données hydrauliques.....	63
<i>III.3.2.1. Frottements dus à la végétation et coefficient de Strickler.....</i>	<i>63</i>
<i>III.3.2.2. Reconstitution des grandeurs hydrauliques : hauteurs et vitesses de courant.....</i>	<i>64</i>

<i>III.3.2.3. Définition de variables hydrauliques susceptibles d'expliquer la dynamique de la végétation.....</i>	<i>65</i>
<i>III.3.2.4. Principe de la mise en place d'un modèle dynamique de croissance</i>	<i>66</i>

PARTIE B. ANALYSE MULTI-ECHELLE DU COMPARTIMENT MACROPHYTIQUE EN GRANDS COURS D'EAU.....	69
---	-----------

CHAPITRE IV. ANALYSE MULTI-ECHELLE : RESULTATS ET INTERPRETATION..... 71

IV.1. Les échelles spatiales : du cours d'eau au point contact 71

IV.1.1. Les zones aval colonisées : effet cours d'eau et approche des linéaires	71
<i>IV.1.1.1. Comparaisons des cortèges floristiques.....</i>	<i>72</i>
<i>IV.1.1.2. Comparaison Garonne/Dordogne des caractéristiques physiques et chimiques similaires.....</i>	<i>75</i>
<i>IV.1.1.3. Des gradients et des discontinuités visibles à l'échelle du linéaire</i>	<i>81</i>
IV.1.2. Echelle du site	87
<i>IV.1.2.1. Comparaison richesse spécifique et taux de présence/recouvrement</i>	<i>87</i>
<i>IV.1.2.2. Comparaison inter-sites des conditions trophiques et physiques (débits)</i>	<i>91</i>
<i>IV.1.2.3. Relations paramètres environnementaux et peuplements de macrophytes à l'échelle de la station.....</i>	<i>95</i>
IV.1.3. Echelle du transect	99
<i>IV.1.3.1. Variations inter-transects des taux de recouvrement par les macrophytes</i>	<i>101</i>
<i>IV.1.3.2. Variations inter-transects des paramètres physiques</i>	<i>101</i>
<i>IV.1.3.3. Interprétation</i>	<i>102</i>
IV.1.4. Echelle locale, du point contact	104
<i>IV.1.4.1. Caractérisation des associations de macrophytes à l'échelle du point contact..</i>	<i>104</i>
<i>IV.1.4.2. Importance des paramètres physiques dans la modélisation de la présence de végétation et de traits fonctionnels</i>	<i>105</i>
<i>IV.1.4.3. Traits fonctionnels et patrons de zonation transversale</i>	<i>111</i>
<i>IV.1.4.4. Variation intra-spécifique de traits biologiques le long d'un gradient de profondeur et de vitesses.....</i>	<i>117</i>
IV.1.4.4.1. <i>Ranunculus fluitans</i>	<i>117</i>
IV.1.4.4.2. <i>Miryophyllum spicatum</i>	<i>119</i>

IV.2. Deux échelles temporelles 123

IV.2.1. Echelle saisonnière.....	123
<i>IV.2.1.1. Variations saisonnières de la fréquence et de la diversité des espèces au sein des communautés.....</i>	<i>123</i>
<i>IV.2.1.2. Variations saisonnières des paramètres physico-chimiques.....</i>	<i>129</i>
<i>IV.2.1.3. Relations entre les paramètres environnementaux et les macrophytes à l'échelle de la saison</i>	<i>131</i>
IV.2.2. Echelle annuelle	135
<i>IV.2.2.1. Variations de la composition floristique et des taux de recouvrement</i>	<i>135</i>
<i>IV.2.2.2. Variations des paramètres physiques/physico-chimiques.....</i>	<i>136</i>
<i>IV.2.2.3. Interprétation</i>	<i>137</i>

CHAPITRE V. DETERMINISME MULTI-ECHELLE : DISCUSSION ET SYNTHESE 141

V.1. Déterminisme en grands cours d'eau : impacts et hiérarchie des facteurs physiques 141

V.2. Des paramètres environnementaux qui sélectionnent des assemblages et des traits de vie	150
V.3. Un impact limité des discontinuités.....	157
V.4. Des interactions biotiques réduites.....	160
V.5. Perturbations : des crues qui régulent la végétation aquatique	163
V.6. Petits et Grands cours d'eau : quelles différences pour la détermination du compartiment macrophytes ?	167
V.7. Implications pour l'IBMR	169
V.8. Bilan et proposition d'un nouveau schéma déterministe	172

PARTIE C. INTERACTIONS PLANTE-ECOULEMENT ET MODELISATION HYDRAULIQUE	175
---	------------

CHAPITRE VI. PERTURBATIONS ENTRAINEES PAR LA VEGETATION SUR LES ECOULEMENTS 179

VI.1. Reconstitution des hauteurs d'eau et des vitesses moyennes à la station	179
VI.1.1. Détermination du débit de plein bord.....	179
VI.1.2. Hauteurs d'eau moyennes	181
VI.1.3. Vitesses de courant moyennes	182
VI.2. Modifications des frottements dues aux macrophytes	185
VI.3. Perturbations des écoulements intra-herbier	191
VI.4. Discussion.....	193
VI.4.1. Les hauteurs d'eau et les vitesses de courant fortement impactées par la végétation	193
VI.4.2. Des frottements dus à la végétation qui modifient les champs de vitesses	195
VI.4.3. Des modifications de vitesses importantes au sein des herbiers	196

CHAPITRE VII. IMPACTS DES ECOULEMENTS SUR LA VEGETATION 199

VII.1. Etude de descripteurs physiques	199
VII.2. Modèle dynamique de croissance	203
VII.2.1. Modèle de croissance simple	203
VII.2.2. Calcul des déviations au modèle de Gompertz	206
VII.2.3. Le modèle de dynamique de croissance.....	207
VII.3. Estimation du débit de mobilisation de la charge de fond à Gardonne.....	209
VII.4. Discussion	213
VII.4.1. Des descripteurs hydrauliques passés qui expliquent les recouvrements macrophytiques actuels	213
VII.4.2. Les bases d'un modèle dynamique de croissance en grands cours d'eau	215
VII.4.3. La stabilité du substrat comme paramètre déterminant pour estimer les seuils d'arrachage des végétaux	217

CONCLUSIONS ET MISE EN PERSPECTIVE	219
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	227
LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX	243

INTRODUCTION GENERALE

La qualité des écosystèmes lotiques est devenue une préoccupation majeure des acteurs locaux. Elle est aujourd'hui au centre des politiques et, à travers la Directive Cadre Européenne (DCE), les pays européens se sont engagés à atteindre le « bon état écologique » à l'horizon 2015 (Parlement Européen 2000).

Afin d'évaluer la qualité d'un système, les données biologiques sont particulièrement intéressantes de par leur capacité à intégrer les perturbations de l'écosystème. Ceci est particulièrement vrai pour la végétation aquatique qui intègre les modifications de son environnement ; modifications brutales ou occasionnelles (perturbations telles que des crues) ou récurrentes (stress dû au courant). Les macrophytes, végétaux macroscopiques identifiables à l'œil nu (Symoens 1988), représentent donc un compartiment de l'hydrosystème riche en informations. Des études menées sur ces végétaux aquatiques ont ainsi permis de normaliser un Indice Biologique Macrophytique en Rivière (Association Française de NORmalisation (AFNOR) 2003a).

De nombreuses études ont déjà été conduites en petits cours d'eau pour mettre en relation macrophytes et paramètres environnementaux (Haury *et al.* 2000). En revanche, peu d'investigations ont été menées sur les grands systèmes. Ces dernières utilisent des approches phyto-sociologiques (Adamec *et al.* 1993) ou se concentrent sur des zones particulières du cours d'eau : sur le Danube, Janauer (1999, 2003) échantillonne seulement les zones marginales en pied de berges qui concentrent la végétation. Dans ces zones aval de grands cours d'eau, les interactions macrophytes – paramètres environnementaux sont d'autant plus difficiles à appréhender, que les dimensions du système (profondeur, courant, turbidité) rendent délicates toutes les investigations de terrain. Les zones aval de grands cours d'eau représentent cependant des milieux menacés car particulièrement perturbés (cours d'eau régulés, impacts de l'occupation des sols par l'agriculture, rejets d'agglomération, eutrophisation). Les végétaux y jouent des rôles prépondérants, que ce soit en tant que producteurs primaires ou encore d'habitat pour de nombreux organismes vivants. L'amélioration des connaissances concernant les peuplements de macrophytes aquatiques de grands cours d'eau régulés, ainsi que leurs interactions avec les paramètres environnementaux, est donc nécessaire, tant du point de vue des théories écologiques que

dans une optique de gestion (gestion des barrages -Breugnot *et al.* 2003-, évaluation de la qualité de l'eau, amélioration des méthodologies d'indices biologiques existants). Elle est également nécessaire pour établir en grands cours d'eau, des peuplements « de référence » sinon de secteurs non perturbés tout au moins, à partir de la comparaison de secteurs plus ou moins perturbés.

L'objectif principal de ce travail est donc d'établir le déterminisme, à différentes échelles d'espace et de temps, des peuplements de macrophytes en grands cours d'eau. Dans ce but, un suivi de la végétation de deux grands cours d'eau (la Garonne et la Dordogne) sur trois ans a été réalisé.

Pour répondre à cet objectif, on définira en un premier temps le cadre du sujet, le contexte de l'étude ainsi que les méthodes mises en oeuvre (Partie A). Après avoir défini l'objet d'étude (Chapitre I), les principaux concepts écologiques permettant la formulation des questions et des hypothèses seront exposés (Chapitre II). Enfin dans le Chapitre III on décrira la méthodologie employée et les sites d'étude.

Dans la partie suivante (Partie B), il s'agira de présenter comment l'analyse des données de végétation à différentes échelles d'espace (allant du « point contact » à l'ensemble du transect, à la station, au linéaire puis au cours d'eau) et de temps (de l'instantané au pluriannuel) permet d'appréhender l'organisation et la complexité du système. Les résultats obtenus seront analysés et interprétés (Chapitre IV), puis discutés avec l'éclairage des acquis théoriques et de la bibliographie (Chapitre V).

Enfin, dans la partie C on s'intéressera au couplage de la modélisation hydraulique et des données biologiques et la discussion de ces résultats sera présentée. Dans le Chapitre VI, on s'attachera à l'impact de la végétation aquatique sur les écoulements, tandis que dans le Chapitre VII c'est l'impact des écoulements sur les macrophytes qui sera abordé.

Enfin dans la conclusion et la mise en perspective des résultats, on répondra aux questions initialement posées et on apportera un regard critique sur les résultats acquis et leur possible généralisation.

PARTIE A. MACROPHYTES EN GRANDS COURS D'EAU :
ELABORATION D'UNE PROBLEMATIQUE
SCIENTIFIQUE APPLIQUEE A LA GARONNE ET A LA
DORDOGNE

Chapitre I. DEFINITIONS ET DELIMITATION DU SUJET

I.1. Qu'est ce qu'un grand cours d'eau ?

Dans cette étude le terme de « grand cours d'eau » fait référence aux zones les plus en aval des hydrosystèmes. La caractérisation de ces zones aval peut s'avérer délicate et nécessite de se reporter à des descriptions à la fois géomorphologiques (profondeur, largeur...), hydrologiques (débits moyens, de pointe...), mais aussi biologiques (communautés faunistiques, floristiques). Il existe ainsi de nombreuses classifications de cours d'eau qui utilisent classiquement une approche unidirectionnelle longitudinale, allant de l'amont à l'aval, des petits ruisseaux ou torrents montagnards vers les petites puis grandes rivières, les grands fleuves et vers la mer.

D'un point de vue géomorphologique et écologique, Schumm (1977, *in* Amoros & Petts 1993b) distingue trois zones vis-à-vis du débit solide :

- la zone de production de matières en suspension dans la partie supérieure des cours d'eau (forte pente, faible largeur et faible débit mais fort courant, phénomènes d'érosion très importants)
- la zone de transfert : transfert de l'eau et des matériaux vers l'aval (la pente et les vitesses diminuent, la largeur et le débit augmentent)
- la zone de stockage des matériaux transportés : elle présente classiquement une très faible pente qui provoque un ralentissement des écoulements, des dépôts de matériaux formant de larges plaines alluviales.

Une définition plus générale se base sur la notion de dimension du système. Les changements significatifs de dimensions ayant lieu au niveau des confluences principales, on utilise l'ordination de Strahler (1957) pour définir des classes de taille. Dans cette méthode, basée sur celle d'Horton (1945 dans Strahler 1957), deux tronçons de même ordre (n) qui se rejoignent forment un tronçon d'ordre supérieur ($n+1$), tandis qu'un segment qui reçoit un segment d'ordre inférieur conserve le même ordre (Figure 1).

Cette méthode s'avère pratique et facile d'utilisation malgré les biais qu'elle comporte ; biais soulignés entre autres par Haslam (1997) : par exemple un cours d'eau d'ordre 3 rejoint par de très nombreux cours d'eau d'ordre 1 et 2 ne donnera toujours qu'un cours d'eau d'ordre 3.

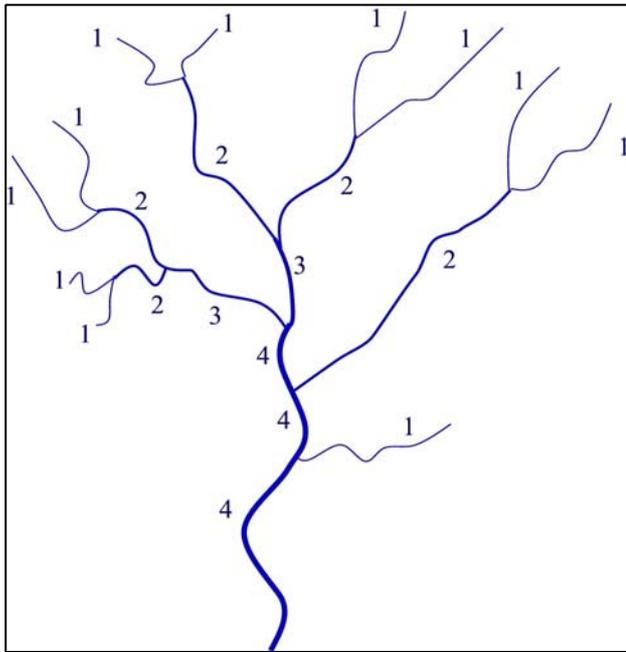


Figure 1 : Détermination des rangs de cours d'eau d'après Strahler (Strahler 1957).

En regroupant les ordres de drainage par classes, on peut donc définir une typologie des cours d'eau utilisée en particulier dans la Directive Cadre Européenne (Direction de l'Eau 2005).

- très petits : ordre 1, 2
- petits : ordre 3
- moyens : ordre 4
- grands : ordre 5
- très grands : ordre 6, 7, 8

On peut donc considérer comme grands cours d'eau des cours d'eau dont l'ordre est supérieur ou égal à 5.

Il est à signaler que la référence des petits cours d'eau est problématique à partir des cartes usuelles, et que les récentes méthodes de recensement des cours d'eau en tête de bassin versant amènent en général à calculer un rang de Strahler plus élevé d'au moins 1, sinon 2.

De nombreux travaux sur la faune piscicole des cours d'eau (plus étudiés que les macrophytes pour des raisons économiques) ont permis d'établir des typologies de cours d'eau. Ainsi Huet (1949 dans Illies et Botosaneanu 1963) présentent une classification en considérant que des cours d'eau présentant la même largeur, la même profondeur et des pentes similaires ont des caractères biologiques (en particulier des populations piscicoles) comparables. Illies et Botosaneanu (1963) proposent également une zonation mise en correspondance avec des zones piscicoles. Ils distinguent : le crénon (zone des sources), le rhithron (cours supérieurs rapides) et le potamon (cours inférieurs lents).

S'agissant de la végétation aquatique, la majorité des classifications a été établie d'un point de vue floristique. Holmes (1983), Holmes *et al.* (1998) ont également proposé une classification des rivières britanniques à partir des macrophytes aquatiques. Cette classification consiste en quatre groupes principaux de A à D représentant un gradient allant des rivières de plaines eutrophes à celles de tête de bassin, essentiellement torrentielles et oligotrophes. Chaque groupe est subdivisé en quatre catégories plus précises. Cependant, cette classification ne peut être transposée à d'autres systèmes et d'autres pays qu'avec prudence. En effet, les dimensions des cours d'eau britanniques utilisés pour caractériser le groupe A (cours d'eau aval de plaine) dépassent rarement 20 m de large et 1 m de profondeur. Ces dimensions sont très inférieures à celles des grands cours d'eau de plaine des autres pays européens.

Pour définir cet objet d'étude qu'est le grand cours d'eau, il faut donc intégrer ces différentes typologies. Pour plus de simplicité on pourra considérer comme grand cours d'eau des tronçons d'ordre de Strahler supérieur ou égal à 5. Ces secteurs rassemblent des caractéristiques communes. L'ensemble des approches tend en effet à décrire le grand cours d'eau comme un milieu large et profond, de pente faible, avec des eaux mésotrophes à eutrophes, riches en plancton et en matières en suspension. L'élargissement du lit et la diminution de la pente provoquent une hétérogénéité transversale qui se traduit en particulier par un gradient hydrodynamique marqué (forte énergie cinétique de l'eau dans le cours actif décroissant vers les berges). On peut formuler l'hypothèse que ces conditions d'habitat vont sélectionner les espèces les mieux adaptées (flexibilité, potentialité de multiplication végétative...).

Contrairement à certaines descriptions qui associent à ces milieux des écoulements lents et propices au dépôt de sédiments, on y observe en général une augmentation de la vitesse moyenne de courant en hautes comme en basses eaux. Cela s'explique par une augmentation vers l'aval de l'efficacité hydraulique du fait de l'augmentation de la taille du cours d'eau et de la réduction de la rugosité (Gilvear & Bravard 1993). Les débits importants ainsi que l'hydrodynamique vont donc rester des contraintes fortes dans ces milieux.

I.2. Différentes classifications pour les macrophytes aquatiques

Les macrophytes aquatiques, souvent assimilés à des « algues » par le grand public, réunissent en réalité des groupes taxinomiques très différents et plus ou moins délimités selon les auteurs. En effet, les limites du terme « macrophyte aquatique » sont parfois délicates à établir, notamment en ce qui concerne les frontières micro- et macrophytes et plantes aquatiques-terrestres.

Une définition reconnue est que les macrophytes aquatiques désignent des végétaux macroscopiques se développant entièrement ou partiellement dans un milieu aquatique. Les différents groupes de végétaux généralement considérés comme « macrophytes » (Wiegleb 1988) sont détaillés ci-dessous.

Différentes classifications de ce compartiment macrophytique peuvent être proposées :

(i) On peut distinguer les macrophytes par leur appartenance à différents groupes taxinomiques. En effet on trouve aussi bien des phanérogames (*Ranunculus*, *Potamogeton*...) que des bryophytes (*Fontinalis*, *Cinclidotus*...), des ptéridophytes (*Azolla*) et des algues filamenteuses (*Cladophora*), le cas des colonies de cyanobactéries (*Oscillatoria sp.*) étant controversé.

(ii) La classification peut aussi être définie suivant l'écologie des macrophytes. Luther (1949) classe ainsi les macrophytes en haptophytes (végétaux attachés mais ne pénétrant pas le substrat), rhizophytes (plantes possédant des structures basales qui pénètrent le substrat) et en planophytes (espèces flottant librement).

De même, une classification écologique se rapprochant de celle de Sculthorpe (1967) distingue

- les hélrophytes (plantes qui développent des appareils reproducteur et végétatif aériens mais en gardant un appareil souterrain dans un substrat gorgé d'eau)
- les hydrophytes (plantes qui ont des parties de l'appareil végétatif submergées ou flottantes à la surface mais n'émergeant pas à l'air (Raunkiaer 1934, dans Sculthorpe 1967),
 - o hydrophytes à feuilles flottantes mais possédant un système d'ancrage dans le substrat (phanérogames comme *Nuphar lutea*)
 - o hydrophytes flottants librement (phanérogames comme les lentilles d'eau, ptéridophytes comme *Azolla*, ou encore la plupart des algues filamenteuses).

- hydrophytes totalement immergés ancrés dans le substrat (nombreuses phanérogames comme *Ranunculus fluitans*), ou collés au substrat stable comme certaines algues, telles que *Lemanea*, et la plupart des bryophytes).

(iii) De nombreuses autres classifications plus détaillées et rassemblant les macrophytes en différents groupes selon leur morphologie et leur écologie ont été établies. Haury (1992) a proposé une classification synthétique de ces types éco-morphologiques. Cette approche vise à prendre en compte les relations entre la morphologie des végétaux, les conditions de submersion et leur relation au substrat, afin de mieux appréhender les stratégies d'occupation de l'espace. Les types éco-morphologiques des plantes vasculaires et des végétaux inférieurs (algues, bryophytes) sont séparés. Parmi les plantes vasculaires, les hydrophytes sont subdivisés en dix types-écomorphologiques intégrant les particularités morphologiques et écologiques des végétaux. De même, les hélophytes sont séparés en trois groupes et les amphiphites (dont le développement peut avoir lieu dans ou hors de l'eau) en cinq sous-groupes. Enfin, parmi les végétaux inférieurs, les algues rassemblent sept types écomorphologiques et les bryophytes, cinq.

Dans notre étude nous utiliserons à la fois les approches taxinomique et éco-morphologique, afin d'expliquer la répartition de la végétation et de discuter de la réponse des végétaux aux contraintes environnementales.

I.3. Quel déterminisme pour les macrophytes aquatiques ?

De nombreux auteurs se sont penchés sur le déterminisme de la distribution et de la dynamique des communautés par la description de facteurs du milieu.

S'agissant des macrophytes, les modèles existants concernent essentiellement les petits cours d'eau. Ainsi, Haury (1996) propose un schéma du déterminisme des phytocénoses dans les cours d'eau français (Figure 2). Ce schéma, particulièrement adapté aux petits cours d'eau, met en évidence des paramètres tels que des caractéristiques générales de faciès (profondeur, granulométrie), de géologie, d'hydrologie et de trophie ainsi que des caractéristiques locales de lumière. Pour le Massif Armoricaïn, les paramètres ont été hiérarchisés. Il apparaît ainsi que dans ce contexte, ce sont la granulométrie, la vitesse et la profondeur ainsi que la lumière et les conditions trophiques et de minéralisation qui déterminent le potentiel floristique, tandis que l'hydrologie et la géologie n'ont qu'une influence limitée.

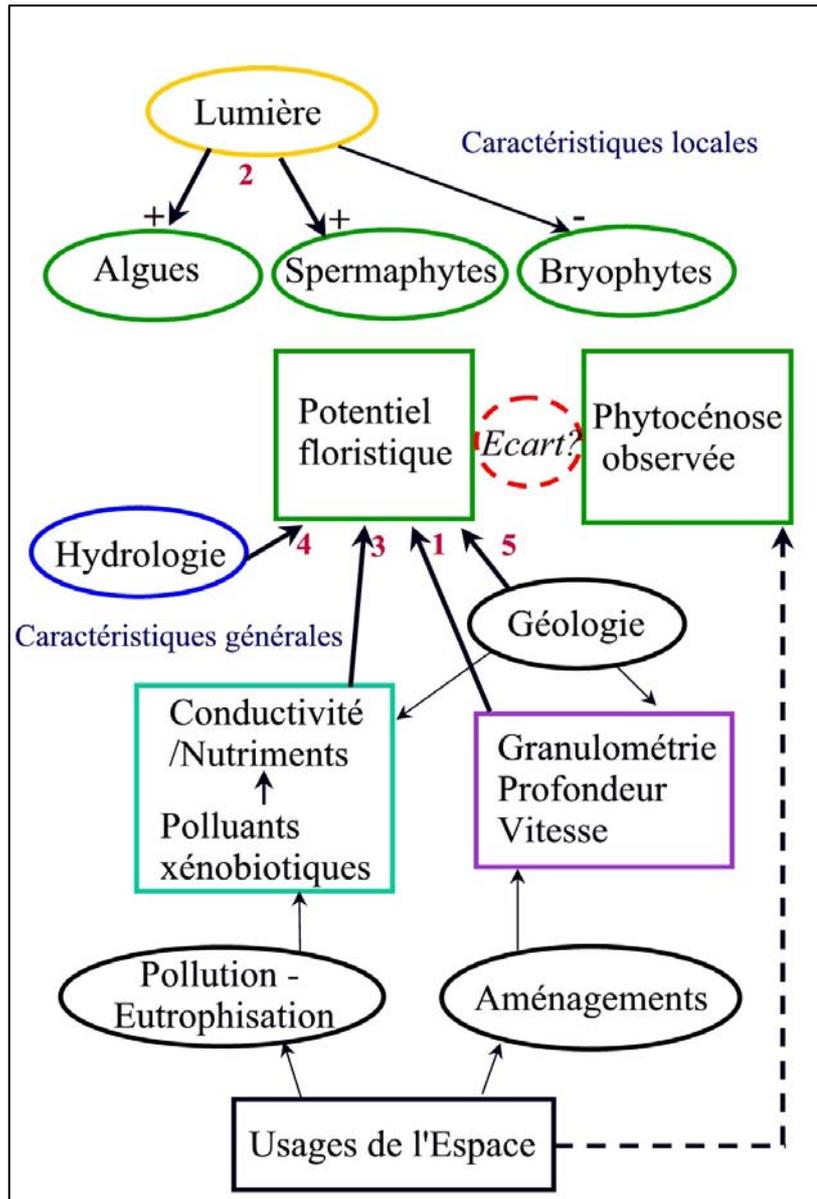


Figure 2 : Déterminisme des phytocénoses dans les cours d'eau français (modifié d'après Haury 1996). Les chiffres correspondent au poids relatif des différents facteurs dans le Massif armoricain, l'épaisseur des flèches à l'importance des relations.

Ce schéma, pertinent pour les petits systèmes n'est cependant pas nécessairement adapté aux grands cours d'eau. Il s'agit alors de déterminer dans quelle mesure les caractéristiques particulières des zones aval, telles que décrites précédemment, modifient ce modèle de déterminisme des phytocénoses, et également de quantifier l'intensité et la hiérarchie des relations écologiques déterminantes.

Chapitre II. LES MACROPHYTES DES COURS D'EAU : DE L'ÉCOLOGIE DESCRIPTIVE A L'ÉCOLOGIE FONCTIONNELLE POUR PRECISER LA PROBLEMATIQUE D'ETUDE

II.1. L'hydrosystème fluvial

L'hydrosystème fluvial tel que définit par par Amoros et Petts (1993) est caractérisé par un « ensemble d'éléments d'eau courante, d'eau stagnante, semi-aquatiques, terrestres, tant superficiels que souterrains et leurs interactions ».

II.1.1. Continuités et discontinuités

II.1.1.1. Continuités et échanges

Vannote *et al.* (1980) ont permis avec le River Continuum Concept d'introduire la notion de gradient amont-aval dans les écosystèmes lotiques. Cette dimension longitudinale est classiquement très utilisée pour décrire le fonctionnement des cours d'eau. Pourtant cette dimension longitudinale n'est pas la seule à prendre en compte. En effet, il existe d'autres échanges, par exemple entre le cours d'eau lui-même et la plaine alluviale ou avec la nappe aquifère. Le Flood Pulse Concept (Junk *et al.* 1989) intègre ainsi les connections latérales avec la plaine d'inondation, et l'Hyporheic Corridor Concept (Stanford & Ward 1993) introduit l'importance des échanges verticaux. Pour prendre en compte la diversité de ces milieux et leurs interactions, Amoros et Petts (1993b) ont insisté sur le concept d'hydrosystème fluvial, antérieurement proposé par Roux (1982 *in* Amoros et Petts 1993).

Cet hydrosystème fluvial souligne l'importance des flux entre les différents compartiments et met en évidence la structure à quatre dimensions de ce système (Amoros & Petts 1993a, Ward 1989) :

- la dimension longitudinale : elle concerne des flux unidirectionnels amont-aval, flux de matière (particules, nutriments, organismes vivants) et d'énergie (mécanique et cinétique liée au courant, thermique).
- la dimension transversale : elle se réfère aux mouvements actifs et passifs d'organismes ainsi qu'aux échanges de matière organique et de nutriments avec la plaine alluviale. Ces mouvements peuvent être bidirectionnels, allant à la fois de l'axe fluvial vers les berges

mais aussi de ces marges vers le chenal. Ils sont sensibles au régime fluvial, mais aussi aux différents stades de croissance de la ripisylve.

- la dimension verticale fait référence aux échanges entre les écosystèmes superficiels et souterrains (espaces interstitiels, aquifères). Ces échanges sont particulièrement influencés par les variations de niveau de la nappe.
- la dimension temporelle : le temps peut être considéré comme la quatrième dimension du système qui permet d'appréhender la dynamique des écosystèmes lotiques. L'échelle de temps utilisée va dépendre des organismes et des processus étudiés. Des événements brefs, tels que des crues, peuvent être considérés comme des phénomènes ponctuels dont l'impact va varier selon l'intensité et la durée. Mais à une échelle de temps plus importante, la fréquence de ces crues peut induire une réponse différente. Les temps de réponse du milieu à une perturbation sont également très variables, allant du court terme pour des événements de faible amplitude (ex : variation des taux de recouvrement d'une espèce végétale sur une saison) au très long terme lors de phénomènes paroxystiques (modification de la géomorphologie persistant à l'échelle des siècles). Enfin, cette dimension permet de prendre en compte l'évolution dans le temps des échanges longitudinaux, latéraux et verticaux détaillés précédemment.

Il s'agira alors pour nous de voir comment les macrophytes témoignent de ces continuités et gradients, ainsi que de déterminer comment leur organisation spatio-temporelle intègre ces différentes échelles fonctionnelles.

II.1.1.2. Discontinuités

Le long de ces gradients, il existe des discontinuités, naturelles ou artificielles, qui induisent des changements brutaux dans les paramètres biotiques et abiotiques.

Il existe en particulier de nombreuses discontinuités longitudinales. Ainsi Bravard et Gilvear (1993) décrivent l'évolution amont-aval des conditions biotiques et abiotiques en « marche d'escalier ». Dans un cours d'eau non régulé, cette description fait particulièrement référence aux affluents qui représentent un apport parfois non négligeable de flux de matières et d'énergie. Des irrégularités géologiques peuvent aussi entraîner de brusques variations tant longitudinales (pente, substrat) que transversales (profondeur, granulométrie). Ainsi sur la Dordogne et la Garonne, des affleurements de molasse dans le lit mineur illustrent bien ces discontinuités transversales.

Sur les cours d'eau aménagés, les divers seuils, barrages hydroélectriques construits constituent autant de discontinuités amont-aval. Les conséquences multiples (qualité et quantité des eaux en aval, fragmentation de l'habitat pour la faune et la flore (Bravard & Petts 1993)) vont dépendre des dimensions et de la gestion de l'ouvrage. En aval, les barrages par exemple ont deux types d'effets :

- Effets sur la chimie de l'eau : réduction de la température et du taux d'oxygène dissous (rejet d'eau anoxique), risques d'augmentation du taux de phosphore des matières en suspension, de l'ammoniaque, et de métaux lourds si le relargage se fait à partir du fond de la retenue
- Effets sur l'hydrologie : vidanges et lâchers modifient brusquement et artificiellement l'hydrologie, alors que dans leur fonction d'écrêteurs de crues, les barrages réduisent les variations naturelles des débits.

En régulant les débits et en réduisant les débits importants, les barrages écrêteurs de crues vont également provoquer des proliférations importantes de macrophytes à l'aval direct de barrages (cas des herbiers à Renoncules en aval du barrage d'Entraygues sur Truyère (Rebillard *et al.* 2003))

L'étude des impacts dus aux barrages a amené Ward et Stanford (1983b, 1995) à formuler le Serial Discontinuity Concept (SDC). D'après le SDC, les modifications amont-aval dépendent de l'ordre de drainage du cours d'eau où se trouve le barrage, et de son mode de fonctionnement. Néanmoins, les caractéristiques altérées du cours d'eau ont tendance à revenir à un état normal en s'éloignant du barrage.

Dans ce travail, il s'agira de déterminer si les discontinuités liées aux barrages et aux confluences s'expriment sur l'organisation spatio-temporelle des peuplements macrophytiques de stations éventuellement relativement éloignées de ces altérations du continuum fluvial.

II.1.2. Fonctionnement hydrologique et perturbations

II.1.2.1. Débits caractéristiques et vitesses de courant

Parmi les débits caractéristiques, le débit de pleins bords apparaît parmi les plus importants. Il correspond au débit à partir duquel des phénomènes de sédimentation peuvent avoir lieu dans le lit majeur à l'occasion de débordements. Il est considéré comme un paramètre clé

contrôlant les modifications géomorphologiques du lit mineur en particulier à travers les phénomènes de mise en mouvement du substrat (Steiger & Corenblit 2000). Ces débits sont donc structurants pour les écosystèmes aquatiques et sont des éléments indispensables à prendre en compte pour la dynamique des peuplements macrophytiques.

Les débits d'étiage correspondent au contraire à un état d'écoulement minimal pour un cours d'eau pérenne. Ils sont la conséquence de facteurs naturels (sécheresse et donc diminution des apports de la nappe phréatique) et anthropiques (rétention d'eau dans les barrages, prélèvements dans le lit mineur et la nappe phréatique pour l'agriculture, l'eau potable...). Pour la Garonne et la Dordogne, ces débits surviennent durant la période estivale. Ces faibles débits vont être corrélés à une diminution des hauteurs et des largeurs du cours d'eau. Une partie du lit mineur étant émergée, les organismes aquatiques en seront plus ou moins affectés suivant la sévérité de l'étiage et suivant leur stratégie adaptative.

Enfin, pour un débit donné, il y a une distribution inégale des vitesses de courant en fonction de la profondeur, de la rugosité du fond du lit et des berges. La variabilité spatiale s'exprime aussi à travers les modifications des vitesses de courant qui sont plus importantes dans le chenal central et sous la surface que sur les bords et près du fond.

Les questions sur les macrophytes correspondant aux relations débits-peuplement macrophytique s'expriment donc en fonction à la fois de la section immergée, des profondeurs et des vitesses de courant (et accessoirement de la lumière, l'effet berge étant réduit). Les questions qui ressortent concernent alors le rôle de variables de forçage que sont les profondeurs et les hauteurs d'eau ou les vitesses de courant pour expliquer la distribution des macrophytes dans une station donnée.

II.1.2.2. Les crues comme perturbations principales des écosystèmes lotiques

Une crue est un phénomène hydrologique qui se traduit par une augmentation plus ou moins brutale du débit et donc des hauteurs d'eau. Si les aménagements des cours d'eau (notamment les barrages) ont permis, dans une certaine mesure, de réguler les débits et de limiter ces crues, la plupart du temps ces dernières demeurent irrégulières et imprévisibles à long terme, agissant sur les écosystèmes comme des perturbations. Les perturbations majeures sont notamment le fait de grandes crues au moins de fréquence décennale, tandis que des crues

moins importantes et plus fréquentes agiront plus comme des perturbations intermédiaires (voir comme un stress).

La dynamique des systèmes biologiques est en grande partie contrôlée par ces perturbations. Pickett et White (1985) définissent une perturbation comme « un événement relativement court dans le temps qui désorganise la structure de l'écosystème, de la communauté ou de la population et modifie les ressources, la disponibilité du substrat ou l'environnement physique ». Il existe dans la littérature de nombreuses autres définitions (Barrat-Segretain 1995) rappelant l'importance de cette notion en écologie.

Dans les hydrosystèmes fluviaux, les crues sont les perturbations les plus caractéristiques. Lorsqu'elles détruisent une unité de la mosaïque fluviale en emportant des organismes, les crues contribuent à terme à augmenter la diversité et la productivité globale de l'écosystème. En effet la perturbation va détruire des unités matures et laisser la place à des espèces pionnières très productives.

Connell (1978), en étudiant les forêts tropicales et les récifs coralliens, a suggéré l'idée que la richesse spécifique est maximale pour un niveau de perturbations intermédiaire (Intermediate Disturbance Hypothesis, IDH). Cette hypothèse a, depuis, été appuyée par de nombreuses études, entre autres dans les écosystèmes lotiques (Ward & Stanford 1983a, Resh *et al.* 1988). En revanche, lorsque les perturbations deviennent trop fréquentes ou trop intenses (de type « catastrophes »), seules les espèces colonisatrices dominent (stratégie écologique « r »), les espèces compétitrices (stratégie écologique de type « K ») n'ayant pas le temps de se développer, d'où une faible diversité. De même, en l'absence de perturbations, seuls les meilleurs compétiteurs survivent, réduisant également la diversité biologique (Figure 3).

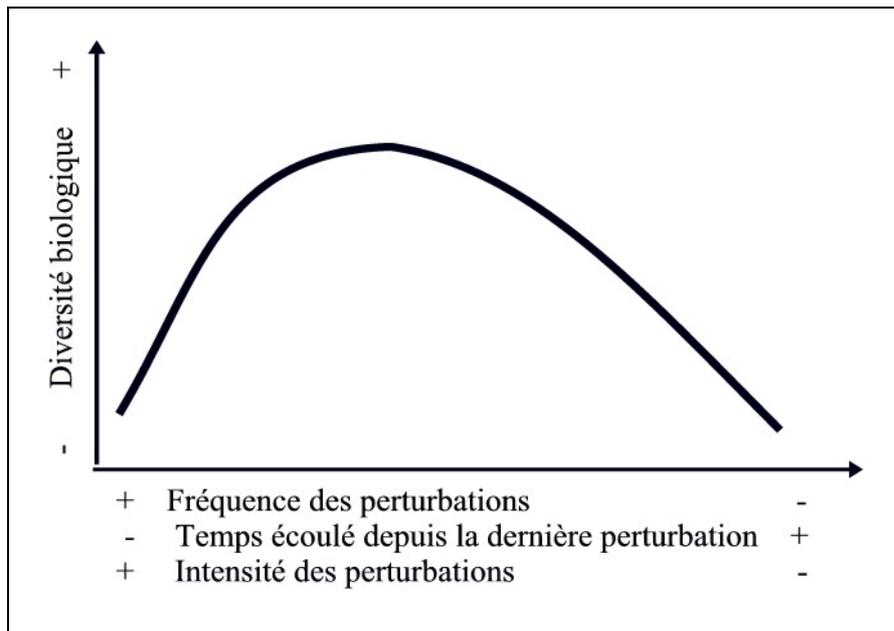


Figure 3 : Intermediate Disturbance Hypothesis d'après Connell (1978).

Ces concepts montrent d'une part l'intérêt d'étudier des organismes vivants tels que les macrophytes aquatiques pour appréhender l'impact des perturbations sur les écosystèmes, et d'autre part la nécessité de dégager les particularités des grands cours d'eau pour comprendre les interactions entre ce milieu complexe et la végétation.

Plus précisément, par rapport à des variations annuelles de débit, on peut se demander comment se comportent les peuplements macrophytiques d'une station déterminée ? Quels sont exactement les effets des crues et de leur intensité ? Et peut-on envisager qu'il y ait des réponses différentes entre les espèces ?

II.2. Les macrophytes aquatiques en rivières

II.2.1. Traits biologiques et adaptation aux conditions environnementales

Pour répondre aux nombreuses contraintes des écosystèmes lotiques (courant, accès à la lumière, disponibilité en nutriments, en CO₂...), les végétaux adoptent différentes stratégies adaptatives concernant aussi bien la morphologie que les modes de reproduction et de dissémination ou encore la physiologie. L'approche par les traits fonctionnels se révèle particulièrement pertinente pour l'étude des relations plantes-environnement. De nombreux travaux sur la végétation ont privilégié cette méthode pour expliquer les liens adaptatifs entre les plantes et les facteurs environnementaux (pour les macrophytes on peut citer : Bornette *et al.* 1994, Puijalon & Bornette 2004) ou pour définir des classifications des végétaux basés sur des traits communs (Willby 2000).

On peut citer différents traits morphologiques ou reproductifs et donc fonctionnels lorsqu'ils traduisent une adaptation au milieu. Ces traits seront utilisés dans notre étude pour analyser les interactions macrophytes-facteurs environnementaux en grands cours d'eau.

Morphologie

S'agissant de la morphologie, les macrophytes peuvent être décrits selon :

- leur mode de croissance et d'ancrage : plantes flottant librement en surface ou sous l'eau, plantes ancrées avec ou sans feuilles flottantes,
- la taille de la plante
- la taille et la forme des feuilles : pleines ou découpées, tubulaires
- l'importance et la profondeur d'ancrage de l'appareil racinaire
- la flexibilité de la plante
- le caractère pérenne ou la persistance du feuillage en hiver

Tous ces traits reflètent potentiellement une adaptation des végétaux au milieu, ou du moins une sélection de ces traits par les paramètres du milieu. Ainsi la grande flexibilité de la plante, la forme des feuilles, fines et n'offrant que peu de résistance au courant ou encore l'importance de l'appareil racinaire sont observés classiquement chez les plantes de milieu lotiques qui montrent une adaptation aux contraintes du milieu.

La variabilité de ces traits est particulièrement importante chez les phanérogames. Pour les algues filamenteuses qui n'ont, pour la plupart, pas ou peu de structures différenciées, on peut cependant distinguer des traits de taille, de résistance à la traction, et de caractère fixé ou non de l'espèce. Ces traits présentent cependant une grande variabilité intra-spécifique rendant leur utilisation délicate. Concernant les bryophytes, on peut distinguer les genres par leur forme de croissance (fixation basale comme les genres *Fontinalis*, *Cinclidotus* ; espèces rampantes telle qu'*Amblystegium* ; hépatiques à thalle).

Reproduction et dissémination

Le milieu aquatique n'est pas très favorable à la reproduction sexuée en particulier des phanérogames et l'efficacité de ce mode de reproduction est souvent limité (Large *et al.* 1993).

On pourra donc distinguer différents traits correspondant aux modes de dissémination :

- La reproduction sexuée et la dissémination par l'intermédiaire de graines
- La majorité des macrophytes est capable de se reproduire par multiplication végétative, mode de reproduction qui, lui, est bien adapté aux systèmes lotiques. Le courant permet en effet la dissémination de fragments d'algues filamenteuses ainsi que de plantes supérieures immergées (*Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Elodea*...). Certaines phanérogames peuvent également se propager par des stolons (*Sparganium emersum*), des rhizomes (*Myriophyllum spicatum* ou la majorité des espèces de *Potamogeton*) ou encore par la production d'organes spécifiques comme les turions (bourgeons dormants qui se séparent du plant parental lorsque celui-ci dégénère à la mauvaise saison -Large *et al.* 1993- comme chez *Ceratophyllum demersum*).

Cette capacité à se disperser par reproduction végétative permet une colonisation rapide par certaines espèces (c'est le cas des espèces pionnières de stratégies de type r) des milieux non colonisés ou récemment perturbés (Barrat-Segretain 1995, 2000, Henry & Amoros 1996).

Les travaux entrepris sur ces traits biologiques tendent à montrer que des espèces différentes possédant des traits similaires répondent de manière similaire aux changements induits par les perturbations (Willby 2000, Willby 2001). Cette notion de traits, très utilisée dans l'écologie moderne reste cependant particulièrement adaptée à l'étude de groupes taxinomiques différents et sera développée en grands cours d'eau.

Dans ce travail, au vu de la liste des espèces, mais aussi des structures des peuplements observés, on se posera la question des modalités de l'adaptation des macrophytes des grands cours d'eau aux contraintes du milieu.

II.2.2. De nombreux facteurs abiotiques influençant la distribution des macrophytes

De nombreux paramètres sont recensés dans la littérature comme ayant un impact sur la répartition et la dynamique des macrophytes (ouvrages et/ou articles de synthèse Arber 1920, Haslam 1978, Hynes 1970, Sculthorpe 1967, Wetzel 1988, Whitton 1975b). Parmi ces facteurs, on retrouve la lumière (et donc la turbidité de l'eau), la nature du substrat, la profondeur, les conditions locales d'écoulement, la trophie de l'eau et des sédiments. De nombreuses synthèses facteur par facteur ont été présentées dans les travaux précités, notamment en utilisant les profils écologiques (Haslam 1978 ; Haury, 1985). Il s'agit dans ce paragraphe de donner les grandes orientations issues de ces travaux.

II.2.2.1. Lumière

La lumière est un élément indispensable pour l'assimilation chlorophyllienne. Les conditions lumineuses locales dépendent de l'ombrage dû à la ripisylve (dont l'effet est néanmoins réduit en grands cours d'eau, comparé aux petits cours d'eau), à la hauteur et à l'orientation des berges –et donc de la distance à la berge-, de la profondeur et de la turbidité de l'eau. Tous les végétaux n'ont cependant pas les mêmes exigences en terme de lumière selon leur appartenance à différents types biologiques. Ainsi les bryophytes sont capables de se développer dans des conditions d'éclairement réduites (derrière des blocs, des galets, dans des zones ombragées par la ripisylve). Au contraire, la plupart des algues vertes et des phanérogames ont des besoins importants en lumière. On peut noter quelques exceptions telles que les cyanobactéries ou encore *Ceratophyllum demersum* qui peuvent se développer dans des conditions réduites de luminosité, en particulier dans les eaux troubles.

II.2.2.2. Courant

Pour Dawson (1988) un seul facteur physique, le courant, gouverne la morphologie des plantes, contrôle la croissance et structure les habitats. On peut distinguer deux cas extrêmes dans les écosystèmes aquatiques : les cours d'eau avec un très fort courant où les plantes sont limitées aux zones marginales à proximité des berges et les plans d'eau où les vitesses de courant sont réduites au minimum et où les plantes peuvent alors coloniser l'ensemble du milieu aquatique (sous réserve que la profondeur ne soit pas trop importante).

La puissance du courant va sélectionner les espèces présentes d'après leur capacité de résistance à la traction et aux forces de cisaillement créées par les turbulences. Les traits biologiques permettant à la plante de se maintenir dans un milieu courant, vont alors correspondre à la taille et à la forme de la plante, à la résistance des tiges et à l'efficacité du système d'ancrage. En retour, les plantes capables de se développer dans ces écosystèmes lotiques vont profiter du renouvellement de l'oxygène, de la circulation des substances nutritives ainsi qu'une réduction du réchauffement des eaux associé à de fortes intensités lumineuses et à une température de l'air élevée.

La puissance du courant est modulée par la croissance des plantes qui entraînent une augmentation du niveau d'eau, une diminution du courant et un piégeage de sédiments (Dawson 1978). Cependant, en entraînant ces modifications, la plante risque de détruire son habitat. Dans ces conditions d'influence mutuelle du courant sur les macrophytes et des plantes sur les écoulements, on se trouve dans ce que Dawson *et al.* (1978) nomment un état métastable ou dans un état de stabilité dynamique (cycloclimax).

II.2.2.3. Substrat

Le substrat (granulométrie et richesse trophique) est un paramètre potentiellement important pour la croissance des végétaux en termes de source de nutriments (Barko & Smart 1981, Barko & Smart 1986) mais surtout en termes de support d'ancrage. Les macrophytes ancrés sont des phanérogames avec un système racinaire important inséré dans le substrat, mais aussi des bryophytes qui développent des disques d'ancrage ou sont rampants sur les substrats durs. Quant aux algues, elles sont incrustantes sur les pierres (*Hildembrandia*), ont également des disques basaux (*Lemanea*) ou se développent en masse, collées sur les substrats (y compris les autres macrophytes) dont elles peuvent alors se détacher facilement (plaques de cyanobactéries, *Vaucheria*). La granulométrie figure parmi les facteurs déterminant la répartition des algues filamenteuses et des macrophytes (Wiegand 1984) et notamment des

bryophytes. Dans les milieux lotiques, c'est non seulement la taille des éléments mais surtout leur stabilité qui sont déterminantes pour l'enracinement et la fixation.

II.2.2.4. Profondeur

Ce paramètre est fortement corrélé aux paramètres précédents mais ne s'y réduit pas. Les profondeurs maximales de présence de végétaux correspondent souvent à des limites d'intensité lumineuse. La concentration en matière organique ou inorganique, la couleur de l'eau et la concentration en phyto- et zooplancton vont influencer cette profondeur limite (Sculthorpe 1967).

II.2.2.5. Température

Ce facteur, lié à l'éclairement et bien sûr à la température de l'air, agit sur les végétaux aquatiques à travers une augmentation de l'activité métabolique et donc une augmentation des différents paramètres de croissance. Néanmoins, au-delà d'un certain seuil, les augmentations de température deviennent néfastes pour la végétation. Les exigences des végétaux quant à la température sont également très différentes selon les espèces. Les végétaux au développement précoce supportent des températures relativement faibles alors que les espèces plus tardives réagissent à une élévation des températures. Les algues filamenteuses réagissent très rapidement à une hausse des températures ; les chlorophytes (algues vertes) et chromophytes sont plutôt favorisées par des températures élevées, à l'inverse des algues rouges. Les plantes introduites d'origine tropicale sont quant à elles souvent thermophiles. La température est également un facteur déterminant et positif pour la croissance des espèces flottantes (*Lemna minor*, *Spirodella polyrhiza*, *Azolla filiculoides*) (Heide (van der) *et al.* 2006).

II.2.2.6. Echanges gazeux et pH

Dans les milieux aquatiques, le pourcentage et la diffusion des gaz sont plus faibles que dans l'air. La disponibilité en dioxyde de carbone CO₂ ou en dioxygène O₂ peut rapidement devenir une condition limitante. Le dioxygène est en effet indispensable à la respiration des plantes tandis que le CO₂ associé à la lumière permet la photosynthèse. Le courant et la circulation de l'eau provoquent néanmoins un renouvellement de ces gaz au contact des plantes. A proximité des organes végétaux existe une couche limite au sein de laquelle les échanges se font par diffusion ; l'épaisseur de cette couche est inversement proportionnelle à

la vitesse du courant et à sa turbulence, si bien qu'en profondeur ou en milieu lent les échanges gazeux se font plus difficilement et lentement.

La solubilité des gaz dépend de la température et de la pression partielle de chaque gaz (Golterman 1975), mais la disponibilité en gaz dissous dépend également du pH. En effet, si le pH a une action directe sur certaines plantes aquatiques, c'est souvent par l'intermédiaire des équilibres chimiques qu'agit le pH (Whitton 1975a). Différentes formes du dioxyde de carbone vont ainsi coexister et être plus ou moins dominantes suivant les valeurs de pH : pour des valeurs inférieures à 5, c'est le CO₂ dissous (forme plus couramment utilisée par les végétaux) qui domine, entre 7 et 10 ce sont les ions HCO₃⁻ qui sont en quantité plus importante, tandis qu'au-delà, c'est la forme CO₃²⁻ qui prédomine (Wetzel 1988). Les valeurs de pH correspondent à différentes chimies des eaux, notamment en termes de minéralisation et de concentration en calcium et en magnésium et donc à différentes régions géologiques.

II.2.2.7. Pression hydrostatique

La pression hydrostatique peut limiter la distribution des angiospermes submergées en interagissant certainement avec d'autres facteurs tels que la température et la lumière. Son effet n'est en revanche significatif qu'à partir de 0,5 à 1 atmosphère au-dessus de la pression atmosphérique, soit à partir de 5 à 10 m de profondeur (Wetzel 1988), profondeurs qui ne sont pas atteintes dans nos stations de la Dordogne et de la Garonne.

II.2.2.8. Trophie

Les macrophytes aquatiques peuvent utiliser les nutriments présents dans l'eau mais également ceux piégés dans les sédiments lorsque ces végétaux possèdent un système racinaire. Cependant, ces nutriments du sédiment ne sont mobilisés que lorsque leur concentration dans l'eau devient très faible (Rattray *et al.* 1991, Large *et al.* 1993).

La chimie de l'eau est d'abord fonction de la géochimie, de la topographie, du climat et des communautés vivantes. Dans les zones aval de grands cours d'eau, les milieux sont le plus souvent eutrophes (N total > 1,5 mg.L⁻¹, P total > 0,075 mg.L⁻¹, Dodds *et al.* 1998) du fait en particulier de l'utilisation de l'espace aux abords des cours d'eau (agriculture, agglomérations). Si la richesse en nutriments contenus dans l'eau et dans le substrat constitue un facteur décisif et limitant dans les zones amont pauvres en éléments nutritifs, son importance est donc beaucoup plus limitée dans les zones aval.

L'importance relative de ces différents facteurs décrite dans la bibliographie nous amène à faire l'hypothèse que ce sont les paramètres physiques qui vont principalement structurer les populations de macrophytes, hypothèse utilisée dans de nombreuses études (Barendregt & Bio 2003, Biggs 1996a, Ghosh & Gaur 1991, Rea *et al.* 1998, Riis *et al.* 2001, Riis & Biggs 2003).

Il s'agira donc de hiérarchiser les paramètres écologiques qui gouvernent la composition taxinomique, la distribution et la croissance des peuplements macrophytiques pour valider ou non cette hypothèse de primauté du milieu physique.

II.2.3. Importance écologique des macrophytes aquatiques

II.2.3.1. Organisation des peuplements

L'écosystème est formé d'une mosaïque d'unités de tailles et d'âges différents. Pickett et White (1985) ont ainsi défini le Patch Dynamics Concept repris plus tard par Townsend (1989) et applicable aux communautés de macrophytes. Il établit que tout système est constitué de ces unités (ou patch) qui sont connectées et interdépendantes. Ces unités évoluent de stades pionniers vers des stades matures par le jeu des successions écologiques. Les stades pionniers sont, en général, plus productifs que les stades matures (rapport productivité/respiration > 1) et permettent une colonisation relativement rapide du milieu. Le Patch Dynamics Concept prévoit également des stratégies de recolonisation après perturbations qui ont été vérifiées pour la végétation aquatique (Barrat-Segretain & Amoros 1996b).

II.2.3.2. Interactions biotiques

Des interactions biotiques ont lieu à la fois avec des organismes de compartiments différents mais également au sein même du compartiment macrophytique.

De nombreux organismes vivent sur ou à proximité des macrophytes. Ils servent à la fois d'habitat pour des organismes variés (périphyton, macroinvertébrés, poissons) et de source de nourriture aussi bien pour les animaux aquatiques que terrestres (Lodge 1991, Schmieder *et al.* 2006). L'épiphytisme est parfois important avec un développement des algues sur les autres macrophytes. Des poissons et leurs proies les utilisent également comme zone de frai ou comme refuge (Janauer & Dokulil 2006).

Au sein même des communautés de macrophytes, les interactions existent qui peuvent être négatives (compétition) ou positives (facilitation). Des phénomènes de compétition ont ainsi lieu à l'intérieur et entre chaque groupe taxinomique. Ces phénomènes de compétition qui dépendent beaucoup des conditions environnementales, se traduisent souvent par des phénomènes d'ombrage (Westlake 1975), par exemple de plantes flottantes sur des plantes immergées lors de vitesses de courant faibles ou encore d'hydrophytes à feuilles flottantes sur des espèces limitées au fond du lit. Un développement précoce de l'espèce peut alors s'avérer un avantage (Sand-Jensen & Borum 1991, McCreary 1991).

II.2.3.3. Les macrophytes, des espèces-ingénieurs ?

Les macrophytes peuvent être considérées comme des espèces ingénieurs au sens de Jones *et al.* (1997). D'après ces auteurs, ces organismes contrôlent directement ou indirectement la disponibilité en ressources pour les autres organismes en provoquant des modifications dans leur habitat physique.

C'est le cas pour la végétation aquatique qui dépend directement ou indirectement des processus géomorphologiques mais qui exerce aussi sur ces derniers des rétroactions (Carpenter & Lodge 1986). Les macrophytes aquatiques vont ainsi produire de la matière organique mobilisable, absorber des substances dissoutes comme les phosphates et les nitrates, former des structures physiques qui peuvent constituer des obstacles à certains flux (réduction de l'énergie cinétique de l'eau courante, réduction de l'énergie lumineuse par ombrage, réduction du débit solide se traduisant par une sédimentation intra-herbiers) (Large *et al.* 1993).

Les macrophytes vont ainsi créer des habitats pour des organismes tels que les poissons (Haury & Baglinière 1996) ou les macroinvertébrés (Kaenel *et al.* 1998).

Dans les cours d'eau où la végétation est bien développée, l'influence sur les écoulements est particulièrement importante (diminution de la vitesse du courant, augmentation du niveau d'eau). Cette biomasse végétale va alors poser des problèmes tant écologiques (réchauffement des eaux dû au ralentissement, avec également création d'un gradient thermique vertical, diminution du taux d'oxygène) que de gestion (eaux stagnantes, gêne des usagers – pêcheurs, kayakistes...- due aux plantes). Ceci explique que de nombreuses recherches aient été menées sur ce sujet (Bunn *et al.* 1998, Jadhav & Buchberger 1995, Sand-Jensen & Pedersen 1999, Stephan & Gutknecht 2002).

Un indicateur de l'influence de la végétation sur les écoulements est le coefficient de rugosité de Manning. En été, lorsque la végétation est bien développée et les débits faibles, les frottements sont élevés. Avec les crues automnales, le matériel biologique est progressivement arraché et emporté et le coefficient de rugosité diminue jusqu'à la reprise de la croissance au printemps suivant (Figure 4).

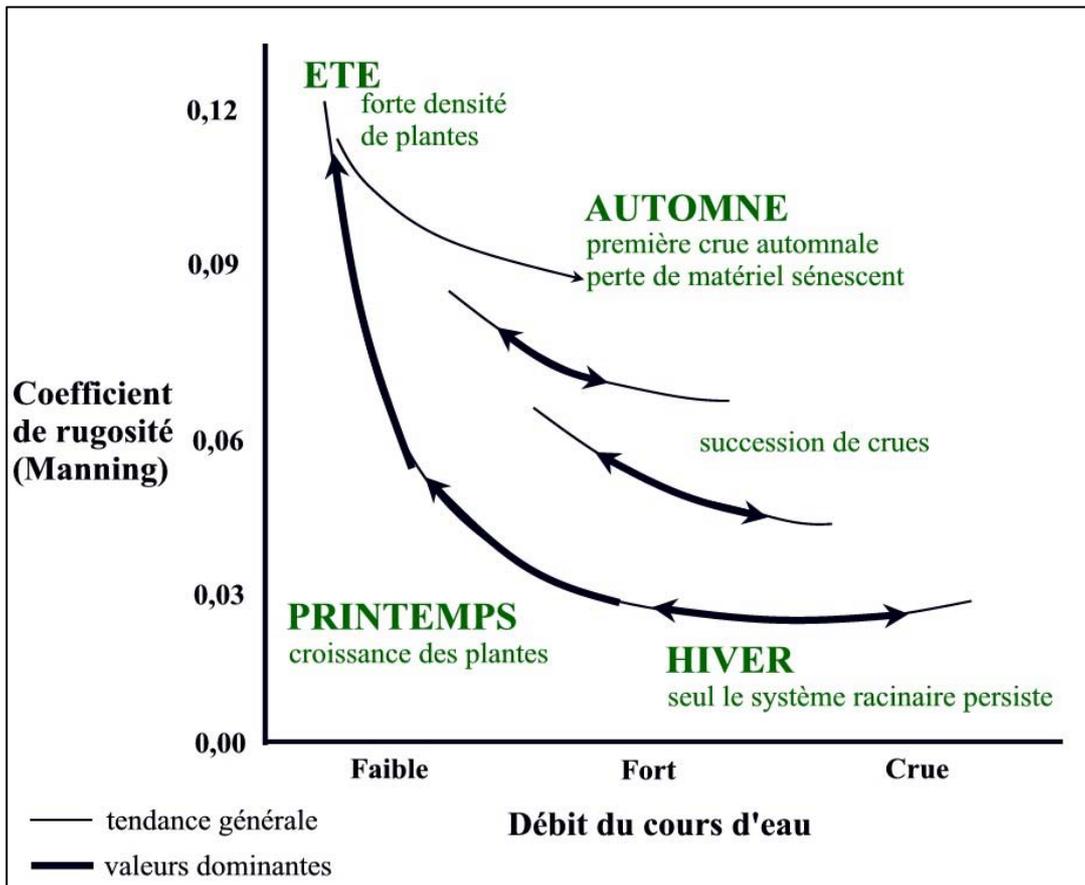


Figure 4 : Relations saisonnières entre le coefficient de rugosité et les débits d'une rivière de plaine (jusqu'à 1,5 m de profondeur) à forte densité de macrophytes. (redessiné d'après Dawson 1988).

Ce schéma a cependant été établi pour des cours d'eau modestes et à végétation dominée par les renoncules aquatiques. Ce cycle correspond donc au cycle des renoncules qui ont leur maximum de croissance à la fin du printemps/début de l'été. Ce cycle devra donc être décalé dans le temps suivant les espèces végétales considérées. Dans un écosystème complexe présentant une succession d'espèces au cours de l'année, on aura en réalité une succession de pics de croissance et donc une influence sur les frottements reliée au cortège floristique. Par ailleurs, et compte tenu de la variabilité spatiale, il est possible que les macrophytes aient aussi un effet de déport du courant vers les zones moins ou non végétalisées.

II.2.3.4. Les macrophytes utilisés comme bio-indicateurs

L'existence de relations entre les communautés biologiques et les paramètres environnementaux amène à considérer ces communautés comme des éléments intégrateurs de leur environnement. Si ces relations sont suffisamment importantes et fréquentes, il est alors possible d'élaborer des indices biologiques. Dans le cas des macrophytes, la mise en place d'un tel indice doit permettre l'évaluation de la qualité de l'eau et de l'habitat physique. Ceci nécessite donc une connaissance précise de la réponse des phytocénoses à des paramètres de la qualité du milieu (chimique, physique et biologique) et à leurs variations.

A partir de travaux antérieurs anglo-saxons, allemands ou autrichiens, ainsi que des nombreuses études de rivières réalisées par ses membres, le Groupement d'Intérêt Scientifique « macrophytes des eaux continentales » a présenté des propositions en vue de la création d'un indice macrophytique (Haury & Peltre 1993, Haury *et al.* 1996, Haury *et al.* 2000). Ces travaux ont abouti à la normalisation de l'Indice Biologique Macrophyte en Rivière (IBMR, Association Française de Normalisation (AFNOR) 2003a). L'IBMR permet de déterminer le statut trophique des rivières.

Concernant l'aspect méthodologique, cet indice est basé sur un inventaire exhaustif de tous les taxa de macrophytes relevés sur une station d'une centaine de mètres. A chaque taxon échantillonné est attribué un coefficient d'abondance, une cote spécifique et un coefficient de sténoécie qui permettent de calculer une note allant de 0 à 20.

$$IBMR = \frac{\sum_i^n E_i \times K_i \times CS_i}{\sum_i^n E_i \times K_i}$$

i : espèce contributive

n : nombre total d'espèces contributives

Cs_i : cote spécifique d'oligotrophie (de 0 à 20)

K_i : coefficient d'abondance (de 1 à 5)

E_i : coefficient de sténoécie (de 1 à 3)

L'IBMR s'applique principalement aux cours d'eau naturels ou artificialisés de petite ou moyenne dimension où les macrophytes sont dominantes. Pour être applicable, y compris

dans les grands cours d'eau où la végétation est le plus souvent limitée aux zones rivulaires, la méthodologie a été adaptée avec une annexe normative.

Cependant, dans une logique d'amélioration continue des indices biotiques, il est nécessaire de poursuivre les investigations sur les macrophytes, notamment, en grands cours d'eau où les données sont particulièrement peu abondantes.

Au vu des états successifs des peuplements macrophytiques au sein des stations d'étude, les interrelations fonctionnelles qu'ils entretiennent avec les caractéristiques abiotiques permettront d'analyser leur importance à la fois en termes de révélateurs du fonctionnement et d'agents de ce fonctionnement

II.3. Interactions macrophytes-écoulements : approches de la modélisation

Afin d'élaborer des outils de prédiction de l'abondance et de la diversité des macrophytes aquatiques, de nombreuses études se sont attachées à caractériser les relations entre les écoulements et les peuplements végétaux. On peut distinguer (i) les travaux qui cherchent à expliquer les conséquences de la présence de la végétation sur les écoulements et (ii) ceux qui, au contraire, tentent d'estimer l'impact des débits/vitesses sur les plantes.

(i) Différents auteurs (Madsen & Warncke 1983, Bennett *et al.* 2002, Cotton *et al.* 2006, Bunn *et al.* 1998, Dodds 1991) s'accordent à penser que les macrophytes modifient de manière notable les hauteurs d'eau et les vitesses de courant. Wharton (2006) observe ainsi des baisses de vitesses à l'intérieur des herbiers, tandis qu'entre ces herbiers, les vitesses sont accrues. La baisse générale des vitesses dans un chenal fortement colonisé peut également s'accompagner d'une hausse des hauteurs d'eau et des températures (Wilcock *et al.* 1999). En réduisant les vitesses de courant, les macrophytes entraînent l'accumulation mais aussi la stabilisation des sédiments, participant ainsi à la modification des habitats (Madsen *et al.* 2001, Clarke 2002).

De nombreuses études décrivent les turbulences engendrées par la végétation autour et dans les herbiers (Jarvela 2005, Naden *et al.* 2004, Green 2005, Lopez & Garcia 2001). L'impact des macrophytes sur les écoulements est souvent expliqué par le biais du coefficient de rugosité (Champion & Tanner 2000; Baptist *et al.* 2005; Green 2005), du coefficient de traînée (Lee *et al.* 2004, Jarvela 2002) et du nombre de Froude (Kemp *et al.* 2000).

(ii) Si des développements importants de macrophytes modifient les écoulements, les vitesses de courant sont également un facteur déterminant dans la dynamique de la végétation (Barendregt & Bio 2003, Gantes & Caro 2001, Riis *et al.* 2000) et peuvent limiter la croissance végétale. Soit que le métabolisme des macrophytes se trouve limité par le courant trop important (Dawson & Robinson 1984, Madsen *et al.* 1993) ; soit, comme le supposent Riis *et al.* (Riis & Biggs 2003, Riis *et al.* 2004) que les écoulements n'agissent réellement qu'en mobilisant le substrat, support d'ancrage de la plupart des plantes. Des modélisations en canaux ont permis de montrer qu'avant d'atteindre des valeurs limites d'arrachage, les plantes se déforment de manière à être parallèles au courant, réduisant ainsi leur biovolume et les frottements (Asaeda *et al.* 2005, Sand-Jensen 2003). Il faut toutefois noter que certaines espèces comme de nombreux bryophytes ou l'algue rouge *Lemanea fluviatilis* ne se développent que dans des conditions de courant élevé (Thirb & Benson-Evans 1982, Thirb & Benson-Evans 1985). Cependant, de manière générale Biggs (1996a) a posé l'hypothèse que la végétation des rivières à faible ripisylve est gouvernée par deux phénomènes antagonistes : la luminosité associée à la température ainsi que les nutriments sont les facteurs responsables de gain de biomasse végétale tandis que les perturbations hydrauliques entraînent une perte de biomasse.

Bien que certains de ces travaux décrivent ces phénomènes dans des cours d'eau de plaine (Hearne & Armitage 1993), la plupart des études portent sur des petits cours d'eau ou des canaux très fortement colonisés. Les effets y sont donc certainement plus conséquents que dans le cas de grands cours d'eau tels que ceux étudiés ici.

Il s'agira donc dans le présent travail d'évaluer les interrelations fonctionnelles entre macrophytes et hydrodynamisme et d'envisager comment le contexte des grands cours d'eau modifie ces relations par rapport aux résultats acquis sur les petits cours d'eau.

II.4. Conclusion

La bibliographie présentée dans les paragraphes précédents fournit une première approche sur la diversité et le fonctionnement du compartiment macrophytique ainsi que sur la complexité des processus agissant au sein des hydrosystèmes.

Afin de structurer ces divers éléments pour répondre à la question du déterminisme des peuplements de macrophytes, une approche hiérarchisée à plusieurs niveaux a été choisie.

II.4.1. Emboîtement d'échelles

L'analyse du fonctionnement des écosystèmes lotiques nécessite le choix d'échelles de temps et d'espace adaptées à chaque processus. De nombreuses études utilisent une approche qui considère une hiérarchie de ces échelles dans l'espace et dans le temps. Ainsi Frissel *et al.* (1986) appréhendent l'habitat physique comme une succession d'échelles emboîtées allant du microhabitat au bassin versant.

Poff (1997) utilise également cette approche multiscalaire hiérarchisée des écosystèmes lotiques. Les échelles de l'habitat allant du microhabitat au bassin constituent alors autant de filtres vis-à-vis du pool d'espèces de la région (Figure 5). Selon Poff, la composition de la communauté observée est donc une résultante de ces différents filtres, et seules les espèces possédant des traits fonctionnels adaptés sont capables de franchir ces filtres.

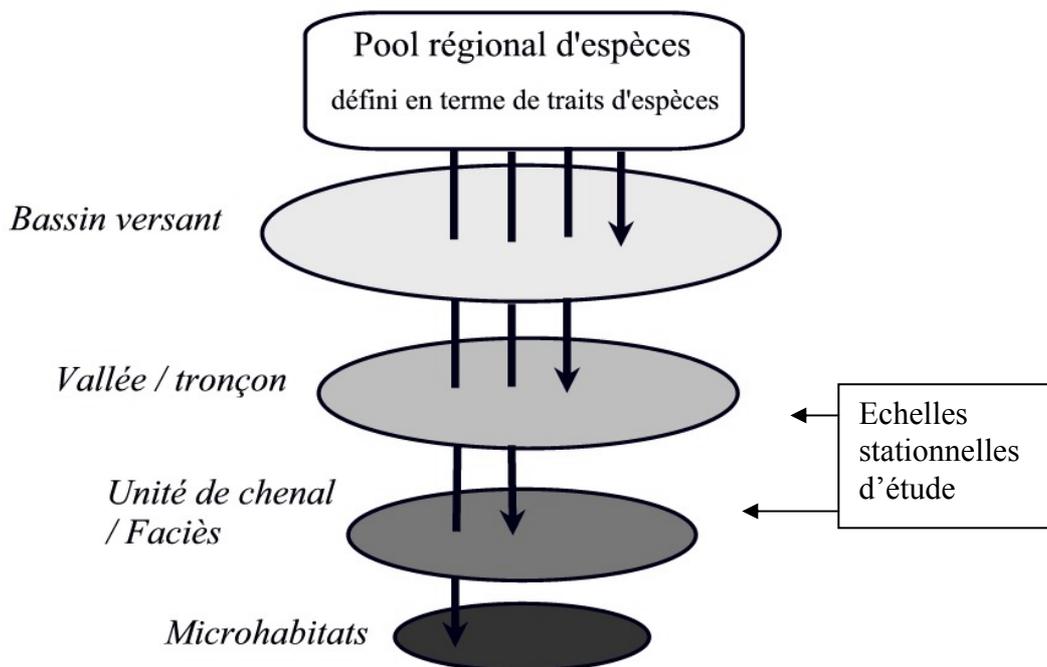


Figure 5 : Les différentes échelles de l'habitat constituent autant de filtres pour les espèces et influencent leur distribution et leur abondance (d'après Poff 1997).

Barendregt et Bio (2003) considèrent également comme nécessaire cette approche hiérarchisée de l'habitat dans la modélisation des communautés végétales aquatiques. Ils considèrent que trois échelles géographiques sont à considérer dans les mécanismes gouvernant la distribution des macrophytes (Figure 6) :

- une échelle régionale qui regroupe des données relativement stables de type de sol, d'hydrologie et de dimensions du système qui s'établissent le long de gradients.
- une échelle locale qui reflète les conditions locales de chimie des eaux, d'écoulement, de turbidité
- des conditions à l'échelle du site où les macrophytes poussent qui concernent la disponibilité en nutriments, les sédiments, la turbidité
- les processus biotiques sont présentés par les auteurs comme une quatrième échelle à prendre en compte. Les phénomènes de compétition, de succession végétale, d'interaction avec d'autres organismes (broutage par la faune) vont également influencer l'équilibre du système, bien qu'il ne s'agisse pas réellement d'une échelle spatiale.

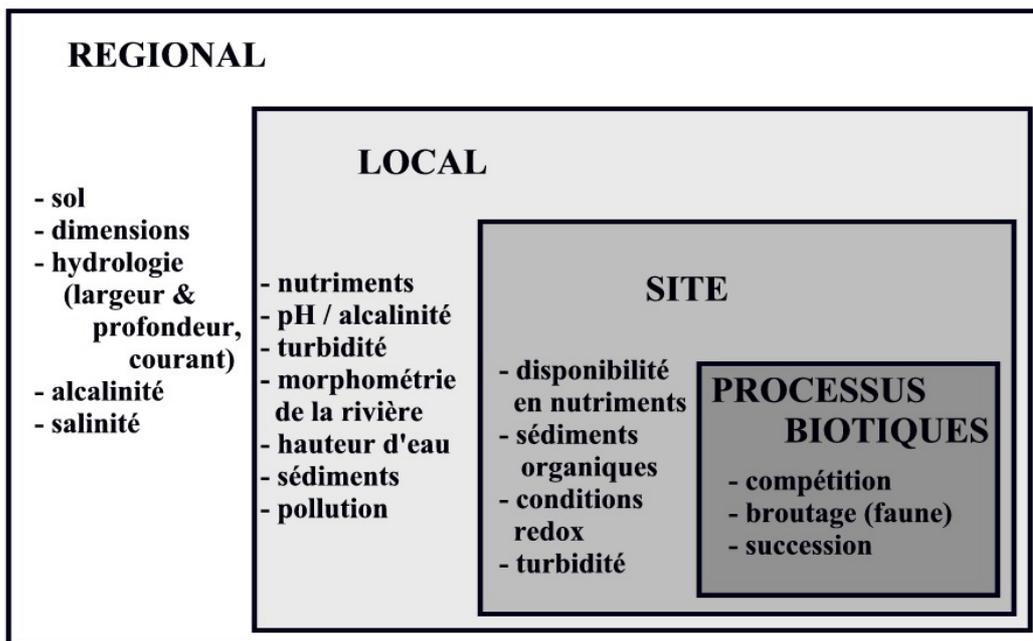


Figure 6 : Emboîtement d'échelles spatiales et paramètres contrôlant la distribution des macrophytes (d'après Barendregt & Bio 2003).

Au-delà de cet emboîtement d'échelles spatiales il existe aussi plusieurs échelles temporelles hiérarchisées qui doivent être prises en compte dans l'étude de la géomorphologie fluviale (Gilvear & Bravard 1993) mais aussi dans les processus biologiques (Tableau 1).

Tableau 1 : Les différentes échelles de temps et les processus géomorphologiques et biologiques associés (les échelles de temps sont celles retenues par Gilvear & Bravard 1993).

Echelles de temps	Processus géomorphologiques et climatiques <i>Processus biologiques</i>
Temps instantané (moins d'un an)	Forme du lit <i>Evolution saisonnière, croissance, interactions biotiques, fonctionnement écophysiological journalier (photosynthèse, respiration)</i>
Court terme (10 à 100 ans)	Largeur, profondeur du chenal (événements microclimatiques, impact d'activités anthropiques) <i>Successions écologiques, zonation longitudinale</i>
Moyen terme (1 000 à 10 000 ans)	Evolution de la sinuosité, réchauffement climatique, impact anthropique <i>Changement de flores</i>
Long terme (100 000 ans et plus)	Evolution de la pente, des paysages, du climat <i>Spéciation</i>

L'intérêt de ces approches d'emboîtement d'échelles a donc été établi par de nombreux auteurs. Elles permettent de hiérarchiser les phénomènes structurant les communautés biologiques en séparant les différentes échelles d'étude.

II.4.2. Questions scientifiques

En s'appuyant sur les concepts cités précédemment et en utilisant l'approche hiérarchisée, on tentera de répondre dans ce travail aux questions suivantes :

→ Quels sont les paramètres qui régissent la distribution de la végétation en grands cours d'eau et à quelle échelle agissent-ils ?

En regard de la bibliographie, on supposera que ces paramètres sont essentiellement physiques et qu'ils agissent à plusieurs échelles de temps et d'espace que l'on décrira.

→ Le déterminisme des phytocénoses est-il comparable en petits et en grands cours d'eau ? La hiérarchie des facteurs est-elle identique ?

Les caractéristiques des grands cours d'eau décrites précédemment permettent de présumer que le schéma déterministe proposé par Haury (1996), présenté dans le CHAPITRE I, et applicable aux petits cours d'eau, doit être modifié pour s'appliquer également aux grands cours d'eau.

→ Quelle est la réponse des peuplements de macrophytes aux perturbations majeures que sont les crues ?

De nombreuses études menées sur les traits biologiques laissent supposer que des réponses adaptatives de la part des végétaux sont observables. Lorsque ces crues ont un effet destructeur, la bibliographie permet d'avancer différentes hypothèses de stratégies de recolonisation (dérivée du Patch Dynamics Concept) utilisant en particulier les berges comme des « zones refuges » (Henry & Amoros 1996).

→ Quel est l'impact en retour des macrophytes sur les écoulements ?

On pourra vérifier si le terme d' « espèce ingénieur » est adapté aux macrophytes dans ce contexte de modifications des écoulements.

→ Quel apport peut-on espérer de la modélisation hydraulique ?

Cette modélisation hydraulique n'est que peu, voire pas abordée dans le cadre d'études de la végétation aquatique ; or, elle amène à envisager l'évolution de paramètres hydrauliques entre les « instantanés » mesurés lors des campagnes de terrain, ce qui peut permettre de comprendre les interrelations fonctionnelles entre le peuplement macrophytique et le débit.

→ Quelles peuvent être les perspectives en terme de bio-indication ?

Les caractéristiques du grand cours d'eau en font un milieu « extrême » auquel l'IBMR doit être adapté. Dans une perspective d'amélioration de l'indice, toutes les informations obtenues en grands cours d'eau sont alors importantes à intégrer et susceptibles de faire évoluer l'indice ou les méthodes d'évaluation de la qualité écologique des cours d'eau.

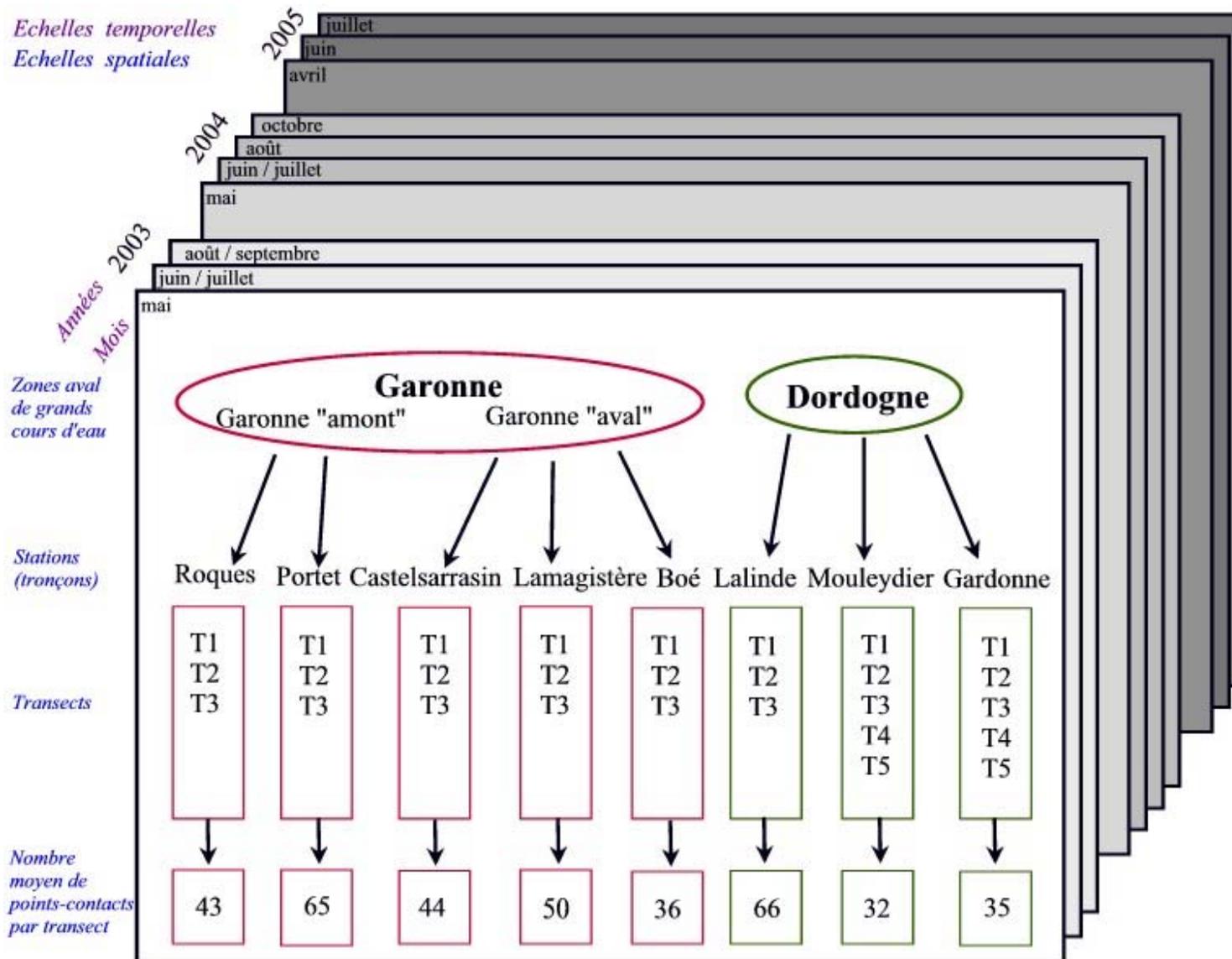


Figure 7 : Schéma bilan du protocole d'échantillonnage choisi pour conduire une analyse spatio-temporelle du système macrophytes en grands cours d'eau.

Chapitre III. CHOIX DE LA METHODOLOGIE EMPLOYEE, SELECTION ET CARACTERISTIQUES DES SITES D'ETUDE

III.1. Acquisition des données

III.1.1. Relevés biologiques et méthode des points contacts

Les zones colonisées par les macrophytes en grands cours d'eau sont assez peu fréquentes. Les zones sans macrophytes sont porteuses d'une information tout aussi importante que celles où la végétation est présente. Néanmoins, dans une optique de suivi de la dynamique des peuplements de macrophytes et du fait de la lourdeur des méthodes de prélèvements, seules des zones colonisées ont été étudiées et échantillonnées. Les zones sans macrophytes sont néanmoins abordées lors de l'étude des linéaires de rivière. On ne tiendra pas compte ici des peuplements de macrophytes des retenues artificielles.

III.1.1.1. Méthodes existantes et contraintes du milieu

De nombreuses études ont été menées sur les macrophytes aquatiques en petits cours d'eau mais utilisent des méthodes le plus souvent non appropriées à des systèmes de grande taille (Wright *et al.* 1981).

- Ainsi la prospection à pied, méthode efficace, est seulement possible lorsque le cours d'eau est peu profond (moins de 1 m) et peu turbide.
- L'échantillonnage par quadrats (voir par exemple Raschke & Rusanowski 1984) n'est pas adapté aux cours d'eau profonds avec de fortes vitesses de courant (impossibilité de prélèvement). Si cette méthode donne des résultats plus précis que des échantillonnages depuis un bateau (Capers 2000), elle n'est toutefois applicable que dans des cours d'eau calmes ou de petite taille.
- La plongée autonome est difficile et dangereuse dans les zones de fort courant, elle nécessite des moyens humains et matériels lourds à mettre en œuvre et à répéter pour des campagnes régulières de terrain. Pour ces raisons, si elle a pu être utilisée en plan d'eau (Melzer 1999), voire en cours d'eau relativement lent comme sur la Charente (Cemagref 1991), son application en grands cours d'eau rapides est impossible.

- Enfin, la photographie aérienne (Rea *et al.* 1998) reste peu performante si l'eau est trop turbide ou turbulente, mais aussi si les zones marginales (les plus colonisées par les macrophytes) sont recouvertes par la végétation rivulaire.

Dans les quelques études en grands cours d'eau, Janauer (2003), par exemple, préconise de n'étudier que les zones de rives, le chenal central du lit étant dépourvu de végétation. Pour l'étude des zones centrales profondes, jusqu'à 4 m de profondeur, des observations indirectes des peuplements par des prélèvements réalisés à l'aide d'outils tels qu'un râteau à manche télescopique ou un grappin donnent des résultats satisfaisants (Kohler 1978).

III.1.1.2. Méthode d'échantillonnage retenue

Une méthode, inspirée de celle des points contacts utilisée depuis longtemps dans les études prairiales (Daget & Poissonet 1971), a été appliquée. Antérieurement utilisée dans des études réalisées sur le fleuve Charente (Cemagref 1991), elle consiste à réaliser des prélèvements réguliers le long de profils transversaux du lit géoréférencés à l'aide d'un GPS (Trimble).

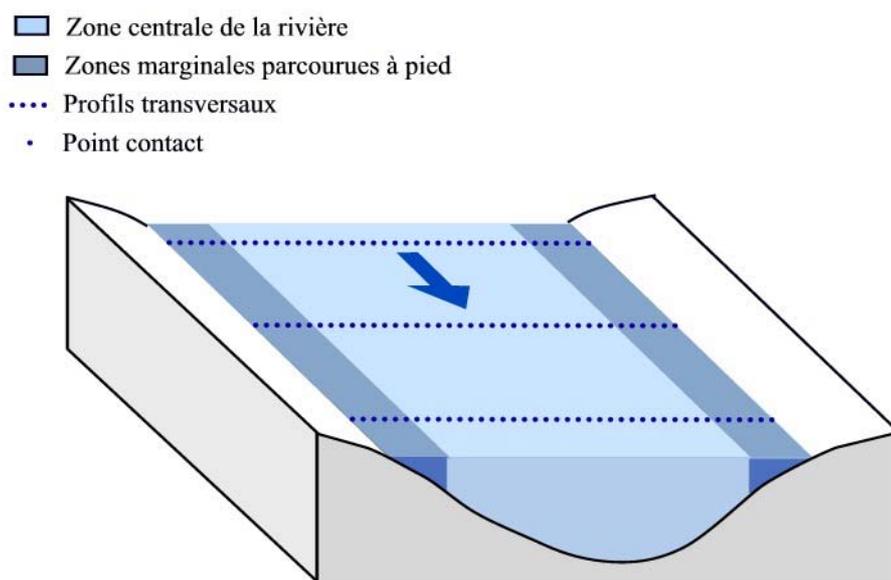


Figure 8 : Schéma de station étudiée grâce à la technique des points contacts

Un échantillonnage est alors réalisé régulièrement le long de ces profils (méthode des points contacts) à l'aide d'un râteau à manche télescopique permettant d'atteindre les végétaux jusqu'à un peu plus de 4 m de profondeur. Une rotation du râteau est effectuée de manière à arracher les végétaux. Les macrophytes ainsi prélevés correspondent à la végétation présente

sur la surface de substrat ratisée (ici un disque de 35 cm de diamètre) ainsi que dans la colonne d'eau.

Cent à deux cents points contacts sont ainsi réalisés à chaque campagne d'observation. Le premier point contact de chaque profil est placé de manière aléatoire. L'écartement entre deux points contacts est ensuite de 2,5 m. Cet intervalle est supposé suffisamment important pour que deux relevés successifs soient indépendants l'un de l'autre (Figure 8). Cette méthode de prélèvement correspond à un échantillonnage systématique.

Un indice d'abondance de 1 (espèce très peu présente) à 5 (espèce très abondante sur l'ensemble du râteau) est alors attribué à chaque taxon présent dans l'échantillon prélevé.

A partir de ces relevés de points-contacts, plusieurs variables synthétiques peuvent être calculées et interprétées :

- La fréquence des points contacts colonisés par la végétation en général ou par un taxon donné, offre une première indication sur l'importance de la plante considérée au niveau stationnel et un indice de végétalisation globale peut être donné par le cumul des points contacts comportant au moins un taxon.
- Il est également possible d'estimer des taux de recouvrement en pondérant chaque note d'abondance (Daudin & Dutartre 2000) selon la formule suivante.

$$\% \text{Re } c = \frac{100 (a + 0,75 b + 0,5 c + 0,25 d + 0,05 e)}{\sum PC}$$

a : le nombre de points contacts pour un taxon donné ayant un indice de 5.

b : le nombre de points contacts pour un taxon donné ayant un indice de 4.

c : le nombre de points contacts pour un taxon donné ayant un indice de 3.

d : le nombre de points contacts pour un taxon donné ayant un indice de 2.

e : le nombre de points contacts pour un taxon donné ayant un indice de 1.

ΣPC : le nombre total de points contacts réalisés sur la station.

Appliquée à un point contact, cette formule peut aboutir à des taux de recouvrement supérieurs à 100% du fait de la stratification de la végétation mais permet au niveau du transect ou de la station une bonne extrapolation du taux de recouvrement global.

La méthode des points contacts présente un inconvénient lié à la sous estimation des taxons peu ou faiblement abondants sur une station donnée (Bernez 1999, Capers 2000). Cependant, des investigations antérieures réalisées sur le fleuve Charente ont montré qu'environ 80 % des taxa présents dans une station étaient observés par cette méthode utilisant un râteau. L'efficacité de cette méthode a également été testée sur une des 8 stations étudiées (cf. Annexe 1).

Cette méthode reste en outre la seule qui permette une évaluation de l'occupation d'une station de grands cours d'eau par les macrophytes dans des conditions de profondeurs, d'écoulements et de transparence des eaux très variables.

A chaque campagne, les profils de points contacts sont complétés par l'observation à pied des marges moins profondes du cours d'eau (Figure 8). Les phanérogames ainsi que les bryophytes sont identifiés à l'espèce, tandis que les algues sont identifiées au genre. Les taxons prélevés ont été identifiés en s'appuyant sur divers ouvrages de taxonomie : Bourrelly (1966, 1968 et 1970) et Rodriguez et Vergon (1996) pour les algues, Cook (1990), De Langhe *et al.* (1983), Fare *et al.* (2001), Preston (1995), Preston et Croft (1997) et Tutin *et al.* (1964-1980) pour les phanérogames, Coudreuse *et al.* (2005) et Bailly *et al.* (2004) pour les bryophytes.

Cette méthodologie est également celle qui a été préconisée dans l'application de l'IBMR aux grands cours d'eau (AFNOR 2003).

Période d'échantillonnage

Les campagnes d'échantillonnage ont lieu lorsque le développement des végétaux est important et les débits des cours d'eau moyens à faibles, c'est-à-dire depuis la fin du printemps jusqu'à la fin de la période estivale (de mai à septembre). Du fait de la lourdeur de l'échantillonnage, seulement deux à trois campagnes sont réalisables par station durant cette période.

Des relevés complémentaires ont été effectués sur la station de Gardonne durant la période octobre-avril, de manière à obtenir un cycle complet de la végétation.

Les données hydrauliques tels que les débits moyens journaliers (QMNA) ont été fournis par la Banque Hydro.

III.1.1.3. Données floristiques antérieures existant sur la Dordogne et la Garonne

Peu de données précises sur la végétation de la Garonne et de la Dordogne antérieures au présent travail sont disponibles. C'est essentiellement grâce à des programmes récents d'évaluation de la qualité des cours d'eau ou de travaux sur l'hydrologie, que des données sur les macrophytes ont été recueillies (Cemagref 1982, Hache 2001, Bruneau 2002, Denuelle 2004, Laplace-Treyture 2004, McRea 2005).

Quelques travaux réalisés par ou sous l'égide de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne permettent de connaître les zones colonisées et les espèces présentes sur des linéaires importants de la Garonne (Agence de l'Eau Adour-Garonne (AEAG) 1998, Cazagnes 1997, Ferroni 1998, Ferroni 2000).

Sur la Dordogne, avec la création de l'Etablissement Public Interdépartemental de DORDogne (EPIDOR), différents suivis et études ont été menés et permettent de rassembler des données sur la végétation de ce cours d'eau (Pustelnik 1980, EPIDOR 1998; Guerri *et al.* 2003).

Enfin d'autres travaux sur des affluents de la Garonne apportent un éclairage sur la végétation aquatique présente dans le bassin versant (Decamps & Capblancq 1980, Association Girondine pour l'Expérimentation et le Développement des Ressources Aquatiques (AGEDRA) 1998, Rebillard *et al.* 2003).

Ces données floristiques antérieures, essentiellement qualitatives, permettront donc une comparaison avec les cortèges floristiques actuels, afin de caractériser la stabilité temporelle des assemblages. Ces études concernent souvent de longs linéaires ; il s'agira donc d'utiliser cette approche en linéaires pour compléter la méthode précise mais localisée des points contacts.

Tableau 2 : Traits biologiques testés et modalités associées.

Trait	Modalités	N°	Trait	Modalité	N°
Ramifications	Présence	1	Feuilles	Tubulaires ou capillaires	19
	Absence	2		Entières	20
Taille	Petite < 8cm	3	Racines adventives	Oui	21
	Moyenne 8-30 cm	4		Non	22
	Grande 30-100 cm	5	Mode de reproduction	Rhizome	23
	Très grande 100-500 cm	6		Fragmentation	24
Forme	Flottant (en surface ou submergé)	7		Bourgeons ou turions	25
	Ancré feuilles flottantes	8		Stolons	26
	Ancré feuilles submergées	9		Graines	27
	Ancré feuilles émergées	10	Cycle	Annuel ou bisannuel	28
	Ancré hétérophylle	11		Pérenne	29
Architecture	1 point de croissance basale	12	Feuillage persistant	Oui	30
	1 point de croissance apicale	13		Non	31
	Plusieurs points de croissance apicale	14	Amphibie	Oui	32
Surface des feuilles	Petite <1 cm²	15		Non	33
	Moyenne 1-20 cm²	16	Flexibilité	Faible <45°	34
	Grande 20-100 cm²	17		Moyenne 45-300°	35
	Très grande >100 cm²	18		Forte >300°	36

Tableau 3 : Traits associés à chaque espèce de phanérogames relevée : « 1 » signifie que le trait est présent pour cette espèce, « 0 » qu'il est absent. (Les codes espèces sont disponibles dans l'Annexe 2)

N°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36			
CER.DEM	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0			
EGE.DEN	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0			
ELO.CAN	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0		
LEM.GIB	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0			
LEM.MIN	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0		
LEM.TRI	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0		
LUD.SPX	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1		
MYR.SPI	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	
NAJ.MAR	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	
POT.CRI	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	
POT.NOD	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	
POT.PEC	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	
POT.PER	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	
RAN.FLU	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	
SCI.LAC	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1
SPA.EML	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1
SPA.ERE	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	
SPI.POL	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	
VAL.SPI	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	
ZAN.PAL	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	

III.1.2. Mesures de traits biologiques

III.1.2.1. Traits biologiques inter-spécifiques et conditions environnementales

Afin de relier la présence de certains traits biologiques aux conditions environnementales, douze traits potentiellement sélectionnés par des paramètres tels que la profondeur, le substrat, la distance à la rive et les vitesses de courant, ont été choisis (Tableau 2). La présence ou l'absence de chacun de ces traits pour chacune des espèces prélevées a été déterminée (Tableau 3) à partir de plusieurs ouvrages de taxonomie (Cook 1990, Tutin *et al.* 1964-1980, Preston & Croft 1997, Preston 1995, De Langhe *et al.* 1983, Fare *et al.* 2001) ainsi que d'études réalisées précédemment sur les traits biologiques des macrophytes (Bornette *et al.* 1994, Willby 2000). L'emploi du « codage flou » est courant dans les études sur les traits biologiques (également chez les invertébrés : Statzner *et al.* 1994), chaque trait étant souvent codé de 0 à 2 (0 pour absence du trait, 1 pour apparition occasionnelle du trait et 2 pour présence du trait). Dans notre analyse, nous simplifierons ce codage en « 0/1 », c'est à dire en présence/absence. Enfin, sur la base d'environ 1800 points contacts colonisés, la probabilité de présence ou d'absence de l'un des traits a été testée à l'aide d'une régression logistique (voir la partie traitement de données).

Dans cette analyse, seules les espèces de phanérogames ont été retenues. En effet, du fait d'une méconnaissance des traits de la plupart des cryptogames, les algues et les bryophytes n'ont pas été considérées. De plus, les bryophytes ne sont pas assez fréquentes sur les points contact pour que leur présence soit réellement significative.

III.1.2.2. Variabilité intra-spécifique de traits morphologiques : mesures in situ sur deux espèces de macrophytes

Pour évaluer l'éventuelle adaptation morphologique de la végétation aquatique aux contraintes environnementales, des traits fonctionnels ont été mesurés sur deux espèces de macrophytes. Les paramètres environnementaux testés sont la profondeur et la vitesse de courant, ces deux facteurs évoluant conjointement dans le lit de la rivière. L'effet de la nature du substrat a également été testé. *Myriophyllum spicatum* et *Ranunculus fluitans* ont été choisis du fait de leur large distribution, et donc de leur présence dans des zones aux profondeurs et aux vitesses de courant très différentes.

Les prélèvements ont été effectués sur la station de Gardonne qui présente des taux de recouvrements importants par la végétation et offre la possibilité d'échantillonner de nombreuses plantes dans des zones très différentes du lit.

Prélèvements

Les prélèvements ont été réalisés à Gardonne, sur une zone de 100 m de long en rive droite. Pour tester les différences dues à la profondeur et au courant, les macrophytes sont prélevés dans deux zones situées en rive droite :

- l'une près des berges présentant des profondeurs entre 0 et 50 cm de profondeur et des vitesses de 0 à 0,4 m.s⁻¹ avec une moyenne de 0,32 m.s⁻¹ (lors des prélèvements de juin)
- la deuxième un peu plus au large dans des profondeurs allant de 50 cm à 1m avec des vitesses de courant s'échelonnant de 0,35 à 0,71 m.s⁻¹ avec une moyenne de 0,58 m.s⁻¹ (au-delà de 1 m de profondeur, les plantes sont très difficiles à prélever dans leur intégralité, en particulier du fait de leur système racinaire très développé qu'il serait cependant indispensable à échantillonner.)

Dans chacune de ces zones, cinq individus ont été prélevés au hasard, système racinaire compris. On supposera que les plantes prélevées ont toutes le même âge (les jeunes boutures peu développées sont ignorées lors de l'échantillonnage). Les plantes choisies étaient isolées (pas d'autre individu proche) pour éviter les problèmes de compétition).

L'échantillonnage a été effectué durant les mois de juin et juillet 2003.

Traits mesurés

Les différents traits biologiques mesurés doivent refléter une adaptation fonctionnelle aux conditions du milieu. C'est pourquoi on a choisi de mesurer :

- la longueur totale de la plante
- la longueur moyenne des tiges
- la longueur moyenne et le poids sec des ramifications
- la longueur moyenne des entre-nœuds
- le nombre moyen et le poids sec des feuilles
- le poids sec de l'appareil végétatif épigé
- le poids sec de l'appareil racinaire

III.1.3. Acquisition des données mésologiques

Pour analyser le déterminisme de distribution et de développement des peuplements macrophytiques, le recueil des données biotiques doit être accompagné d'une description de l'habitat avec les paramètres abiotiques supposés être les plus pertinents.

III.1.3.1. Données hydrologiques / hydrauliques

Les données de vitesse de courant ont été obtenues en utilisant un Acoustic Doppler Current (ADCP) Profiler "Rio Grande" 1200 kHz de RD Instruments. Le principe de fonctionnement de ce courantomètre à effet Doppler est basé sur la propagation et la réflexion des ondes acoustiques sur des particules en suspension dans l'eau. L'ADCP permet l'obtention de champs de vitesses très précis sur l'ensemble d'un profil transversal de rivière. Il fournit en outre la bathymétrie et calcule à partir de ces données le débit du cours d'eau.

L'ADCP, encore peu utilisé dans les cours d'eau et le plus souvent uniquement pour des études hydrauliques, permet d'acquérir des données fiables et beaucoup plus nombreuses qu'un courantomètre classique, avec un gain de temps non négligeable (ex : une traversée de rivière peut permettre en 10 min l'acquisition de plus de 1000 valeurs réparties sur l'ensemble du profil en travers).

Néanmoins, les limites de cet appareil ne permettent pas d'obtenir des résultats satisfaisants dans les faibles profondeurs (inférieures à 50 cm) et pour des vitesses de courant réduites, c'est-à-dire lors des périodes d'étiage extrême. Dans ces cas, un courantomètre électromagnétique Flo-Mate 2000 (Marsh McBirney) monté sur une perche a été utilisé. Des mesures ont été réalisées tous les 10 m à 3 profondeurs différentes (20, 40 et 80% de la profondeur à partir du fond).

Ces données ont été complétées par les données de la banque Hydro, pour obtenir en particulier des chroniques de débits sur l'ensemble de la période d'étude.

III.1.3.2. Substrat apparent

Le substrat apparent a été estimé directement lorsque la transparence et la profondeur de l'eau le permettaient et indirectement (par l'intermédiaire d'une caméra étanche ou du râteau) lorsqu'une observation directe visuelle n'était pas possible.

Cinq classes de substrat ont été retenues en s'appuyant sur des granulométries existantes et normalisées (Association Française de NORmalisation (AFNOR) 1998, 2003b)

- 200 mm < Blocs/Dalle
- 20 mm < Galets < 200 mm
- 2 mm < Graviers < 20 mm
- 0,2 mm < Sables < 2 mm
- Limons < 0,2 mm

Dans chacune des stations étudiées, une partie du lit est constituée d'un substrat qualifié de « dalle » et qui correspond à des affleurements de la roche mère, en l'occurrence de la molasse. Ces affleurements déterminent de brusques variations de profondeur.

III.1.3.3. Données physico-chimiques

Les paramètres physico-chimiques (pH, température, oxygène dissous, conductivité) ont été mesurés une fois par campagne de même qu'une mesure de la transparence au disque de Secchi. Deux litres d'eau ont également été prélevés à chaque campagne pour être analysés au laboratoire. On y mesure en particulier les différentes formes de l'azote (nitrates, nitrite, azote ammoniacal, azote Kjehdal) et du phosphore (orthophosphates, phosphore total).

Ces mesures ont pu être complétées par les données de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne lorsqu'une station de suivi de la qualité des eaux se trouvait à proximité de la station d'étude.

III.1.3.4. Relevés topographiques

Des acquisitions topographiques ont été nécessaires pour tester la possibilité de transposer des méthodes de caractérisation de la morphologie et du fonctionnement hydraulique des petits cours d'eau mises au point par l'équipe Hydrologie Hydraulique du Cemagref de Lyon sur de petits cours d'eau (Navratil 2005) à de grands cours d'eau.

Afin de modéliser les grandeurs hydrauliques (hauteurs, débits, vitesse), des mesures topographiques ont été effectuées sur des tronçons de rivière en mars 2005. Selon la méthode préconisée pour les petits cours d'eau, le tronçon doit être de 20 fois la largeur du cours d'eau pour représenter la diversité des faciès de la rivière. Dans le cas de grands cours d'eau, les tronçons modélisés représentent seulement environ 12 à 15 fois la largeur étant donnée la lourdeur des relevés à effectuer. Le but de ces mesures étant essentiellement de pouvoir modéliser la station étudiée (de 100 à 200 m de long) et non de représenter tous les types de faciès.

La méthode associe deux techniques :

- La topographie des berges relevée au tachéomètre (tachéomètre laser Leica TC305). Différents points caractéristiques sont relevés : le Fleur d'Eau (FE) correspond au point de jonction entre la surface de l'eau et la paroi du lit, le Bord de Berges (BB) correspond à une baisse significative de la pente de la berge, le Haut de Berge (HB) se situe au niveau de la plaine d'inondation (Figure 9). Les deux derniers points BB et HB sont relevés au moins sur la berge la plus basse de manière à déterminer le débit de plein bord.
- La bathymétrie du lit mouillé extraite des mesures ADCP, le raccordement des deux mesures devant se faire au niveau des « Fleurs d'Eau ».

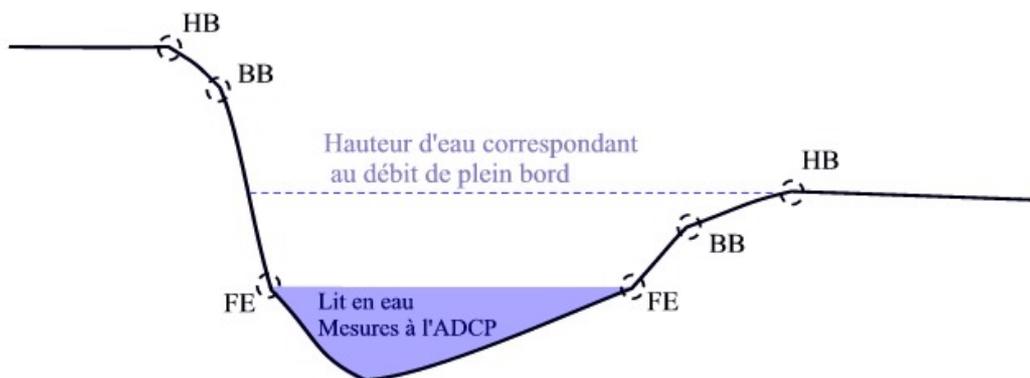


Figure 9 : Section en travers d'un cours d'eau et points relevés au tachéomètre. BB : Bord de Berge, HB : Haut de Berge, FE : Fleur d'Eau (modifié d'après Navratil 2005).

III.1.3.5. Mesures de vitesses intra-herbiers

De manière à évaluer l'impact de la présence d'un herbier de macrophytes sur les écoulements, des mesures intra-herbiers ont été réalisées. La série de mesures a été effectuée sur Gardonne (voir la présentation des sites), site où la végétation est la plus développée, et donc la plus susceptible d'illustrer les modifications de vitesses de courant.

Les mesures ont été effectuées dans des herbiers formés par les deux espèces de macrophytes les plus abondantes, et parmi les plus volumineuses de la Dordogne et la Garonne : *Ranunculus fluitans* et *Myriophyllum spicatum*. Les individus au sein desquels les mesures ont été réalisées, ont été choisis de façon à être isolés d'autres herbiers et situés dans une zone où les écoulements sont rectilignes.

Les renoncules ont été choisies dans deux classes de profondeurs et de vitesses de courant en rive droite : moins d'un mètre de profondeur (vitesses de 0,03 à 0,20 m.s⁻¹) et plus d'un mètre (0,13-0,31 m.s⁻¹) sur substrat galets. Dans les profondeurs plus importantes, la plante se déformant sous l'effet du courant devient moins volumineuse et se couche sur le substrat parallèlement au courant (Dawson 1988). Cinq pieds ont donc été choisis dans chacune de ces classes.

Enfin, cinq myriophylles ont été choisis en rive droite dans moins de 1 m de profondeur (vitesses de courant entre 0,07 et 0,27 m.s⁻¹) pour être comparés aux renoncules.

Les mesures de vitesses ont été effectuées à chaque fois à 5 niveaux de l'axe longitudinal de la plante (Figure 10a.) :

- 1 m en amont de la plante pour connaître le courant arrivant,
- au pied de la plante,
- au premier tiers de la longueur de la plante,
- au deuxième tiers de la longueur,
- à l'extrémité aval de la plante.

A chacun de ces niveaux, les vitesses de courant ont été mesurées à 4 profondeurs (à partir de la surface) : 90, 80, 60 et 20 % de la profondeur (Figure 10b.). Seuls les profils longitudinaux et verticaux seront donc étudiés et non les variations latérales.

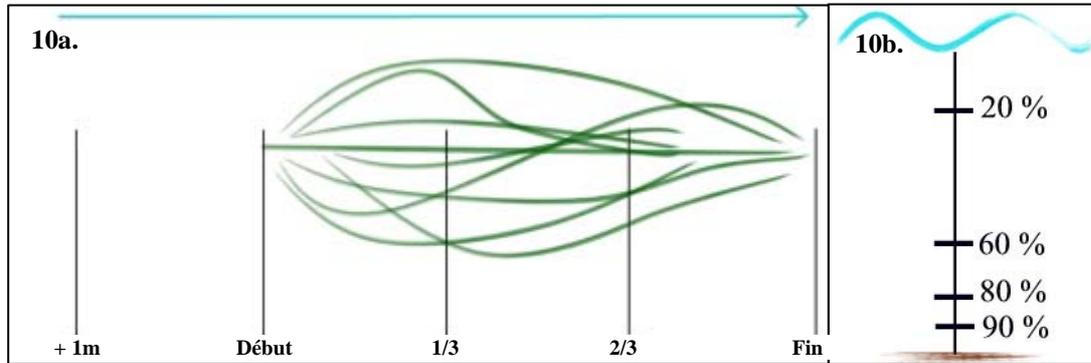


Figure 10 : Points de mesures des vitesses de courant au sein de chaque individu. 10a. Vue de dessus de la plante. 10b. Profondeurs des mesures dans la colonne d'eau.

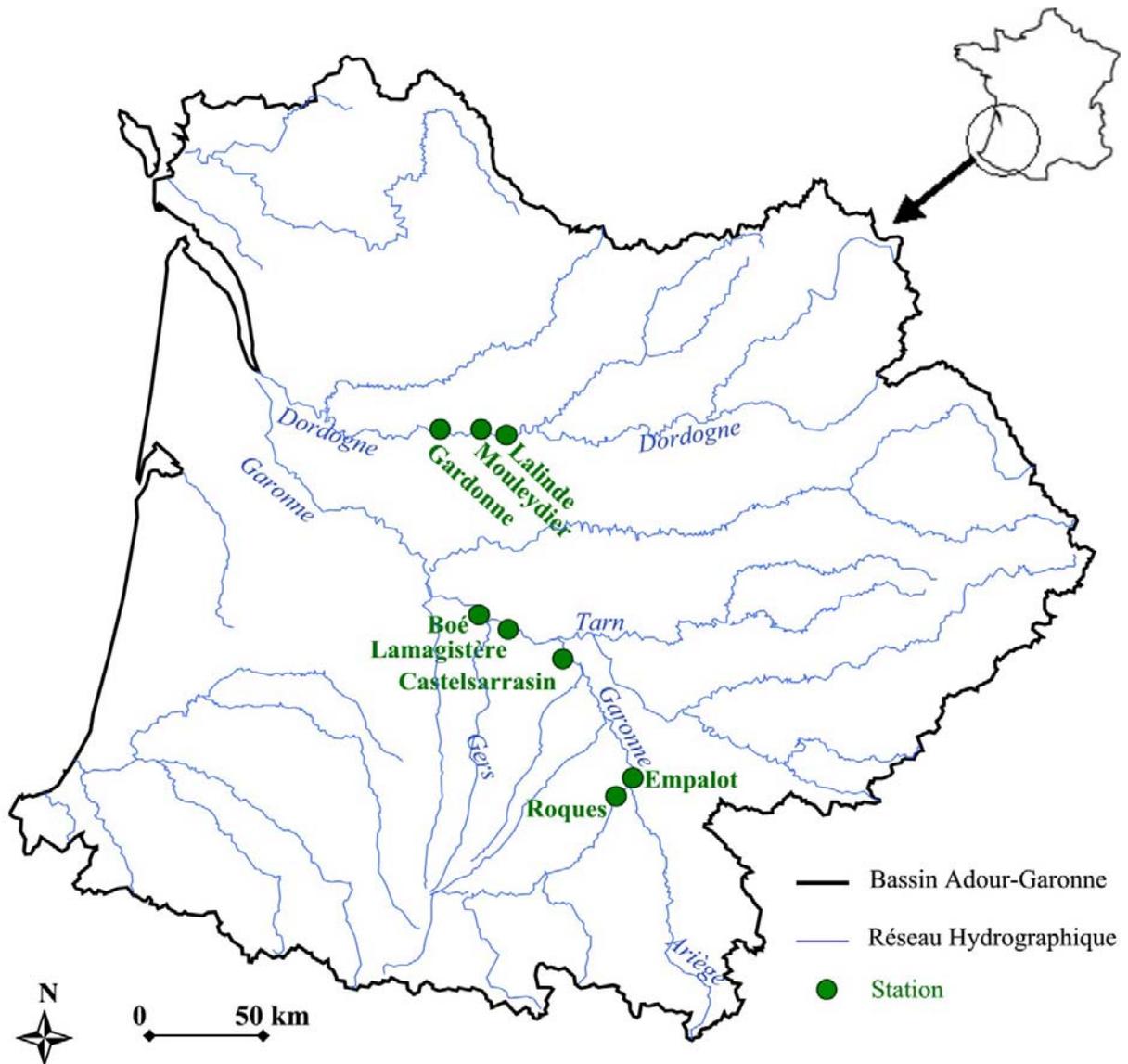


Figure 11: Localisation des stations étudiées

III.2. Sites d'étude et particularités en terme de régulation

Pour appliquer la méthodologie choisie et décrite précédemment, des stations d'études ont été recherchées sur les zones aval de la Garonne et de la Dordogne. Le choix de ces sites devait prendre en compte des impératifs liés au plan d'échantillonnage tels que :

- Trouver des stations comparables du point de vue du faciès de la station (toutes les stations se situent dans des tronçons rectilignes du cours d'eau, et dans des zones de plats courants, avec éventuellement des faciès de hauts fonds),
- Choisir des sites appartenant de préférence déjà à des réseaux de suivi de qualité et de quantité des eaux de surface (stations du Réseau RNB, de la Banque Hydro) ou de suivi de peuplements macrophytiques lors de prélèvements antérieurs.

La localisation des stations a néanmoins dû tenir compte des contraintes de terrain telles que la rareté des zones à macrophytes en grands cours d'eau (en particulier sur la Garonne) et les problèmes d'accès au lit de la rivière avec le matériel nécessaire aux prélèvements.

Enfin, suivant l'objectif premier engagé sur l'impact des discontinuités, ces stations ont été placées de manière à encadrer des barrages ou des confluences. Cette dernière contrainte ne modifie pas l'intérêt de ces stations dans le cadre d'une étude des déterminants spatio-temporels des peuplements de macrophytes.

Huit stations ont ainsi été choisies, cinq sur la Garonne et trois sur la Dordogne (Figure 11).

III.2.1. Deux cours d'eau régulés

III.2.1.1. La Garonne

III.2.1.1.1. Présentation/caractéristiques

La Garonne prend sa source en Espagne à 1870 m d'altitude au val d'Aran et traverse ensuite les départements de la Haute-Garonne, du Tarn-et-Garonne, du Lot-et-Garonne et de la Gironde. Après 525 km, elle conflue avec la Dordogne pour former la Gironde.

La Garonne draine un bassin versant de 56 000 km². Ses principaux affluents sont l'Ariège en amont de Toulouse et le Tarn au niveau de la retenue de Malause en amont de la centrale nucléaire de Golfech (Steiger & Corenblit 2000).

On peut distinguer le bassin supérieur de la Garonne entre Ariège et Tarn où se trouvent 3 de nos stations, et la Garonne moyenne entre la confluence avec le Tarn et Castets où sont situées les deux stations les plus aval.

- Dans le bassin supérieur, au sortir de la chaîne pyrénéenne, la Garonne s'encaisse dans des accumulations de cailloutis et de molasse, produits de l'érosion des Pyrénées. La pente dans ce tronçon y est toujours inférieure à 1‰ et la largeur du lit est en moyenne de 150 m. En aval de Toulouse, la plaine d'inondation devient très large et occupe un espace de 2 à 4 km de largeur contre seulement 250 m en amont de Toulouse. Le régime de la Garonne y est pluvio-nival
- Après la confluence avec le Tarn, la Garonne double son module. Le régime devient pluvio-thermal-océanique et la pente y est inférieure à 0,5 ‰. La plaine alluviale s'inscrit toujours dans son encaissement molassique, parfois calcaire qui affleure dans son lit mineur. En aval de la confluence avec le Tarn, le cours d'eau est fortement anthropisé (méandres fixés, berges consolidées).

Hydrologie de la Garonne :

Dans la partie du bassin supérieur, la Garonne a un caractère torrentiel avec des terrains plutôt imperméables et des pentes encore fortes. Le domaine montagnard pyrénéen nourrit de gros débits qui provoquent des crues dans les secteurs aval en particulier en amont du Tarn. D'après Steiger & Corenblit (2000), ces crues peuvent être :

- Méditerranéennes : crues d'automne provoquées par des vents du sud-est amenant des pluies orageuses en particulier sur le Tarn ;
- Océaniques classiques : crues d'hiver liées aux perturbations atlantiques, elles ne sont pas les plus fortes mais durent plus longtemps ;
- Océanique-pyrénéennes : s'exprimant de mi-avril à mi-juillet, ces crues sont provoquées par des pluies sur les reliefs pyrénéens et provoquent les crues les plus importantes sur la Garonne.

III.2.1.1.2. Confluence Garonne/Ariège

L'Ariège est une rivière de 170 km de long qui prend sa source dans les Pyrénées. Son débit moyen annuel au niveau de la confluence est de $50 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ environ mais atteint $113 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en moyenne au mois de mai. Ces débits ne sont pas négligeables étant donné que le débit de la

Garonne au même endroit est de $190 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en moyenne annuelle. D'après le réseau de suivi de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, les eaux apportées par l'Ariège sont globalement de bonne qualité et sont au moins d'aussi bonne qualité que les eaux de la Garonne. Cette estimation correspond au Système d'Evaluation de la Qualité des Eaux SEQ-Eau qui prend en compte différents paramètres physico-chimiques en les rassemblant par type d'altération en regard des usages.

III.2.1.1.3. Retenue de Malause

Au niveau de la confluence avec le Tarn, des aménagements construits sur la Garonne créent la retenue de Malause d'une surface de 420 ha (Figure 13). Le barrage de Malause « au fil de l'eau », mis en eau en 1972, dévie une partie des eaux de la Garonne vers le complexe hydroélectrique et nucléaire de Golfech. Afin de refroidir son condenseur, la centrale nucléaire prélève au maximum $7 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, à partir du canal détourné de la Garonne. 80 % de ces faibles prélèvements sont restitués à la Garonne en aval de la centrale à des températures ne devant pas excéder 28°C (exception faite des périodes de canicule, où une dérogation spécialement établie autorise des rejets d'eau maximum 30°C).

La retenue de Malause crée une rupture dans l'hydrodynamisme et la géomorphologie du cours d'eau en ralentissant les masses d'eau et en induisant une sédimentation importante de matières minérales et organiques, d'autant qu'elle constitue un exutoire du bassin industriel du Tarn, de l'agglomération toulousaine et du bassin agricole amont (ECOBAG 2005).

Ces conditions particulières ont permis l'installation dans la retenue d'importants herbiers de macrophytes constitués d'espèces classiquement trouvées sur la Garonne (*Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton nodosus*) ainsi que d'espèces plus typiques de milieux lenticules (*Vallisneria spiralis*, *Ceratophyllum demersum*). (Investigations ECOBAG 2004).

III.2.1.1.4. Confluence avec le Gers

Le Gers est une rivière de 178 km qui se jette dans la Garonne en amont d'Agen. Ses apports sont relativement faibles, son débit moyen annuel étant de $7,2 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ au niveau de la confluence, alors que la Garonne au même endroit a un débit moyen annuel de $406 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ environ. Le Gers ne modifie donc pas de manière importante l'hydrologie de la Garonne, mais est susceptible de charrier des organismes vivants, des matières en suspension ou encore des éléments nutritifs.

III.2.1.2. La Dordogne

III.2.1.2.1. Présentation/caractéristiques

La Dordogne naît de la réunion de deux ruisseaux, la Dore et la Dogne sur les pentes ouest du Puy de Sancy à 1727 m d'altitude dans le Massif Central. Longue de 490 km, la Dordogne draine dans sa partie supérieure les eaux des Massifs d'Auvergne par un ensemble dense d'affluents (Doustre, Luzège, Triouzoune, Diège, Rhue). Plus en aval, ses principaux affluents sont la Cère et la Vézère.

Le bassin versant de 24 000 km² regroupe des terrains de natures différentes. Les terrains primaires (granite, gneiss, schistes) représentent environ 60 % de la surface. Les terrains volcaniques (basaltes) présents dans la chaîne d'Auvergne constituent 20 % du bassin. Enfin les terrains calcaires et sédimentaires s'étendent sur 20 % essentiellement dans le bassin inférieur où sont situés les sites d'études. Dans le lit de la rivière, on retrouve des affleurements de molasse de l'Eocène au niveau de Gardonne, puis des affleurements du Maestrichien à Mouleydier et du Campanien à Lalinde (Rebouillat 1979).

Le climat du bassin de la Dordogne est essentiellement océanique (excepté dans le haut bassin où il prend un caractère continental et montagnard). Les précipitations y sont relativement abondantes (1190 mm en moyenne sur l'année au niveau de Tulle) avec un maximum très marqué en hiver et un second au printemps (mai), que l'on retrouve également dans le régime hydrologique.

Les crues sont essentiellement des crues d'hiver, avec des crues décennales correspondant à des débits de 2 208 m³.s⁻¹ (Masson 1998). En raison de son climat et de son relief, le bassin de la Dordogne a été équipé d'une série de barrages hydroélectriques durant le 20^{ème} siècle (Figure 12). Ces retenues réduisent le débit de pointe des crues moyennes mais n'ont pas d'incidence majeure sur les très fortes crues.

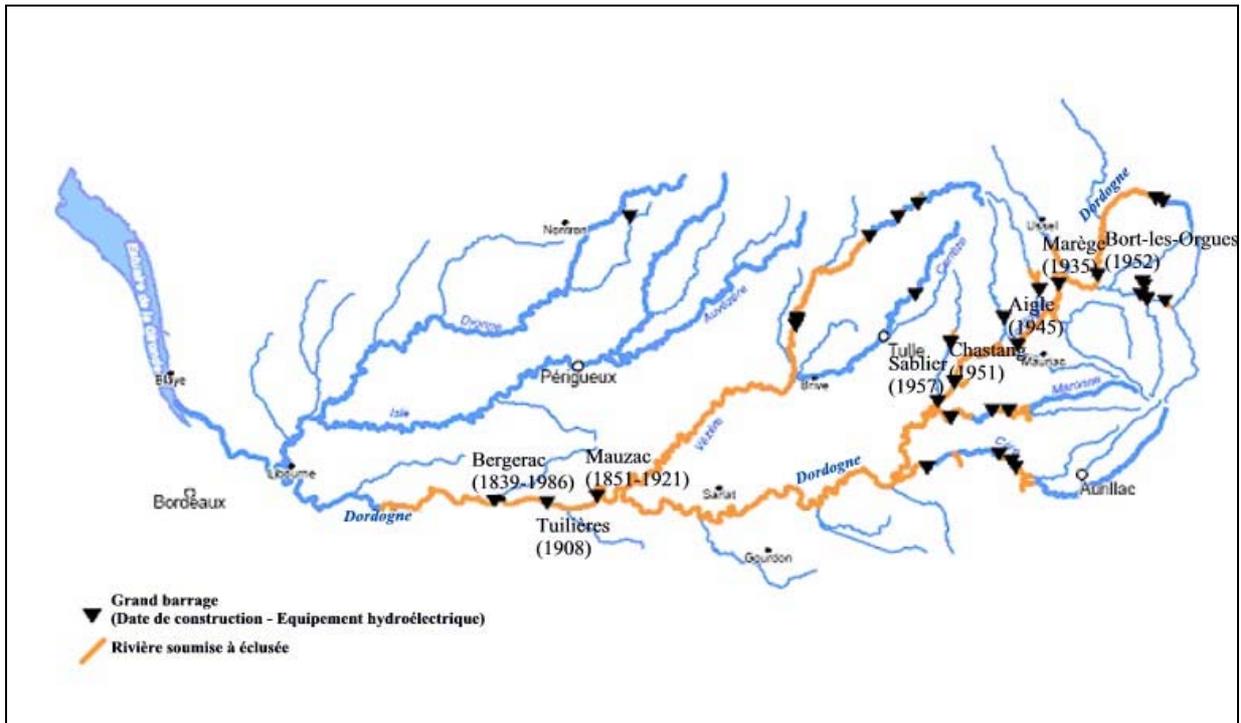


Figure 12 : Les barrages de la Dordogne.

III.2.1.2.2. Barrage de Tuilières

Construit au niveau de la commune de Tuilières, c'est un barrage "au fil de l'eau". Ce barrage mobile de 19,3 m de hauteur et de 105 m de longueur crée une retenue de 5 millions de m³ s'étendant sur 75 ha (Masson 1998). Il est prolongé par une centrale produisant en moyenne 142 millions de kWh par an et possède également un ascenseur à poissons.

Contrairement aux aménagements de grande taille, les petites centrales hydrauliques comme celle de Tuilières ne possèdent en général pas de retenues d'eau importantes permettant de faire de la production de pointe. Dans la plupart des cas, le barrage a pour unique fonction de garantir le niveau d'eau constant nécessaire au fonctionnement de la prise d'eau (destinée au fonctionnement hydroélectrique du barrage).

III.2.1.2.3. Barrage de Bergerac

Le barrage de Bergerac est également un barrage "au fil de l'eau". Il a été construit en 1839 et est équipé d'aménagements hydroélectriques depuis 1986. Une passe à poissons a également été aménagée sur le barrage. La retenue d'eau créée en amont représente 2,6 millions de m³.

Du fait de ses faibles dimensions et de son fonctionnement au fil de l'eau, ce barrage n'a qu'une faible influence sur les régimes hydrologiques.

III.2.2. Caractéristiques des huit stations d'étude

Toutes les stations étudiées se situent dans la même hydro-écorégion : les coteaux aquitains (Wasson *et al.* 2002) caractérisés par une « région de collines incisée de vallées parfois très larges » et qui « bénéficie d'un climat océanique ».

Le tableau 4 synthétise les caractéristiques des 8 stations. Issu à la fois de données préexistantes et des résultats des différentes campagnes, il fait ici l'objet d'une première présentation, mais les résultats qu'il contient seront analysés et discutés en détail dans la partie B (résultats). L'Annexe 3 présente également des fiches pour chacune de ces stations.

Tableau 4: Synthèse des caractéristiques des huit stations étudiées obtenues à partir des campagnes de mai à octobre de 2003, 2004 et 2005 (G = Gardonne, M = Mouleydier, Lal = Lalinde, B = Boé, Lam = Lamagistère, C = Castelsarrasin, P = Portet, R= Roques).

		G	M	Lal	B	Lam	C	P	R
Profondeur (m)	Moy	1,1 ± 0,6	1,4 ± 0,8	1,9 ± 1,2	1,5 ± 0,7	1,6 ± 0,8	1,3 ± 0,5	1,3 ± 0,6	0,8 ± 0,4
	Max	2,6	3,2	4,2	3,5	3,5	2,8	4	1,9
Vitesse (cm.s⁻¹)	Moy	72,9 ± 40,4	72,8 ± 26,6	44,1 ± 17,4	66,8 ± 34,7	48,9 ± 27,4	49,6 ± 27,8	55,3 ± 20,7	49,6 ± 26,1
	Max	165,6	145,6	84,3	179,9	136,1	137,2	138,5	161,3
Module¹ (m³.s⁻¹)		275	274	255	411	404	200	191	129
Largeur (m)		92 ± 15	82 ± 13	174 ± 18	86 ± 10	127 ± 17	110 ± 12	174 ± 22	106 ± 14
Rang de Strahler		6	6	6	7	7	7	7	6
% Vase Limons (V)		0	0,2	0,2	0,3	0,5	0,3	1,2	0
% Sable (S)		9,9	2,8	0,6	7,9	7,7	1,2	5,4	18,6
% Galets (G)		38,1	28,2	0,7	25,1	39,6	9,7	21,9	53,6
% Dalle (D)		52,0	68,8	98,5	66,0	52,2	88,8	71,5	27,8
NO₃ mg.l⁻¹		7,0 ± 2,4	4,9 ± 2,2	4,8 ± 2,3	6,4 ± 1,6	5,6 ± 1,4	6,8 ± 1,9	3,2 ± 0,6	2,3 ± 0,3
NO₂ mg.l⁻¹		0,07 ± 0,03	0,05 ± 0,02	0,04 ± 0,02	0,10 ± 0,04	0,12 ± 0,03	0,19 ± 0,14	0,05 ± 0,01	0,04 ± 0,01
NH₄ mg.l⁻¹		0,06 ± 0,05	0,08 ± 0,04	0,06 ± 0,04	0,08 ± 0,03	0,11 ± 0,06	0,07 ± 0,03	0,05 ± 0,02	0,05 ± 0,02
P total mg.l⁻¹		0,06 ± 0,02	0,07 ± 0,05	0,05 ± 0,01	0,1 ± 0,03	0,12 ± 0,06	0,11 ± 0,03	0,06 ± 0,02	0,04 ± 0,01
pH		7,7 ± 0,2	7,8 ± 0,4	8,1 ± 0,3	7,9 ± 0,2	8,2 ± 0,2	8,1 ± 0,4	8,3 ± 0,4	8,4 ± 0,2
Conductivité (µS.cm⁻¹)		192,5 ± 74,0	216,9 ± 36,3	200,9 ± 35,8	291, ± 9,0	277,7 ± 49,5	266,2 ± 52,0	221,1 ± 40,0	229,4 ± 38,6

¹ Débit moyen inter-annuel sur une période de référence. Cette valeur est obtenue en calculant la moyenne pondérée des 12 écoulements mensuels moyens, sur l'ensemble de la période connue.

III.2.2.1. Garonne

III.2.2.1.1. Roques s/ Garonne

Cette station est située en amont de Toulouse et plus particulièrement en amont (4,2 km) de la confluence Garonne-Ariège. Elle fait 100 m de long (3 transects) pour 106 m de large en moyenne. C'est la station la moins profonde avec 0,8 m de profondeur moyenne sur l'ensemble des campagnes d'été. Cette station est également caractérisée par un substrat composé essentiellement de galets (Tableau 4).

III.2.2.1.2. Portet

La station de Portet se situe 3,3 km en aval de la confluence Garonne-Ariège. Elle comporte également trois profils de prélèvements. Plus large que celle de Roques (174 m en moyenne), cette station est aussi plus profonde (jusqu'à 4 m de profondeur). Les affleurements molassiques (« Dalle ») forment l'essentiel du substrat de cette station. Une station du réseau de suivi de la qualité et de la quantité des eaux superficielles (RNB Adour-Garonne) se trouve à la hauteur de la station.

III.2.2.1.3. Castelsarrasin

La station de Castelsarrasin est située 6,5 km en amont de la confluence Garonne/Tarn et donc en amont de la retenue de Malause, dans un tronçon de la Garonne qui n'est plus sous influence de la retenue (Figure 13). Sa profondeur moyenne est comparable aux autres stations (1,3 m), mais les profondeurs du faciès de ce tronçon sont hétérogènes du fait de la présence de dalle aux niveaux irréguliers.

III.2.2.1.4. Lamagistère

Cette station, se situe à hauteur de la commune de Lamagistère, 1,6 km en aval de la confluence de la Garonne et du canal dérivé de la Garonne qui sert à alimenter le complexe hydroélectrique de Golfech (Figure 13). Une partie de la rive droite de cette station longeant le village de Lamagistère, a été empierrée. Avec une profondeur moyenne de 1,6 m, et une largeur moyenne de 86 m, cette station, comme la plupart des autres, possède un substrat majoritairement formé d'affleurements de molasse (52 %) et de galets (40 %).

Echantillonnée depuis 2002 pour ses macrophytes, cette station est également suivie pour la qualité et la quantité des eaux de surface.

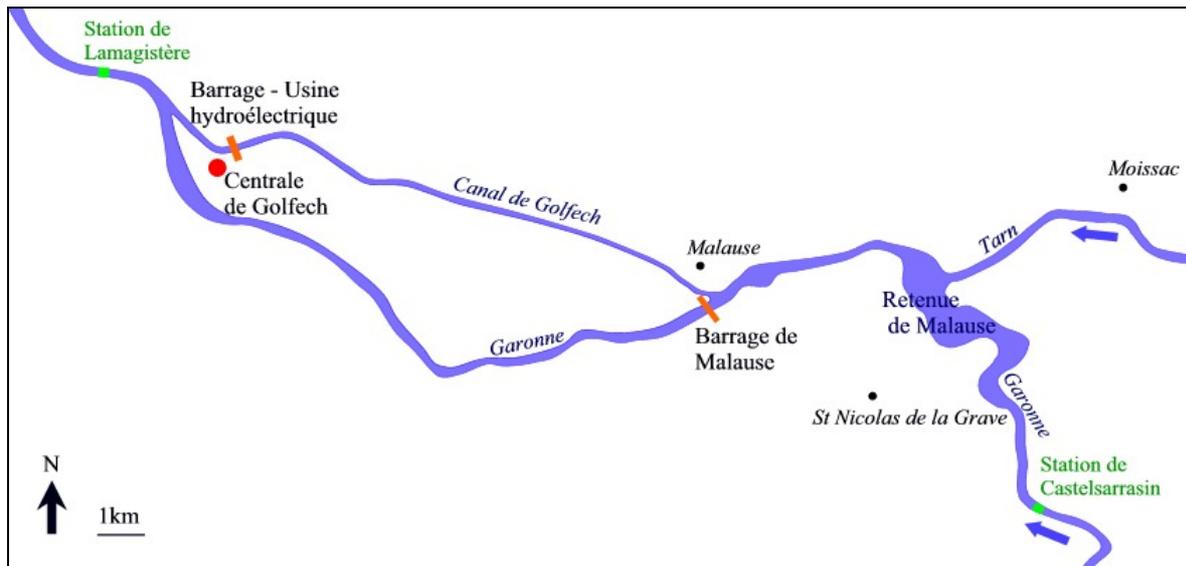


Figure 13 : Fonctionnement de la confluence Garonne/Tarn et de la retenue de Malausc et localisation des stations de Lamagistère et de Castelsarrasin.

III.2.2.1.5. Boé

Cette station se situe en aval direct de la confluence Garonne/Gers et en amont d'Agén pour éviter les rejets éventuels de cette ville. Néanmoins des rejets en amont de la station (station d'épuration de St Pierre de Gaubert à 4 km en amont) rendent la qualité trophique des eaux de cette station moins bonne que celle des autres stations. Trois transects ont été placés sur cette station de 86 m de large en moyenne. Avec une profondeur moyenne comparable à celle des autres stations, Boé présente un substrat essentiellement constitué de dalle (66 %).

III.2.2.2. Dordogne

III.2.2.2.1. Lalande

Cette station est située à 7,8 km en amont du barrage de Tuilières, de manière à ne pas être dans la zone d'influence du barrage. Cette station particulièrement large (174 m en moyenne) a la particularité d'avoir un substrat composé quasiment exclusivement de dalle (98 %). Avec trois transects, cette station très encaissée est échantillonnée depuis 2003.

III.2.2.2.2. Mouleydier

La station de Mouleydier se trouve à 1,6 km en aval de la chute de Tuilières. Large de seulement 82 m, cette station possède cinq profils et s'étend donc sur 200 m. Son substrat est constitué essentiellement de dalle (presque 70 %).

Cette station est suivie depuis 2001 pour ses peuplements de macrophytes, dans le cadre .

Cette station n'appartenant pas à d'autres réseaux de suivi, on pourra se reporter aux données de la station de Bergerac (une dizaine de kilomètres en aval) s'agissant des mesures de débits. S'agissant des mesures de qualité, les données de Bergerac ne seront utilisables qu'à titre indicatif, du fait de l'évolution rapide des conditions chimiques en particulier aux abords d'une agglomération.

III.2.2.2.3. Gardonne

La station de Gardonne est située à 11,7 km en aval du barrage de Bergerac. Cinq profils ont été placés sur cette station, qui mesure 200 m long pour 92 m de large en moyenne. Comme dans les autres stations de la Dordogne, le substrat est composé essentiellement de dalle (52 %) et de galets. La qualité de l'eau y est bonne, malgré un taux de nitrates relativement élevé (7,0 mg.L⁻¹ en moyenne sur les mois d'été).

Les peuplements de macrophytes de cette station sont suivis depuis l'année 2000. Des données de qualité et de quantité des eaux de surface sont également disponibles, Gardonne appartenant aux réseaux RNB, Banque Hydro.

III.3. Traitement de données et modélisation

La mise en forme puis le traitement statistique des données acquises aux différentes échelles visent à faire apparaître des classes d'individus (III.3.1.1), à expliquer la structure des données relevées (III.3.1.2) puis à explorer les régressions entre des paramètres abiotiques et biotiques par une approche descriptive (III.3.1.3). Des régressions permettent ensuite d'expliquer les variables biologiques par les paramètres abiotiques (III.3.1.4). Les analyses de similarité (III.3.1.5) permettent de vérifier la pertinence statistique des assemblages et d'envisager leur déterminisme. Bien évidemment, l'ensemble des relations pré-établies sont testées statistiquement (III.3.1.6). Enfin, le traitement des données hydrauliques (III.3.2.1 et III.3.2.2.) ainsi que la définition de descripteurs hydrauliques (III.3.2.3) et la modélisation hydraulique (III.3.2.4) permettent d'inférer d'une station d'étude à un modèle de relations hydrologie-macrophytes en grands cours d'eau aux différentes échelles spatio-temporelles.

III.3.1. Traitement statistique des données floristiques et mésologiques

III.3.1.1. Classification Ascendante Hiérarchique (CAH)

Des classifications ascendantes hiérarchiques ont également été utilisées afin de réaliser des typologies d'individus. Cette méthode effectue une classification de manière ascendante en regroupant les deux individus les plus proches et en itérant cette opération de manière à représenter le regroupement complet sous la forme d'un dendrogramme ou arbre de classification. La méthode d'agrégation utilisée est celle de Ward selon des distances euclidiennes. Ces analyses ont été menées à l'aide des logiciels R et PC-Ord (McCune & Mefford 1999).

III.3.1.2. Analyses multivariées

L'étude d'écosystèmes et en particulier des relations Milieu/Espèces à travers différentes dimensions d'espace et de temps conduit à un ensemble complexe de données qui sont par nature multivariées. Pour explorer la structure de ces données, différentes analyses multivariées sont utilisables.

Analyses en Composantes Principales

L'Analyse en Composantes Principales (ACP) est une analyse multivariée à un tableau utilisée classiquement pour représenter des données dans un sous-espace. En ACP, on considère des variables continues et la dimension de l'espace est égale au nombre de variables.

Analyses inter et intra-classes

L'ACP est le plus souvent réalisée sur des tableaux dont les lignes (individus) représentent des relevés mésologiques et floristiques tandis que les colonnes (variables) se rapportent à des variables environnementales (profondeur, vitesse de courant...) ou des espèces végétales. A chaque ligne du tableau on peut donc faire correspondre des informations qualitatives concernant son appartenance à telle ou telle station et /ou date d'échantillonnage. Les analyses inter- et intra-classes proposées par Doledec et Chessel (1987 et 1989) permettent la prise en compte *a priori* de ces informations.

- L'analyse inter-classes met l'accent sur ce qui différencie les classes (maximise la variance inter-classes). Elle réalise l'analyse d'une matrice des moyennes par classes et

par variables. On obtient ainsi une carte factorielle des centres de gravité de chaque classe sur laquelle sont projetés les individus de la matrice initiale en individus supplémentaires.

- L'analyse intra-classes recherche ce qui est commun aux classes (maximise la variance intra-classes).

L'avantage de cette méthode est qu'elle est applicable à n'importe quel type d'analyse (ACP, AFC, ACM). Lors d'une analyse inter-classes, on pourra également tester la significativité des différences entre les groupes avec un test de permutation classique.

III.3.1.3. Couplages de tableaux

En écologie, il est souvent nécessaire d'analyser simultanément plusieurs tableaux de données (cas classique de couplage d'un tableau de données environnementales et d'un tableau faune/flore). Différentes méthodes développées dans ce but ont été utilisées dans notre étude. Ainsi, l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC) (ter Braak 1986), aussi connue sous le nom d'Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI), permet de représenter les variables d'un tableau sur des axes qui sont des combinaisons des variables du 2^{ème} tableau. En pratique, on couple une AFC (ici, sur un tableau floristique) et une ACP normée (sur un tableau de données du milieu). Parmi les autres méthodes utilisées pour le couplage de deux tableaux, l'analyse de co-inertie (Dolédec & Chessel 1994, Chessel & Mercier 1993) qui réalise une double analyse d'inertie des tableaux, est également très courante en écologie. Elle est plus générale que l'ACC et autorise le couplage de différentes analyses multivariées de base telles l'ACP, AFC, l'ACM... Contrairement à l'ACC elle permet également la prise en compte de variables qualitatives dans les données du milieu. Cette méthode est en outre préférable à l'ACC lorsque le nombre de relevés est faible par rapport à celui de variables. Pour ces différentes raisons, ce sont donc des analyses de co-inertie qui ont été choisies pour mettre en évidence les relations paramètres environnementaux-espèces à l'échelle des sites.

L'ensemble de ces méthodes a été employé à l'aide du package ADE4 (Thioulouse *et al.* 1997) développé sous R (R-Development-Core-Team 2005) pour analyser les données de végétation aquatique récoltées sur la Garonne et la Dordogne.

III.3.1.4. Régression logistique

Les régressions logistiques ont été réalisées à l'aide de SAS 8.02 (SAS Institute 1999) pour évaluer l'importance relative de différents paramètres environnementaux qui peuvent permettre de prédire la présence de macrophytes. Les régressions logistiques utilisant un lien logit sont classiquement utilisées pour prédire la présence/absence de la faune ou de la flore (Riis *et al.* 2001). Cette analyse multivariée permet d'identifier les relations entre les facteurs physiques (tels que la profondeur, la distance à la rive, les vitesses de courant...) et la présence (1) ou l'absence (0) de macrophytes.

Le modèle suivant a été utilisé :

$$g(p) = \log(p/(1-p)) = \beta_0 + \beta_1 \text{distance à la rive} + \beta_2 \text{profondeur} + \beta_3 \text{vitesse} + \beta_4 \text{substratV} + \beta_5 \text{substratS} + \beta_6 \text{substratG} + \beta_7 \text{substratD} + \beta_8 \text{substratSV} + \beta_9 \text{substratGV} + \beta_{10} \text{substratGS} + \beta_{11} \text{substratDS} + \beta_{12} \text{substratDG}$$

Avec :

substratV : sédiments fins (vase, limons)

substratS : substrat mobile (sables, graviers)

substratG : substrat de taille moyenne (galets)

substratD : substrat non mobile (dalle, blocs)

substrat DG, DS, GS, GV, SV : associations de deux de ces 4 classes de substrat

La régression logistique est suivie d'un test du χ^2 pour tester la significativité de chaque variable.

III.3.1.5. Analyse de Similarité

Afin de tester l'existence de différences en terme de composition des assemblages macrophytiques entre deux ou plusieurs classes de relevés (différents cours d'eau, stations ou saisons...), des analyses de similarité (ANOSIM) ont été effectuées à l'aide du package VEGAN sous R (Oksanen *et al.* 2005).

Cette analyse est basée sur le calcul de distances entre relevés (distance de Bray-Curtis).

$$Bray-Curtis_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^N |x_{ij} - x_{ik}|}{\sum_{i=1}^N (x_{ij} + x_{ik})}$$

avec x_{ij} : abondance de l'espèce i dans le relevé j

x_{ik} : abondance de l'espèce i dans le relevé k

N : nombre d'espèces

Ces distances sont ensuite converties en rang et l'analyse de similarité fonctionne alors sur la comparaison des rangs à l'aide de la métrique R :

$$R = \frac{(r_B - r_W)}{(N(N-1)/4)}$$

r_B : rang moyen de toutes les distances inter-groupes

r_W : rang moyen de toutes les distances intra-groupes

N : nombre total d'espèces

Comprise entre -1 et 1, une valeur de R proche de zéro indique qu'il n'y a pas de différence entre les groupes, tandis qu'une valeur positive proche de 1 est synonyme d'une forte dissimilarité entre les groupes ou du moins indique que les relevés d'un même groupe sont plus proches entre eux que de ceux d'un autre groupe. La significativité de cette valeur est estimée par un test de permutation (1000 permutations).

III.3.1.6. Tests statistiques

Afin de comparer des échantillons, différents tests ont été réalisés à l'aide des logiciels R et SYSTAT10 (SPSS 2000).

- Afin de tester l'effet d'un traitement sur plusieurs groupes (par exemple l'effet de l'appartenance à une station ou à un cours d'eau sur les taux de recouvrement végétal), on effectue d'abord un test de Kolmogorov-Smirnov pour vérifier l'homoscédasticité des données. Si cette dernière est vérifiée, on peut effectuer une analyse de variance (ANOVA) suivi d'un test *post-hoc* (de Bonferroni ou de Tukey). En revanche si les

données ne présentent pas une distribution normale, on effectue un test non paramétrique de Kruskal-Wallis, suivi éventuellement d'un test-t pour de petits échantillons (la non vérification de la normalité étant dans notre étude souvent liée à la petite taille des échantillons), pour distinguer les groupes les uns des autres.

- Des tests non paramétriques de Wilcoxon-Mann-Whitney ont également été effectués afin de comparer deux échantillons indépendants (ex : comparaison de valeurs de traits biologiques mesurés dans deux classes de profondeur).

Ces différentes méthodes de traitements statistiques appliquées aux données floristiques et mésologiques permettront de discuter de la structure des données et de la significativité des différences observées.

III.3.2. Traitement des données hydrauliques

III.3.2.1. Frottements dus à la végétation et coefficient de Strickler

Afin d'expliquer la répartition des champs de vitesse dans le lit de la rivière, une simulation des frottements dus à la végétation a été entreprise sur la station de Gardonne.

On a supposé ici que la présence de végétation entraîne une modification de la rugosité du lit : la présence de macrophytes provoque localement une augmentation des frottements, augmentation qui va être d'autant plus prononcée que l'abondance de macrophytes est importante. On considère en fait que la rugosité due aux végétaux se substitue à la rugosité du substrat.

La variable utilisée pour définir ces frottements est le coefficient de Strickler. Ce coefficient de rugosité ou de frottements correspond à l'inverse du coefficient de Manning. La formule de Manning-Strickler sur un tronçon de cours d'eau est la suivante :

$$Q = K.S.R^{2/3}.i^{1/2} = \frac{1}{n} S.R^{2/3}.i^{1/2}$$

avec :

- Q : débits en $m^3.s^{-1}$ ($Q=S.V$)
- K : coefficient de rugosité du lit ou de Strickler en $m^{1/3}.s^{-1}$
- N : coefficient de rugosité du lit ou de Manning en $s.m^{-1/3}$
- S : Section mouillée² en m^2
- R : rayon hydraulique en m ($R=S/P$)
- P : périmètre mouillé³ en m
- i : pente du tronçon du cours d'eau (pente du fond)

Des relevés topographiques, hydrauliques et biologiques ont été effectués à Gardonne, en mars 2005 sur douze profils espacés de 50 m et en novembre 2005 sur 10 profils espacés de 10 m à l'aval de notre zone d'étude. Ces relevés ont permis de bâtir un modèle bidimensionnel à partir d'un maillage du lit de la rivière, où chaque maille est associée à une donnée de vitesse de courant, de hauteur d'eau et à une donnée d'abondance de végétation.

² La section mouillée ou surface mouillée exprimée en m^2 est la section transversale occupée par le liquide

³ Le périmètre mouillé est la partie du périmètre de la section mouillée qui est en contact avec les parois du chenal.

L'étape suivante a consisté à caler les coefficients de Strickler. Ces coefficients ont été déterminés empiriquement.

- On a calculé d'une part un coefficient de Strickler uniforme pour tout le lit, c'est-à-dire en considérant que tous les frottements sont les mêmes, quel que soit le secteur du tronçon considéré. Cette valeur, fixée à $30 \text{ m}^{1/3}/\text{s}$, est celle qui permet d'obtenir des niveaux d'eau équivalents à ceux observés lors des mesures, lorsqu'elle est appliquée uniformément sur tout le bief (donc sans modulation par l'abondance de végétation).
- D'autre part, on a estimé une gamme de coefficients de Strickler associés à chaque classe d'abondance de macrophytes. Ces coefficients ont été fixés arbitrairement et par approximations successives.

Des simulations des champs de vitesses avec et sans modulation des frottements par la végétation ont ensuite été réalisées afin de mettre en évidence un éventuel effet de la végétation sur la répartition locale des vitesses et des hauteurs d'eau.

Les résultats de ces simulations seront exposés dans le chapitre VI.2.

III.3.2.2. Reconstitution des grandeurs hydrauliques : hauteurs et vitesses de courant

Les mesures hydrauliques et biologiques récoltées de 2003 à 2005 ainsi que les relevés topographiques de mars 2005 ont ici été utilisés pour mettre en évidence un éventuel impact de la présence de végétation sur les lois liant les vitesses (V) de courant ou les hauteurs d'eau (H) aux débits (Q).

Cette démarche a également pour but de transformer le signal hydrologique en signaux hydrauliques (hauteur, vitesse...), ce qui nécessite de pouvoir couvrir toute la gamme des débits s'écoulant dans le lit mineur et même au-delà du débordement.

Pour chaque campagne de terrain, on a fait correspondre à une donnée de débit (mesurée à l'ADCP) :

- une donnée de hauteur d'eau moyenne (mesurée à l'ADCP ou en moyennant les hauteurs relevées à l'aide du râteau gradué)

- et une donnée de vitesse de courant moyenne sur la station (mesurée à l'ADCP ou plus rarement au courantomètre)

En faisant coïncider d'une part les vitesses moyennes et les débits, et d'autre part les hauteurs d'eau moyennes et les débits, on peut reconstituer les lois $V(Q)$ et $H(Q)$ exprimées classiquement sous forme de simples lois puissance. Les relations $H(Q)$ et $V(Q)$ après débordement ont été prolongées en s'appuyant sur les courbes de tarage et les données de jaugeages à la station hydrométrique DIREN fournies par le SPC (Service de Prévision de Crues) Dordogne.

On peut alors définir une ou plusieurs lois $V(Q)$ et $H(Q)$ en fonction des taux de recouvrement par les macrophytes relevés lors de chaque campagne.

Les résultats de ces travaux seront présentés dans la partie VI.1.

III.3.2.3. Définition de variables hydrauliques susceptibles d'expliquer la dynamique de la végétation

Il s'agit ici de choisir et de tester des paramètres ou des combinaisons de paramètres hydrauliques susceptibles d'expliquer les variations de végétation sur la station. L'intérêt de ces tests est de considérer non pas une valeur ponctuelle, mais l'effet cumulatif dans le temps de ce paramètre sur une durée précise. Afin d'estimer l'impact d'un paramètre pendant une durée donnée précédant un prélèvement, nous avons choisi la moyenne de ce facteur sur la durée considérée. Il s'agit ensuite de calculer la corrélation entre la moyenne de ce paramètre, sur un nombre donné de jours précédant le prélèvement, et la valeur du taux de recouvrement végétal le jour du prélèvement. On obtient ainsi un coefficient de détermination à partir des 22 campagnes disponibles. La représentation graphique du coefficient de détermination (R^2) moyen associé à chaque durée testée (appelée « durée mémoire ») permet alors de visualiser les durées mémoires auxquelles la végétation répond le mieux. Les durées testées sont : 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 192, 256 et 365 jours.

Il s'agit ensuite de choisir les descripteurs physiques les plus pertinents à tester. Deux paramètres hydrauliques que l'on peut obtenir facilement, et dont la valeur moyenne a une signification à l'échelle de la station, sont les hauteurs d'eau et les vitesses de courant. Les hauteurs d'eau peuvent en effet représenter une contrainte pour la croissance des végétaux en particulier en réduisant l'accès à la lumière. Les vitesses de courant peuvent, pour des valeurs limitées, stimuler le développement de certaines plantes rhéophiles (ex de *Ranunculus fluitans*, *Lemanea* sp. ou de la plupart des bryophytes). Mais au-delà d'un certain seuil

différant selon les espèces, leur effet va être limitant, en réduisant la croissance, en cassant ou en arrachant les plantes.

Cependant, les macrophytes ont pour la plupart un cycle annuel et donc des stades de développement durant lesquels la plante est plus sensible à la casse ou à l'arrachement. La température de l'eau qui suit également un cycle annuel relativement similaire d'une année à l'autre, a donc été choisie comme paramètre représentatif des variations saisonnières. Les paramètres hydrauliques ont donc été pondérés par la température.

Les chroniques de hauteurs d'eau et de vitesses moyennes ont été obtenues grâce aux lois établies selon la méthode décrite dans le paragraphe précédent. Les températures ont pour leur part été mise à disposition par l'Agence de l'Eau Adour Garonne. Fournies à l'échelle mensuelle, ces valeurs ont été interpolées linéairement pour obtenir des valeurs journalières.

Suite à différents tests, les paramètres et leurs combinaisons (choisies pour tester les effets supposés antagonistes de deux paramètres) retenus et présentés dans la partie VII.1. sont les suivants :

- Moyenne de H_{moy} sur (d) jours avant l'échantillonnage
- Moyenne de V_{moy} sur (d) jours avant l'échantillonnage
- Moyenne de T_{moy} sur (d) jours avant l'échantillonnage
- Moyenne de $T_{moy}/expH_{moy}$ sur (d) jours avant l'échantillonnage
- Moyenne de T_{moy}/V_{moy} sur (d) jours avant l'échantillonnage

III.3.2.4. Principe de la mise en place d'un modèle dynamique de croissance

Les descripteurs hydrauliques cités précédemment sont susceptibles d'expliquer les variations de végétation observées sur le terrain ou tout du moins une partie de ces variations. En effet, dans une optique de modélisation dynamique de la végétation, il est nécessaire d'intégrer des paramètres de croissance. Il s'agit ici de proposer une combinaison de deux types de modèles :

- d'une part un modèle conceptuel de croissance simple
- d'autre part un modèle empirique combinant les paramètres hydrauliques les plus pertinents (retenus à partir des tests décrits dans le paragraphe précédent) pour expliquer les déviations au modèle de croissance.

Le modèle de croissance utilisé est inspiré de celui de Gompertz (1825, dans Cusset 1991). Ce modèle sigmoïde, à l'origine appliqué à la mortalité humaine, a, par la suite, été adapté à d'autres disciplines, en particulier à la biologie végétale (Cusset 1991). Il est alors utilisé pour modéliser la croissance d'organismes vivants dont le développement dans le temps n'augmente pas infiniment mais est borné par une valeur limite (α) (Figure 14).

Le modèle de Gompertz est défini par l'équation différentielle suivante :

$$\frac{d\omega}{dt} = k\omega \log(\alpha/\omega)$$

Avec ω : indice biologique (effectif, biomasse ou comme ici taux de recouvrement)

α : taux de recouvrement maximum

k : constante

Elle exprime que la variation de croissance en fonction du temps est proportionnelle à la masse biologique (ω) à l'instant (t). Cette fonction croît avec le temps et atteint une valeur asymptotique (α) qui représente le maximum de biomasse possible. Dans ce travail, comme dans bien des cas en milieu naturel, la biomasse n'est pas directement accessible mais décrite par une autre variable biologique (pour notre étude il est possible d'utiliser le taux de points-contacts colonisés ou le taux de recouvrement). Le travail a été mené sur les taux de recouvrement des phanérogames.

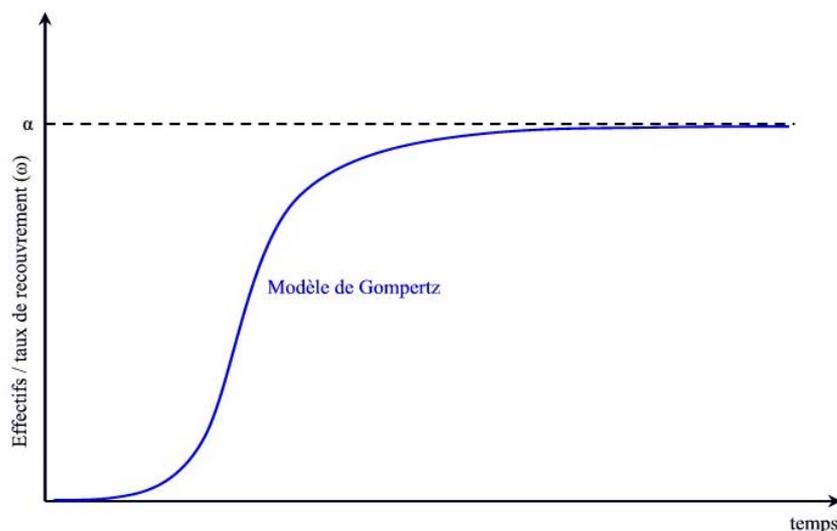


Figure 14 : Modèle de croissance de Gompertz

Après avoir fixé les différents paramètres de ce modèle à partir de nos données, il s'agira de calculer les déviations entre le modèle de Gompertz et les observations de terrain et de les expliquer à l'aide de variables physiques (Hauteur, Vitesse, Température). On suppose en effet que la part des variations qui n'est pas expliquée par le modèle de croissance est due à l'influence des paramètres environnementaux et essentiellement physiques. Ces variables, moyennées sur plusieurs durées mémoire (comme précédemment : 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 192, 256 et 365 jours), seront déterminées et classées à l'aide d'une régression multiple pas à pas. On cherchera à exprimer ainsi le modèle dynamique de croissance :

$$\omega(t) = \omega_{(t-1)} + \frac{d\omega G(t-1)}{dt} - \frac{d\omega H(t-1)}{dt}$$

$\omega(t)$ représente le taux de recouvrement par les phanérogames à un temps « t » et correspond au taux de recouvrement à un temps « t-1 » ($\omega(t-1)$) auquel on ajoute une déviation du taux de recouvrement due au modèle de Gompertz ($d\omega G(t-1)/dt$) et auquel on soustrait une déviation du taux de recouvrement due aux paramètres physiques ($d\omega H(t-1)/dt$).

Ce modèle servira alors à générer une simulation continue de la dynamique de croissance des phanérogames. Les variables retenues par le modèle de déviations dues aux paramètres physiques sont rassemblées dans un fichier unique qui est exploité par un module écrit en Fortran et qui réalise les transformations de variables et le calcul des déviations à chaque pas de temps journalier.

Les résultats de cette approche seront présentés dans le chapitre VII.

Ces différentes méthodes de modélisation seront donc utilisées dans la présentation des résultats de la partie C afin de répondre aux questions scientifiques posées précédemment.

PARTIE B. ANALYSE MULTI-ECHELLE DU
COMPARTIMENT MACROPHYTIQUE EN
GRANDS COURS D'EAU

Chapitre IV. ANALYSE MULTI-ECHELLE : RESULTATS ET INTERPRETATION

Dans ce chapitre, il s'agira de présenter et d'analyser l'information (caractéristiques biologiques, assemblages d'espèces, variabilité spatiale et temporelle) apportée par chaque échelle du système. A partir de ces éléments, on tentera alors d'explicitier la complexité des phénomènes gouvernant le déterminisme de la végétation aquatique.

On reconstituera ici artificiellement les changements d'échelle à partir d'instantanés qui sont les seuls éléments formellement établis. Le passage d'une échelle à l'autre (par agrégation ou décomposition) suppose une éventuelle continuité des phénomènes.

IV.1. Les échelles spatiales : du cours d'eau au point contact

La nature des phénomènes géologiques, chimiques et écologiques diffère de façon importante selon l'échelle spatiale considérée. Dans cette partie, on cherchera donc à identifier pour chaque échelle des schémas de distribution et d'association des macrophytes aquatiques qui pourront alors être mis en relation avec les variations des conditions environnementales.

On conduira l'analyse de l'échelle générale à l'échelle locale. Après avoir caractérisé les zones aval des deux cours d'eau étudiés, on s'intéressera à l'information portée indépendamment par les différentes stations, avant d'analyser les variations intra-stationnelles (variabilité inter-transects puis variabilité inter-points).

IV.1.1. Les zones aval colonisées : effet cours d'eau et approche des linéaires

Les caractéristiques de chaque cours d'eau ont été établies en agrégeant les mesures réalisées sur chaque station. Néanmoins ces sites ont été choisis pour présenter des plats courants, de préférence dans des zones peu anthropisées, et tous sont plus ou moins colonisés par des macrophytes aquatiques. Les caractéristiques obtenues pour chaque cours d'eau ne représentent donc qu'en partie le cours d'eau et ne reflètent pas la diversité des secteurs aval de la Dordogne et de la Garonne. Il est cependant indispensable de caractériser les milieux étudiés pour pouvoir expliquer la répartition et la dynamique de la végétation aquatique.

IV.1.1.1. Comparaisons des cortèges floristiques

Des taux de recouvrement plus importants sur la Dordogne

Les taux de recouvrement les plus importants ont été observés sur la Dordogne et peuvent atteindre 47 % de la surface du lit en eau (relevé lors de la campagne de juillet 2007 à Gardonne, qui correspond également à 69 % de points contacts végétalisés). Cependant, il existe une grande hétérogénéité dans les taux de recouvrement observés le long des deux cours d'eau, ce qui explique que les différences entre les deux cours d'eau ne sont que peu significatives à partir de nos données (test de Kruskal-Wallis sur les taux de recouvrement estivaux, $p=0,05$).

Une richesse spécifique supérieure sur la Dordogne, mais des espèces dominantes semblables sur les deux cours d'eau

65 espèces ont été répertoriées sur l'ensemble des stations durant les campagnes de 2000 à 2002 (Hache 2001 et Bruneau 2002) et dans notre étude de 2003 à 2005. L'essentiel de ces espèces (60 de ces 65 espèces) est présent sur les trois stations de Dordogne, alors que seulement 48 espèces ont été relevées sur les stations de Garonne. 44 espèces sont communes au deux cours d'eau, parmi lesquelles on retrouve principalement *Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus fluitans* et *Potamogeton nodosus* pour les phanérogames, et *Cladophora sp.*, *Melosira sp.*, *Spirogyra sp.*, *Oedogonium sp.* et *Oscillatoria sp.* pour les algues et cyanobactéries. Ces taxons sont également les plus abondants. On retrouve donc dans les zones aval de ces deux grands cours d'eau la plupart des espèces caractéristiques des rivières eutrophes neutres à basiques à Renoncules et Potamots, décrites dans les Cahiers d'Habitat (Haury 2002). Il est cependant à noter que *Ranunculus fluitans* est beaucoup plus développée sur la Dordogne. Cette espèce peut y atteindre 30 % de recouvrement du lit alors qu'elle ne dépasse pas les 12 % de recouvrement sur la Garonne.

Les espèces propres à la Garonne sont essentiellement des phanérogames hydrophytes comme *Zannichellia palustris*, *Lemna gibba* ou encore *Vallisneria spiralis* faiblement présentes sur la Garonne mais toujours absentes de la Dordogne. Les espèces spécifiques de la Dordogne sont quant à elles des phanérogames héliophytes, ce qui peut s'expliquer par un effort de prélèvement automnal et hivernal plus conséquent sur la Dordogne. En effet, du fait de la montée du niveau de l'eau pendant ces périodes, la part des héliophytes classiquement situés près des berges augmente dans la zone en eau, tandis qu'en été, ces zones rivulaires exondées ne sont pas échantillonnées. Certaines phanérogames hydrophytes ont également été

échantillonnées uniquement sur la Dordogne (*Potamogeton gramineus* ou *Potamogeton perfoliatus*). On peut également citer *Sparganium emersum*, très abondant sur la Dordogne mais noté seulement lors d'une campagne en très faible quantité sur la Garonne (Lamagistère). *Callitriche obtusangula* et *Nuphar lutea*, plutôt caractéristiques de milieux faiblement courants, n'ont été trouvés que lors d'une seule campagne en août 2000 sur la Dordogne. Enfin, on peut noter que la partie de la Garonne en aval de Toulouse (désignée ensuite par « Garonne aval » et correspondant aux stations de Castelsarrasin, Lamagistère et Boé) est plus riche (44 taxons) que les secteurs en amont de Toulouse (29 taxons pour « Garonne amont » correspondant aux stations de Portet et Roques). Cependant, excepté 4 taxons peu abondants (dont les algues *Lemanea sp.* ou *Mougeotia sp.*), tous les taxons de « Garonne amont » sont également présent à l'aval.

Comparaison des assemblages des deux cours d'eau

Une analyse de similarité a été réalisée à partir d'une matrice rassemblant les taux de recouvrement de chaque taxon, lors de chacune des campagnes printanières et estivales sur les deux cours d'eau. Cette analyse ne montre pas de différence importante entre les relevés des deux cours d'eau ($R=0,180$ et $p=0,001$). La dissimilarité au sein des relevés des deux groupes (Garonne et Dordogne) est certainement trop importante pour qu'une éventuelle dissimilarité inter-groupes soit visible. On peut obtenir de meilleurs résultats en séparant comme précédemment les relevés de Garonne en « Garonne amont » et « Garonne aval ». La différence entre les groupes Dordogne et « Garonne aval » est plus marquée bien que faible ($R=0,3404$, $p<0,001$), tandis que les différences entre d'une part, « Garonne amont » et « Garonne aval » et d'autre part, « Garonne amont » et Dordogne sont peu significatives (respectivement $R=0,141$, $p=0,043$ et $R=0,146$, $p=0,047$).

La végétation dominante des deux cours d'eau est donc principalement constituée d'espèces de phanérogames et d'algues caractéristiques de milieux courants méso à eutrophes. Ces espèces majoritaires sont présentes dans tous les sites prospectés. Néanmoins, la Dordogne présente une végétation plus riche et aux recouvrements plus importants que ceux de la Garonne.

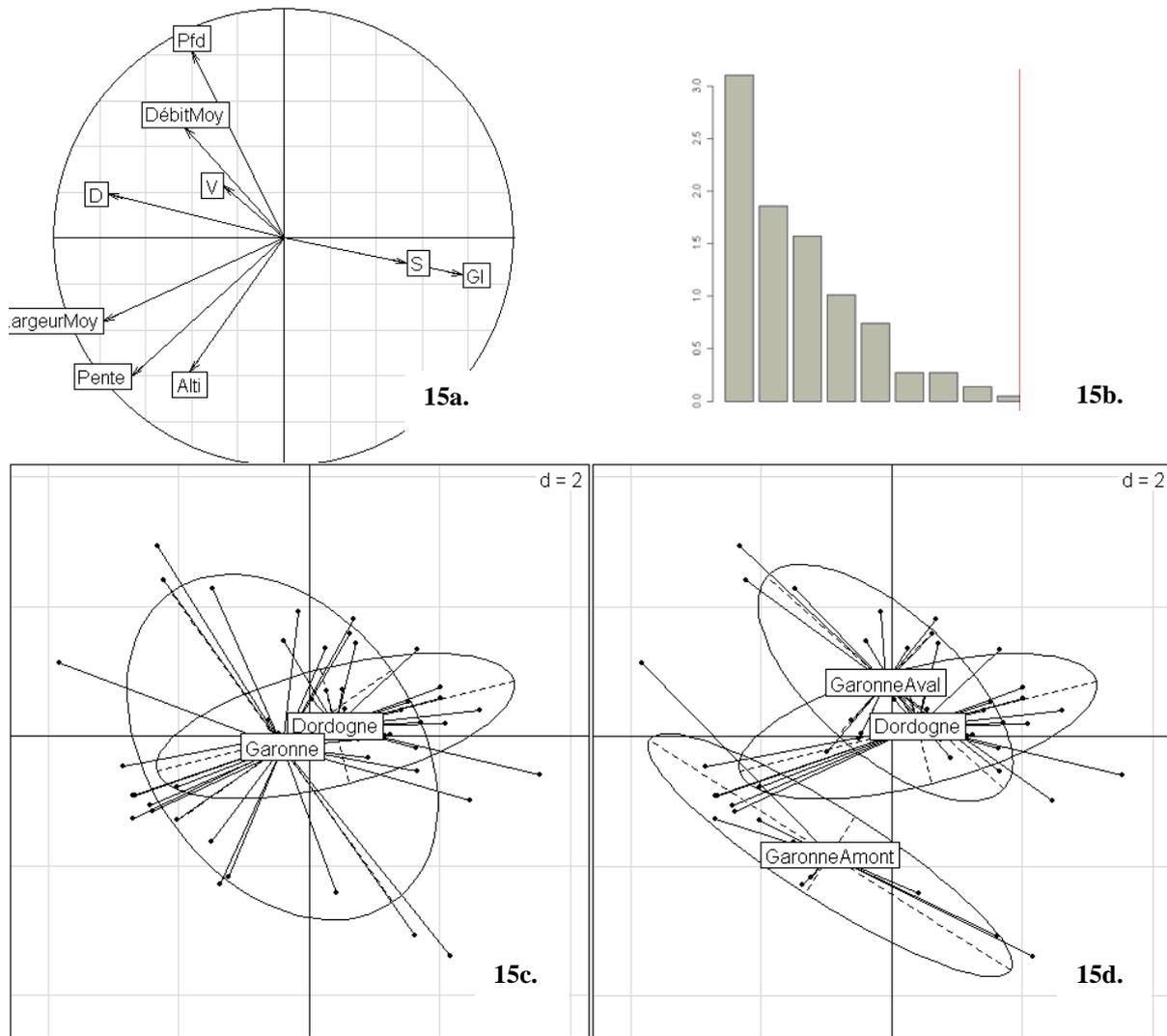


Figure 15 : ACP réalisée sur les données environnementales physiques estivales (de 2003 à 2005) de l'ensemble des stations échantillonnées. 15a. cercle des corrélations, avec Pfd : Profondeur, LargeurMoy : Largeur moyenne du cours d'eau, DébitMoy : débit moyen le jour du prélèvement, les lettres représentent les pourcentages des différents substrats lors de chaque campagne, D : dalle, blocs, GI : galets, S : sable, gravier, V : vase, limons, 15b. graphique des valeurs propres, 15c. : plan factoriel F1xF2 : les données sont regroupées selon le cours d'eau concerné, 15d. : les campagnes sont regroupées selon le cours d'eau en distinguant les stations « Garonne amont » des stations « Garonne aval ».

Tableau 5 : Caractéristiques physiques moyennes des deux cours d'eau étudiés, obtenues en moyennant les résultats des campagnes estivales des huit stations entre 2003 à 2005 (soit 26 à 29 relevés par cours d'eau).

	Garonne		Dordogne	
	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type
Profondeur (m)	1,5	0,5	1,4	0,2
Largeur (m)	135,6	36,0	116,3	38,1
Vitesse moyenne (m.s ⁻¹)	52,5	26,2	57,5	32,2
Débit moyen (m ³ .s ⁻¹)	124,3	115,1	82,5	44,1
% substrat dalle/blocs	63,8	26,3	71,0	19,0
% substrat galets	40,2	27,9	35,1	22,4
% substrat sable/graviers	12,7	10,8	12,4	12,6
% vase/limons	1,1	1,5	1,0	1,7
Pente (‰)	0.78	0.26	0.82	0.38
Altitude (m)	97	53	26	17

IV.1.1.2. Comparaison Garonne/Dordogne des caractéristiques physiques et chimiques similaires

De manière à étudier la composante spatiale indépendamment des variations temporelles, seules les campagnes de la période estivale (de juin à septembre) de 2003 à 2005 ont été utilisées dans ces analyses (soit 50 relevés répartis sur 8 stations). De plus, pour les campagnes de prélèvements, l'effort a été porté principalement sur un suivi estival. Certaines stations n'ont donc pas été échantillonnées durant l'hiver (ou très rarement) et les données hivernales disponibles sont donc trop hétérogènes et irrégulières pour être utilisées.

Données physiques

Le Tableau 5 synthétise les données physiques pour la Garonne et la Dordogne. Les deux cours d'eau se caractérisent par une profondeur moyenne similaire de 1,5 m, et une composition du substrat également comparable dominée par des substrats grossiers de type blocs et dalle (affleurement de molasse). Les tronçons étudiés mettent en évidence une largeur moyenne et des débits supérieurs pour la Garonne. Enfin, la zone étudiée de la Garonne se situe à une altitude moyenne beaucoup plus élevée que celle de la zone de Dordogne prospectée, les pentes restant cependant équivalentes en moyenne.

Ces données sont ensuite traitées par une Analyse en Composantes Principales (Figure 15). Les axes 1 et 2 représentent respectivement 34,5 % et 20,6 % de l'inertie soit plus de 50%. Le cercle des corrélations des données physiques (Figure 15a.) montre que, logiquement, la pente est très corrélée à l'altitude. La largeur moyenne est également corrélée positivement à ces deux paramètres, ce qui est plus surprenant mais peut s'expliquer par le faible nombre de stations échantillonnées. Perpendiculairement à cet axe qui caractérise l'altitude et la pente, on retrouve des paramètres liés au substrat et à l'hydrologie, dont le débit moyen et la profondeur, fortement corrélés l'un à l'autre. On retrouve également une opposition marquée entre les secteurs à affleurements de molasse (dalle « D ») et les zones à substrats plus fins et mobiles (galets « G1 », sables et graviers « S »).

Dans le plan factoriel F1xF2 on représente les différentes campagnes d'après le cours d'eau sur lequel elles ont été effectuées (Figure 15c.). Chaque nom de cours d'eau est placé au niveau du barycentre du nuage de points qui lui est associé et l'ellipse qui l'entoure résume ce nuage de points. Les ellipses des deux cours d'eau se chevauchent en grande partie.

Tableau 6 : Caractéristiques chimiques moyennes des deux cours d'eau étudiés obtenues en moyennant les résultats des campagnes estivales des huit stations entre 2003 à 2005 (soit de 26 à 29 relevés par cours d'eau).

	Garonne		Dordogne	
	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type
Température (°C)	21,7	3,6	22,6	4,3
pH	8,2	0,3	7,8	0,3
Conductivité ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-2}$)	243,6	52,0	207,4	31,0
O ₂ (mg.l ⁻¹)	10,3	1,6	9,1	1,5
Secchi (m)	1,1	0,6	2,3	0,5
Matières en suspension (mg.l ⁻¹)	13,3	8,8	3,5	1,6
Nitrate NO ₃ (mg.l ⁻¹)	4,63	2,11	6,26	2,35
Nitrite NO ₂ (mg.l ⁻¹)	0,096	0,082	0,054	0,030
Azote ammoniacal NH ₄ (mg.l ⁻¹)	0,072	0,037	0,065	0,040
Azote Kjeldahl (mg.l ⁻¹)	0,51	0,20	0,52	0,33
Orthophosphate (mg.l ⁻¹)	0,113	0,078	0,066	0,021
Phosphore total (mg.l ⁻¹)	0,092	0,053	0,065	0,047

Ne pas pouvoir caractériser ces deux cours d'eau peut s'expliquer soit par le fait que les sites échantillonnés se ressemblent beaucoup, soit par le fait que certains sites sont très différents entre eux mais que ces différences ne sont pas spécifiques à un cours d'eau en particulier.

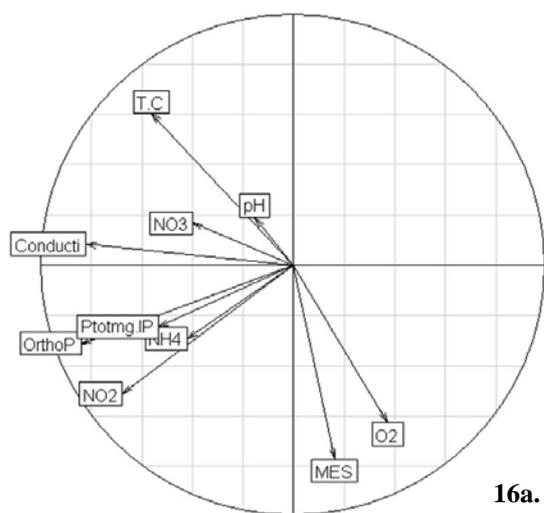
Les individus représentant le nuage « Garonne » sont très dispersés. Or, les stations échantillonnées sur ce cours d'eau peuvent être séparées en deux groupes : les stations en amont direct de Toulouse (Roques et Portet, stations « Garonne amont ») et les stations situées environ 50 km en aval de Toulouse (Castelsarrasin, Lamagistère et Boé, stations « Garonne aval »). En regroupant les relevés selon cette nouvelle classification (Figure 15d.), on s'aperçoit que l'on peut isoler un nuage « Garonne amont » se distinguant du nuage « Garonne aval » par l'altitude, la pente et la largeur moyenne. On peut ainsi noter la plus grande proximité physique des relevés « Garonne aval » et « Dordogne ».

L'ACP dans les axes 1 et 3 (l'axe 3 explique 17% de l'inertie) met en évidence un gradient de substrat opposant des relevés au substrat « Dalle » dominant à des relevés au substrat « Galets » dominant. Cependant, ce paramètre ne permet pas de discriminer les cours d'eau.

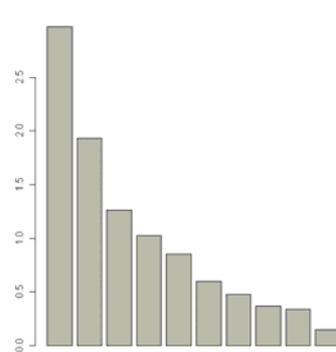
De ces résultats, on peut donc conclure que les secteurs étudiés sur la Garonne et la Dordogne présentent des caractéristiques physiques globalement comparables, bien que variant de manière importante au sein de chaque cours d'eau. A l'échelle du cours d'eau, ces paramètres ne pourront donc pas permettre d'expliquer de potentielles différences floristiques. Certains paramètres comme la pente et l'altitude peuvent cependant révéler un gradient amont-aval.

Données chimiques

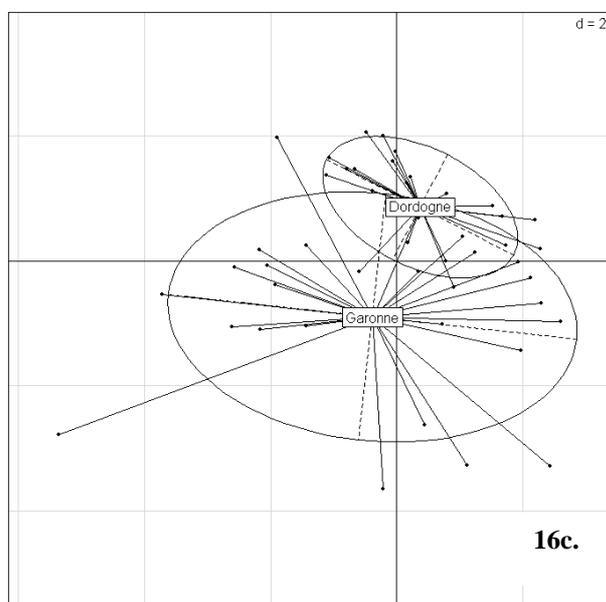
Les eaux des zones aval de la Garonne et la Dordogne, bien que légèrement eutrophes, sont plutôt de bonne qualité (gammes de qualité définies par le SEQ-Eau appliquée aux stations étudiées). Elles sont caractérisées (Tableau 6) par un pH neutre à basique et des teneurs en nutriments relativement importantes (nitrates entre 4 et 6 mg.l⁻¹ en moyenne et phosphore total entre 0,065 et 0,092 mg.l⁻¹). Les matières en suspension et la profondeur de Secchi sont données à titre indicatif, ces paramètres pouvant changer très rapidement selon les conditions météorologiques. Cependant la turbidité, et donc la teneur en matières en suspension a toujours été très supérieure sur la Garonne.



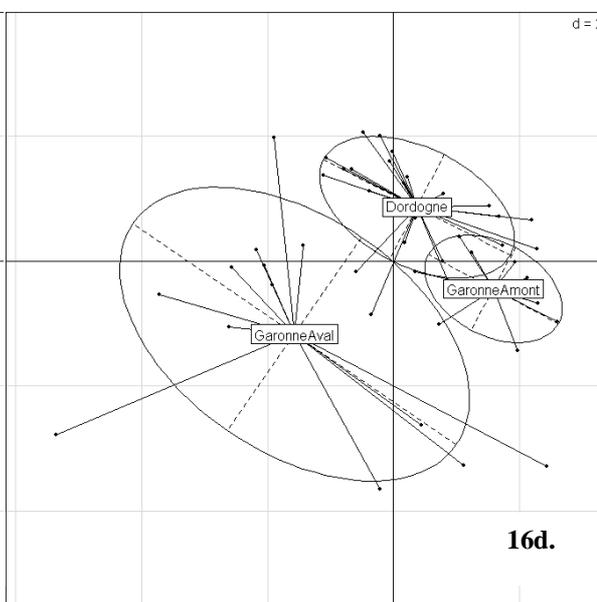
16a.



16b.



16c.



16d.

Figure 16 : ACP réalisée sur les données environnementales chimiques de l'ensemble des campagnes estivales (de 2003 à 2005) sur toutes les stations. 16a. cercle des corrélations, avec T°C : température en degrés Celsius, pH : pH, Conducti : conductivité, NO3 : concentration en nitrates, NO2 : concentration en nitrites, NH4 : concentration en azote ammoniacal, OrthoP : concentration en orthophosphates, Ptot : concentration en phosphore total, O2 : oxygène dissous, MES : en matières en suspension, 16b. : graphique des valeurs propres, 16c. plan factoriel F1xF2 : les données sont regroupées selon le cours d'eau concerné, 16d. : les campagnes sont regroupées selon le cours d'eau en distinguant les stations « Garonne amont » des stations « Garonne aval ».

Une Analyse en Composantes Principales a été réalisée sur ces variables chimiques (Figure 16a.). Dans le plan des axes 1 et 2 (qui représentent respectivement 29,7 et 19,3 % de l'inertie), elle révèle une corrélation positive entre les différentes concentrations en nutriments (orthophosphates, phosphore total, nitrites et azote ammoniacal). La conductivité est également liée à la richesse en nutriments. Enfin la température est logiquement (Rodier 1984) négativement corrélée à l'oxygène dissous.

Si on regroupe les individus par cours d'eau (Figure 16c.), on peut distinguer deux ensembles de points légèrement superposés. L'amplitude des variations est plus grande sur la Garonne que sur la Dordogne, mais ceci peut être lié au fait que des stations plus nombreuses ont été échantillonnées sur la Garonne ; l'écart entre la station la plus en amont et la plus en aval étant beaucoup plus important sur la Garonne que sur la Dordogne. Néanmoins la distinction apparente des deux cours d'eau semble expliquée par la concentration en nutriments (nitrites, azote ammoniacal, formes du phosphore). La température et donc la concentration en oxygène dissous qui vont varier de la fin du printemps au début de l'automne, quel que soit le cours d'eau considéré, ne vont pas expliquer les différences entre la Dordogne et la Garonne. La projection dans les axes 1 et 3 (12 % de l'inertie) permet également de mettre en évidence des concentrations légèrement plus élevées en nitrates dans les relevés de Dordogne.

En regroupant de nouveau les campagnes selon les stations de « Garonne aval » et de « Garonne amont », on voit apparaître des groupes distincts (Figure 16d.). On peut donc caractériser des différences amont-aval sur la Garonne essentiellement par la trophie des eaux. On note aussi que les particularités chimiques des stations « Garonne amont » sont plus proches de celles de la Dordogne. Le passage des eaux à travers l'agglomération toulousaine entraîne certainement une dégradation de la qualité des eaux vers l'aval et en particulier un enrichissement important en matières minérales et organiques. On ne trouve pas de telles concentrations d'activités humaines sur le cours de la Dordogne, ce qui peut expliquer que les caractéristiques chimiques à l'aval de la Dordogne soient très proches de celles de zones plus amont de la Garonne.

Les caractéristiques chimiques de la Garonne sont proches de celles de la Dordogne, mais sont de manière générale caractérisées par une richesse en nutriments plus importante (excepté pour les nitrates), en particulier s'agissant des stations en aval de l'agglomération toulousaine. Comme en ce qui concerne le milieu physique, on peut mettre en évidence un gradient amont aval –ici un gradient trophique.

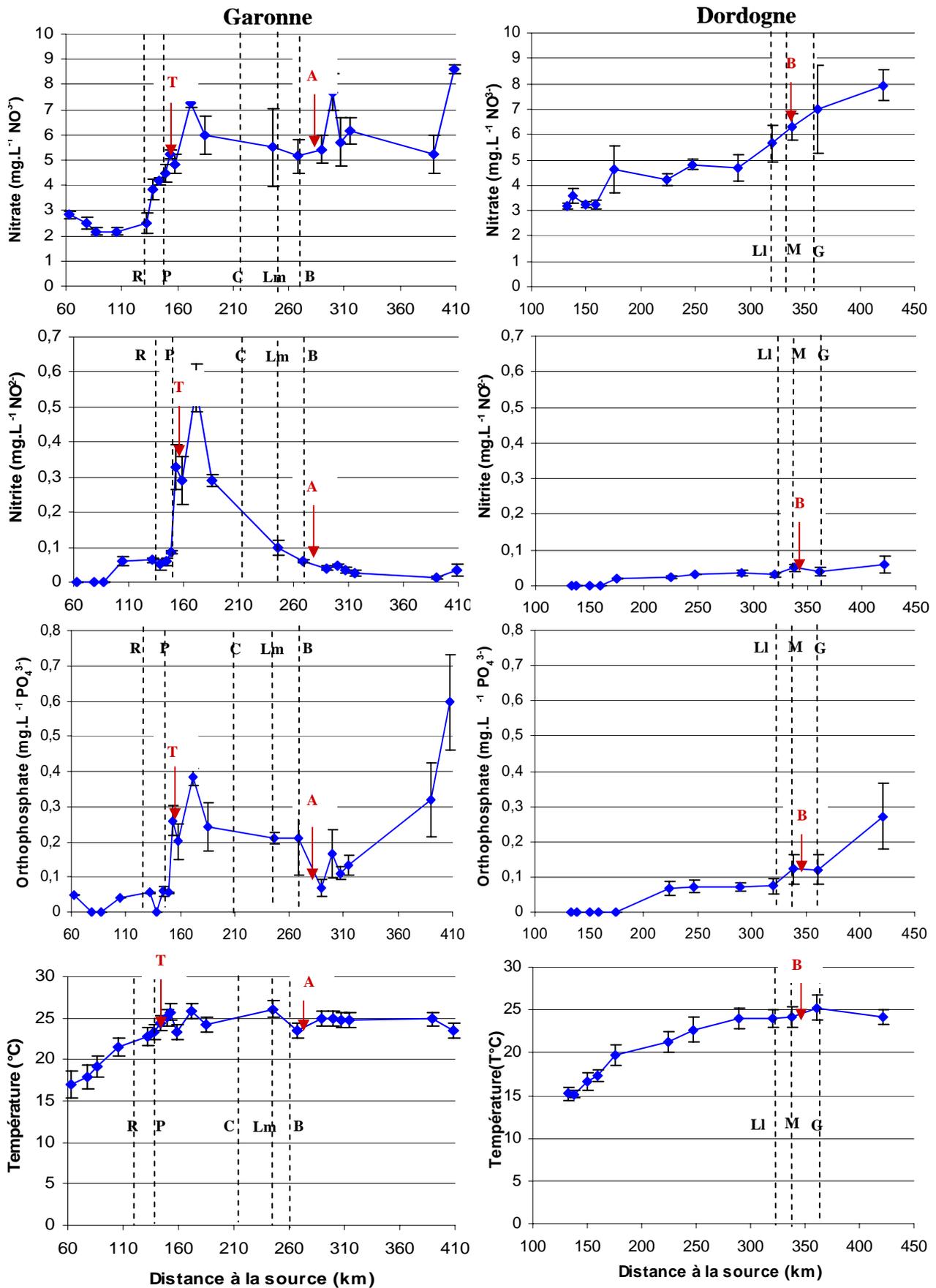


Figure 17 : Variations amont aval sur la Dordogne et la Garonne des principaux paramètres chimiques (nitrate, nitrite et orthophosphate) et de la température, de 2003 à 2005. Les lettres R, P, C, Lm, B, LI, M, G correspondent à la position des différentes stations (respectivement Roques, Portet, Castelsarrasin, Lamagistère, Boé, Lalinde, Mouleydier, Gardonne). Les flèches rouges font référence aux principales agglomérations (T : Toulouse, A : Agen, B : Bergerac)

IV.1.1.3. Des gradients et des discontinuités visibles à l'échelle du linéaire

Les données précédentes ont été obtenues par agrégation de données stationnelles afin d'obtenir une image de l'ensemble de la zone prospectée. Ces données sont donc partielles et biaisées, mais peuvent être complétées à l'aide de relevés en linéaire sur les deux cours d'eau. A l'aide des résultats d'études antérieures (Agence de l'Eau Adour-Garonne (AEAG) 1998, Cazagnes 1997, Ferroni 1998, Ferroni 2000 pour la Garonne ; Pustelnik 1980, EPIDOR 1998; Guerri *et al.* 2003), on pourra préciser l'ambiance physico-chimique ainsi que les cortèges floristiques de chacun des cours d'eau. On pourra alors discuter de la représentativité de nos secteurs d'étude.

Données floristiques

Au cours des études en linéaires citées précédemment, des inventaires floristiques ont été réalisés. Ces relevés font souvent référence aux espèces végétales dominantes et donnent une bonne image de la flore du cours d'eau, mais présentent l'inconvénient de ne pas être exhaustifs.

Les espèces observées lors de ces suivis sont listées en annexe (Annexe 4). Ces inventaires floristiques ainsi que la fréquence des relevés de chaque espèce révèlent que les espèces dominantes sont les mêmes que dans notre étude, soit : *Ranunculus fluitans* et *Myriophyllum spicatum* pour la Dordogne et *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton nodosus* et *Ranunculus fluitans* pour la Garonne. Les communautés à *Ranunculus fluitans* sont donc dominantes sur l'ensemble des linéaires et nos stations peuvent donc être considérées comme représentatives de la flore dominante caractéristique des zones aval de la Dordogne et de la Garonne.

La présence d'autres espèces dans ces inventaires floristiques permet cependant de nuancer ce constat. *Callitriche sp.*, *Myriophyllum alterniflorum* (détermination douteuse), *Myriophyllum verticillatum*, *Nuphar lutea*, *Potamogeton lucens*, ou encore *Vallisneria spiralis* ont été relevées sur la Dordogne en 1977, 2000 et 2001 mais sont absentes de nos stations de 2000 à 2005. Ces espèces, caractéristiques de milieux lenticules ou faiblement courants, se trouvaient très certainement dans des zones de mouilles ou dans des retenues, secteurs volontairement écartés dans notre étude. C'est le cas également sur la Garonne où certaines espèces sont plus fréquentes dans les secteurs de plats lents que dans les secteurs de plats courant ou de radiers (*Nuphar lutea* et *Elodea canadensis* pour les hydrophytes ou encore *Ludwigia grandiflora* pour les amphiphytes). Ces observations sont également confirmées par nos relevés sur des

linéaires de la Dordogne qui montrent que des espèces potamophiles telles que *Ceratophyllum demersum* ou *Egeria densa* sont plus abondantes dans les zones de mouilles, bien qu'égaleme nt présentes dans les radiers.

En revanche, ces inventaires floristiques ne permettent pas de discuter de la diversité en algues filamenteuses ou en bryophytes, ces plantes n'ayant pas toujours été relevées et/ou identifiées.

Physico-chimie :

A l'aide des données de l'Agence de l'Eau Adour Garonne de 2003 à 2005, on peut illustrer l'évolution amont aval des conditions physico-chimiques de la Dordogne et la Garonne (Figure 17). On observe un gradient de trophie amont aval marqué sur les deux cours d'eau. Les paramètres chimiques augmentent en particulier brutalement à la hauteur de l'agglomération toulousaine. Ceci s'explique par l'importance des rejets de la station d'épuration de Ginestous au Nord de Toulouse. Bien que les concentrations en nitrites et orthophosphates diminuent à l'aval de Toulouse, elles demeurent élevées et expliquent les valeurs moyennes importantes relevées pour la Garonne (Tableau 6).

Ces graphiques permettent de mettre en évidence que, hormis pour la discontinuité chimique de l'agglomération toulousaine, nos valeurs moyennes calculées pour la Garonne et la Dordogne sont assez représentatives des secteurs étudiés. De plus, les concentrations mesurées le long de linéaires de la Dordogne et la Garonne sont du même ordre de grandeur et permettent donc des comparaisons entre les deux cours d'eau.

Concernant le milieu physique, une étude réalisée pour l'Agence de l'Eau Adour Garonne en 1998 (Ferroni 1998) entre l'amont de la confluence Garonne-Ariège et la commune de Lamagistère permet d'évaluer globalement la part de chaque type de faciès et de chaque substrat sur ce linéaire. Il apparaît ainsi qu'environ 37 % du substrat est constitué de molasse, 33 % de galets et 10 % de limons. Bien que ces estimations indiquent, tout comme nos mesures, une dominance de substrat à molasse, les pourcentages sont bien inférieurs (cf. Tableau 5). Il faut préciser que lors de l'étude de 1998, 20 % du linéaire n'ont pas pu être identifiés et les estimations de substrat ont été faites visuellement depuis la surface, d'où une certaine difficulté pour apprécier la composition du substrat, en particulier au centre du lit (où l'on trouve généralement les affleurements de molasse). Cependant, du fait du choix de localiser nos stations dans des secteurs de plats courants, les tronçons à molasse dominante

sont certainement sur-représentés, les substrats plus fins se trouvant dans des zones de plats lents ou de mouilles.

De la même façon une étude hydrobiologique sur la Dordogne (Cemagref 1982) permet d'estimer qu'entre la confluence de la Dordogne et de la Cère, et la Gironde, le substrat est constitué d'environ 35 % de substrat très grossiers (« blocs ») et d'affleurements de molasse (« dalle ») et 40 % de secteurs à galets. Nous retrouvons donc cette sur-représentation des secteurs à dalle sur nos stations.

IBMR

Les notes d'IBMR ont tendance à diminuer vers l'aval (Figure 18), témoignant d'une augmentation de la richesse en nutriments. Les macrophytes intègrent en effet les pollutions qui peuvent être d'origine urbaine (agglomération de Toulouse, Bergerac), agricole (pollutions diffuses), mais peuvent aussi être des apports d'affluents (Ariège, Tarn, Gers), ou encore pourraient provenir de lâchers de fond des barrages (ce qui est peu probable ici, étant donné que les barrages de Malause, Tuilières et Bergerac sont des barrages « au fil de l'eau »). Cependant on note que sur la Garonne, à l'aval de la confluence avec le Tarn et de la retenue de Malause, les notes IBMR se stabilisent et augmentent même très légèrement. Cette observation peut illustrer la baisse des concentrations en diverses formes du phosphore et de l'azote, observée à l'aval de Toulouse (Figure 17).

Les différences observées sont cependant très peu significatives :

- aucune différence significative n'est relevée entre les notes des stations de Garonne,
- sur la Dordogne, seules les notes de Gardonne diffèrent de celles de Mouleydier (Kruskal-Wallis $p=0,006$) et de Lalinde ($p=0,009$).

Nos stations étant placées relativement loin de rejets ou d'autres sources de pollution locales, on n'observe donc pas d'éventuels effets locaux de pollution (comme des chutes brutales et localisées des notes d'IBMR). On a en revanche une image de la dégradation progressive de la qualité de l'eau vers l'aval.

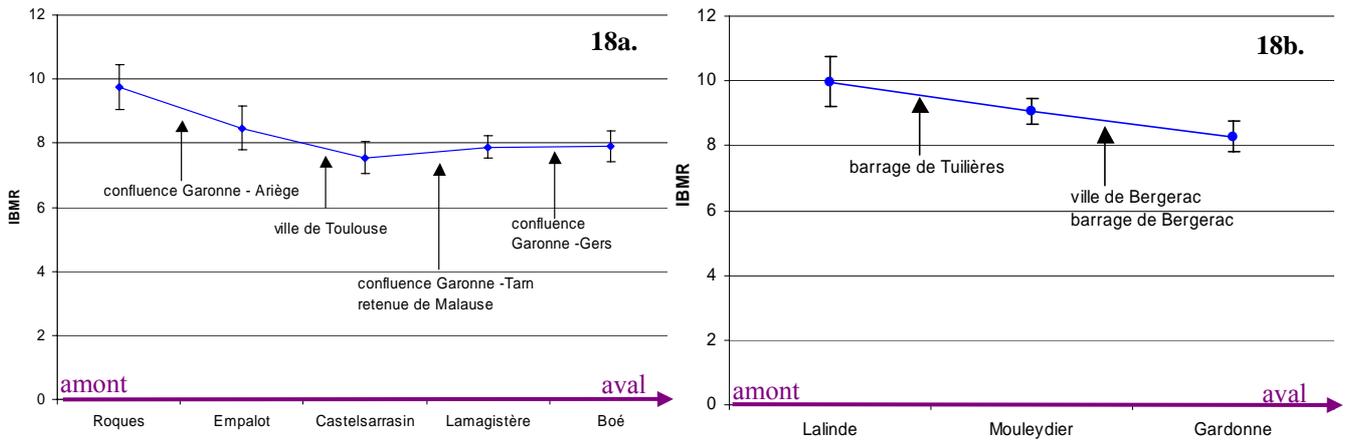


Figure 18 : Notes d'IBMR moyennes (notes estivales de 2003 à 2005) sur les huit stations. 18a. : Stations de Garonne. 18b. : Stations de Dordogne. Barres d'erreur : écart-types.

Les relevés en linéaires issus d'autres travaux sur les macrophytes de la Dordogne et de la Garonne confirment la bonne représentativité de nos stations en regard des principales caractéristiques des zones aval des deux grands cours d'eau. Néanmoins, la sur-représentation des secteurs de plat courant dans notre étude a pour principale conséquence le manque d'informations concernant les zones de plat lent et mouille, profondes et peu courantes. Ces zones sont désignées comme moins riches en macrophytes par les différents rapports antérieurs. Les espèces dominantes y sont toujours les mêmes mais d'autres espèces potamophiles vont s'y trouver en plus grande quantité.

Les deux secteurs aval de la Dordogne et de la Garonne sont donc relativement comparables s'agissant des types de substrats rencontrés, des dimensions moyennes du lit ou de l'influence climatique (températures similaires). On peut toutefois nuancer ce constat en précisant que du point de vue chimique en particulier, les stations de Dordogne apparaissent plus proches de celles les plus en amont sur la Garonne. La faible représentativité des secteurs de plats lents et la relative homogénéité des secteurs suivis dans cette étude ont pour intérêt de permettre par la suite une comparaison de la végétation et de ses évolutions à conditions environnementales équivalentes.

*S'agissant des cortèges d'espèces, ils sont également comparables avec des communautés à *Ranunculus fluitans* dominantes. Les concentrations en MES plus importantes sur la Garonne pourraient être la cause du moindre développement des renoncules flottantes en Garonne, cette espèce affectionnant les eaux peu turbides. Cette espèce est également l'une des plus grandes, sinon la plus grande espèce échantillonnée sur nos stations. Elle explique donc à elle seule une grande part des recouvrements importants observés sur la Dordogne.*

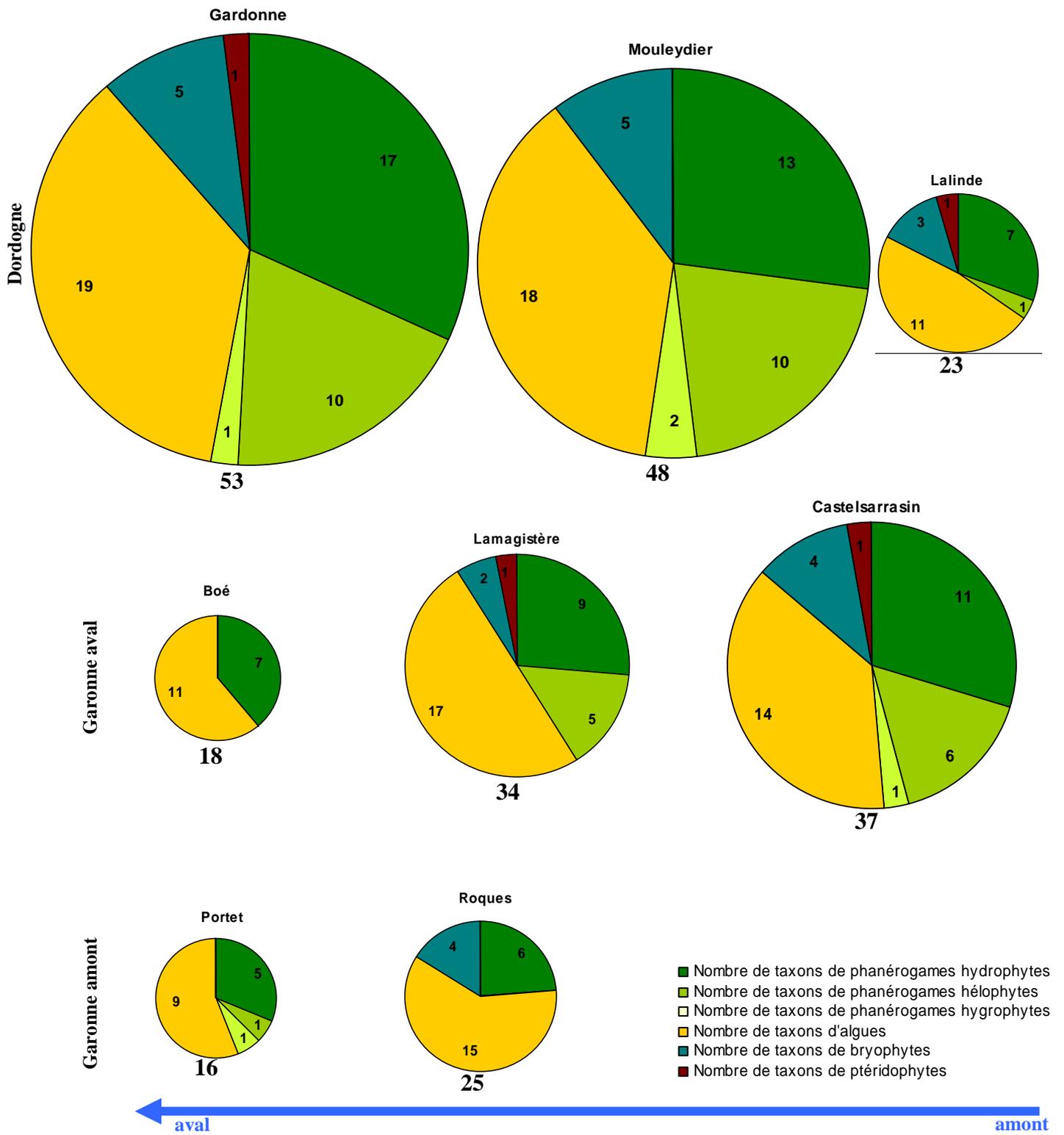


Figure 19 : Répartition du nombre moyen de taxons relevés sur chaque station durant l'ensemble des campagnes juin-septembre de 2003 à 2005, selon leur appartenance à différents groupes taxinomiques. La taille des diagrammes est proportionnelle au nombre total de taxons (qui figure sous chaque diagramme).

IV.1.2. Echelle du site

La description de la Garonne et de la Dordogne a permis de dégager leurs caractéristiques principales. Or, si ces deux cours d'eau sont globalement proches en termes de géomorphologie, de chimie et de végétation, les variations intra-cours d'eau semblent importantes. Pour aborder cette variabilité, on s'attache, dans cette partie, à l'échelle de la station. Quelle est l'information fournie par l'étude mésologique et floristique à l'échelle d'un tronçon de 100 à 200 m de long ? Existe-t-il un lien entre la variabilité floristique inter-stationnelle et la variabilité des conditions environnementales ?

IV.1.2.1. Comparaison richesse spécifique et taux de présence/recouvrement

Richesse spécifique

Parmi les 8 stations étudiées, ce sont celles de Gardonne (53 taxons) et de Mouleydier (48 taxons) qui présentent la richesse spécifique la plus importante (Figure 19). Sur l'ensemble des stations, ce sont 65 taxons qui ont été relevés parmi lesquels 20 sont communs à au moins 6 stations. Seuls trois sites possèdent quelques taxons spécifiques : Mouleydier avec *Fissidens* sp., Boé avec *Zannichellia palustris* et Gardonne avec *Nuphar lutea*, *Egeria densa*, *Callitriche platycarpa*, *Callitriche obtusangula*, *Sphaerotilus* sp., *Cinclidotus* sp. et *Monostroma* sp.

Les stations de Gardonne, Mouleydier, Lalinde, Lamagistère et Castelsarrasin présentent des répartitions taxinomiques comparables : les groupes algues et phanérogames représentant chacun de 30 à 40 % des taxons, le reste étant constitué de bryophytes et de ptéridophytes. La végétation moins riche de Boé, Portet et Roques, est constituée en majorité d'algues (plus des deux tiers des taxons représentés). On observe un enrichissement des stations vers l'aval sur la Dordogne, mais pas réellement sur la Garonne. De plus, contrairement à ce que l'on aurait pu supposer du fait d'apport de boutures, de nouvelles espèces par les confluences, les stations à l'aval de confluence (Boé, Lamagistère et Portet) ne sont pas plus riches que les stations directement en amont.

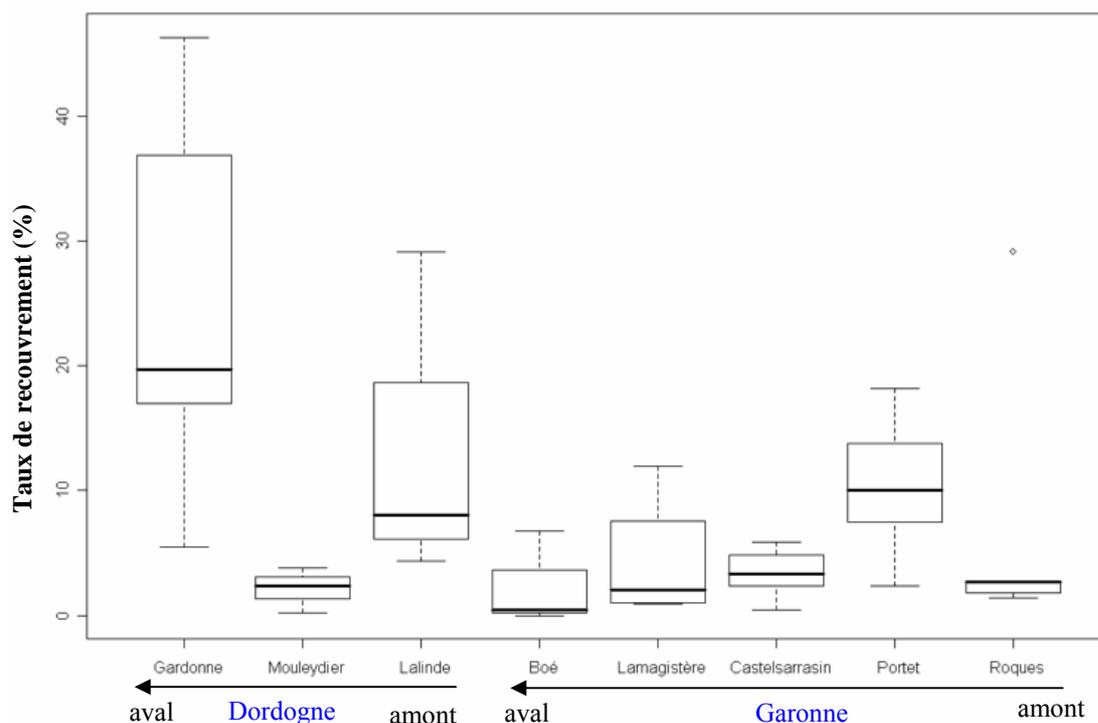


Figure 20 : Boxplot des taux de recouvrement relevés sur l'ensemble des campagnes estivales de 2003-2005 (soit 6 à 9 campagnes par stations)

Tableau 7 : Résultats des ANOSIM réalisées à partir des taux de recouvrement estivaux (entre 2003 et 2005) de couples de stations. En gras, les valeurs de R qui témoignent d'une différence importante entre les assemblages. G : Gardonne, M : Mouleydier, L : Lalinde, B : Boé, Lm : Lamagistère, C : Castelsarrasin, P : Portet, R : Roques. Sig : Significativité de R (test de permutation), * : $p < 0,05$, ** : $p < 0,01$, *** : $p < 0,001$

	Dordogne						Garonne							
	G		M		Ll		B		Lm		C		P	
	R	Sig	R	Sig	R	Sig	R	Sig	R	Sig	R	Sig	R	Sig
G														
M	0.4544	***												
Ll	0.3299	**	0.3922	**										
B	0.7569	**	0.4542	*	0.8373	*								
Lm	0.7639	***	0.3694	**	0.8757	***	0.2901							
C	0.4277	***	0.1143		0.5811	***	0.2659		0.2751	*				
P	0.1855		0.3164	*	0.5539	**	0.7128	*	0.8293	**	0.1318			
R	0.752	**	0.224	*	0.7051	**	0.4974	*	0.1307		0.3032	*	0.744	**

Taux de recouvrement

Il existe des différences significatives (ANOVA $p=0,002$) entre les taux de recouvrement estivaux moyens des stations (représentés sur Figure 20). Ces différences se situent entre la station de Gardonne et les stations de Lamagistère, Castelsarrasin et Mouleydier (test *post-hoc* de Bonferroni). Ces taux de recouvrement ne sont pas toujours liés à la richesse spécifique : la végétation aquatique est plus dense en particulier sur la station de Gardonne, mais également sur les stations de Lalinde et de Portet. Ces stations ont en commun une forte présence de *Ranunculus fluitans*, plante au biovolume important (parfois plus de 5 m de long et plus d'1 m de large pour un pied, cf. Annexe 5) ce qui explique en partie les recouvrements importants.

On pouvait supposer ici que les stations à l'aval de barrages présenteraient des taux de recouvrement supérieurs du fait du régime de perturbations plus faibles. Mais excepté pour la station de Gardonne (à l'aval du barrage de Bergerac), les stations de Mouleydier (aval du barrage de Tuilières) et de Lamagistère (aval du barrage de Malause) ne confirment pas cet effet.

Assemblages

Afin de constater s'il existe de manière générale de réelles différences entre les assemblages des 8 sites, on effectue des analyses de similarité (ANOSIM) à partir des matrices des taux de recouvrements estivaux de 2003, 2004 et 2005 (Tableau 7). De manière générale, les stations de Dordogne sont peu différentes les unes des autres (en jaune dans le tableau). Au sein de stations de Garonne (en bleu), Portet se distingue de toutes les autres stations (excepté Castelsarrasin). Enfin, on note que les assemblages de Lalinde sont très différents des assemblages de la Garonne (valeurs de R proches de 1 et statistiquement significatives), mais plus proches de ceux de la Dordogne. Ceci est certainement dû à la forte dominance de *Ranunculus fluitans* sur les stations de Dordogne, et en particulier sur Lalinde. Les stations de Castelsarrasin et Portet sont celles dont les assemblages sont les plus proches de ceux des stations de Dordogne.

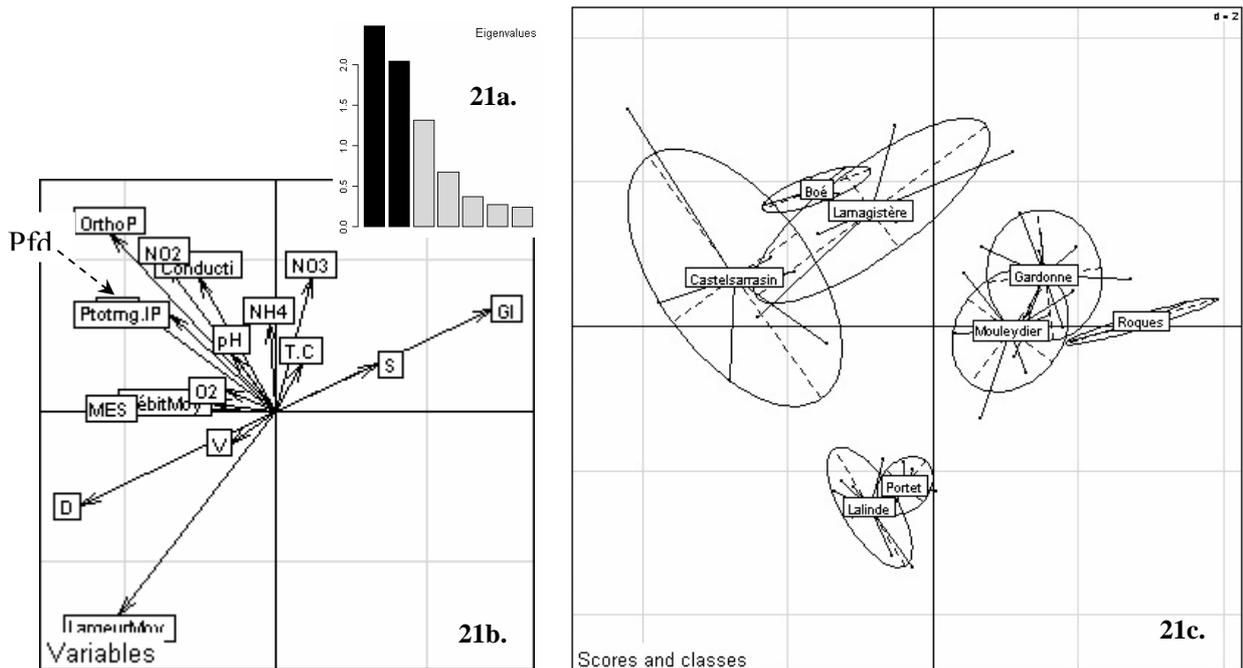


Figure 21 : Analyse en Composantes Pricipales inter-sites sur 50 relevés récoltés sur les huit stations durant les périodes estivales de 2003 à 2005 (juin-septembre). 21.a : valeurs propres, 21b. : variables dans le plan F1x2, avec Pfd : Profondeur, LargeurMoy : Largeur moyenne du cours d'eau, DébitMoy : débit moyen le jour du prélèvement, les lettres représentent les pourcentages des différents substrats lors de chaque campagne, D : dalle, blocs, GI : galets, S : sable, gravier, V : vase, limons, T°C : température en degrés Celsius, pH : pH, Conducti : conductivité, NO3 : concentration en nitrates, NO2 : concentration en nitrites, NH4 : concentration en azote ammoniacal, OrthoP : concentration en orthophosphates, Ptot : concentration en phosphore total, O2 : oxygène dissous, MES : en matières en suspension, 21c. : représentation des différentes stations dans le plan F1x2, les ellipses résumant les nuages de points associés à chaque station, les noms des stations sont placés au barycentre de chaque nuage de points.

*On retrouve à l'échelle du site les mêmes tendances qu'à l'échelle des cours d'eau à savoir une végétation du Ranunculion fluitantis des phytosociologues dominé par les espèces *Ranunculus fluitans*, *Myriophyllum spicatum* pour les phanérogames, et *Cladophora sp.*, *Oedogonium sp.* pour les algues. Les quelques espèces trouvées spécifiquement sur une station sont également des espèces rares, peu abondantes. Cependant l'échelle stationnelle nous apprend qu'il existe des différences importantes en termes de richesse spécifique et de taux de recouvrement.*

Du fait des morphologies très différentes des espèces de macrophytes, les taux de recouvrement peuvent refléter la nature de (ou des) l'espèce(s) dominante(s). Une plus grande richesse est associée à une meilleure représentation des différents groupes taxinomiques, tandis qu'une richesse spécifique moins importante semble profiter aux algues filamenteuses.

IV.1.2.2. Comparaison inter-sites des conditions trophiques et physiques (débits)

Afin de décrire les conditions environnementales des huit stations étudiées, on s'attache d'une part à la description quantitative des différentes variables (des tests de Kruskal Wallis ont été effectués pour souligner les différences significatives) et d'autre part, à la structuration de ces variables à l'aide d'une ACP inter-sites.

Le Tableau 4 (p.54) résume les conditions environnementales des huit stations. Bien que les dimensions du cours d'eau (largeur, profondeur) soient du même ordre de grandeur sur les différents sites, on distingue des stations peu profondes (Roques avec 0,8 m de profondeur moyenne est significativement différente des autres stations) et des stations profondes (Portet ou Lalinde avec jusqu'à 1,9 m de profondeur moyenne). Les stations de Lalinde et Portet se distinguent également significativement par leur largeur importante (plus de 170 m). S'agissant du substrat, les stations de Lalinde et Castelsarrasin sont significativement différentes des autres stations de part la dominance des affleurements molassiques (ou « dalle »). Concernant la chimie, les seules différences significatives concernent les nitrates et les nitrites. Comme on l'a vu précédemment, les stations à l'aval de l'agglomération toulousaine (Boé, Lamagistère et Castelsarrasin) sont particulièrement riches en nitrites (de 0,1 à 0,2 mg.L⁻¹). Quant aux nitrates qui augmentent progressivement vers l'aval, ils sont significativement plus importants dans les stations aval des deux cours d'eau (Gardonne, Boé).

Afin de maximiser les différences entre les sites, on a réalisé une Analyse en Composantes Principales inter-sites sur les données environnementales récoltées durant les périodes estivales de 2003 à 2005 (juin-septembre). Les résultats sont donnés dans le plan F1xF2 (Figure 21b.) qui rassemble plus de 60% de l'inertie. Ce sont essentiellement des variables physiques de substrat qui contribuent à l'axe 1 (substrat « galets » et « dalle » principalement, ainsi que largeur moyenne et orthophosphate) tandis que l'axe 2 représente plutôt des variables chimiques (conductivité, ammonium, nitrite, nitrate mais aussi orthophosphate et « largeur moyenne »).

Cette ACP inter-classes permet d'opposer sur l'axe 1 des stations à substrat majoritairement composé de dalle (Castelsarrasin ainsi que Lalinde et Portet qui sont aussi les stations les plus larges) aux stations à galets (Roques et Gardonne). Les stations sont ensuite discriminées sur l'axe 2 selon la trophie. Les différentes formes de l'azote et du phosphore sont en effet plus abondantes dans les stations les plus en aval sur la Garonne (Boé, Lamagistère, et Castelsarrasin). On notera que le pH, la température et l'oxygène dissous ne contribuent que très faiblement aux deux premiers axes de l'ACP.

En outre, l'axe 3 (qui explique 18 % de l'inertie) fait apparaître un gradient opposant les stations à fortes concentrations de nitrates (majoritairement les stations de Dordogne) aux stations à fortes valeurs en MES (stations de Garonne et principalement celles de Lamagistère et Portet).

Cette analyse permet de confirmer qu'il existe des différences inter-sites mais que celles-ci ne sont pas expliquées uniquement par l'appartenance à un cours d'eau. Si les variables physiques ne présentent pas d'évolution amont-aval nette (exception faite des modules), les conditions chimiques rappellent l'enrichissement vers l'aval observé avec l'étude des linéaires.

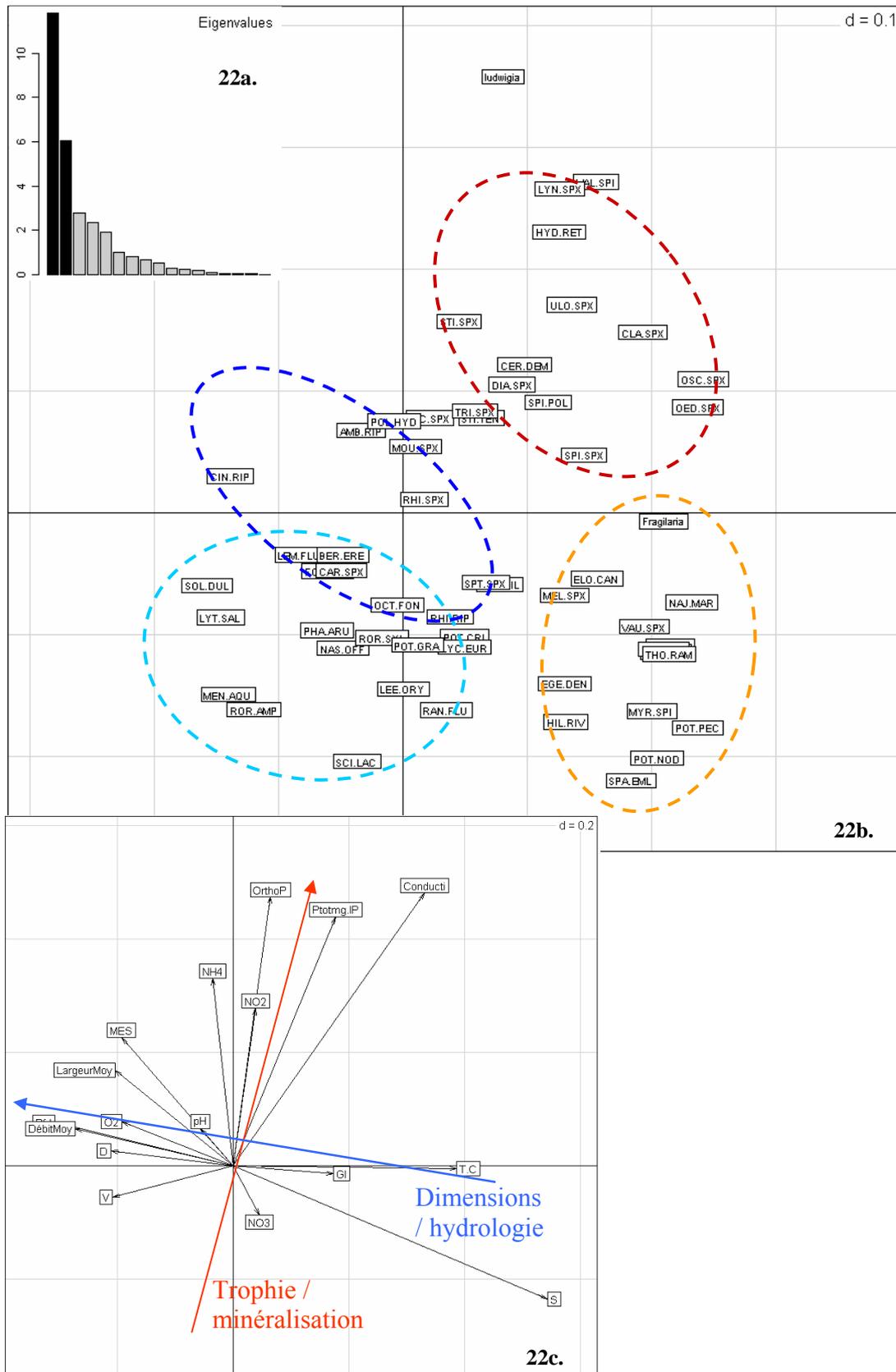


Figure 22 : Analyse de co-inertie couplant une ACP sur les assemblages de macrophytes et une ACP sur les paramètres environnementaux. 22a. : Graphique des valeurs propres. 22b. : Projection des espèces dans le plan F1x2 et mise en évidence de groupes d'espèces (les codes espèces sont disponibles dans l'Annexe 2). 22c. : Projection des variables dans le plan F1x2 (des gradients d'hydrologie et de trophie sont représentés par des flèches)

IV.1.2.3. Relations paramètres environnementaux et peuplements de macrophytes à l'échelle de la station

Afin de mettre en relation les caractéristiques environnementales avec les particularités floristiques des stations, on effectue une analyse de co-inertie. Cette analyse permet le couplage de deux Analyses en Composantes Principales : l'une sur les assemblages de macrophytes (taux de recouvrement), l'autre sur les conditions environnementales. On préférera ici l'analyse de co-inertie à l'Analyse Canonique des Correspondances du fait du nombre relativement faible de campagnes par rapport au nombre de variables (environ 60 espèces et 20 variables environnementales pour une cinquantaine de relevés). Les relevés floristiques utilisés sont issus des campagnes de mai à septembre 2003 à 2005.

Un test de permutation permet de rejeter significativement ($p=0,006$) l'hypothèse qu'il n'existe pas de relation entre les tableaux de données floristiques et environnementales.

La projection des espèces et des variables environnementales dans le plan F1xF2 (qui représentent respectivement 41 et 21 % de l'inertie, Figure 22) fait apparaître essentiellement deux gradients. Un premier gradient de taille du cours d'eau et de saisonnalité oppose les relevés à forte température aux relevés à débit important. Des températures élevées et des débits faibles sont associés à des espèces flottantes telles que *Ceratophyllum demersum*, *Spirodella polyrhiza*, et/ou affectionnant les eaux chaudes et peu courantes (entourées en rouge), comme de nombreuses algues comme *Cladophora* sp., *Hydrodictyon* sp., *Oedogonium* sp., *Spirogyra* sp., *Ulotrix* sp. dont la croissance réagit rapidement aux élévations de température. De nombreuses espèces d'hydrophytes phanérogames sont également plus fréquentes lors des bas débits et fortes températures (*Najas marina*, *Elodea canadensis*, *Egeria densa*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus*, *Potamogeton nodosus* ou encore *Sparganium emersum* entourées en orange). A l'autre extrémité de ce gradient, on retrouve des espèces appartenant en majorité au groupe des héliophytes (entouré en bleu clair) comme *Solanum dulcamara*, *Lythrum salicaria*, *Phalaris arundinacea*, *Mentha aquatica*, *Rorripa amphibia* ou encore *Scirpus lacustris*, ainsi que des bryophytes (entourés en bleu foncé) telles que *Amblystegium riparium*, *Cinclidotus riparius*, *Fontinalis antipiretica*, *Octodicerias fontanum*, et un taxon d'algue rouge (*Lemanea* sp., considéré comme thermophile). Les bryophytes ainsi que *Lemanea* sp. sont des taxons solidement ancrés, pouvant se développer dans des conditions de courant et de profondeur importantes et de lumière réduite. La présence d'héliophytes s'explique par le fait que l'augmentation des débits et des hauteurs d'eau entraîne la mise en eaux des zones rivulaires (hors d'eau à l'étiage) où se trouvent de nombreuses espèces d'héliophytes.

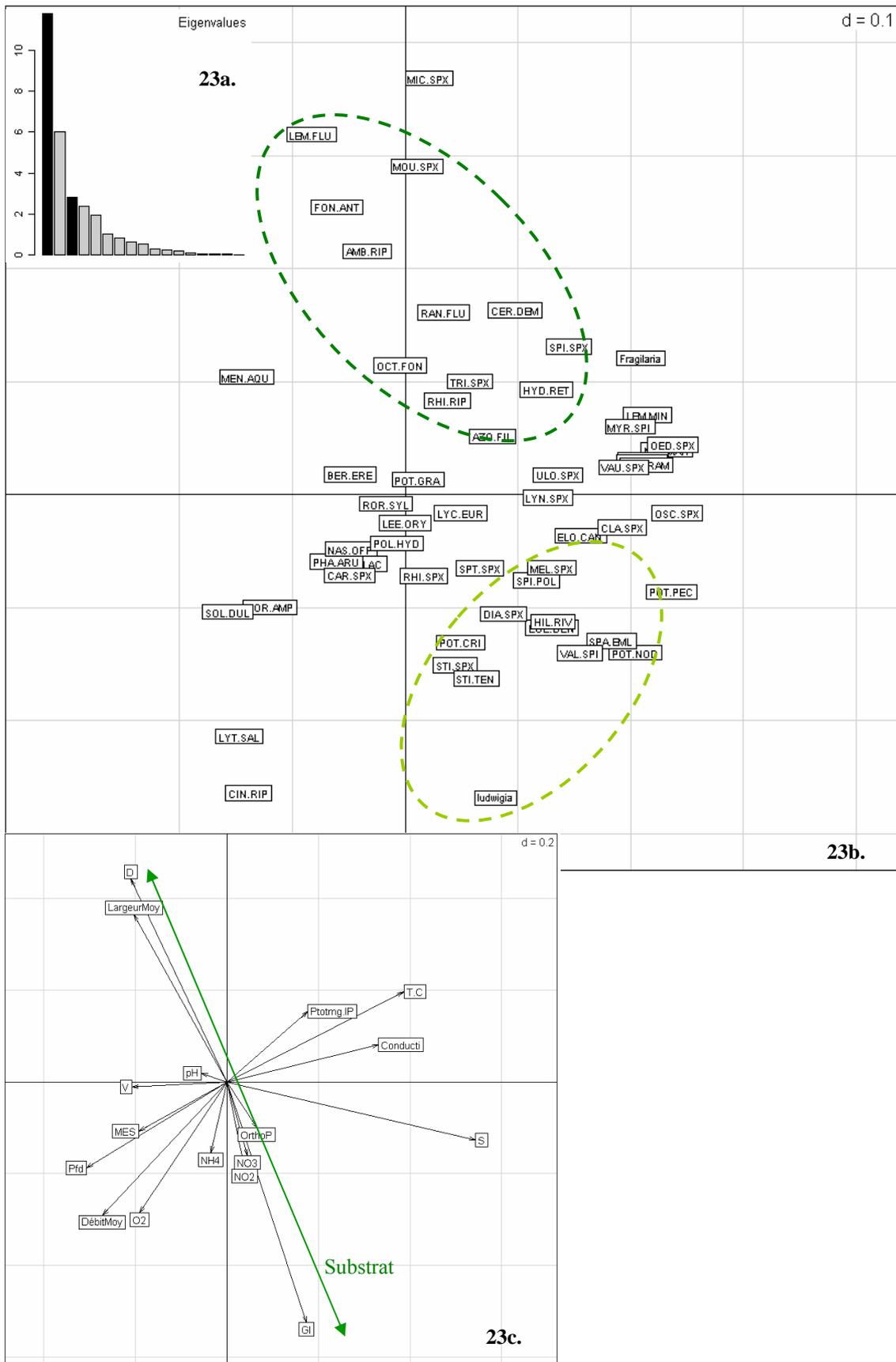


Figure 23 : Analyse de co-inertie couplant une ACP sur les assemblages de macrophytes et une ACP sur les paramètres environnementaux. 23a. : Graphique des valeurs propres. 23b. : Projection des espèces dans le plan F1x3 et mise en évidence de groupes d'espèces (les codes espèces sont disponibles dans l'Annexe 2). 23c. : Projection des variables dans le plan F1x3 (un gradient de granulométrie du substrat est représenté par une flèche)

Seules les espèces du lit en eau étant comptabilisées, elles sont alors prises en compte dans le relevé. Ce gradient caractérise ainsi les stations à fort débit et profondeur (telles que Boé ou Lamagistère), mais reflète également largement des différences saisonnières (d'hydrologie et de température) durant la période d'échantillonnage (mai-septembre).

- Un second gradient, de trophie et de minéralisation est perpendiculaire au premier. Il permet de discriminer des espèces indicatrices d'eutrophisation ou de forte minéralisation et qui sont pour la plupart des algues (espèces entourées en rouge) telles que *Hydrodictyon* sp., *Lyngbia* sp. ou *Ulothrix* sp. Ce groupe s'oppose notamment à l'algue rouge *Hildenbrandia* sp., indicatrice de plus faible niveau trophique, selon les cotes spécifiques de l'IBMR. Ce gradient fait également apparaître la vallisnérie comme très liée au phosphore, ce qui peut être un artefact dû au cantonnement de cette espèce dans les stations enrichies de Lamagistère et Castelsarrasin.

Le plan F1xF3 (Figure 22b.) et plus particulièrement l'axe 3 (9% de l'inertie) fait apparaître un troisième gradient, de granulométrie, opposant les relevés à substrat majoritaire « dalle » et les relevés à substrat « galets ». Sur les relevés à majorité de dalle on retrouve des espèces avec un important système racinaire (*Ranunculus fluitans*, *Myriophyllum spicatum*) ou d'attache (*Lemanea* sp., *F. antipyretica*, *Amblystegium riparium*, *Octodicerias fontanum*) ainsi que quelques espèces flottantes (non ancrées) telles que *Ceratophyllum demersum*, *A. filiculoides*. Toutes ces espèces sont adaptées aux substrats grossiers, soit qu'elles n'aient pas de système d'ancrage (elles ne sont alors pas dépendantes du substrat), soit que ce système d'ancrage soit suffisamment adapté et robuste pour se fixer au substrat ou pour profiter d'anfractuosités. Ces espèces sont donc dominantes (au sein du cortège d'espèces de la station ou en comparaison avec les autres stations) sur les stations à majorité « dalle » (Lalinde, Castelsarrasin). Certaines espèces sont au contraire plus fréquemment associées au substrat dominant « Galets » des stations de Roques, de Gardonne et de Lamagistère. C'est le cas d'hydrophytes tels que *Potamogeton nodosus*, *Potamogeton crispus* (espèces à rhizome dont le développement est donc facilité dans les zones à substrat peu grossier) ou *Ludwigia grandiflora*, *Sparganium emersum* et *Vallisneria spiralis* (qui se multiplient par stolonisation, mode de reproduction plus adapté à un substrat de granulométrie moyenne avec des interstices, qu'à un substrat grossier et rocheux). Enfin, on observe également des algues comme *Stigeoclonium* sp. et *Diatoma* sp. qui colonisent bien la surface des galets. Leur développement relativement rapide, amène à penser qu'elles ont un comportement d'espèces pionnières sur ces substrats relativement instables qu'elles colonisent pendant l'été.

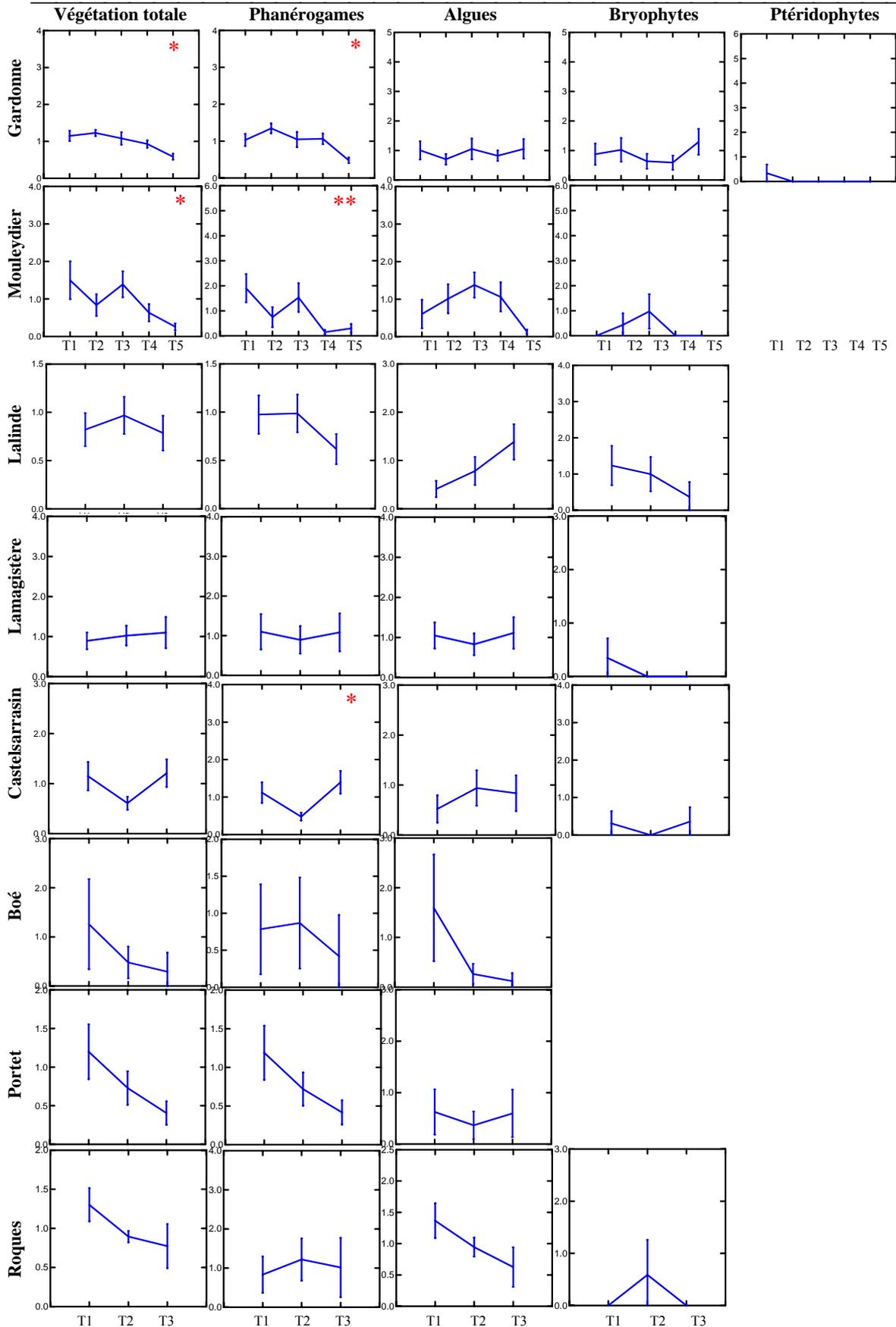


Figure 24 : Variabilité inter-transects des moyennes des taux de recouvrement des 4 groupes taxinomiques prélevés (phanérogames, algues, bryophytes et ptéridophytes) ainsi que des taux de recouvrement totaux sur les 8 stations échantillonnées. La numérotation des transects de T1 à T3 (ou T5 selon les stations) correspond à une numérotation d'aval en amont. Les barres représentent les erreurs-type, les étoiles, la significativité de la différence entre les transects (ANOVA et test de Kruskal Wallis, * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$)

L'étude de la végétation à l'échelle de la station fait donc apparaître des particularités en termes de recouvrement et de composition floristique qui n'étaient pas visibles à l'échelle du cours d'eau. Ces particularités sont à relier, pour la plupart, aux conditions environnementales, et en particulier aux facteurs physiques (facies de la station, hydrologie et substrat) qui semblent déterminants pour expliquer les variations des cortèges floristiques. La variabilité inter-station traduit également une évolution longitudinale amont-aval de la végétation, mais ne permet pas de valider les hypothèses formulées quant à l'impact de la présence de confluences et de barrages. Si les notes IBMR présentées précédemment illustrent l'enrichissement des milieux vers l'aval des deux cours d'eau, les taux de recouvrement et la richesse spécifique ne laissent pas apparaître d'effets marqués des discontinuités sur la végétation.

IV.1.3. Echelle du transect

L'étude de tronçons d'une centaine de mètres considérés comme homogènes permet de caractériser les relations macrophytes-descripteurs environnementaux. Cependant qu'en est-il des variations intra-stationnelles ? Considérée pour les analyses précédentes comme une unité homogène, du moins dans sa dimension longitudinale, la station peut être décomposée en différents profils transversaux permettant d'estimer sa variabilité amont-aval.

Afin d'utiliser les données de l'ensemble des campagnes dans la comparaison des transects sans que la variabilité inter-campagne n'entre en jeu, chaque variable a été pondérée par sa valeur moyenne sur l'ensemble de la station lors de cette campagne. Pour chaque station et chaque variable, la normalité des jeux de données a été testée à l'aide d'un test de Shapiro-Wilk. Lorsque la normalité des données est vérifiée, une analyse de variance à un facteur a été réalisée, suivi d'un test *post-hoc* de comparaison multiple de Tukey. Lorsque la normalité n'a pas pu être démontrée, un test de Kruskal-Wallis a été appliqué aux données.

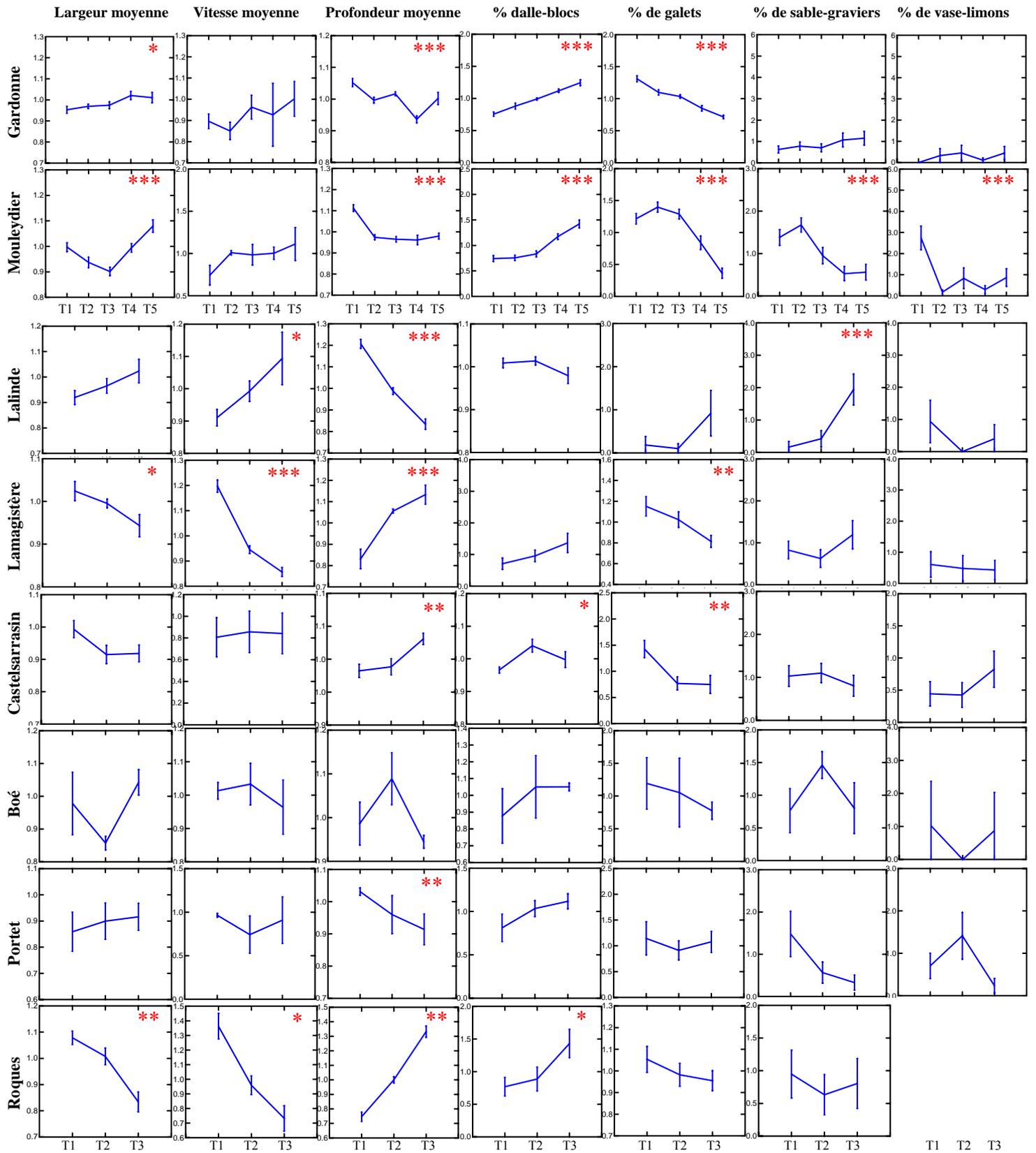


Figure 25 : Variabilité inter-transects des moyennes de 7 variables physiques (largeur moyenne, vitesse moyenne, profondeur moyenne et pourcentage de chaque type de substrat) sur les 8 stations échantillonnées. La numérotation des transects de T1 à T3 (ou T5 selon les stations) correspond à une numérotation d'aval en amont. Les barres représentent les erreurs-type, les étoiles, la significativité de la différence entre les transects (ANOVA et test de Kruskal Wallis, * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$)

IV.1.3.1. Variations inter-transects des taux de recouvrement par les macrophytes

S'agissant de la végétation, les différences inter-transects ne sont, la plupart du temps, pas significatives (Figure 24). La répartition des différents groupes taxinomiques montre que l'essentiel des variations des taux de recouvrement est dû aux phanérogames. Ainsi les seules différences significatives sont observables sur Gardonne et sur Mouleydier pour les taux de recouvrement totaux et par les phanérogames, ainsi que sur Castelsarrasin pour les taux de recouvrement par les phanérogames ($p < 0,05$).

Bien que l'on observe des disparités entre les taux de recouvrement par les algues, aucune différence n'est significative. La variabilité intra-transect d'une date à l'autre est ici plus grande que la variabilité inter-transect. Cette différence avec les taux de recouvrement par les plantes vasculaires peut s'expliquer par le caractère pérenne et ancré de la grande majorité des espèces de phanérogames rencontrées. Ces phanérogames seront donc plus susceptibles d'occuper le même habitat d'une campagne à l'autre, contrairement aux algues dont le développement rapide et opportuniste va permettre une colonisation variable selon la période de prélèvement.

S'agissant des bryophytes et des ptéridophytes, ces groupes taxinomiques ne rassemblent que peu d'espèces qui sont également assez rares. Ceci explique que leur répartition sur différents transects ne soit pas significative.

Au-delà des taux de recouvrement, les cortèges spécifiques sont très similaires entre les transects. Excepté pour quelques espèces rares (en particulier pour les bryophytes), les espèces présentes sur la station, le sont sur tous les transects.

IV.1.3.2. Variations inter-transects des paramètres physiques

La Figure 25 résume l'ensemble des variations des paramètres physiques des huit stations (largeur moyenne, vitesse moyenne, profondeur moyenne et pourcentage des différents substrats relevés). Ces variations amont-aval sont surtout significatives en ce qui concerne la profondeur (significativité des tests pour 7 des 8 stations). Lorsque les différences de profondeur sont significatives, elles sont souvent associées à des variations de vitesses de courant. Les zones les plus profondes correspondent à des vitesses de courant réduites tandis que les vitesses s'accroissent dans les secteurs moins profonds.

S'agissant du substrat le lit, les stations étant de manière générale constituées d'affleurements de molasse (« dalle ») plus ou moins recouverts par des galets, les variations de ces deux

substrats sont inverses l'un de l'autre. Ces variations sont particulièrement visibles sur Gardonne et Mouleydier. Aucune corrélation n'a pu être mise en évidence entre le pourcentage d'apparition des substrats « dalle » ou « galets » et la vitesse de courant ou la profondeur. Les substrats fins (sable-gravier et vase-limons) sont très minoritaires, mais sont également plus facilement mobilisables. Ceci explique que les variations intra-transects sont importantes et que les variations inter-transects ne sont en général pas significatives. Les sites de Lalinde et Mouleydier sont des exceptions avec au moins un transect se différenciant par son pourcentage en substrat fin, ce qui s'explique en général par une zone abritée près de la rive où les vitesses sont réduites et où se déposent les particules fines.

Il faut noter que ces variations sont d'autant plus marquées que l'échantillonnage sur la station a été important (c'est le cas pour les stations échantillonnées pendant 3 ans comme Gardonne ou Mouleydier à la différence de stations échantillonnées plus rarement pendant 2 ans telle que Boé).

IV.1.3.3. Interprétation

Afin d'interpréter les variations inter-transects de la végétation (lorsqu'elles sont significatives) en fonction des variations des paramètres environnementaux, les coefficients de corrélation entre ces deux jeux de données ont été calculés (Tableau 8).

Les coefficients de corrélation sont assez faibles. Cependant, les paramètres les mieux corrélés aux taux de recouvrement de la végétation sont les pourcentages des différents substrats (en particulier dalle-blocs et galets). On a vu que l'essentiel des taux de recouvrement de la végétation est expliqué par les phanérogames. D'après les coefficients de corrélation, les phanérogames se développent donc mieux sur les transects où la proportion de galets (substrat de granulométrie moyenne) est importante. Au contraire, la végétation est négativement corrélée à la proportion de substrat grossier (dalle-blocs).

Les vitesses de courant ainsi que la profondeur ne semblent que très peu expliquer les variations inter-transects de végétation, contrairement à ce qu'on aurait pu supposer. (On note l'exception de Mouleydier, où la profondeur est un des facteurs les mieux corrélés aux taux de recouvrement de phanérogames.) Ceci peut s'expliquer par le fait que les différences de profondeurs inter-transects -bien que significatives- ne sont que peu importantes (10 à 40 cm selon les stations pour une précision des mesures de 10 cm). Elles semblent cependant insuffisantes pour entraîner des variations significatives de végétation.

Tableau 8 : Coefficients de corrélation entre les taux de recouvrement par les plantes différant significativement entre les transects, et les paramètres physiques.

		Largeur moyenne	Vitesse moyenne	Profondeur moyenne	% dalle- blocs	% galets	% sable- graviers	% vase- limons
Gardonne	Végéta- tion totale	r = 0,06	r = -0,08	r = 0,12	r = -0,33	r = 0,34	r = -0,15	r = 0,04
	Phanéro- games	r = 0,02	r = -0,14	r = 0,07	r = -0,26	r = 0,27	r = -0,07	r = 0,02
Mouleydier	Végéta- tion totale	r = -0,15	r = -0,06	r = 0,18	r = -0,33	r = 0,27	r = 0,17	r = -0,04
	Phanéro- games	r = -0,1	r = -0,04	r = 0,26	r = -0,29	r = 0,21	r = 0,29	r = 0,07
Castelsarrasin	Phanéro- games	r = 0,07	r = -0,07	r = 0,05	r = -0,24	r = 0,10	r = -0,18	r = 0,12

Il existe une évolution longitudinale à l'échelle intra-stationnelle essentiellement en termes de caractères physiques (surtout pour la profondeur et le substrat dominant). Néanmoins ces variations restent modérées et ne se traduisent que par de rares et légères variations de recouvrement par les phanérogames. On atteint certaines limites dues à cette échelle : plus que les vitesses, les profondeurs moyennes ou les substrats dominants sur un transect, ce sont les gradients transversaux de ces facteurs qui vont être importants.

IV.1.4. Echelle locale, du point contact

Il s'agit ici de comprendre :

- quelle est la répartition de la végétation à l'échelle du point contact,
- quels sont les traits fonctionnels -s'il y en a- qui expliquent la répartition de la végétation,
- quels mécanismes interviennent à l'échelle locale pour expliquer la répartition et la dynamique des macrophytes.

L'utilisation des données récoltées à l'échelle du point contact permet de mettre en relation une information de végétation (présence ou absence de végétation ou d'un trait), et des paramètres physiques locaux tels que la vitesse de courant, la profondeur, la distance à la rive, la nature du substrat.

Utilisée sur les données de juin à septembre 2003 à 2005, la régression logistique suivi d'un test du χ^2 permet de mettre en évidence la significativité de chaque paramètre.

IV.1.4.1. Caractérisation des associations de macrophytes à l'échelle du point contact

Si exceptionnellement le taux de points contacts végétalisés peut atteindre 80 % dans des conditions très favorables (été 2003 à Gardonne), les taux de points contacts estivaux sont en général bien inférieurs (autour de 20 %). La végétation est donc relativement peu fréquente sur nos stations : sur plus de 11000 points contacts effectués, seuls 2500 sont colonisés par les macrophytes. Dans la suite de nos analyses, nous devons donc traiter de nombreux « zéros » correspondant à une absence de végétation. Or ces « 0 » peuvent être de « vrais zéros », des zéros « fonctionnels » où l'absence de végétation correspond à des conditions environnementales défavorables, ou de « faux zéros », zéros « stochastiques », conséquence de la fixation aléatoire de la végétation dans un milieu faiblement colonisé. Il est cependant difficile de différencier ces deux catégories de valeurs nulles. Tous les « zéros » seront donc pris en compte dans les analyses suivantes. Les résultats seront pour leur part discutés au vu de cette remarque.

Sur l'ensemble des points contacts colonisés, la moitié environ n'est colonisée que par un seul taxon tandis que les autres présentent des associations de 2 à 9 taxons différents.

- Certains taxons d'algues tels que les rhodophycées *Lemanea* sp., *Thorea* sp. ou *Hildenbrandia* sp. sont majoritairement présents seuls (de deux tiers à trois quarts des relevés de ces espèces) et quelques fois associés à des phanérogames (c'est le cas pour *Thorea*, taxon flottant qui est souvent piégé dans les tiges et feuilles des phanérogames). D'autres taxons sont au contraire présents uniquement en association (jusqu'à neuf taxons sur le même point contact). C'est le cas des taxons filamenteux de diatomées (*Melosira* sp., *Fragilaria* sp.), de chlorophycées (*Cladophora* sp., *Oedogonium* sp., et *Spirogyra* sp.) et de cyanobactéries (*Oscillatoria* sp.). Ces taxons sont en effet la plupart du temps enchâssés dans un biofilm épilithique (et parfois épiphytique) regroupant de nombreuses espèces d'algues, de champignons et de bactéries.
- S'agissant des phanérogames, les grandes espèces sont fréquemment relevées seules (deux à trois relevés sur quatre). C'est le cas pour : *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton nodosus*, *Ranunculus fluitans*, *Sparganium emersum* ou encore *Vallisneria spiralis*. Cette répartition s'explique certainement en partie par des phénomènes d'ombrage qui limitent la croissance d'autres végétaux dans leur entourage immédiat. Cependant, ces espèces ne sont pas réellement exclusives les unes des autres. En effet les associations de macrophytes rassemblent au maximum quatre espèces qui sont le plus souvent les quatre premières espèces citées précédemment.
- Les associations de phanérogames et d'algues ne sont pas très fréquentes (environ 15 % des relevés végétalisés) et sont représentés à part égale d'une part par des associations de grandes phanérogames (*Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton nodosus*, *Ranunculus fluitans*)-algues du biofilm et d'autre part par des associations de grandes phanérogames-rhodophytes seules.
- Enfin, les bryophytes, plus rares, sont souvent associés à de grandes phanérogames. L'ombrage de ces espèces ne pose pas de problème de croissance aux bryophytes sciaphiles.

IV.1.4.2. Importance des paramètres physiques dans la modélisation de la présence de végétation et de traits fonctionnels

A l'aide de régressions logistiques, il s'agit ici de caractériser les paramètres qui permettent de modéliser la présence de végétation et de vérifier si l'importance de ces paramètres est la même quel que soit la station ou le groupe taxinomique considéré. On testera les paramètres suivants : profondeur, distance à la rive, vitesses de courant et différentes formes de substrat.

Suite aux premières analyses, les formes « blocs » et « graviers », initialement relevées, n'ont pas été retenues en tant que telles et ont été assimilées respectivement aux classes « dalle » et « sable ». Les substrats testés seront donc :

substratV : sédiments fins (vase, limons)

substratS : substrat mobile (sables, graviers)

substratG : substrat de taille moyenne (galets)

substratD : substrat non mobile (dalle, blocs)

La présence/absence générale de macrophytes à chaque point a été testée sur chacune des stations séparément puis sur toutes les stations confondues (Tableau 9).

- Les résultats des régressions logistiques montrent que la présence de végétation est significativement (test du χ^2 , $p < 0,0001$) expliquée par la profondeur et les vitesses de courant sur toutes les stations prises séparément et confondues. Les coefficients négatifs de ces deux paramètres indiquent que la probabilité de trouver de la végétation diminue lorsque la profondeur et la vitesse augmentent.
- Le substrat est également la plupart du temps un paramètre très significatif, excepté pour les stations dont la grande majorité du lit n'est constitué que d'un type de substrat (c'est le cas de Lalinde, Portet, Boé et Mouleydier). Le signe du coefficient de substrat ne figure pas dans ce tableau étant donné que différentes modalités de substrat ont été testées et que les coefficients sont alors à interpréter en fonction de la modalité de référence (choisie comme étant « V » correspondant aux sédiments fins). Lorsque le paramètre « substrat » est significatif, la probabilité de présence de végétation est plus importante avec des substrats fins (type S ou V) ou sur des substrats plus grossiers associés à des substrats fins (GS, GV, DS, DV).
- En revanche, la distance à la rive est rarement significative dans le modèle. De plus, contrairement à ce qu'on aurait pu supposer, le coefficient de ce paramètre est le plus souvent positif, ce qui signifie que la probabilité de trouver de la végétation augmente en s'écartant de la rive. La distance à la rive est en réalité très corrélée aux autres paramètres et en particulier à la profondeur. Or la bathymétrie, souvent irrégulière, entraîne parfois la présence simultanée de faibles profondeurs et de distances à la rive importantes. Dans ce cas c'est donc le paramètre profondeur qui est décisif.

Tableau 9 : Résultats des régressions logistiques visant à modéliser la présence de végétation en fonction de la profondeur, de la distance à la rive, des vitesses de courant et du substrat. Les signes + et – font référence au signe du coefficient de chaque paramètre. Le nombre de signes + ou – correspond à la grandeur relative de ce coefficient. Enfin les étoiles représentent la significativité de chaque paramètre (test du χ^2 : * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$)

	Profondeur		Distance à la rive		Vitesses de courant		Substrat
Lalinde	(--)	***	(+)	***	(-)	***	
Mouleydier	(--)	***	(-)	*	(-)	*	*
Gardonne	(--)	*	(+)	**	(-)	*	***
Roques	(--)	***	(+)		(-)	*	***
Portet	(--)	***	(+)	**	(-)	***	*
Castelsarrasin	(--)	***	(-)		(-)	*	*
Lamagistère	(--)	***	(+)		(-)	*	***
Boé	(--)	***	(+)		(-)	*	**
Toutes stations	(--)	***	(+)	**	(--)	***	***

Les probabilités de présence des principaux groupes taxinomiques (phanérogames et algues) ont également été testées séparément, du fait de leur morphologie et de leur écologie très différentes. La présence/absence des espèces dominantes (*Ranunculus fluitans* et *Myriophyllum spicatum*) a également été testée individuellement. L'ensemble des données de toutes les stations a cette fois été utilisé. On suppose en effet que l'on va observer les mêmes réponses des espèces dominantes aux conditions environnementales, quelle que soit la station envisagée. De plus, la végétation n'étant que peu développée sur certains sites, le faible nombre de données entraîne la non convergence de certains des modèles testés.

On obtient des résultats similaires (mêmes signes des coefficients et mêmes degrés de significativité) pour les groupes « phanérogames » et « algues » que pour la végétation en général sur l'ensemble des stations. Il faut cependant noter que dans le cas des algues et contrairement aux phanérogames, on trouve la dalle associée à des sédiments fins (DV) parmi les substrats les mieux colonisés. Enfin, l'analyse des deux espèces les plus fréquentes et les plus abondantes (*Myriophyllum spicatum* et *Ranunculus fluitans*) donne le même type de résultats, excepté pour *Myriophyllum spicatum*, dont la présence est peu déterminée par la distance à la rive (test du χ^2 , $p=0,023$).

Tous les paramètres testés apparaissent donc comme déterminants dans la modélisation de la présence de végétation. La profondeur est le descripteur dont l'importance et la significativité sont les plus marquées et les plus régulières dans l'ensemble des modèles testés. Ce paramètre reflète principalement l'accès à la lumière, ce qui peut expliquer qu'il ne soit que peu important à Gardonne, station où la turbidité est généralement la plus faible. La profondeur est aussi corrélée positivement à la distance à la rive ainsi qu'aux vitesses de courant.

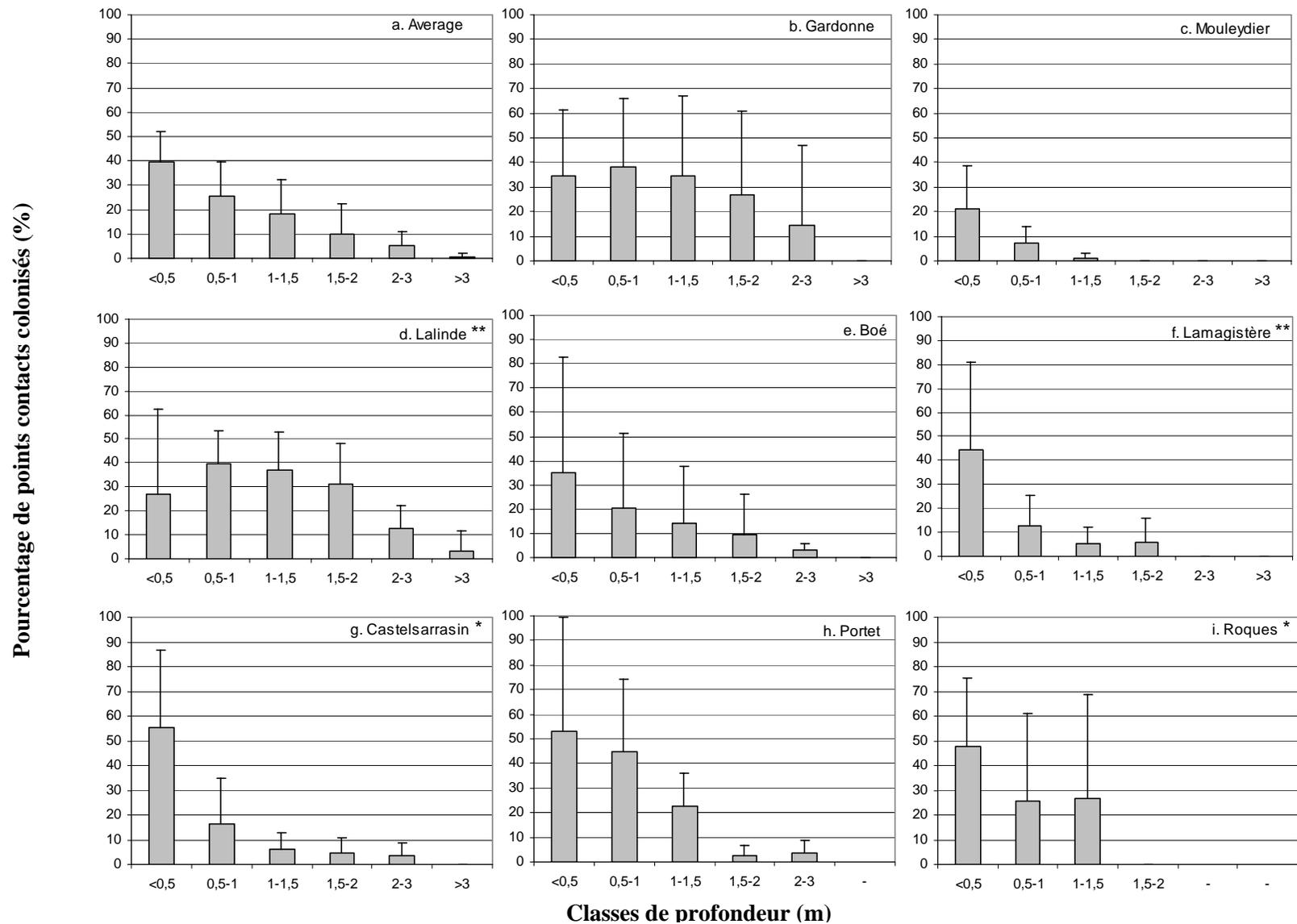


Figure 26 : Pourcentage de points contacts colonisés selon les différentes classes de profondeur considérées, pour les différentes stations. 26a. Moyenne sur l'ensemble des stations, 26b. Gardonne, 26c. Mouleydier, 26d. Lalinde, 26e.Boé, 26f. Lamagistère, 26g. Castelsarrasin, 26h. Portet, 26i. Roques. Barres d'erreurs: écart-type; Significativité du test de Kruskal-Wallis: ** (p<0.01) * (p<0.05). "-" signifie que la classe de profondeur n'est pas représentée sur cette station.

Pour illustrer rapidement l'importance du paramètre profondeur, on peut observer la répartition de la végétation dans différentes classes de profondeur dans les huit sites (Figure 26). Sur l'ensemble des stations (Figure 26a), la végétation est principalement localisée dans des zones de moins de 1,5 m de profondeur. Cependant, sur le site de Gardonne (Figure 26b.), le maximum de végétation n'apparaît pas dans les zones les moins profondes mais dans la deuxième classe de profondeur entre 0,5 et 1 m. De plus, la végétation au-delà de 2 m de profondeur y est encore importante (9,5 %) comparé aux autres sites. Cette répartition qu'on retrouve également sur le site de Lalinde (Figure 26d.) peut s'expliquer par la dominance des herbiers très développés à *Ranunculus fluitans* qui se développent mieux dans des profondeurs moyennes et jusqu'à des profondeurs importantes.

Pour les stations de de Mouleydier (Figure 26c.), Boé (Figure 26e.), Lamagistère (Figure 26f.), Castelsarrasin (Figure 26g.), Portet (Figure 26h.) et Roques (Figure 26i.) ce sont les deux plus faibles classes de profondeurs qui sont les mieux colonisées, la fréquence d'apparition décroissant ensuite très rapidement. A Lamagistère et Castelsarrasin cette classe est significativement différente des autres classes (test de Kruskal-Wallis, $p < 0,05$).

Sur les stations de Roques et Castelsarrasin, cette végétation dans les très faibles profondeurs est le plus souvent constituée d'algues filamenteuses se développant sur les galets et la dalle dans des eaux calmes et peu profondes. De manière générale, la végétation au-delà de 1,5 m de profondeur est beaucoup moins riche comparée à celle entre 0 et 1,5 m. On y trouve environ deux tiers d'espèces en moins, comparé aux zones peu profondes. Parmi les taxons absents en profondeur, on a essentiellement des algues, des héliophytes et des taxons flottants. Toutes les espèces présentes en profondeur sont en revanche présentes dans les zones moins profondes. Ce sont quasiment exclusivement des hydrophytes ancrés (tous groupes taxinomiques confondus).

Afin d'expliquer la répartition des différentes espèces entre elles, l'utilisation des traits peut alors s'avérer décisive.

IV.1.4.3. Traits fonctionnels et patrons de zonation transversale

Dans cette partie, il s'agira d'expliquer la répartition de la végétation en modélisant la présence d'apparition de 36 traits fonctionnels différents, à l'aide de variables physiques. On suppose que ces traits morphologiques illustrent une certaine adaptation au milieu. Ces traits ont donc été choisis pour traduire une adaptation à la profondeur (taille de la plante), au substrat (systèmes d'ancrage) ou aux contraintes hydrodynamiques (forme de la plante, des feuilles...).

Cependant, seuls les traits des phanérogames, déjà bien connus (Bornette *et al.* 1994, Willby 2000), seront traités ici. En effet, le manque de connaissances et la variabilité de ces traits chez les macro-algues rendent difficile toute utilisation de traits fonctionnels chez ce groupe taxinomique.

On utilisera ici les données estivales de toutes les stations simultanément. En effet :

- on suppose que chaque trait est expliqué par les mêmes variables, quelle que soit la station et ses particularités,
- le manque de représentativité de certains traits sur les sites ne permet pas aux modèles testés de converger.

Cependant, les données de Gardonne d'une part, et des autres stations d'autre part ont été testées séparément, afin de vérifier que le poids de cette première station ne cache pas d'éventuelles disparités inter-stations.

Le Tableau 10 résume les résultats des régressions logistiques effectuées sur les 36 traits décrits dans la partie III.1.2.1. Comme précédemment, les paramètres testés sont la profondeur, les substrats, les vitesses de courant et la distance à la rive.

Tableau 10 : Résultats de la régression logistique sur les différents traits. Coeff : signe des coefficients associés à chaque paramètre ; Sign. : significativité du paramètre (test du χ^2 : * : < 0,05 ; ** : < 0,01 ; *** : < 0,001)

Traits	Profondeur		Substrat Sign	Vitesses de courant		Distance à la rive	
	Coeff.	Sign.		Coeff.	Sign.	Coeff.	Sign.
1	(-)	*	***	(-)		(-)	
2	(++)	***	***	(+)	*	(+)	
3	(-)	**		(-)	*	(+)	
4	(-)		**	(-)		(+)	
5	(++)	*		(+)		(+)	
6	(++)	*		(-)		(+)	**
7	(-)	*		(-)		(-)	
8	(-)		***	(+)		(+)	
9	(++)	***		(+)		(+)	
10	(-)	**	***	(+)		(+)	*
11	(-)		***	(+)		(-)	
12	(++)		***	(+)		(-)	
13	(++)	**	***	(+)		(+)	
14	(+)		***	(-)		(+)	
15	(-)	*	***	(-)		(-)	***
16	(+)		**	(-)		(+)	**
17	(+)	*	***	(-)	*	(+)	***
18	(+)	*	***	(-)		(+)	***
19	(+)		***	(-)		(+)	
20	(-)	**	***	(+)		(+)	
21	(+)		***	(-)	*	(+)	*
22	(-)	**	***	(+)		(+)	
23	(++)	***	***	(-)		(-)	*
24	(+)	*	***	(-)		(+)	***
25	(-)	**	***	(-)	*	(-)	**
26	(++)	*	***	(+)	*	(+)	*
27	(++)	*				(+)	
28	(-)	*	**	(-)		(-)	
29	(++)	**		(+)		(+)	
30	(+)	*	***	(-)		(+)	*
31	(-)	**	***	(-)		(-)	***
32	(-)	**	***	(-)		(-)	***
33	(++)	**	***	(+)		(+)	*
34	(-)	***		(-)		(+)	
35	(-)		***	(+)		(+)	
36	(++)	***		(+)		(+)	

La présence (T1) et l'absence (T2) de ramifications chez les macrophytes est bien expliquée par la profondeur et le substrat. Les plantes bien ramifiées sont moins présentes quand la profondeur augmente tandis que la probabilité de trouver des plantes sans ramifications augmente avec la profondeur. Si le trait « présence de ramifications » n'est pas expliqué par les vitesses de courant, le trait « absence de ramifications » est plus fréquent quand la vitesse de courant augmente, ce qui signifie que les plantes fortement ramifiées sont présentes quelles que soient les vitesses tandis que les plantes sans ramifications sont plus fréquentes dans de faibles vitesses.

La taille des plantes réagit essentiellement à la profondeur. Tandis que les plantes petites (inférieures à 8 cm, T3) à moyennes (8 à 30 cm, T4) sont moins présentes dans les profondeurs importantes, la présence de plantes de plus de 30 cm (T5 et T6) augmente avec la profondeur.

La forme de la plante réagit également bien à la profondeur et au substrat. Seule la forme ancrée à feuilles submergées (T9, ex : *Potamogeton pectinatus*, *Myriophyllum spicatum*...) augmente avec la profondeur et est plus présente sur les substrats à dalle (bien que ce ne soit pas significatif). Les autres formes flottantes (T7, ex : *Lemna* sp.), ancrées à feuilles flottantes (T8, ex : *Potamogeton nodosus*) ou émergée (T10, ex : *Sparganium emersum*), hétérophylle (T11, ex : *Ludwigia grandiflora*) sont plus présentes dans les faibles profondeurs et sur des substrats moyens à fins (galets, sable).

Les traits relatifs à la croissance de la plante (T12, T13 et T14) ne sont que très peu expliqués par les paramètres testés. L'apparition du seul trait « un point de croissance apicale » (T13) semble plus probable quand la profondeur augmente. Ceci est surprenant, étant donné que les espèces à un point de croissance apicale sont des héliophytes (*Scirpus lacustris*, *Sparganium emersum*) ou des espèces flottantes (*Lemna* sp., *Spirodella polyrhiza*).

S'agissant de la surface des feuilles, on retrouve les plus petites (T15) parmi les plantes les moins profondes et les plus proches de la rive sur un substrat sableux. Les plantes à grandes feuilles (T17, T18) au contraire sont significativement plus présentes en profondeur, loin de la rive et sur des substrats à majorité de galets.

Les macrophytes à feuilles tubulaires et capillaires (T19) semblent plus présentes en profondeur bien que ce ne soit pas significatif. Au contraire, le trait « plantes à feuilles entières » (T20) est significativement plus probable dans les faibles profondeurs.

De même, le caractère « racines adventives » (T21) semble mieux expliqué par les profondeurs importantes, alors que le caractère « sans racines adventives » (T22) est très nettement plus associé aux zones peu profondes. Ces paramètres répondent également bien aux substrats.

Concernant les modes de dissémination, les plantes rhizomateuses (T23) et stolonifères (T26) sont plus présentes quand la profondeur augmente. Mais tandis que les plantes à rhizome sont présentes plus près des rives, les plantes à stolons sont plus fréquentes quand on s'éloigne des rives. Le trait « reproduction par fragmentation » (T24) qui suppose donc une dissémination sur des distances potentiellement plus grandes, augmente avec la profondeur et surtout avec la distance à la rive. Le trait « production de bourgeons/turions » (T25) est plus présent près du bord et dans de faibles profondeurs. Enfin, le trait « production de graines » (T27) est peu significatif car pratiquement toutes les plantes présentent théoriquement ce trait, bien que toutes ne l'expriment pas.

Les plantes annuelles (T28) ou au feuillage non persistant (T31) sont plus fréquentes dans de faibles profondeurs et ont tendance à se développer plus près du bord et dans de faibles vitesses, contrairement aux plantes pérennes (T29) et aux plantes sempervirentes (T30).

Les plantes amphibies (T32) sont logiquement plus près du bord et dans de plus faibles profondeurs (également dans de plus faibles vitesses de courant) que les plantes non amphibies.

Enfin, les plantes les plus flexibles sont plus fréquentes quand la profondeur augmente, contrairement aux plantes à faible flexibilité.

De manière générale, les paramètres de profondeur et de substrat sont ceux qui expliquent le mieux les traits morphologiques testés. La distance à la rive n'est le plus souvent pas un facteur significatif mais lorsqu'il l'est, il apporte une information similaire à celle de la profondeur (profondeurs importantes associées à des distances à la rive importantes également).

A partir de ces différents modèles, on peut donc proposer une typologie des phanérogames en grands cours d'eau :

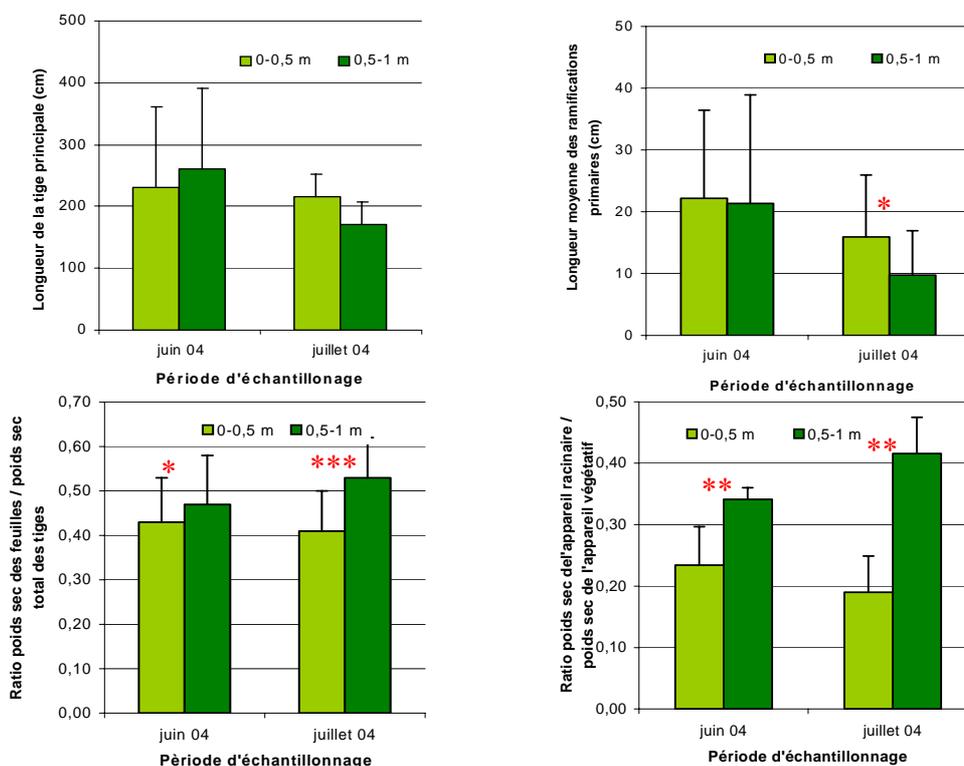
- Les phanérogames se développant dans des zones caractérisées par de faibles profondeurs, de faibles vitesses de courant et se situant près des rives, ont tendance à être de petites plantes ramifiées, flottantes ou à feuilles flottantes. On y trouve également plus de plantes amphibies pouvant supporter l'émergence.

- Au contraire, les phanérogames des zones profondes au centre du lit où les vitesses de courant sont importantes, sont plutôt des plantes ancrées, grandes avec de grandes feuilles. Leurs feuilles sont également plus souvent tubulaires ou capillaires. Enfin, on y trouve en général des plantes pérennes.

Un point commun à de nombreuses espèces de phanérogames présentes sur nos stations, concerne leur grande plasticité morphologique. S'il existe une répartition transversale de certains traits fonctionnels des phanérogames, on peut donc s'interroger sur une éventuelle variabilité intra-spécifique de ces traits.

Tableau 11 : Résultats du test de Wilcoxon-Mann-Whitney sur les mesures de 8 traits biologiques dans deux classes de profondeur chez *Ranunculus fluitans*.

Traits	juin	juillet
Longueur de la tige principale	n.s. ⁴	n.s.
Longueur moyenne des tiges	n.s.	n.s.
Longueur moyenne des entre-noeuds	n.s.	n.s.
Longueur moyenne des ramifications primaires	n.s.	p < 0,1
Nombre de ramifications primaires par cm de tige	n.s.	n.s.
Longueur moyenne des feuilles	n.s.	p < 0,1
Nombre de feuilles par cm de tige	n.s.	n.s.
Poids sec des feuilles / poids sec des tiges entières	p < 0,1	p < 0,01
Poids sec de l'appareil racinaire / poids sec de l'appareil végétatif	p < 0,05	p < 0,05



⁴ n.s. : test de Wilcoxon-Mann-Whitney non significatif

IV.1.4.4. Variation intra-spécifique de traits biologiques le long d'un gradient de profondeur et de vitesses

Afin d'observer une éventuelle variabilité intra-spécifique de certains des traits morphologiques testés précédemment, le long d'un gradient de profondeur et de vitesses, les deux espèces de phanérogames les plus abondantes ont été choisies : *Ranunculus fluitans* et *Myriophyllum spicatum*. Ces espèces ont la particularité de coloniser aussi bien des zones peu profondes et peu courantes que des secteurs soumis à une contrainte hydraulique forte et à des intensités lumineuses limitées du fait de profondeurs importantes. De plus, *Ranunculus fluitans* est décrite par de nombreux auteurs comme une plante à la plasticité importante. Deux zones de prélèvements ont été choisies en rive droite à Gardonne, sur un substrat de type gros galets. La profondeur et les vitesses de courant étant bien corrélées sur ce site, le gradient de profondeur testé est également un gradient de vitesse. La première classe de profondeur testée entre 0 et 0,5 m de profondeur correspond à des vitesses allant de 0 à 0,4 m.s⁻¹ (lors des prélèvements) et à des distances à la rive de 0 à 30 m. La classe 0,5-1 m de profondeur correspond à des vitesses de 0,35 à 0,71 m.s⁻¹ de 30 à 50 m de la rive. Les deux zones de prélèvements rassemblent donc les paramètres déterminants dans la distribution des macrophytes aquatiques.

IV.1.4.4.1. Ranunculus fluitans

Suivant le protocole expérimental décrit dans la méthodologie, différents traits ont été mesurés chez *Ranunculus fluitans* (Tableau 11).

Taille de la plante

Les mesures de la tige principale (Figure 27) n'ont pas montré de différences significatives entre les deux profondeurs testées, ni en juin ni en juillet. On aurait pourtant pu supposer une plus grande tige principale chez les individus profonds. En effet, cette tige principale est une tige fleurie qui affleure généralement en surface pour permettre la pollinisation. De plus, la variabilité inter-spécifique a montré que les plantes les plus grandes se développent souvent dans de plus grandes profondeurs. On relève une légère baisse entre juin et juillet de la longueur de cette tige principale, qui bien que non significative peut représenter le début de sénescence et la casse de cette tige (la période de floraison classiquement observée se situant plus tôt dans l'année, durant les mois de mai-juin). La longueur des entre-nœuds n'a pas donné de résultats significatifs.

Ramifications

La longueur moyenne des ramifications primaires est légèrement plus élevée chez les individus prélevés entre 0 et 0,5 m de profondeur que ceux prélevés entre 0,5 et 1 m. Cette tendance est significative en juillet (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, $p < 0,1$). Le nombre de ramifications est également supérieur chez les plantes peu profondes bien que cette tendance ne soit pas significative.

Densité des feuilles

Le ratio du poids sec des feuilles sur le poids sec total de la tige (tige et feuilles) est plus élevé chez les renoncules de la classe 0,5-1 m de profondeur. Ce résultat est dû, d'une part à une longueur des feuilles plus élevée et d'autre part, à un nombre de feuilles par centimètre de tige plus élevé. Cette densité et cet allongement des feuilles peuvent constituer un avantage pour la plante en termes de capacité photosynthétique. On remarque également que ce ratio augmente entre juin et juillet, ce qui doit correspondre à mise en place de nouvelles feuilles et / ou à un allongement des anciennes. Ainsi la plante accroît son potentiel de photosynthèse durant la période estivale fortement ensoleillée. De plus, les vitesses étant relativement faibles à cette période, et les débits n'ayant que peu varié entre les deux dates de prélèvements, les renoncules ne subissent pas de casse de tiges du fait des turbulences (les débits varient de $60,5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en juin à $57,7 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en juillet avec un minimum de $48 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et un maximum de $62,2 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$).

Ratio du poids sec de l'appareil racinaire et de l'appareil végétatif

Les différences entre les deux zones de prélèvement sont significatives quelle que soit la saison pour ce ratio. La part du poids de la plante représentée par l'appareil racinaire est plus importante chez des individus prélevés à plus de 0,5 m de profondeur. Les plantes ancrées plus profondément semblent donc allouer une part plus importante des ressources au développement de leur appareil racinaire sous l'effet d'un stress hydraulique. On peut aussi supposer que les vitesses en profondeur ont provoqué une limitation de la croissance ou une casse de tiges du fait des turbulences, ce qui expliquerait que les individus ont un poids relativement réduit de leur appareil végétatif. Néanmoins, cette hypothèse ne semble pas

confirmée par les résultats de la longueur moyenne de la plante qui n'est pas significativement différente entre les individus de la zone 0-0,5 m et 0,5-1 m.

Enfin, on note que le ratio des poids secs de l'appareil racinaire et de l'appareil végétatif diminue dans les faibles profondeurs entre juin et juillet, alors qu'il augmente dans les profondeurs plus importantes. La tendance s'accroît donc entre les deux dates. Les plantes peu profondes avec un bon accès à la lumière et une faible contrainte hydrodynamique développent préférentiellement leur appareil végétatif photosynthétique comparé aux plantes de milieu profond.

IV.1.4.4.2. *Miryophyllum spicatum*

Les mêmes traits ont été mesurés chez *Myriophyllum spicatum* (Tableau 12).

Taille de la plante

Comme chez *Ranunculus fluitans*, les traits relatifs à la taille de la plante ne sont pas significativement différents entre les deux zones de prélèvement. Seule la longueur moyenne des entre-nœuds, toujours plus importante chez les individus prélevés entre 0,5 et 1 m de profondeur, est significativement différente entre les deux zones au mois de juin. On peut également noter un allongement général de la plante entre juin et juillet que ce soit au vu de la longueur moyenne, de la longueur maximale ou de la longueur moyenne des entre-nœuds. *Myriophyllum spicatum* a en effet un cycle de développement moins précoce que celui de *Ranunculus fluitans* et continue de se développer tout au long de la période estivale.

Ramifications

La longueur des ramifications (Figure 28) est significativement inférieure ($p < 0,05$) dans les faibles profondeurs au moins de juin. Néanmoins cette tendance s'inverse le mois suivant. Les valeurs moyennes des longueurs de ramifications diminuent pour les individus échantillonnés dans la zone 0,5-1 m de profondeur. Une casse des ramifications est peu envisageable, les débits étant restés faibles et stables entre les deux dates. On peut par contre envisager la mise en place de nouvelles ramifications primaires sans développement important des anciennes, qui peut conduire à cette baisse de la longueur moyenne. Le nombre de ramifications primaires par cm de tige est plus important chez les plantes « profondes » aux deux dates sans que cette différence ne soit significative.

Tableau 12 : Résultats du test de Wilcoxon-Mann-Whitney sur les mesures de 8 traits biologiques dans deux classes de profondeur chez *Myriophyllum spicatum*.

Traits	juin	juillet
Longueur maximale de la plante	n.s.	n.s.
Longueur moyenne des tiges	n.s.	n.s.
Longueur moyenne des entre-nœuds	p < 0,1	n.s.
Longueur moyenne des ramifications primaires	p < 0,05	n.s.
Nombre de ramifications primaires par cm de tige	n.s.	n.s.
Longueur moyenne des feuilles	n.s.	n.s.
Nombre de feuilles par cm de tige	n.s.	n.s.
Poids sec des feuilles / poids sec des tiges entières	n.s.	n.s.
Poids sec de l'appareil racinaire / poids sec de l'appareil végétatif	p < 0,05	p < 0,01

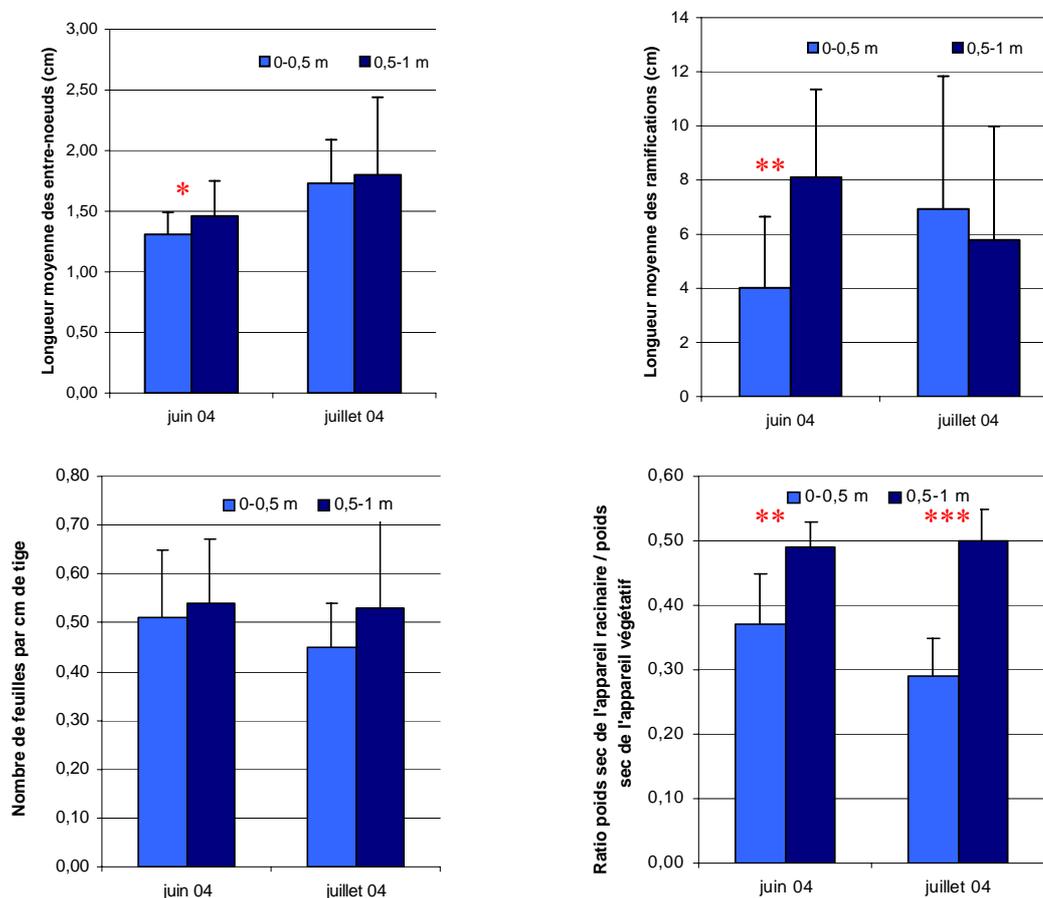


Figure 28 : Comparaison de 4 traits mesurés sur *Myriophyllum spicatum* lors de deux campagnes différentes et à deux profondeurs distinctes. Test de Wilcoxon-Mann-Whitney : * p < 0,1 ; ** p < 0,05 ; *** p < 0,01.

Nombre de feuilles

La densité de verticilles observée chez *Myriophyllum spicatum* est toujours supérieure dans la zone entre 0,5 et 1 m de profondeur. La longueur des feuilles est cependant la même quelle que soit la date et la profondeur choisie. Chez *Myriophyllum spicatum*, la plasticité au niveau des feuilles ne semble donc s'exprimer que par la densité des verticilles.

Ratio du poids sec de l'appareil racinaire et de l'appareil végétatif

Comme chez *Ranunculus fluitans*, ce critère semble être celui qui répond le mieux au gradient de profondeur et de vitesse. On observe une différence significative entre les deux zones de prélèvement, aussi bien durant le mois de juin ($p < 0,05$) que durant le mois de juillet ($p < 0,01$). Le poids de l'appareil racinaire par rapport au poids de l'appareil végétatif est toujours supérieur dans la zone « profonde ».

On observe également que cette tendance s'accroît entre les deux mois de prélèvements, tendant à montrer que chez les plantes peu profondes, l'appareil végétatif croît plus vite que l'appareil racinaire, contrairement aux plantes poussant plus profondément.

*Grâce à cette approche des traits mesurés sur le terrain (et non seulement issus de la bibliographie), il est possible d'avoir une synthèse comparative des populations en place. Ainsi la variabilité intra-spécifique des traits testés est plus faible chez *Myriophyllum spicatum* que chez *Ranunculus fluitans*, ce qui traduit également une plus faible plasticité dans les conditions d'étude. (voir description de ces deux espèces en Annexe 5). En comparaison avec les résultats de la variabilité intra-spécifique, on note que peu de traits intra-spécifiques évoluent significativement le long du gradient de profondeur et de vitesses. La taille des deux phanérogames testées est comparable quelle que soit la zone de prélèvement, et n'augmente donc pas avec la profondeur. Chez *Ranunculus fluitans*, on retrouve cependant une plus grande taille des feuilles et une moindre ramification quand la profondeur augmente. Les traits des deux espèces n'évoluent pas nécessairement de la même façon : ainsi, si le nombre de ramifications a tendance à diminuer avec la profondeur chez *Ranunculus fluitans*, il augmenterait plutôt chez *Myriophyllum spicatum*. Chez les deux espèces, le trait le plus significatif et le plus constant, quelle que soit la saison, est le ratio du poids sec de l'appareil racinaire et de celui de l'appareil végétatif, toujours supérieur en profondeur.*

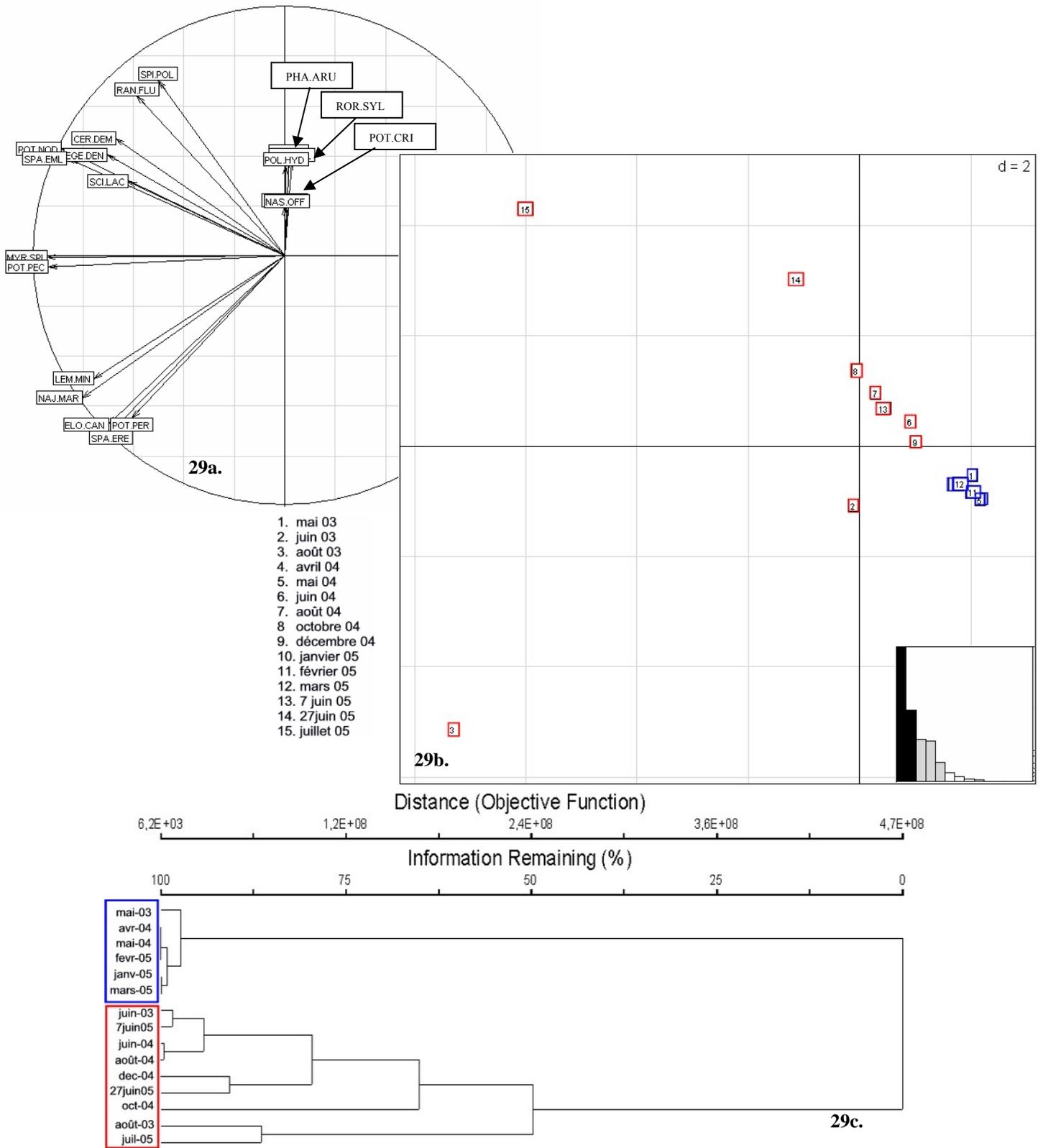


Figure 29: Analyse en Composantes Principales réalisée sur les taux de recouvrement des différentes espèces de macrophytes phanérogames relevés à Gardonne sur les points contacts de 2003 à 2005. 29a. Cercle des corrélations (les codes espèces sont disponibles dans l'Annexe 2), 29b. Projection des individus (campagnes) sur le plan factoriel F1 x F2. 29c. Dendrogramme de la Classification Ascendante Hiérarchique réalisée sur les coordonnées de ces campagnes sur les 3 premiers axes de l'ACP : les deux groupes distingués 1 et 2 respectivement représentés en rouge et en bleu sont reportés sur l'ACP avec le même code couleur.

IV.2. Deux échelles temporelles

L'étude de la répartition spatiale des macrophytes amène naturellement à se questionner sur la stabilité temporelle de ce compartiment. Il s'agira donc dans cette partie d'étudier dans quelle mesure la composition et les recouvrements des herbiers évoluent au cours d'un cycle annuel et s'il existe une variabilité inter-annuelle de ces paramètres. De même que lors de l'étude des échelles spatiales, les paramètres environnementaux seront utilisés pour interpréter l'évolution temporelle du compartiment macrophytique.

L'analyse de la distribution spatiale des macrophytes a montré que la variabilité inter-stationnelle en termes d'assemblage était relativement importante et plus élevée que la variabilité inter-cours d'eau. Les variations temporelles seront donc analysées à l'échelle de la station. Un effort d'échantillonnage a ainsi été porté sur la station de Gardonne du fait de sa richesse spécifique en macrophytes et de son recouvrement végétal important. Cette station a en outre été échantillonnée depuis l'année 2000. Seules les données issues de ce site seront donc étudiées en détail dans cette partie.

IV.2.1. Echelle saisonnière

Outre les campagnes estivales effectuées depuis 2003, un échantillonnage quasi mensuel a été mené sur un peu plus d'un cycle annuel complet (d'avril 2004 à juillet 2005) afin d'observer les variations floristiques et environnementales saisonnières. La variabilité est donc étudiée comme une succession d'états instantanés.

IV.2.1.1. Variations saisonnières de la fréquence et de la diversité des espèces au sein des communautés

La végétation aquatique de nos stations est principalement composée de phanérogames et d'algues. Les bryophytes et les ptéridophytes beaucoup plus rares et donc davantage soumis à des aléas d'échantillonnage, seront négligés dans cette partie.

Suite à de premières analyses, il apparaît que les taux de recouvrement des algues et des phanérogames ne présentent pas la même dynamique saisonnière. Ces deux groupes taxinomiques seront donc traités séparément.

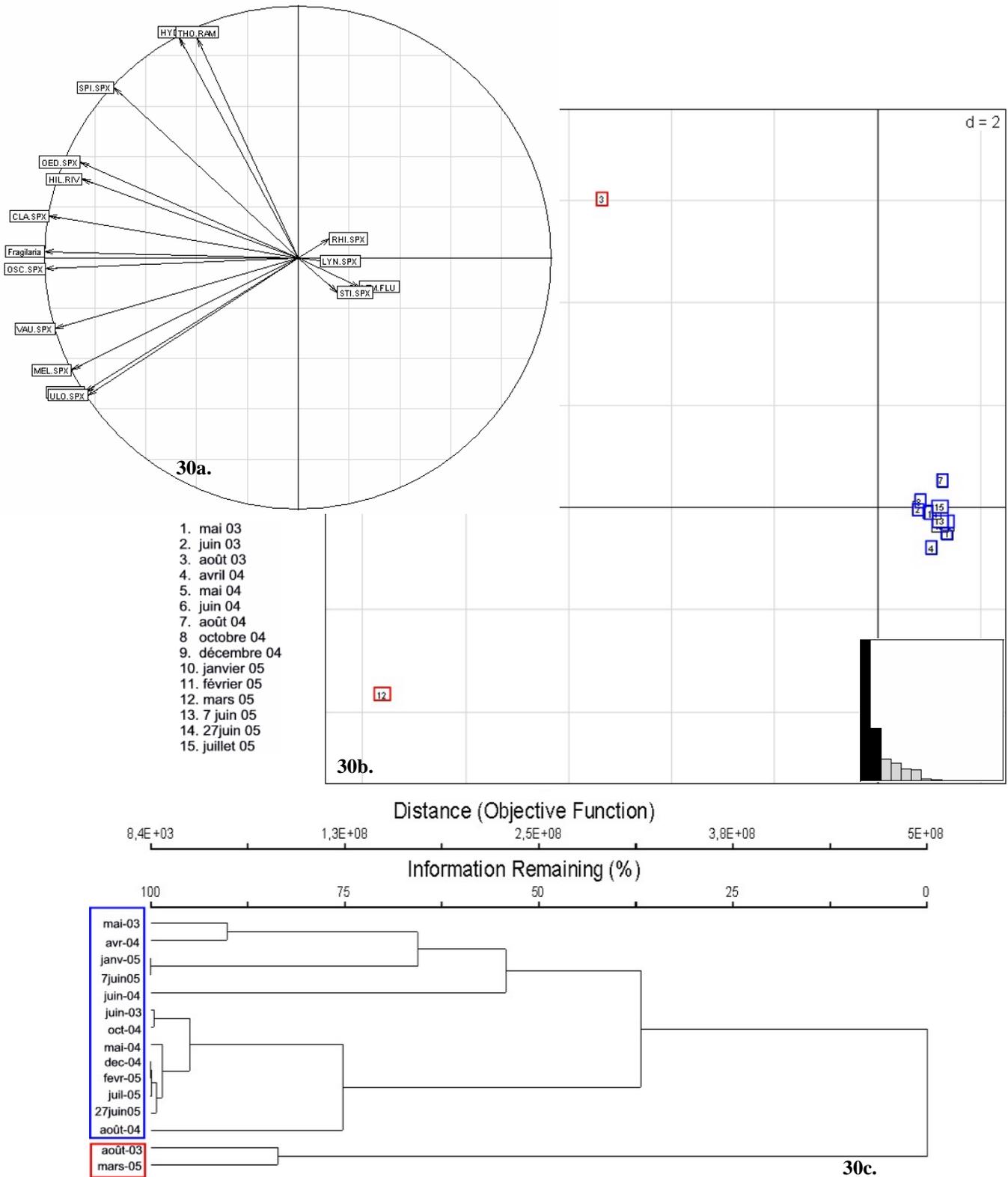


Figure 30 : Analyse en Composantes Principales réalisée sur les taux de recouvrement des différents taxons d'algues relevés à Gardonne sur les points contacts lors des relevés de 2003 à 2005. 30a. Cercle des corrélations (les codes espèces sont disponibles dans l'Annexe 2), 30b. Projections des individus (campagnes) sur le plan factoriel F1 x F2. 30c. Dendrogramme de la Classification Ascendante Hiérarchique réalisée sur les coordonnées de ces campagnes sur les 3 premiers axes de l'ACP : les deux groupes distingués 1 et 2 respectivement représentés en rouge et en bleu sont reportés sur l'ACP avec le même code couleur.

Phanérogames

Une Analyse en Composantes Principales sur les taux de recouvrement de phanérogames issus des points contacts permet de faire apparaître un gradient saisonnier dans le plan F1xF2 représentant 87% de l'inertie (Figure 29a. et b.). Une Classification Ascendante Hiérarchique réalisée sur les coordonnées dans les 3 premiers axes de l'ACP (plus de 90% de l'inertie) permet de séparer nettement deux groupes de relevés (Figure 29 c.) : les relevés de janvier à juin d'une part et de juin à décembre d'autre part. Ces deux périodes de l'année ne se distinguent pas tant par des assemblages de macrophytes distincts mais plutôt par des taux de recouvrement plus ou moins importants. La grande majorité des espèces ont des coordonnées négatives sur l'axe 1, excepté quelques héliophytes (*Phalaris arundinacea*, *Rorripa sylvestris*, *Polygonum hydropiper* et *Nasturtium officinale*). Le long de ce même axe, les relevés postérieurs au mois de juin (estivaux) ont des valeurs négatives où légèrement positives et sont donc associés à des recouvrements importants de la majorité des espèces, tandis que les relevés hivernaux et printaniers ont tous des valeurs positives et représentent donc de faibles taux de recouvrement. Tout se passe comme si le fond commun d'espèces était présent en hiver mais avec de faibles taux de recouvrement ; le fort développement printanier, estival et automnal se traduisant par une dispersion des points sur la partie négative de l'axe 1. La canicule de 2003 (juin et août 2003) se distingue sur l'axe 2, avec un fort développement d'espèces annuelles stagnophiles et thermophiles, le patron estival « normal » correspondant à la partie positive de l'axe 2.

Algues

Une analyse similaire sur les taux de recouvrement des taxons d'algues ne permet pas de mettre en évidence un gradient saisonnier comparable. L'Analyse en Composante Principale dans le plan F1xF2 (Figure 30) qui représente environ 75 % de l'inertie, illustre la forte contribution de la majorité des espèces à l'axe 1. On distingue pour des valeurs négatives sur l'axe 1 des relevés où tous les taxons d'algues étaient très présents et pour des valeurs positives des relevés pauvres en algues. Contrairement aux relevés de phanérogames, les taux de recouvrements par les algues ne font pas apparaître de gradients saisonniers. La Classification Ascendante Hiérarchique ne fait apparaître que deux relevés très riches en algues en août 2003 et en mars 2005. Il est cependant à noter qu'exceptés *Lemanea* sp., *Lyngbia* sp. et *Rhizoclonium* sp qui sont très rarement présents, les autres taxons ont été relevés sur de nombreuses campagnes mais avec des abondances très différentes.

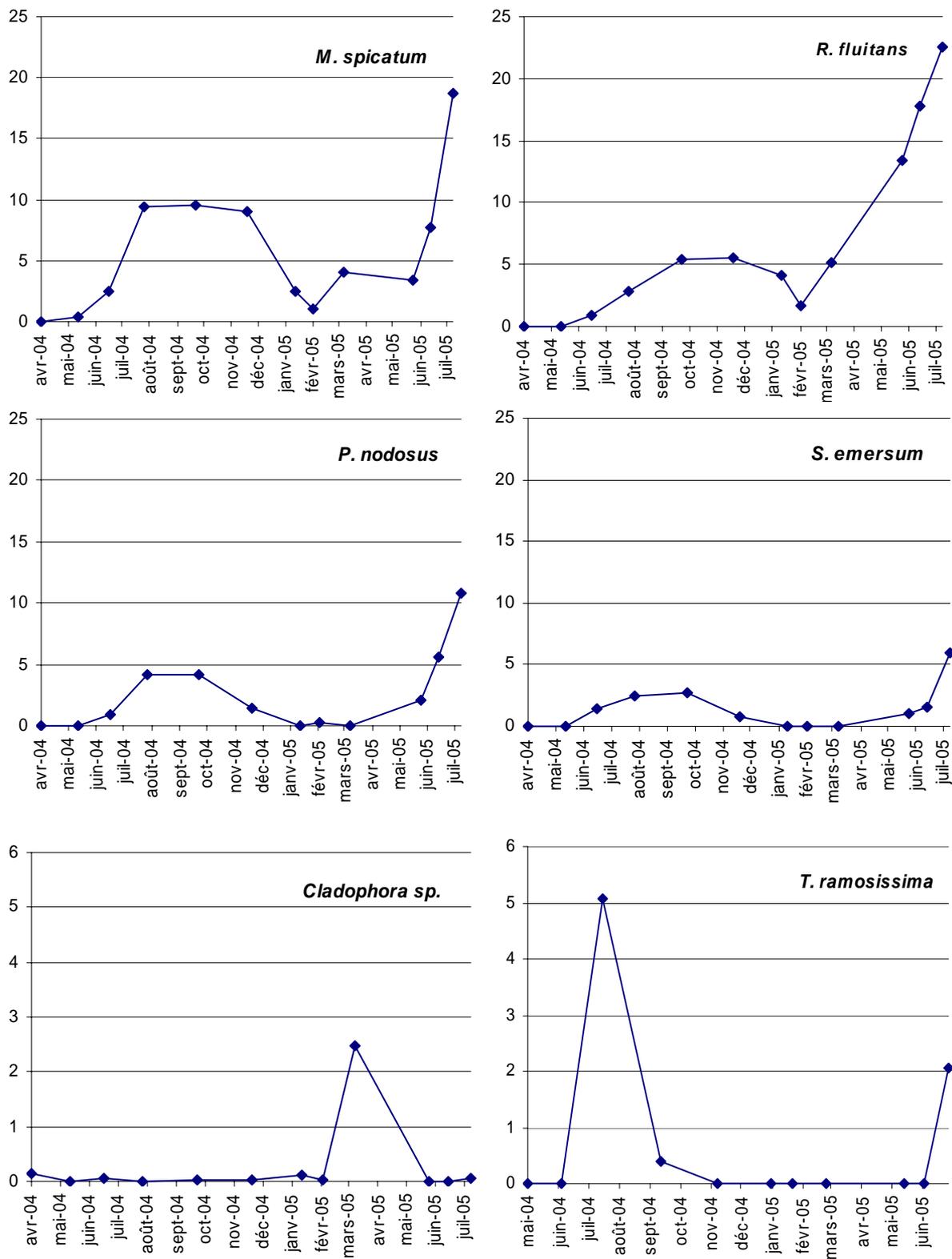


Figure 31 : Evolution des taux de recouvrement des principaux taxons de phanérogames (*Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus fluitans*, *Potamogeton nodosus* et *Sparganium emersum*) et d'algues (*Cladophora sp.*, *Thorea ramosissima*) relevés sur Gardonne entre avril 2004 et juillet 2005.

*Les phanérogames et les algues présentent des dynamiques saisonnières très différentes. On observe une saisonnalité marquée chez les phanérogames avec une phase hivernale et printanière durant laquelle leur recouvrement est très limité et une phase estivale et automnale qui marque un développement important. Les quelques taxons de phanérogames exclusivement estivaux tels que les potamots, *Najas marina* ou *Spirodella polyrhiza* sont des espèces annuelles (*Najas marina*, *Spirodella polyrhiza*) ou au feuillage non persistant et donc non prélevables en hiver. Les variations des recouvrements algaux, au contraire, sont plus brutales et ne présentent pas de cycle annuel marqué. Les variations saisonnières observées au sein des assemblages de macrophytes se traduisent par des différences plus quantitatives que qualitatives.*

*L'évolution quasi-mensuelle des taux de recouvrement des principaux taxons de phanérogames (*Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus fluitans*, *Potamogeton nodosus* et *Sparganium emersum*) et d'algues (*Cladophora sp.*, *Thorea ramosissima*) (Figure 31) sur la période avril 2004 – juillet 2005 illustrent bien ces tendances. On notera que les pics de croissance de différents taxons ne sont pas exactement simultanés même au sein d'un même groupe taxinomique. *Ranunculus fluitans* est ainsi une espèce précoce dont le développement et la floraison peuvent survenir dès le mois de mai. Au contraire, l'algue rouge *Thorea ramosissima* est une espèce tardive (contrairement à la plupart des rhodophycées) qui est souvent abondante dans nos relevés à la fin de l'été.*

Bien que les assemblages macrophytiques des autres sites soient en partie différents (en particulier moins riches), on y observe les mêmes tendances dans les variations saisonnières.

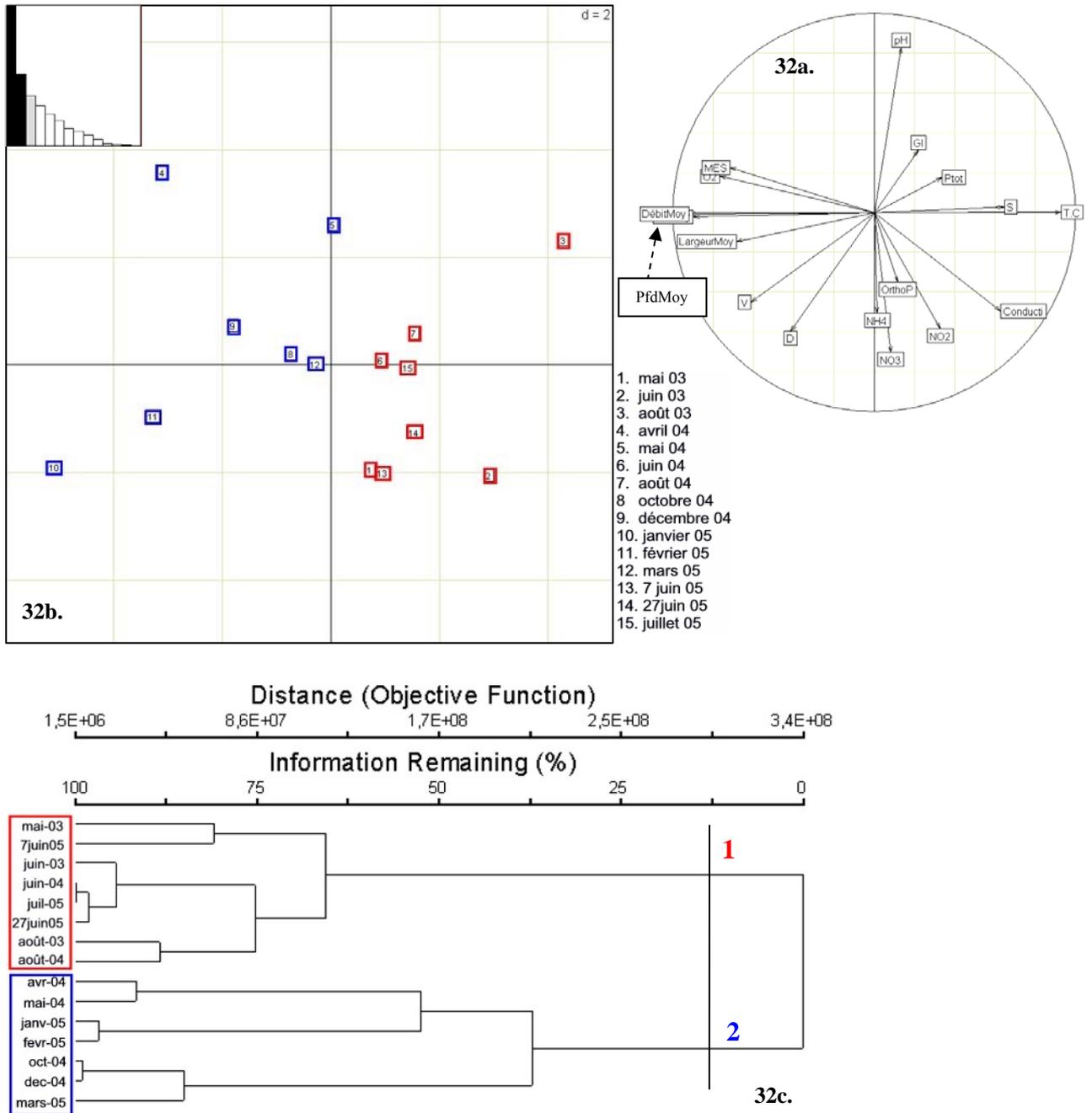


Figure 32 : Analyse en Composantes Principales réalisée sur les variables physico-chimiques mesurées à Gardonne lors des relevés de 2003 à 2005. 32a. Cercle des corrélations. 32b. Projections des campagnes dans le plan F1 x F2. 32c. Dendrogramme de la Classification Ascendante Hiérarchique réalisée sur les coordonnées des campagnes sur les 6 premiers axes de l'ACP qui représentent plus de 85 % de l'inertie : les deux groupes distingués 1 et 2 respectivement représentés en rouge et en bleu sont reportés sur l'ACP avec le même code couleur.

IV.2.1.2. Variations saisonnières des paramètres physico-chimiques

Des analyses similaires à celles effectuées sur les données végétales ont été appliquées aux données environnementales (ACP suivie d'une CAH). La projection des variables dans le plan F1xF2 de l'ACP qui rassemble environ 51% de l'inertie, permet de mettre en évidence un gradient saisonnier. En effet, l'axe 1 distingue d'une part les relevés à températures élevées et faibles débits, et d'autre part des relevés à débits, largeurs, profondeurs et quantités de matières en suspension importants (Figure 32a. et b.).

La CAH effectuée à partir des coordonnées des relevés sur les axes de l'ACP discrimine deux groupes (Figure 32c.). Ces deux groupes sont visibles dans le plan F1xF2 de l'ACP. En rouge, les relevés effectués de mai à août sont liés à des températures importantes et à un pourcentage en substrat sableux élevé. En bleu les campagnes d'octobre à mai correspondent à des débits importants (d'où des largeurs et profondeurs importantes ainsi qu'une augmentation de l'oxygène dissous et une mise en suspension de particules fines).

Les paramètres trophiques (ammonium, nitrates, nitrite, orthophosphates) contribuent fortement à l'axe 2 et ne semblent donc pas suivre une dynamique saisonnière particulière. Il existe également un gradient de granulométrie du substratum porté par l'axe 3 (12 % de l'inertie). Ce gradient séparant les relevés à substrat majoritaire « galets » de ceux à « dalle » ne présente pas de variations saisonnières, mais correspond aux aléas d'échantillonnage.

Comme on pouvait le supposer, ce sont donc essentiellement les paramètres de température d'une part, et d'hydrologie d'autre part (débits, profondeurs et largeurs moyennes), qui structurent la saisonnalité de l'environnement physico-chimique des macrophytes.

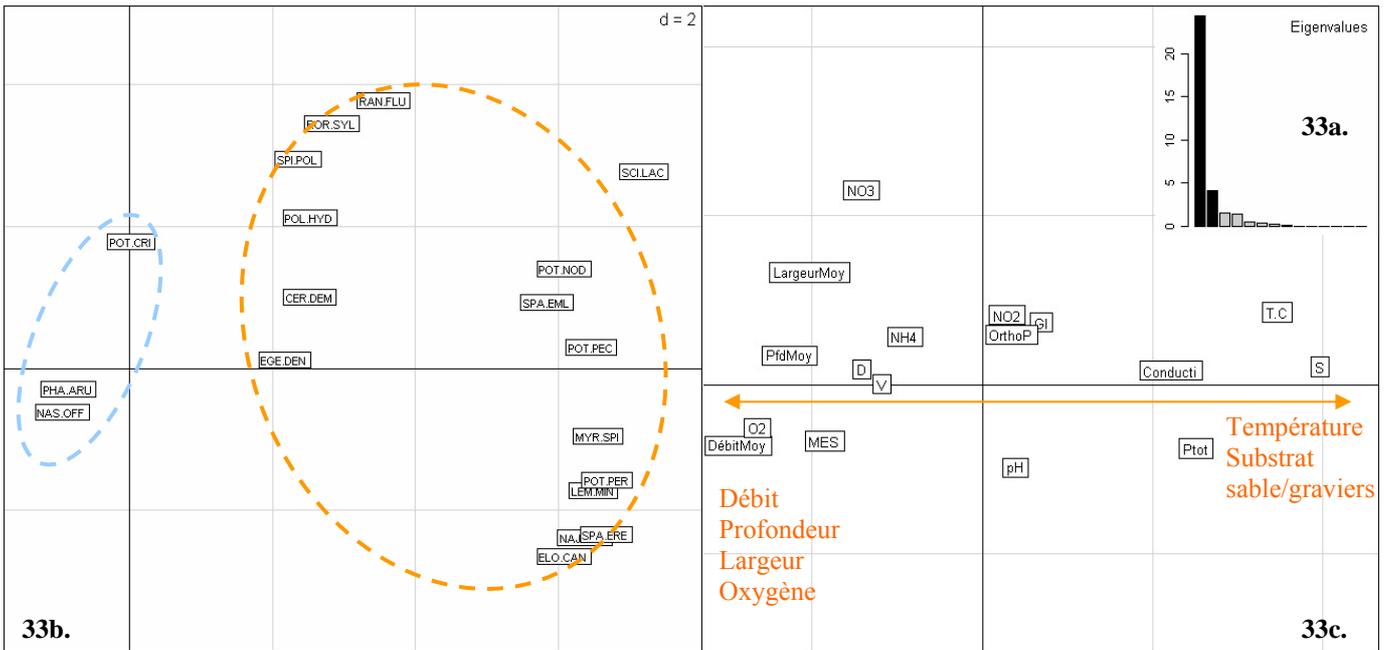


Figure 33 Analyse de co-inertie couplant une ACP sur les assemblages de phanérogames et une ACP sur les paramètres environnementaux. Les données sont issues de toutes les campagnes de Gardonne de 2003 à 2005. 33a. : Graphique des valeurs propres. 33b. : Projection des espèces dans le plan F1x3 (les codes espèces sont disponibles dans l'Annexe 2). 33c. : Projection des variables dans le plan F1x3.

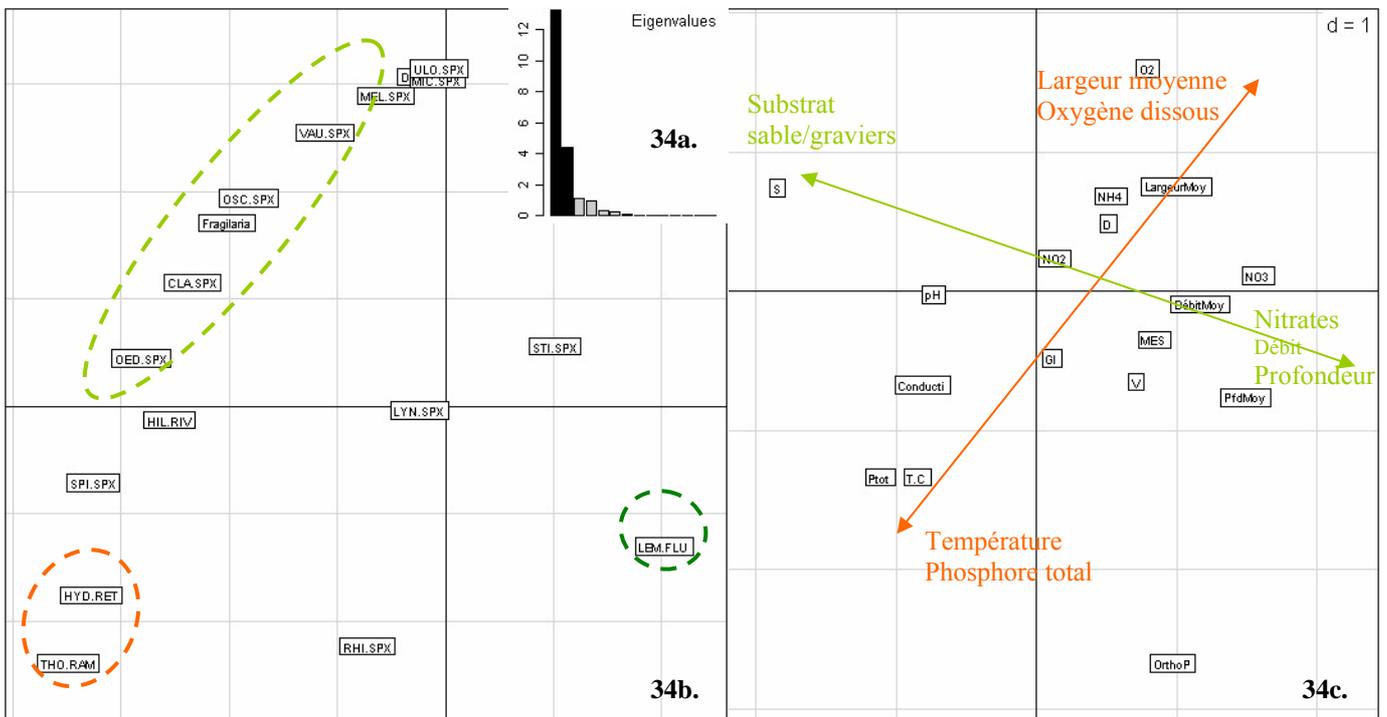


Figure 34 : Analyse de co-inertie couplant une ACP sur les assemblages d'algues et une ACP sur les paramètres environnementaux. Les données sont issues de toutes les campagnes de Gardonne de 2003 à 2005. 34a. : Graphique des valeurs propres. 34b. : Projection des espèces dans le plan F1x3 (les codes espèces sont disponibles dans l'Annexe 2). 34c. : Projection des variables dans le plan F1x3.

IV.2.1.3. Relations entre les paramètres environnementaux et les macrophytes à l'échelle de la saison

Avec une saisonnalité marquée, la typologie des relevés obtenue après étude des paramètres environnementaux est plus proche de celle issue des recouvrements de phanérogames que de celle issue des recouvrements par les algues. A partir d'une analyse de co-inertie (Figure 33), la co-structure des deux tableaux « paramètres environnementaux » et « taux de recouvrement par les phanérogames » apparaît en effet significative (test de permutations, $p=0,04$). Elle fait majoritairement et presque exclusivement ressortir un gradient de température et de débits sur le premier axe (74 % de l'inertie). Les variations de ces paramètres apparaissent donc comme les principaux éléments déterminants les variabilités de recouvrements des phanérogames. Seules les espèces *Potamogeton crispus*, *Nasturtium officinale* et *Phalaris arundinacea* (entourées en bleu) ne semblent pas dépendre de ce gradient saisonnier.

Comme on l'a vu précédemment, les algues ne présentent pas de saisonnalité marquée. Seuls les taxons *Hydrodictyon reticulatum* et *Thorea ramosissima* sont associés aux conditions estivales de fortes températures et de faibles largeurs (Analyse de co-inertie dans le plan F1xF2 qui représente plus de 86 % de l'inertie, Figure 34). La majorité des autres espèces (*Cladophora* sp., *Oscillatoria* sp., *Oedogonium* sp., *Fragilaria* sp., *Vaucheria* sp.) semble plus favorisée par de faibles débits et donc de faibles profondeurs ainsi que par un substrat de granulométrie fine « sable/graviers » abondant (excepté *Lemanea* sp.). Il faut noter que la co-structure des matrices de données environnementales et végétales n'est pas significative ($p=0,47$).

Il apparaît donc que les deux groupes taxinomiques étudiés répondent bien aux paramètres hydrologiques et, au moins pour les phanérogames, aux températures. Sur un peu plus d'un cycle annuel, on peut ainsi mettre en parallèle la variabilité des taux de recouvrement et la chronique des débits (Figure 35) ou des températures (Figure 36). On remarque que les pics de végétation sont associés à de longues périodes de faibles débits et aux températures les plus élevées. Les algues présentent un caractère opportuniste en se développant particulièrement rapidement dès que les débits diminuent et que les températures augmentent brusquement (cas de mars ou juillet 2005). Le cycle des algues est en effet plus court, et leur croissance beaucoup plus rapide. De plus, le thalle –le plus souvent filamenteux- est fragile et souvent flottant, ce qui laisse supposer une grande sensibilité au débit et aux vitesses de courant.

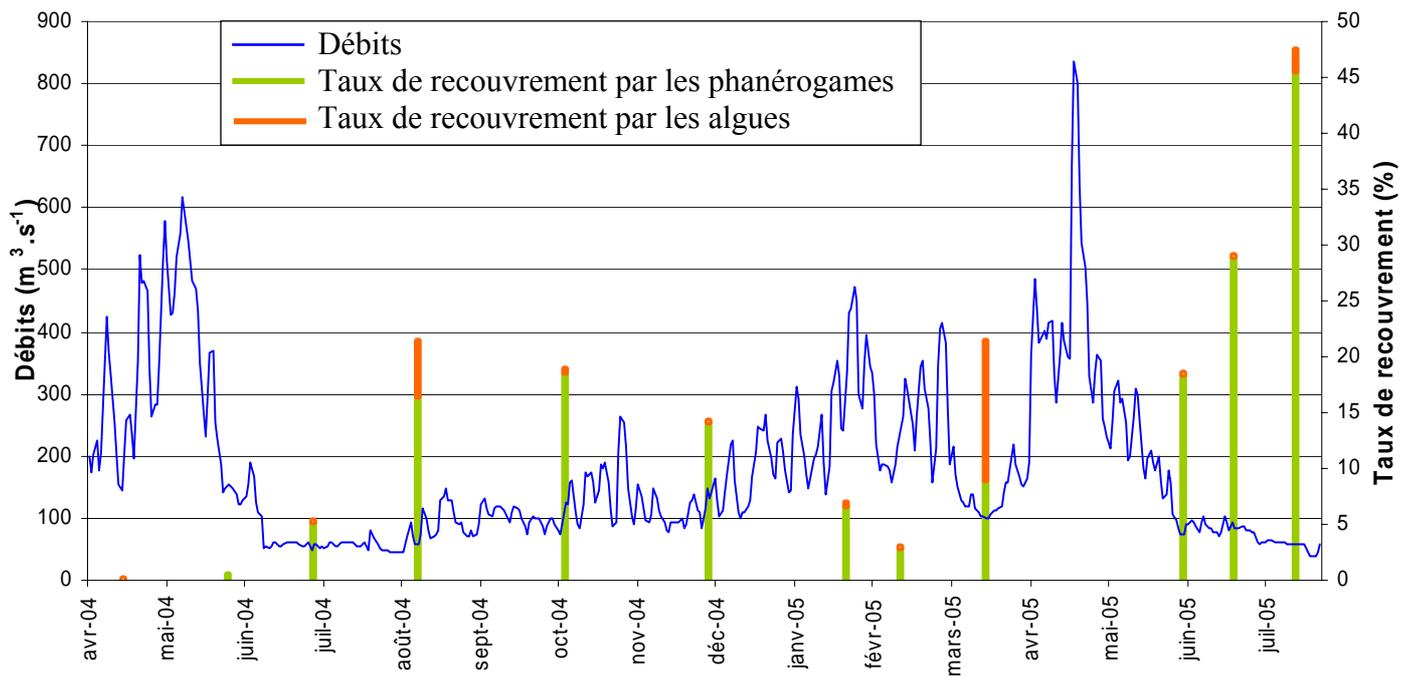


Figure 35 : Variations des débits (source : Banque Hydro) et des taux de recouvrements (algues et phanérogames cumulées) à Gardonne entra avril 2004 et juillet 2005.

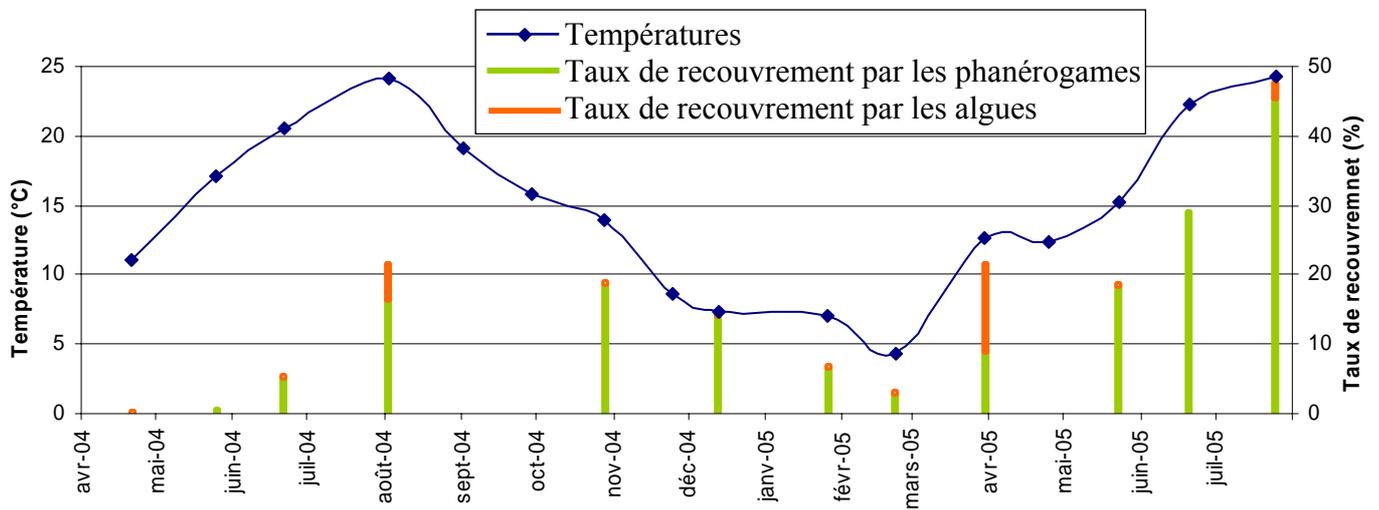


Figure 36 : Variations de la température de l'eau (sources : Agence de l'Eau Adour Garonne) à Gardonne entre avril 2004 et juillet 2005.

Les taux de recouvrement à l'échelle de la saison sont principalement influencés par les variations des températures et des débits (qui représentent à la fois les effets des hauteurs d'eau et des vitesses de courant). Cependant, les variations de la végétation ne peuvent être expliquées de manière satisfaisante à partir des seules données ponctuelles relevées lors des campagnes. Le traitement d'un potentiel effet cumulatif des paramètres environnementaux sur une durée donnée sera donc traité dans le chapitre VII.

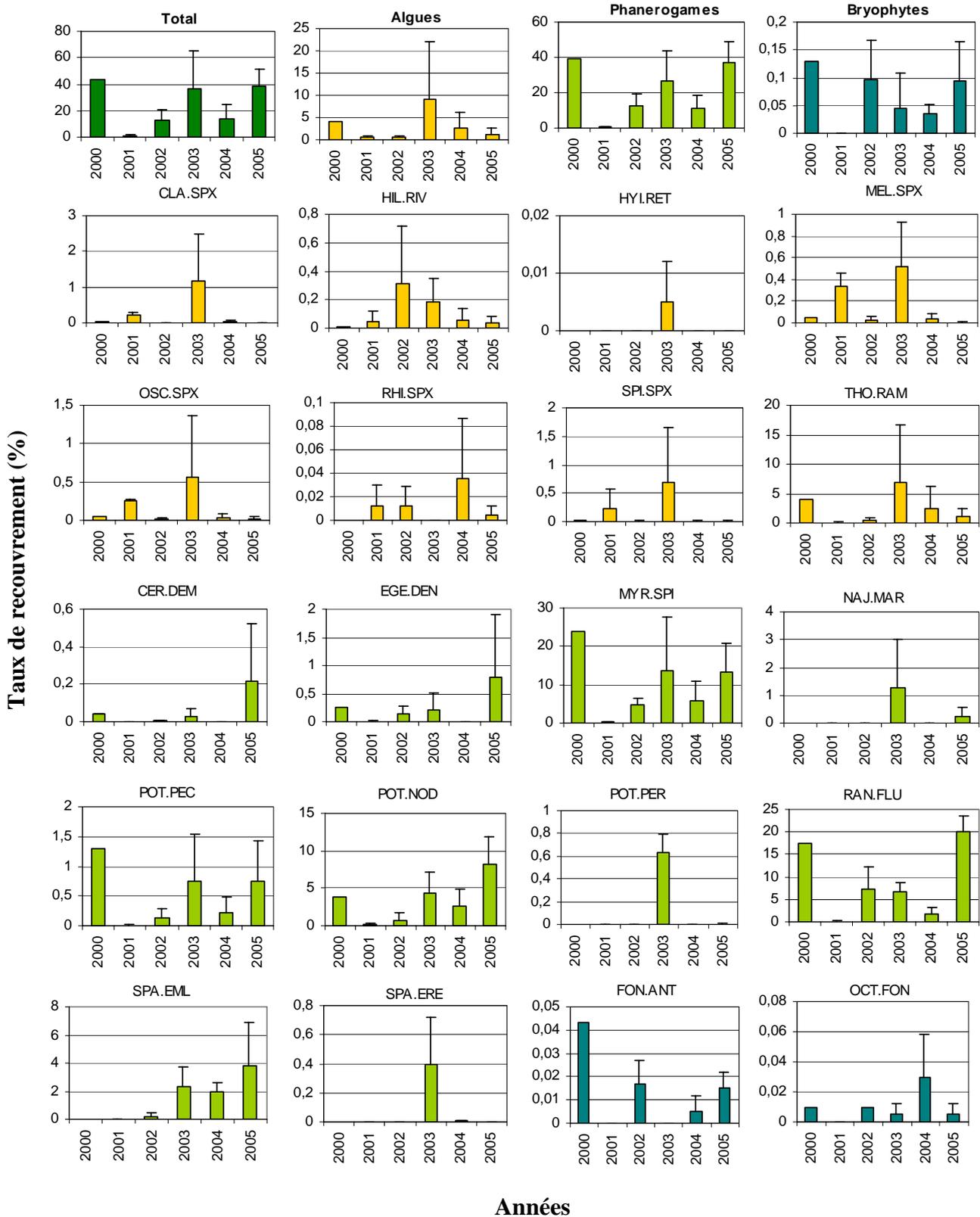


Figure 37 : Taux de recouvrement estivaux moyens des principales espèces d’algues (en orange), de phanérogames (en vert) et de bryophytes (en bleu) de 2000 à 2005 (les codes espèces sont disponibles dans l’Annexe 2). Barres d’erreur : écart-type (pas d’écart-type pour l’année 2000 car une seule valeur disponible).

IV.2.2. Echelle annuelle

Grâce à un suivi estival de la station de Gardonne par le Cemagref durant les années 2000, 2001 et 2002 (Bruneau 2002, Hache 2001), c'est sur 6 années (de 2000 à 2005) que la végétation estivale de ce site pourra être comparée.

IV.2.2.1. Variations de la composition floristique et des taux de recouvrement

Une relative stabilité annuelle de la composition floristique

Les espèces dominantes relevées sur la station de Gardonne sont les mêmes durant les étés 2000 à 2005. Bien qu'il existe des particularités annuelles, les assemblages des différents étés restent très comparables (analyse de similarité sur les assemblages des étés de 2000 à 2005 : $R=0,146$; $p=0,03$).

Parmi les particularités annuelles observées, on note l'apparition des taxons *Callitriche* sp. ou *Nuphar lutea* (espèces d'eaux stagnantes ou faiblement courantes) durant l'été 2000, d'*Hydrodictyon* sp. (algue caractéristique des eaux chaudes et faiblement courantes) durant l'été 2003 ou encore de *Ludwigia grandiflora* en 2005. Ces espèces caractéristiques d'une année particulière sont, pour la majorité, des taxons faiblement abondants (0,01 à 0,1 % de recouvrement).

L'observation des autres stations confirme essentiellement l'apparition de taxons caractéristiques de milieux chauds et faiblement courants lors de l'été 2003 : *Ceratophyllum demersum* sur les stations de Garonne à l'aval de Toulouse, *Najas marina* sur Boé et Castelsarrasin. Le taxon le plus remarquable est *Hydrodictyon* sp. qui apparaît sur toutes les stations et avec des recouvrements importants (jusqu'à 4 % sur Lamagistère) exclusivement durant l'été 2003.

Des variations importantes des taux de recouvrement

Si la composition floristique reste relativement stable durant les étés 2000 à 2005, la Figure 37 illustre une grande variabilité des taux de recouvrement sur Gardonne. Le taux de recouvrement total chute en effet entre l'année 2000 et 2001 passant de 45 à 2,5%, pour remonter progressivement jusqu'à environ 40 % en 2003 et 2005 (avec toutefois une baisse en 2004). Si ces variations illustrent principalement les recouvrements des phanérogames, tous les groupes taxinomiques présentent globalement la même baisse entre les années 2000 et 2001. On note cependant de nombreux taxons d'algues dont le recouvrement augmente en

2001 (*Cladophora* sp., *Hildenbrandia rivularis*, *Melosira* sp., *Oscillatoria* sp., *Rhizoclonium* sp., *Spirogyra* sp).

Un autre phénomène notable partagé par la plupart des espèces est la forte hausse des recouvrements durant l'été 2003. Parmi les phanérogames, on trouve quelques espèces remarquables dont la progression en 2003 est particulièrement importante (*Najas marina*, *Potamogeton perfoliatus* ou encore *Sparganium erectum*). S'agissant des algues, ce sont toutes les espèces qui présentent un maximum de recouvrement durant l'été 2003 (exception faite de *Rhizoclonium* sp.)

IV.2.2.2. Variations des paramètres physiques/physico-chimiques

Afin de caractériser les variations des paramètres physico-chimiques durant les étés 2000 à 2005, des données fournies par l'Agence de l'Eau Adour-Garonne ont été utilisées. L'Analyse en Composantes Principales (Figure 38) dans le plan 1-2 (qui représente plus de 57 % de l'inertie) fait apparaître un gradient de trophie et de débits le long de l'axe 1 et un gradient de température le long de l'axe 2.

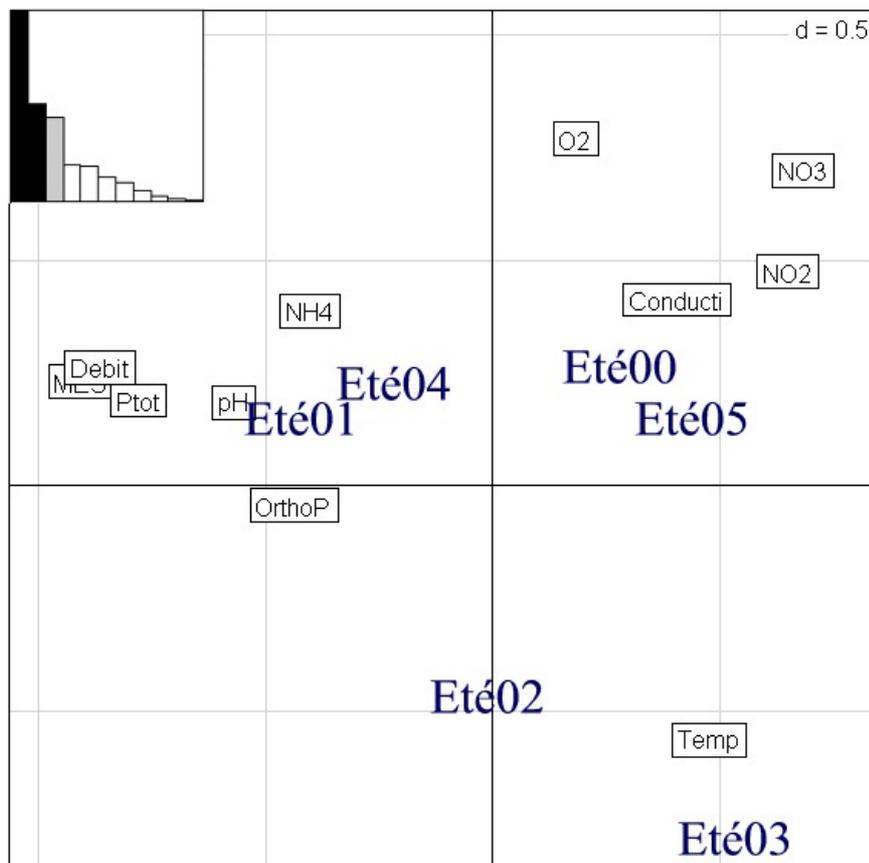


Figure 38 : Analyse en Composantes Principales dans le plan 1-2 réalisée sur 19 relevés physico-chimiques des étés 2000 à 2005. Les étiquettes « Été » sont positionnées au barycentre des relevés leur correspondant.

L'été 2003 est ainsi associé à des températures particulièrement élevées et de très faibles débits qui reflètent un phénomène de canicule. Durant les étés 2000, 2003 et 2005, les débits mesurés ont été les plus faibles et les concentrations en nitrites et nitrates les plus fortes. Au contraire, les étés 2001 essentiellement, mais aussi 2004 se caractérisent par de faibles températures, et par des débits, des concentrations en phosphore et des quantités de matières en suspension élevés. Ces particularités reflètent des phénomènes de crues, en particulier celle, majeure, qui s'est produite durant le printemps et le début de l'été 2001

L'axe 3 de cette ACP qui représente 17 % de l'inertie permet de mettre en évidence des pH plus basiques pour les étés 2001 et 2004 et des concentrations en ammonium particulièrement importantes pour l'été 2000.

IV.2.2.3. Interprétation

A l'échelle d'une station comme celle de Gardonne et sur les cinq années de prélèvement de 2000 à 2005, on peut donc principalement mettre en évidence de fortes variations en termes d'abondance, de recouvrement par les macrophytes, tandis que la composition floristique demeure relativement stable.

Au vu des particularités physiques et chimiques observées, on peut tenter de caractériser deux phénomènes principaux et leurs conséquences.

- On peut tout d'abord mettre en relation le phénomène de canicule de 2003 qui se traduit par de fortes températures de l'eau et des débits anormalement faibles (en deçà des débits d'étiage) avec de fortes augmentations de recouvrement par les macrophytes. Ces conditions environnementales particulières profitent notamment aux algues et à certaines phanérogames, telles que *Najas marina* et *Potamogeton perfoliatus*. Ce phénomène de canicule et les étiages sévères associés ne sont pas spécifiques à la Dordogne. On retrouve des conditions environnementales similaires sur toutes les autres stations étudiées, conditions qui se traduisent également par de forts taux de recouvrement par la végétation. Quelle que soit la station, on observe aussi lors de l'été 2003 l'apparition de l'algue *Hydrodictyon* sp. caractéristique de milieux chauds et peu courants. Les années 2000 et 2005 également associées à de faibles débits -et à de fortes concentrations en azote- sont les étés qui présentent les plus forts taux de recouvrement après 2003 (essentiellement chez les phanérogames).

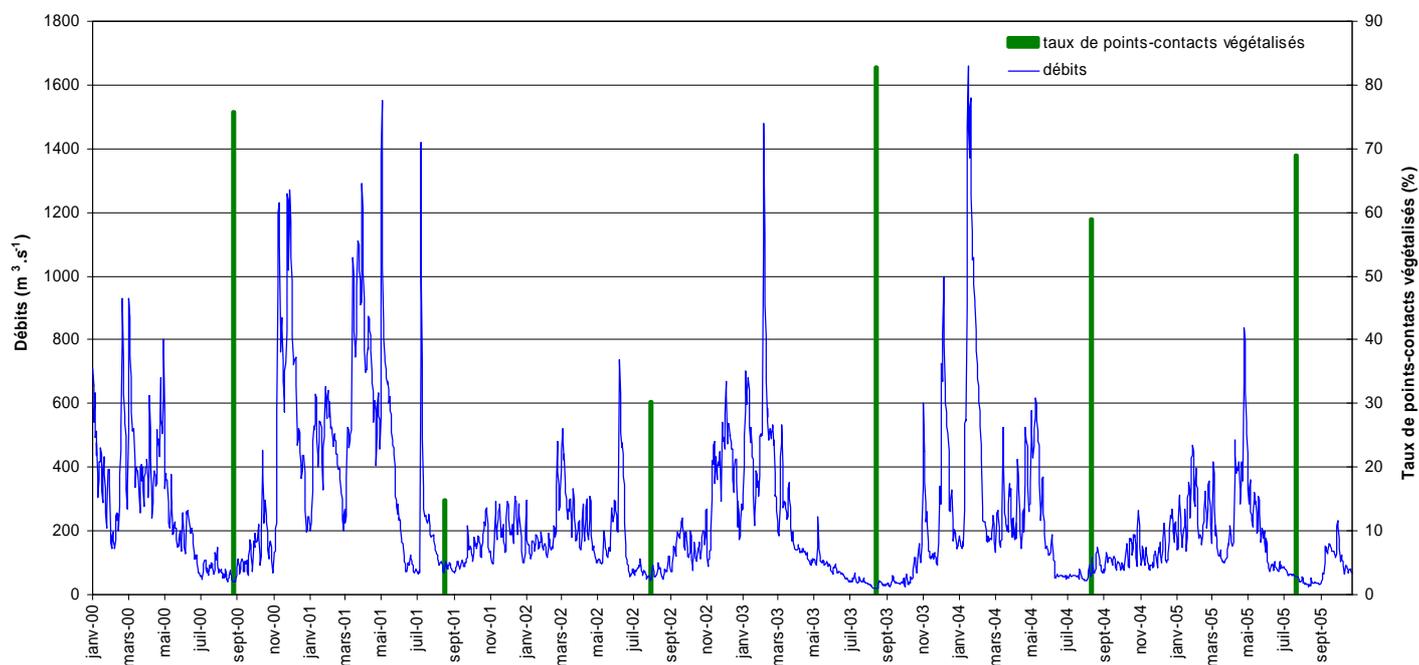


Figure 39 : Chronique des débits de 2000 à 2005 associée aux taux de points contacts colonisés durant les mois d'août de ces 6 années.

- Les crues semblent structurer plus ou moins durablement les assemblages. Si l'on s'intéresse précisément à la chronique des débits de Gardonne de 2000 à 2005 (Figure 39), on observe des crues tardives et longues au printemps 2001 et des débits qui restent élevés durant l'été 2001. Les faibles taux de recouvrement relevés lors de l'été 2001 sont à mettre en relation avec cette forte contrainte hydrologique. Cette crue tardive intervenant sur une végétation en phase de développement (juin/juillet) a eu un effet particulièrement dévastateur. La présence d'algues en quantité relativement importante suite à ces crues lors de l'été 2001, témoigne de leur cycle de développement rapide et de leur comportement opportuniste. Les recouvrements par les algues deviennent même supérieurs à ceux des phanérogames. On peut noter que l'été 2004, qui présente les débits les plus importants des différents étés après ceux de 2001, correspond également à des recouvrements faibles et en baisse.

L'hydrologie apparaît donc comme le facteur essentiel gouvernant les taux de recouvrement des macrophytes à l'échelle annuelle. L'association des taux de points contacts colonisés et des chroniques de débits peut également illustrer la covariation de ces deux paramètres (Figure 39). Associés à de fortes températures estivales, de faibles débits favorisent particulièrement le groupe des algues. Comme dans les cas des variations saisonnières, on voit ici l'intérêt d'intégrer les conditions environnementales sur un pas de temps plus ou moins important, les conséquences d'une crue comme celle de 2001 pouvant s'étendre à l'échelle de plusieurs années.

Chapitre V. DETERMINISME MULTI-ECHELLE : DISCUSSION ET SYNTHÈSE

Au travers de l'étude multi-échelle des macrophytes en grands cours d'eau, nous avons mis en évidence des paramètres agissant sur la structuration des communautés végétales. Il s'agit désormais d'établir le bilan de l'apport de chacune de ces échelles à la compréhension du fonctionnement du compartiment macrophytique. La pertinence de ces résultats sera discutée en regard des grands processus écologiques ainsi que des études antérieures sur le déterminisme des populations de macrophytes aquatiques. Nous envisagerons également dans cette partie d'autres paramètres potentiellement structurants pour la végétation, telles que les interactions biotiques. Les grandes différences entre petits et grands cours d'eau déduites de cette thèse, seront ensuite traitées. On pourra alors envisager les conséquences en termes d'applications de l'IBMR en grands cours d'eau. Enfin, pour conclure ce chapitre nous proposerons un nouveau schéma synthétique des déterminants des peuplements macrophytiques en grands cours d'eau.

V.1. Déterminisme en grands cours d'eau : impacts et hiérarchie des facteurs physiques

L'emboîtement de différentes échelles s'est révélé déterminant pour expliquer la distribution des communautés macrophytiques. Tous les paramètres n'agissent pas aux mêmes échelles, et toutes les échelles n'ont pas la même importance. L'étude particulière de chaque échelle permet une hiérarchisation des déterminants environnementaux.

De manière générale, nous avons montré que les assemblages sont relativement semblables entre cours d'eau (ANOSIM, $R=0,1487$ et $p=0,003$), tandis que les variations inter-stations sont beaucoup plus marquées ($R=0,4437$, $p<0.001$), toutes saisons confondues. Les comparaisons d'assemblages toutes stations confondues, et selon les saisons ou selon les années, ne laissent pas apparaître de différences significatives (respectivement $R=0,0225$, $p=0,37$ pour l'analyse inter saison et $R=0,0162$, $p=0,243$ pour l'analyse inter-années). Les variations temporelles sont en fait visibles au sein de chaque station mais l'effet station prépondérant cache ces différences.

Echelle du cours d'eau

- A l'échelle du cours d'eau aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les assemblages de la Dordogne et de la Garonne. Ce résultat est à mettre en parallèle avec la proximité des deux cours d'eau sur le plan géographique (et donc géologique et climatique) ainsi que sur le plan des descripteurs hydrauliques, mais aussi avec leur appartenance à la même hydro-écorégion. Cependant, ce résultat va à l'encontre d'une des conclusions de Bernez (1999), qui, à partir de l'étude de trois cours d'eau du Massif Armoricain, conclut à l'isolement géographique et donc à la différenciation des assemblages macrophytiques selon le cours d'eau considéré. La situation de nos secteurs d'étude, en aval de l'hydrosystème, participe certainement à une certaine homogénéisation des communautés végétales. Les bassins versants de la Dordogne et de la Garonne se rejoignent par ailleurs dans l'estuaire de la Gironde.
- Il existe cependant des différences entre deux sections de la Garonne. La partie la plus en amont (en amont de Toulouse et de ses rejets importants) est plus proche chimiquement de la Dordogne, tandis que la partie aval est plus proche de la Dordogne en terme de paramètres physiques (essentiellement largeur, pente, altitude). Or, des analyses de similarité sur les assemblages macrophytiques ont mis en évidence une différence plus importante entre les relevés de Dordogne et les relevés de Garonne aval. L'une des différences illustrées par ce résultat concerne la place de l'espèce *Ranunculus fluitans*, dominante sur presque toutes les stations, mais dont les recouvrements sont limités en aval de Toulouse, où la turbidité de l'eau est très élevée. On peut supposer qu'à l'échelle de grands tronçons de cours d'eau, c'est le contexte géochimique qui va sélectionner les espèces dominantes à partir d'un pool d'espèce régional. En effet ces différences restent mineures et les cortèges floristiques sont très semblables.

Echelle de la station

Les particularités des sites semblent déterminantes pour expliquer les cortèges floristiques et l'abondance des différentes espèces ou groupes taxinomiques. Les dimensions du système et donc la variabilité des faciès (toujours dans un contexte de plats courants) constituent le paramètre principal. Des largeurs et profondeurs relativement importantes sont associées à des espèces de bryophytes résistant bien aux profondeurs et aux débits importants. (La relation entre la taille du cours d'eau et la présence d'hélophytes correspond en revanche plutôt à la mise en eau de secteurs de berges habituellement hors d'eau à certaines périodes.) Au

contraire, des tailles plus modestes de station et un débit plus réduit paraissent associés à une diversité en hydrophytes, en particulier phanérogames, plus importantes.

Bien que cela ne soit pas toujours très net, les stations à trophie plus élevée semblent plus riches en algues.

La granulométrie du substrat apparaît comme un paramètre déterminant à cette échelle. La majorité des stations présente en effet un mélange de la moitié au deux tiers de type dalle, et d'un quart à la moitié de type galets. Dans les stations à substrat grossier, et donc *a priori* défavorables, on trouvera, d'une part des espèces dont le système racinaire ou de fixation permet un ancrage solide dans le substrat grossier (des bryophytes, des algues à disque d'ancrage, des phanérogames comme *Ranunculus fluitans*), et d'autre part des espèces flottantes qui sont donc indépendantes du substrat. Dans les stations à substrat « galets », on trouve de nombreux taxons d'algues, ainsi que des phanérogames au système racinaire plus fragile ou possédant des organes sous-terrains (rhizomes).

Deux stations rassemblent des substrats et des cortèges spécifiques particuliers. Ainsi, la station de Lalinde sur la Dordogne, avec plus de 98 % de substrat de type dalle, ne peut accueillir que des plantes pouvant

- se fixer directement à la roche : c'est ainsi qu'on y trouve les taux de recouvrement les plus importants en *Lemanea*, algue connu pour son ancrage solide,
- se loger dans des anfractuosités de la roche mère (où s'amoncellent des éléments de granulométrie plus fine) : c'est le cas de *Ranunculus fluitans* dont le système racinaire développé permet cette fixation (Figure 40).



Figure 40 : Exemple de *Ranunculus fluitans* ancrée dans une anfruosité d'un substrat type « dalle »

La station de Roques présente pour sa part une proportion de substrat à granulométrie moyenne à fine beaucoup plus importante que les autres sites (plus de 70 % de galet, graviers et sables). C'est également la station sur laquelle on a relevé les taux de recouvrement algaux les plus importants (jusqu'à 80 % lors du mois d'août 2006). Ces deux observations peuvent être mises en relations en utilisant une des hypothèses de Biggs (1996a). Cet auteur propose en effet de considérer la stabilité du substrat comme l'un des paramètres déterminants pour la nature de la végétation. Seul un substrat stable peut entraîner le bon développement de végétaux supérieurs, tandis que des substrats instables seront plutôt colonisés par le périphyton. On peut donc supposer qu'à Roques, le substrat de type galets, facilement mobilisable lors de crues, ne permet l'installation que de communautés algales.

Echelle du transect

La variabilité longitudinale intra-stationnelle n'a pas permis de mettre en évidence de différences significatives, ni en terme de cortège floristique, ni en terme de caractéristiques environnementales entre les transects. Les rares variations longitudinales observées chez les recouvrements de phanérogames semblent expliquées par le substrat. Les stations, choisies pour ne présenter qu'un seul type de faciès (de type plat courant) restent cependant très homogènes.

Echelle locale du point contact

A l'échelle locale, ce sont encore des facteurs essentiellement physiques qui vont expliquer les assemblages macrophytiques. Les valeurs locales de profondeur, d'hydrologie et de substrat déterminent la répartition transversale des macrophytes au sein du lit de la rivière. Bien que les profondeurs et les vitesses soient, en général, bien corrélées à la distance à la rive (hormis lorsqu'on a une hétérogénéité due aux affleurements de molasse), ce dernier paramètre n'explique que faiblement la répartition des macrophytes. D'autres auteurs ont montré l'importance de ces paramètres : Riis *et al.* (2001) montrent ainsi l'importance de la profondeur et de la distance à la rive, bien qu'ils ne considèrent pas la nature du substrat comme déterminantes en petits cours d'eau (mais il s'agit de cours d'eau essentiellement colonisés par des héliophytes, dont l'ancrage en zones rivulaires ne pose pas les mêmes problèmes que pour les grands cours d'eau avec un fort potentiel érosif).

Dans les milieux étudiés, la colonisation des zones profondes est une particularité notable. En effet, certains auteurs travaillant sur les grands cours d'eau négligent les zones centrales du lit (Janauer 2003) pauvres en végétation, si ce n'est non colonisées. Ces zones apportent en revanche sur les stations de la Garonne et de la Dordogne un complément d'information. On n'y trouve aucune espèce spécialisée et particulièrement adaptée à ces conditions profondes, mais au contraire les espèces qui sont par ailleurs les plus abondantes sur l'ensemble des stations et donc sont relativement ubiquistes.

Echelles temporelles

Les variations temporelles des assemblages macrophytiques ont été décrites pour la station la mieux colonisée (Gardonne) mais ont été confirmées par l'observation des modifications des autres stations (autres stations qui se situent dans la même région géographique et subissent des influences du climat, et donc de la température et de l'hydrologie, comparables).

Les facteurs agissant à l'échelle saisonnière, sont principalement la température et l'hydrologie. Ces deux paramètres ont des effets antagonistes sur la croissance végétale et leurs variations sont globalement cycliques, ce qui explique le pic de croissance observé en été. Cependant, ce constat doit être adapté selon les groupes taxinomiques. Si les phanérogames suivent typiquement le schéma classique avec une phase de croissance de la fin du printemps à l'automne et une phase de disparition partielle de l'hiver au printemps, les variations des algues sont beaucoup plus chaotiques. Contrairement à des auteurs qui observent une régularité dans les pics de biomasse des algues (Ensminger *et al.* 2000) nous observons que les algues répondent très fortement et très rapidement à des variations moyennes de leur environnement et montrent donc de fortes irrégularités de recouvrements.

S'agissant de succession végétale, on n'observe pas de schémas aussi marqués que ceux décrits en petits cours d'eau, par exemple par Haury et Gouesse-Aidara (1999). Bien que toutes les espèces observées n'aient pas le même cycle annuel, on n'observe pas de réelles successions d'espèces dominantes. Nos observations sont plus proches de celles obtenues par Janauer et Wychera (2000) sur le Danube. On distingue en effet :

- d'une part un groupe d'espèces dominantes et presque toujours présentes quelle que soit la saison (*Ranunculus fluitans*, *Myriophyllum spicatum* et *Potamogeton nodosus* pour les

phanérogames avec des taux d'apparition sur les points contacts de 5 à 25 % et *Cladophora* sp., *Oedogonium* sp. ou *Melosira* sp. pour les algues avec des taux d'apparition sur les points contacts de 1 à 10 %)

- et d'autre part, des espèces plus fréquemment annuelles apparaissant tardivement dans la saison et parfois irrégulièrement (*Najas marina*, *Potamogeton crispus* ou *Potamogeton pectinatus* pour les phanérogames avec des taux d'apparition sur les points contacts de 0,01 à 1 %, et *Ulothrix* sp., *Lyngbia* sp. ou *Mougeotia* sp. pour les algues avec des taux d'apparition sur les points contacts de 0,01 à 0,1 %).

Ce schéma est également valable pour les échelles spatiales : les espèces dominantes durant toutes les saisons, sont également les espèces les plus fréquentes quel que soit le cours d'eau et quelle que soit la station. La distribution des macrophytes dans nos grands cours d'eau illustre donc bien l'hypothèse des espèces « core-satellite » (the Core-Satellite Hypothesis, CSS, développée par Hansky 1982). Ce concept prédit une distribution bimodale des espèces : les espèces « core » (noyau) sont des espèces abondantes localement, et régionalement, les espèces « satellite » sont rares et ne sont présentes qu'irrégulièrement. Différentes études ont montré l'applicabilité du CSS à de nombreuses échelles (Gibson *et al.* 1999). Ce schéma est en effet bien illustré aux différentes échelles spatiales et temporelles dans le cas de nos grands cours d'eau.

A l'échelle annuelle, nos résultats ont illustré une grande stabilité temporelle de cortèges floristiques. Les études les plus anciennes de 1977 fournissent en effet des listes d'espèces très proches de celles observées entre 2003 et 2005. Au contraire, les recouvrements varient beaucoup sur la période observée entre 2000 et 2005. Ces variations semblent s'expliquer encore une fois très majoritairement par les variations de température et d'hydrologie. La température étant positivement corrélée aux hausses de recouvrement, tandis que les débits sont négativement corrélés à la présence de végétation. L'hydrologie semble en particulier agir par le biais de crues destructrices et considérées comme la source majeure de perturbations en cours d'eau (Amoros & Petts 1993b).

Bilan

De manière générale, les paramètres qui ressortent comme les plus importants sont essentiellement les facteurs hydrologiques (et donc les vitesses de courant, la profondeur, l'accès à la lumière). Les variations de substrat s'avèrent également déterminantes. Enfin, si l'ambiance chimique semble participer à la sélection d'un pool d'espèces dans un contexte régional, les paramètres chimiques ne semblent pas particulièrement structurants dans les secteurs aval. Ces résultats confirment donc notre hypothèse de départ selon laquelle les facteurs physiques sont prépondérants en grands cours d'eau pour structurer les communautés végétales.

Ces paramètres sont classiquement relevés dans la littérature comme structurant les communautés végétales, mais sont souvent associés à l'importance des paramètres chimiques (par exemple : Barendregt & Bio 2003, Dodds 1991, Ferreira & Moreira 1999, Khedr & El-Demerdash 1997, Kuhar *et al.* (sous presse), Spence & Chrystal 1970). Carr *et al.* (1997) listent ainsi la lumière, la température, les vitesses mais aussi le phosphore, l'azote et le carbone inorganique comme facteurs influençant la croissance macrophytique en petits cours d'eau. Chambers *et al.* (1991) montrent également l'importance de l'effet inhibiteur du courant sur la croissance et l'installation de plantes. L'impact du courant est cependant à relativiser. Nilsson (1987) montre ainsi que le maximum de richesse est atteint pour de valeurs médianes des vitesses. Ceci rappelle que si les facteurs profondeur, vitesses, et distances à la rive sont globalement négativement corrélés à la biomasse macrophytique, de trop faibles valeurs de ces paramètres sont également défavorables.

Riis et Biggs (2003) sont parmi les rares auteurs à supposer que la distribution des macrophytes est principalement expliquée par les conditions hydrauliques locales (qui expliquent en partie la répartition des profondeurs, des vitesses de courant et la granulométrie de fond) ; ce qui est confirmé par leurs résultats même sur de petits cours d'eau.

Le cas particulier des biofilms algaux

On a vu que le compartiment algal réagissait assez mal à des paramètres qui influencent nettement les phanérogames. Il est par exemple difficile d'observer des évolutions saisonnières régulières et, si les augmentations de recouvrement sont souvent liées à une hausse des températures, la disparition de ces algues ne correspond pas toujours à l'augmentation de facteurs destructeurs comme les débits. On peut en partie expliquer ces observations par le cycle relativement court (développement en une à deux semaines) et le

renouvellement rapide de la plupart des espèces d'algues. Notre fréquence de prélèvement n'est alors peut-être pas adaptée à cette croissance rapide.

Il faut également considérer que les algues macrophytiques retenues dans nos relevés s'inscrivent le plus souvent dans un « biofilm » algal. Ce terme de biofilm renvoie tout d'abord à une association de micro-organismes au sein d'une fine couche adhérent à un support. Cette association évolue ensuite en un complexe de bactéries, champignons et algues liés par des exopolymères. Ce biofilm, bien que répondant à des paramètres environnementaux variés comme le courant, la lumière, la température et les nutriments (Biggs 1996b), possède un fonctionnement propre.

La croissance des biofilms algaux se fait selon plusieurs phases (Figure 41)

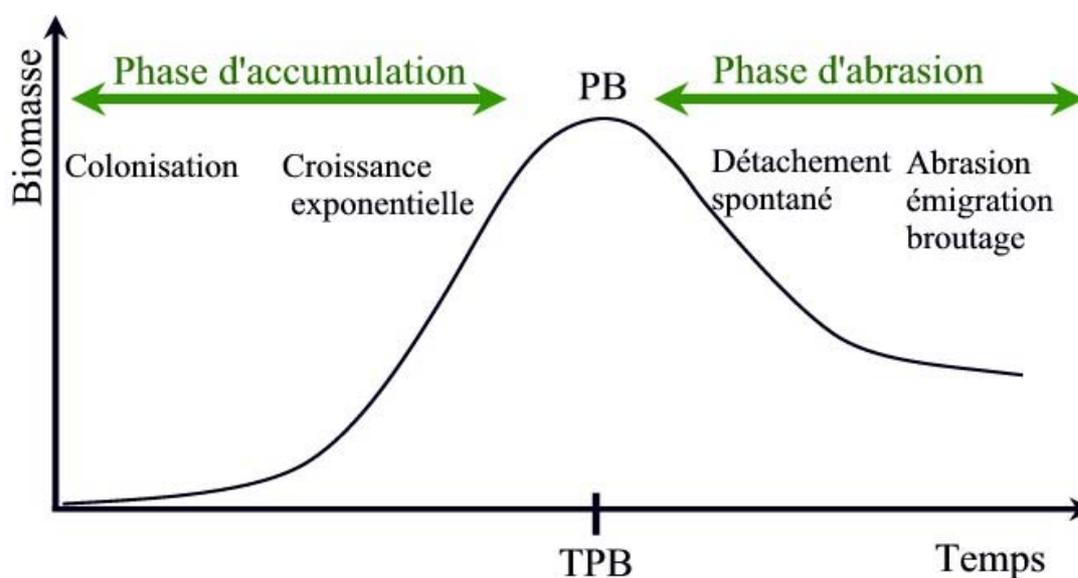


Figure 41 : Phases de croissance du biofilm (d'après Biggs 1996b). PB : pic de biomasse, TPB : temps nécessaire à l'apparition du pic de biomasse

Après une phase de colonisation du substrat, la phase de croissance du biofilm est associée à la production d'une matrice de polymères qui va favoriser les échanges en nutriments au sein du biofilm, et qui va permettre une succession d'espèces. En effet, colonisé successivement par des algues, d'abord unicellulaires (diatomées, puis chlorophycées), puis pluricellulaires et filamenteuses, le biofilm atteint progressivement son pic de biomasse. Passé ce maximum de développement, la biomasse diminue, du fait de la mort de certains organismes à la base du biofilm, provoquant son détachement, ainsi que par des phénomènes de broutage et d'abrasion.

Ces phénomènes d'abrasion mécanique sont principalement le fait des contraintes hydrauliques reconnues par de nombreux auteurs comme le principal déterminant de la biomasse des biofilms. (Peterson 1996, Ameziane 2000, Biggs *et al.* 1998, Biggs & Close 1989). Cette action dépend cependant du stade de maturation. En effet, le courant peut avoir un impact négatif sur la croissance du biofilm si ce dernier n'est pas encore installé ou si les variations de vitesses sont trop importantes pour un biofilm très développé (il y a alors abrasion). Certains auteurs ont néanmoins montré que lorsque le biofilm est suffisamment développé une augmentation de la vitesse de courant peut conduire à une biomasse plus élevée (Ghosh & Gaur 1998). Stevenson (1996) montre également que pour de nombreuses espèces filamenteuses l'optimum de croissance apparaît pour des vitesses intermédiaires (et pas pour les plus faibles). C'est le cas d'*Ulothrix* et de *Spirogyra*. De même, Dodds (1991) montre que la biomasse de *Cladophora* sp. est maximale pour des vitesses de courant intermédiaires. En revanche, pour des vitesses de courant élevées, les algues filamenteuses ne sont plus capables d'établir de longs filaments et l'exportation de biomasse vers l'aval devient supérieure à la production. Seules quelques espèces, telles que *Lemanea* ou *Cladophora* ou encore des cyanobactéries comme *Lyngbia* ou des algues incrustées (Ameziane 2000) sont alors capables de se maintenir dans de forts courants.

Cependant les pertes de biomasse des biofilms peut correspondre à la maturation du biofilm, sans faire intervenir un arrachage mécanique. (Bouletreau *et al.* 2006) ont ainsi montré l'importance du détachement spontané des biofilms matures.

Il apparaît donc que le fonctionnement du biofilm doit être appréhendé dans son ensemble pour mieux comprendre les variations des communautés macro-algales. Ici encore, l'hydrologie apparaît comme le paramètre le plus structurant des biofilms algaux. La résistance du genre *Cladophora* à l'arrachement explique son importante fréquence d'apparition. Le décollement spontané du biofilm permet également d'envisager différemment les variations de recouvrements algaux en dehors des périodes de crues. Enfin, les stades de développement pionniers des biofilms ne peuvent être prélevés par notre méthode de points-contacts alors que cette phase de colonisation est très importante pour expliquer le développement et les recouvrements ultérieurs d'algues filamenteuses

V.2. Des paramètres environnementaux qui sélectionnent des assemblages et des traits de vie

De nombreuses études en milieux aquatiques se sont attachées à décrire les relations des traits fonctionnels spécifiques entre eux et avec les caractéristiques environnementales (Bornette *et al.* 1994, Barrat-Segretain *et al.* 1998, Greulich & Bornette 1999, Willby 2000, Willby 2001). Ces traits biologiques traduisent le plus souvent des stratégies adaptatives.

Nous rappellerons ici les traits étudiés dans cette thèse et les potentiels avantages adaptatifs qu'ils apportent. Nous les discuterons en regard de la bibliographie, en nous posant la question des systèmes dans lesquels les autres auteurs ont travaillé, puisqu'il ressort que les grands cours d'eau correspondant à des fonctionnements particuliers par rapport aux petits cours d'eau et aux plans d'eau.

Phanérogames

Variabilité interspécifique des traits fonctionnels

A l'échelle locale, on a montré que l'on peut associer la présence de certains traits des phanérogames aux conditions environnementales. Des espèces cohabitant et partageant des traits fonctionnels appartiennent à un même « groupe fonctionnel » (Lavorel & Garnier 2002).

On a ainsi pu mettre en évidence un certain nombre de caractères associés aux profondeurs et aux vitesses importantes. Parmi ceux-ci, on trouve des traits reliés à la taille de la plante et donc à ses capacités photosynthétiques. Pour pallier au manque de lumière en profondeur, les plantes sont généralement plus grandes avec des feuilles relativement grandes.

Des traits tels que les feuilles capillaires ou tubulaires, la forme de croissance « ancrée à feuilles submergées », l'absence plus fréquente de ramifications et la grande flexibilité des plantes, sont autant d'avantages adaptatifs pour les plantes devant résister à la contrainte hydrodynamique en réduisant les frottements avec le courant. En plan d'eau, Lehmann *et al.* (Lehmann *et al.* 1997) ont également montré l'avantage de feuilles tubulaires (chez *Potamogeton pectinatus*) pour résister aux contraintes mécaniques induites par les vagues. Les phanérogames plus fréquentes en profondeur présentent également des systèmes d'ancrage bien développés. Ce sont pour la majorité des phanérogames ancrées et possédant des racines adventives.

La majorité des espèces privilégient la dispersion végétative par différents organes. Riis et Biggs (2003) relient l'apparition de ce trait à des milieux fortement perturbés. On retrouve plutôt à des distances importantes de la rive les plantes se reproduisant par fragmentation. Ce mode de dissémination ne suppose en effet aucun lien entre la plante mère et les boutures, et autorise donc une dispersion sur de grandes distances. Au contraire, les plantes à rhizomes, colonisant le milieu de proche en proche sont localisées plus près de la rive.

D'après Sand-Jensen et Borum (Sand-Jensen & Borum 1991), avoir plusieurs points de croissance apicale peut représenter un avantage compétitif pour la lumière dans les zones de forte densité végétale (donc *a priori* dans les zones marginales peu profondes de nos stations). En effet, ce caractère permettrait à la plante de développer une canopée dense recouvrant les autres végétaux. De plus, la possession de plusieurs points de croissance apicale associée à de nombreuses ramifications serait un caractère important pour les plantes produisant des turions comme les potamots (Wolfer *et al.* 2006), organes de dispersion qui se forment à l'extrémité des ramifications. Cependant, nos analyses n'ont pas permis de déterminer de tels effets : les relations entre les traits « un point de croissance apicale », « un point de croissance basale » et « plusieurs points de croissance apicale » et les paramètres physiques ne montrent pas de tendances significatives.

Les phanérogames récoltées en zones profondes sont plutôt des plantes pérennes, ce qui leur procure un avantage adaptatif dans des zones du lit où les paramètres hydrauliques (hauteur d'eau, vitesses) rendent difficile l'implantation de nouvelles espèces. La plupart ont également un feuillage persistant qui peut constituer un caractère avantageux pour les plantes se développant dans un milieu perturbé (Aerts 1995). En effet, dans un contexte de fortes perturbations, un feuillage déjà en place représente une économie de ressource par rapport aux plantes au feuillage caduc, au moins en début de cycle annuel. Cependant, les plantes à feuillage persistant présentent souvent une croissance lente. De ce fait, si ce trait biologique peut constituer un avantage en un premier temps, l'absence de perturbations peut permettre à d'autres compétiteurs à croissance rapide de devenir dominants (Greulich & Bornette 2003).

On retrouve dans ces résultats un étagement de la végétation caractérisé par des formes amphibies, des héliophytes dans les zones marginales, tandis qu'en s'éloignant des rives on trouve successivement des hydrophytes à feuilles flottantes puis totalement immergées (en accord avec Sculthorpe 1967, Haslam 1978 ou Lachavanne *et al.* 1995 en plan d'eau).

Tableau 13 : Caractéristiques physiques des extrémités du gradient transversal, et traits biologiques inter- et intra-spécifiques associés

	Zones marginales →	Zone centrale
Caractéristiques physiques	<ul style="list-style-type: none"> - faibles vitesses - faibles profondeurs - luminosité forte - substrat de granulométrie moyenne à fine - stress moyen (variations de hauteurs d'eau, émerision, trop faibles vitesses) - perturbations moyennes à faibles 	<ul style="list-style-type: none"> - fortes vitesses - grandes profondeurs - luminosité réduite - substrat de granulométrie moyenne à grossière - stress élevé (vitesses de courant, profondeur, luminosité) - perturbations fortes (crues)
Végétation	<ul style="list-style-type: none"> - forte densité - forte richesse spécifique - compétition moyenne à élevée 	<ul style="list-style-type: none"> - faible densité - faible richesse spécifique - compétition faible à nulle
Traits fonctionnels inter-spécifiques des phanérogames	<ul style="list-style-type: none"> - plantes petites - taille des feuilles faible - feuilles entières, submergées, flottantes ou dressées - faible flexibilité - plantes ancrées faiblement ou flottantes - plantes annuelles ou - feuillage caduc - héliophytes, hydrophytes à feuilles flottantes 	<ul style="list-style-type: none"> - grandes plantes - taille des feuilles importante - feuilles tubulaires ou capillaires - grande flexibilité - plantes ancrées solidement - plantes pérennes - feuillage persistant - hydrophytes submergés
Traits fonctionnels intra-spécifiques de <i>Ranunculus fluitans</i>	<ul style="list-style-type: none"> - faible rapport de biomasse racines : tiges - ramifications plus nombreuses plus longues 	<ul style="list-style-type: none"> - rapport de biomasse racines : tiges important - ramifications moins nombreuses moins longues

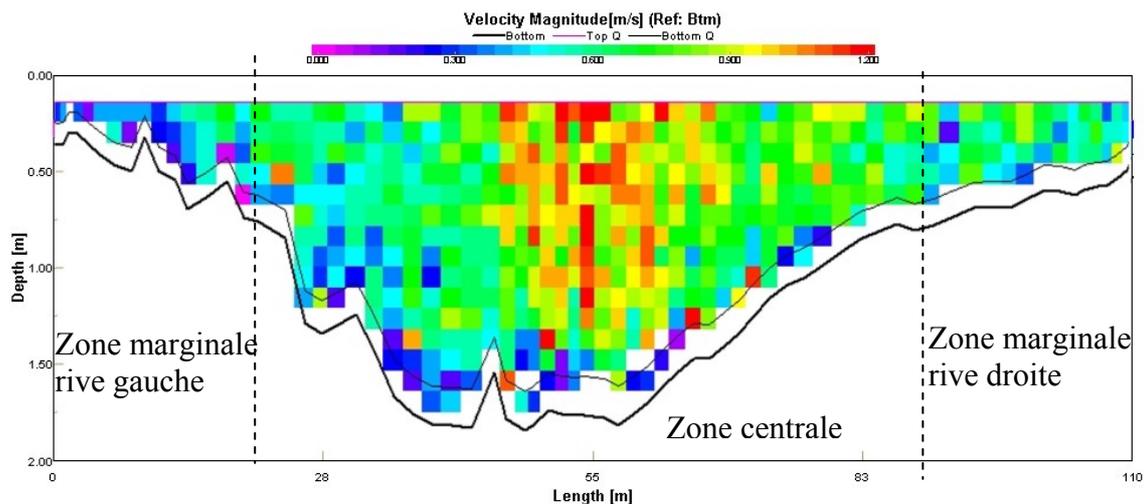


Figure 42 : Illustration des zones échantillonnées et des répartitions de vitesses et de profondeurs à Gardonne (octobre 2004), obtenu à l'aide de l'ADCP. Les couleurs représentent les gammes de vitesses de mauve (très faibles) à rouge (très élevées).

Variabilité intra-spécifique de traits fonctionnels

Il est à noter que la plupart des phanérogames échantillonnées sur nos stations présente une grande plasticité morphologique. On a ainsi montré que la morphologie de *Ranunculus fluitans* et de *Myriophyllum spicatum* peut s'adapter à un gradient de profondeurs et de vitesses de courant. Le résultat le plus significatif est un ratio poids sec de l'appareil racinaire / poids sec de l'appareil végétatif, qui augmente avec les profondeurs et les vitesses de courant. Ce résultat ayant été obtenu sur une station dont la turbidité est particulièrement faible et à des profondeurs réduites où la pression hydrostatique ne peut pas avoir d'effet, on peut donc supposer que ces variations intraspécifiques sont dues principalement aux vitesses de courant. Cette adaptation à un stress hydrodynamique par réallocation de la biomasse dans des organes protégés du stress, a été discuté par d'autres auteurs (Puijalon & Bornette 2006). Elles constituent une adaptation au stress hydrodynamique.

L'interprétation de ces résultats reste cependant limitée, du fait de l'échantillonnage au hasard de nos plantes, ce qui ne garantit pas un même stade de développement pour tous les individus (transplanter des clones était cependant difficilement envisageable du fait des contraintes de terrain).

Seules de rares études se sont intéressées aux variations morphologiques intraspécifiques en fonction de contraintes physiques. On peut citer Idestam-Almquist et Kautsky (1995) qui ont montré la forme compacte, petite avec de nombreuses tiges de *Potamogeton pectinatus* exposé à des vagues. La variabilité intraspécifique des traits ne va cependant pas toujours dans le sens d'une plus grande adaptation au milieu (cf. Résultats antagonistes obtenus par Puijalon *et al.* 2005, sur des individus de *Mentha aquatica* et *Berula erecta* le long d'un gradient de vitesses).

Ces résultats pour les phanérogames illustrent bien une sélection de traits, à la fois inter mais aussi intra-spécifique, afin de répondre aux contraintes environnementales. Cette sélection de traits crée ainsi des groupes fonctionnels dont la délimitation dans le temps et dans l'espace ne se fait pas de manière nette mais suit des gradients environnementaux. A l'échelle intrastationnelle, les différentes caractéristiques physiques des extrémités du gradient transversal, ainsi que les traits biologiques associés sont présentés dans le Tableau 13 et dans la Figure 42.

Cryptogames

Le manque de connaissances sur les traits biologiques des cryptogames ainsi que la coexistence de plusieurs traits pour un même genre d'algues (par exemple le caractère fixé et flottant sont possibles pour beaucoup d'algues) ne nous a pas permis de traiter de la même manière les traits des algues ou des bryophytes. De plus, les bryophytes sont présents en trop faible quantité pour que leur présence ou leur absence soit significative.

Nos relevés permettent cependant d'identifier quelques traits biologiques représentant une adaptation au milieu.

On retrouve ainsi dans les milieux les plus courants et avec un substrat stable des espèces comme *Lemanea* sp., avec un système de fixation performant et dont la croissance est stimulée par le courant (Thirb & Benson-Evans 1982). D'autres algues présentent une bonne résistance aux perturbations et aux crues grâce à leur thalle incrusté (*Hildenbrandia* sp.). Pour les espèces couramment enchâssées dans le biofilm, il faut tenir compte du fonctionnement propre de ce biofilm. La mise en relation des seules caractéristiques biologiques des algues filamenteuses et des paramètres du milieu ne suffit pas à expliquer des stratégies adaptatives.

S'agissant des bryophytes, on trouve des espèces dominantes (*Fontinalis antipyretica*, *Octodiceras fontanum*, *Rhynchostegium riparioides*) qui ont pour caractéristiques d'avoir une taille relativement importantes, de pouvoir être assez étendues du fait de leur caractère pérenne (Muotka & Virtanen 1995)

Bilan

Des assemblages déterminés par des lois ou par des processus stochastiques ?

A l'échelle régionale ou du cours d'eau, nous avons identifié des caractéristiques communes à la plupart des espèces relevées. Parmi celles-ci, on trouve le caractère rhéophile et relativement tolérant à la pollution (toutes les espèces sont identifiées comme se développant dans des milieux méso à eutrophes). Ce sont également toutes des espèces typiques du *Ranunculion fluitantis* avec une forte dominance de renoncules et de potamots.

Au-delà des points communs, la mise en relation des caractéristiques biologiques des macrophytes et des paramètres environnementaux a permis donc d'expliquer les assemblages décrits. Ces résultats vont donc dans le sens des règles d'assemblages (Keddy 1992) largement utilisées en écologie. Ces règles d'assemblages ont pourtant été remises en cause, différents auteurs ayant opposés à ces schémas une hypothèse neutraliste (il n'existe pas de règles d'assemblages, seuls des processus stochastiques entrent en jeu pour expliquer les différences d'assemblages). Hubbel (2001, dans Thompson & Townsend 2006) a ainsi supposé que le modèle neutraliste, du fait de la limitation de la dispersion, prédit des communautés d'autant plus différentes que les sites sont éloignés. Certaines études montrent néanmoins la nécessité d'intégrer à la fois le concept « d'hypothèse nulle » et de théorie des niches. Thompson et Townsend (2006) vérifient ainsi les deux hypothèses à partir de l'étude des schémas locaux de diversité des macro-invertébrés ; l'importance de chacun des schémas dépendant des traits d'espèces et du niveau trophique. Nos résultats, acquis sur des systèmes assez proches, ne semblent pas vérifier ce modèle neutraliste, mais si l'on considère les résultats de Bernez (1999), il serait intéressant de la tester sur des rivières géographiquement plus distantes et sur des stations appartenant à des réseaux hydrographiques différents.

Stratégies adaptatives

De nombreux modèles de stratégies adaptatives des plantes aux stress ou aux perturbations de leur environnement ont été proposés (Grime 1977, Kautsky 1988). Ils font généralement apparaître des stratégies d'espèces le long de gradient de stress ou de perturbations. On trouve ainsi chez Grime les stratégies R rudérales (tolérante aux perturbations), C compétitives (dans le cas de faibles contraintes et de faibles perturbations) et S (tolérantes aux contraintes). Reprenant des modèles existants, Riis et Biggs (2001) font intervenir la disponibilité en

V.3. Un impact limité des discontinuités

L'un des buts initiaux de cette étude était d'estimer l'impact amont-aval de discontinuités sur les peuplements macrophytiques. Des études antérieures indiquent en effet que des discontinuités physiques telles que les barrages peuvent avoir des conséquences multiples dépendant en grande partie du fonctionnement des ouvrages considérés (Haury 1994, Bernez *et al.* 2002, Poff & Hart 2002 ou Fayolle *et al.* 1998 pour les communautés algales). La chimie et la température de l'eau peuvent être impactées selon la localisation des prises d'eau dans le barrage. En effet dans le cas d'une retenue de barrage importante où l'on a une stratification thermique des eaux, une prise d'eau située en profondeur va entraîner la libération d'eau hypolimnique anoxique et froide. La régulation des débits entraîne de manière générale une homogénéisation des débits et la raréfaction d'événements exceptionnels. On peut citer :

- les soutiens d'étiages qui évitent la survenue de débits trop faibles,
- les barrages écrêteurs de crues qui, pour leur part, limitent considérablement l'impact des crues sur les secteurs en aval.

Ceci peut se traduire par une végétation peu diversifiée et des recouvrements importants, en particulier de phanérogames, caractéristiques des milieux peu perturbés. La réduction des débits occasionnés par l'alimentation de d'ouvrages hydroélectriques peut également avoir des répercussions sur les communautés algales et animales (Cazaubon & Giudicelli 1999).

Ces impacts ont été envisagés dans le cas des barrages étudiés. Cependant, les résultats n'illustrent pas toujours les effets envisagés. Sur la Dordogne par exemple, la station de Mouleydier en aval direct du barrage de Tuilières présente une plus grande diversité (ce qui serait en revanche cohérent avec l'hypothèse des perturbations intermédiaires favorisant une augmentation de la biodiversité) et des recouvrements inférieurs à ceux de la station de Lalinde en amont de ce même barrage (ce qui supposerait un effet des perturbations liées aux lâchers d'eau). On n'observe pas non plus d'impact sur la température ou l'oxygène à Mouleydier. Sur la Garonne, les stations en amont et en aval du barrage de Malause (Castelsarrasin et Lamagistère) présentent des cortèges d'espèces et des recouvrements similaires. Enfin, il est délicat d'interpréter les différences entre Gardonne et Mouleydier (respectivement en aval et en amont du barrage de Bergerac) en termes d'impacts de discontinuités du fait de la distance importante de Gardonne au barrage (environ 10 km). En effet l'impact d'un barrage tend à diminuer quand on s'en éloigne (Bernez 1999).

On peut donc supposer que cette absence d'impact clair est à mettre en relation avec le fonctionnement particulier de ces barrages. En effet, ces barrages munis d'équipements hydroélectriques sont des barrages « au fil de l'eau ». Ceci signifie qu'ils n'ont pas pour vocation de réguler l'hydrologie mais laissent passer les débits arrivant de l'amont. Dans la plupart des cas, le barrage a pour unique fonction de garantir le niveau d'eau constant nécessaire au fonctionnement de la prise d'eau (qui alimente les turbines). Seuls quelques lâchers exceptionnels sont provoqués pour dégager les vannes parfois encombrées par des débris végétaux. De plus, en travaillant particulièrement sur les débits de la Dordogne à Gardonne, nous avons mis en évidence que seuls les faibles débits sont influencés par des activités d'origine anthropique (Annexe 6). Si ces altérations faibles des débits naturels peuvent être en partie imputées aux barrages, leurs effets sont très limités sur la végétation. Ce type de barrages « au fil de l'eau » a en revanche des impacts sur les communautés piscicoles (Bravard & Petts 1993, Lim & Mastroiello 2005 pour la fragmentation des populations piscicoles du fait des barrages sur la Garonne). En revanche, il ne limite pas la dispersion vers l'aval des macrophytes (bouturage).

Le mode de gestion de chaque barrage est donc particulièrement important pour envisager les conséquences sur les écosystèmes. Poff et Hart (2002) expliquent ainsi qu'il faut une classification écologique des barrages pour expliquer leurs impacts selon leurs caractéristiques très variables.

S'agissant des confluences, leur impact était envisagé en formulant des hypothèses d'augmentation de la richesse spécifique par apport de propagules et de diminution des recouvrements du fait de l'augmentation brutale de débit. Comme dans le cas des barrages, on ne vérifie pas ces hypothèses entre les stations amont-aval des confluences, ni avec nos stations d'étude, ni même avec les linéaires effectués en repérage ou avec les données cartographiques ou floristiques acquises par d'autres auteurs.

On peut donc déduire de ces observations que l'effet « site » lié aux particularités essentiellement physiques, au faciès de la station, domine un éventuel effet « discontinuités ». Cependant, la relative rareté des secteurs colonisés par les macrophytes en grands cours d'eau et la difficulté d'établissement dans ces milieux peuvent également expliquer l'absence d'effet observée à l'échelle de nos sites. La taille des stations prospectées serait trop faible pour avoir

une bonne représentation de l'effet potentiel de telles discontinuités. De plus, du fait de contraintes de terrain, les linéaires à l'aval direct des barrages et des confluences n'étaient pas toujours accessibles pour permettre des prélèvements sur toute la zone potentiellement impactée.

Nos observations ne semblent donc pas confirmer les hypothèses du Serial Discontinuity Concept (SDC, Ward & Stanford 1983b, Ward & Stanford 1995) de modification et de détermination des communautés biologiques par les discontinuités. Cependant, comme on l'a vu précédemment, il est indispensable de tenir compte des caractéristiques précises de ces discontinuités pour envisager leur impact.

Enfin, on peut noter que si les discontinuités chimiques n'ont pas été étudiées, on en a observé à l'échelle des linéaires. Les agglomérations (Toulouse, Bergerac) provoquent en effet des augmentations brutales en particulier des concentrations en différents nutriments. Nos stations se trouvent néanmoins en dehors des rejets directs de ces agglomérations, qui sont progressivement dilués. On peut toutefois noter une diversité accrue dans ces zones aval enrichies.

V.4. Des interactions biotiques réduites

Des interactions biotiques réduites :

Des interactions biotiques telles que les phénomènes de compétition ou de facilitation n'ont pas été étudiés en détail dans cette thèse. En effet, si la compétition est reconnue comme structurant les communautés de macrophytes de forte densité (McCreary 1991), on a supposé que dans le contexte de faible densité végétale observée en grands cours d'eau, ces interactions étaient réduites ou très limitées dans le temps. Rhode (1991), en travaillant sur des parasites des branchies des poissons a avancé l'hypothèse que, pour des populations animales de faible densité dans des habitats riches en ressources, la problématique principale n'est pas d'éviter la compétition mais de trouver des sites adéquats pour se nourrir et se reproduire. Bien que cette approche concerne des organismes animaux mobiles, on peut transposer cette hypothèse à nos systèmes. En effet, les stations d'étude correspondent à des milieux riches en ressources (milieux eutrophes, faible limitation de la ressource lumineuse par la ripisylve) et de nombreuses habitats potentiellement colonisables sont vacants. On a noté précédemment la faible densité végétale sur nos sites, ainsi que la difficulté d'interpréter l'absence de végétation. Cette absence peut être le signe d'une inadéquation entre les plantes et les conditions locales, mais peut également correspondre à une trop faible densité d'individus pour coloniser tous les habitats favorables. Enfin, il pourrait s'agir d'une disparition des jeunes pieds affectés en début de cycle soit par l'herbivorie ou par arrachage des plantules ou repousses. On peut donc supposer que si les phénomènes de compétition surviennent ponctuellement, ils ont lieu dans les zones marginales où la densité végétale augmente. La dispersion des plantes au-delà de cette zone marginale en direction du chenal central constitue alors un compromis entre leurs capacités compétitives et leur tolérance à des conditions environnementales plus défavorables (profondeur et vitesses accrues)

Des phénomènes de compétition pour la lumière agissant dans les zones marginales

La richesse en nutriments du milieu étant particulièrement importante, si des phénomènes de compétition ont lieu, ils se font essentiellement pour la lumière.

Les parties aval de grands cours d'eau sont souvent décrites comme des zones profondes, aux faibles vitesses de courant, et riches en phytoplancton (Amoros & Petts 1993a) qui entraînent une importante compétition pour la lumière (Sand-Jensen & Borum 1991). Cependant, les vitesses de courant encore élevées en aval de la Garonne et de la Dordogne, expliquent que les eaux de ces deux cours d'eau soient pauvres en phytoplancton.

La compétition pour la lumière peut donc se produire au sein du compartiment macrophytique, dans les zones de forte densité végétale, c'est à dire dans les zones marginales plus favorables au développement de la végétation. De plus, dans les secteurs où l'eau est très turbide, l'accès à la lumière devient difficile dès lors que la profondeur augmente. Certains traits morphologiques procurent alors des avantages compétitifs aux plantes se développant dans les zones peu profondes. Ainsi le caractère « feuilles flottantes » pour les hydrophytes leur permet de former une canopée dense de feuilles opaques (exemple de *Potamogeton nodosus*) au-dessus des autres végétaux. La présence de plusieurs points de croissance apicale irait dans le même sens (Sand-Jensen & Borum 1991). Enfin, les héliophytes et les plantes flottantes captent plus facilement la lumière. D'autres traits de vie des plantes peuvent procurer un avantage compétitif, tels qu'un taux de croissance rapide (Grime 1977) ; c'est le cas de la plupart des algues. De même la précocité du développement végétatif peut permettre aux plantes (telles que *Ranunculus fluitans*) de coloniser un milieu avant les autres espèces.

Quelques exemples de facilitation au sein du compartiment macrophytique

On parle de facilitation lorsque « les espèces d'un stade de la succession ne peuvent s'établir que si les conditions de milieu ont été préalablement modifiées par les espèces du stade précédent » (Connell et Slatyer, 1977, dans Amoros & Wade 1993). Bien que les interactions positives soient considérées comme jouant un rôle fondamental dans les communautés végétales (Michalet *et al.* 2006), il existe peu d'études traitant de la facilitation chez les plantes aquatiques en cours d'eau. Ces travaux ont principalement porté sur l'oxygénation et la stabilisation des sédiments par d'autres végétaux (Ervin 2005). En effet, certains macrophytes, considérés comme des « espèces ingénieur » (Jones *et al.* 1997) modifient considérablement leur environnement, ces modifications créant de nouveaux habitats. On peut ainsi supposer que de grandes phanérogames précoces (telles que *Ranunculus fluitans*), en réduisant les vitesses de courant vers l'aval et en piégeant des sédiments, vont ainsi créer des habitats favorables à l'implantation de nouvelles espèces.

On pourrait également associer le fonctionnement des biofilms algaux à des phénomènes de facilitation. C'est en effet grâce à la matrice extra-cellulaire des organismes pionniers du biofilm (bactéries), que de nouveaux organismes (microalgues) peuvent s'attacher, permettant à leur tour à de nouvelles algues de se développer (algues pluricellulaires, puis macroalgues filamenteuses) (Othoniel 2006).

Des phénomènes d'herbivorie limités dans les milieux perturbés

Dans notre étude, les phénomènes d'herbivorie ont été négligés. En effet si divers organismes sont reconnus pour consommer les macrophytes (vertébrés ou invertébrés : Schmieder *et al.* 2006, Lodge 1991), dans les milieux fortement perturbés, l'herbivorie est limitée (Elger *et al.* 2004). Les organismes herbivores y sont également perturbés, et, du fait de l'hétérogénéité spatiale créée par les perturbations, la pression de broutage est donc très réduite, même dans le cas de macrophytes à forte palatabilité (Elger 2002). Biggs (1996b) a également montré que l'action des herbivores est d'autant plus marquée que la fréquence des crues est faible.

L'importance de l'herbivorie reste peu décrite en grands cours d'eau et nécessiterait des recherches complémentaires.

V.5. Perturbations : des crues qui régulent la végétation aquatique

On a vu que les facteurs physiques en particulier hydrologiques, semblent prépondérants dans la structuration des communautés végétales. Dans ces conditions, des paramètres paroxysmiques, tels que des crues majeures, apparaissent comme la source principale de perturbations dans les écosystèmes lotiques. Contrairement au stress hydraulique, traité précédemment, qui limite l'étendue des herbiers en inhibant la production primaire, la crue agit comme une perturbation, c'est à dire en provoquant des dégâts sur la plante et une perte de matériel végétal (au sens de Grime 1974).

Effet des crues

L'étude de crues hivernales et plus spécifiquement d'une crue particulièrement dévastatrice sur la station de Gardonne (Dordogne) au printemps 2001, permet d'illustrer les conséquences de ce type de perturbation. Les crues hivernales ne semblent pas avoir d'impacts majeurs sur les communautés végétales bien qu'elles atteignent régulièrement (2003, 2004) des pics de plus de $1500 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. En revanche, une crue de même amplitude mais agissant durant la phase de croissance des végétaux s'avère beaucoup plus destructrice. La durée de la crue est un paramètre qui n'a pas pu être testé, mais on peut noter que la crue de 2001 a été particulièrement longue, les débits restant très élevés pendant la plus grande partie de l'hiver et du printemps.

Ces résultats rejoignent ceux observés dans de plus petits systèmes. Barrat-Segretain et Amoros (1995) ont également montré l'effet prépondérant des crues estivales sur les crues hivernales dans les bras-morts du Rhône. Ceci s'explique majoritairement par le développement important, au printemps et en été, de la végétation qui offre alors une plus grande résistance au courant et provoque son arrachage. La disponibilité des propagules plus importante en début de période de croissance (printemps) peut aussi expliquer le faible impact des crues précoces.

Différentes caractéristiques de la crue peuvent être reliées à son effet :

- l'amplitude (qui est corrélée à la diminution de biomasse - Maltchik & Pedro 2001)
- la durée (Lytle & Poff 2004)

- la fréquence (Riis et Biggs, 2003, montrent ainsi que la diversité et l'abondance des végétaux diminuent lorsque la fréquence des crues augmente. Dans leur système d'étude, au-delà de treize crues par an, la végétation aquatique disparaît)
- La période à laquelle elle survient (Barrat-Segretain & Amoros 1995)

Une étude réalisée par EPIDOR sur de longs linéaires de la Dordogne (Guéri *et al.* 2003) a permis de confirmer l'impact de la crue de 2001, quel que soit le tronçon de cours d'eau considéré. On aurait en effet pu supposer que nos secteurs d'étude de plats courants étaient plus exposés à l'effet des crues. Sur le même linéaire de Dordogne (265 km englobant nos stations), le nombre d'herbiers relevés est passé de 586, représentant 590 ha en 2000, à 337 herbiers représentant 157 ha en 2001. Le nombre d'herbiers et leur recouvrement a donc diminué à l'échelle non seulement d'une station mais également de l'ensemble du cours d'eau. Cette étude permet d'observer que la végétation résiduelle cartographiée en août 2001, quand elle est encore présente, se situe près des berges, alors qu'elle occupait fréquemment toute la largeur du lit l'été précédent (cf. Annexe 7 qui présente la cartographie des herbiers de nos trois stations de Dordogne avant et après la crue de 2001). C'est également ce qui a été observé sur Gardonne : les phanérogames encore présentes (uniquement des phanérogames ancrées) sont localisées dans les zones marginales où le courant a été le plus faible durant la crue. Les algues apparaissent au contraire aussi bien près des berges qu'au centre du cours d'eau. Leur présence correspondrait alors à une recolonisation précoce du lit de la rivière.

De nombreuses autres études ont décrit l'impact dévastateur des crues sur les communautés végétales, que ce soit en petits cours d'eau (Brierley 1989, Bilby 1977) ou en grands cours d'eau (Janauer & Wychera 2000). Ces perturbations sont souvent la cause d'une hétérogénéité spatiale et temporelle importante (Grime 1977, Pickett & White 1985, Resh *et al.* 1988). Mattahei (2003) s'intéresse ainsi à l'impact des perturbations sur la structure en patchs des communautés macrophytiques et en particulier algales. Ces patchs de végétation qui ont résisté à la crue constituent des îlots de biodiversité à partir desquels la recolonisation peut s'effectuer.

Recolonisation

La résilience des écosystèmes est un paramètre important pour évaluer l'impact des crues. L'effet de la crue survenue en 2001 sur nos stations a eu un impact dévastateur à court terme mais son effet semble se prolonger à moyen terme. En effet, sur Gardonne, si dès 2002, toutes les zones du lit précédemment colonisées le sont à nouveau, et si la plupart des espèces dominantes sont à nouveau représentées, la densité végétale ne retrouve des valeurs équivalentes à 2000 qu'en 2003. Cette observation n'est pas due à d'éventuelles perturbations supplémentaires, les débits de 2002 ayant été particulièrement faibles. La recolonisation totale du lit est donc relativement lente, comparativement aux temps de recolonisation observés sur de plus petits systèmes. Barrat-Segretain et Amoros (1995) observent dans les bras morts du Rhône une reprise rapide de la végétation aquatique (de l'ordre de quelque mois) par rapport aux communautés herbacées qui mettent plusieurs années à retrouver leur état d'origine. Maltchik (2001) estime à six mois le temps de récupération de *Najas marina* après une crue sévère (également dans des bras morts). On peut donc supposer qu'en grands cours d'eau, la résilience des écosystèmes est plus faible, du fait des dimensions du système, ainsi que des conditions environnementales globalement peu favorables à l'établissement des macrophytes.

On a vu que les seules phanérogames encore en place après la crue de 2001 se trouvaient dans les zones marginales. On peut donc supposer que c'est depuis ces zones encore végétalisées que la recolonisation va s'effectuer, au moins en partie. En effet, parmi les traits « pionniers » décrits plus hauts, on trouve chez de nombreuses espèces (*Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus fluitans*, *Sparganium emersum*, diverses espèces de potamots) la présence de rhizomes ou de stolons qui vont pouvoir recoloniser le lit de proche en proche. La majorité des espèces présentes ayant également de grandes capacités de dispersion végétative, un apport de boutures va également se faire depuis l'amont.. Les algues, pour beaucoup flottantes peuvent également provenir de l'amont. Certaines espèces peuvent ainsi être encore présentes sur le site, mais peu visibles (tapis d'algues très peu épais sur les galets). Après une crue les algues incrustées (telles que *Hildenbrandia*) apparaissent en général prédominantes.

D'autres travaux témoignent de l'importance des zones marginales pour la recolonisation. En particulier, l'une des rares études en grands cours d'eau sur le Danube indique que les secteurs où la végétation est réduite aux zones marginales ne sont pratiquement pas impactés par les crues (Janauer & Wychera 2000). Ces zones peu touchées vont donc constituer des

zones refuges pour la végétation. Henry *et al.* (1996) exposent également l'importance de ces zones refuges, hébergeant dans des substrats généralement fins, des banques de propagules prêtes à se développer pour recoloniser le lit. Barrat-Segretain et Amoros (1996a) montrent également l'importance de cet « effet bordure » dans la recolonisation du lit.

Nos résultats confirment donc l'effet régulateur des crues sur les communautés macrophytiques en grands cours d'eau. Les dimensions de ces systèmes amènent cependant à distinguer les zones du lit selon leur proximité à la rive. On peut en effet considérer les zones centrales comme des secteurs plus fréquemment et plus intensément perturbés que les zones marginales qui servent alors de zones refuges pour les macrophytes.

Il faut noter que les données dont nous disposons pour les années 2001 et 2002 ne correspondaient pas à des prélèvements assez fréquents pour envisager un suivi précis de la recolonisation. En particulier, il ne nous a pas été possible de vérifier en grands cours d'eau des processus de succession d'espèces observées durant la recolonisation par Henry *et al.* (1996). Ces auteurs ont en effet noté l'apparition précoce des espèces à turions ou bourgeons, suivie de la recolonisation par les espèces à stolons ou rhizome et les espèces se bouturant, et finalement des héliophytes.

V.6. Petits et Grands cours d'eau : quelles différences pour la détermination du compartiment macrophytes ?

La grande majorité des travaux utilisés pour discuter nos résultats ont été réalisés en petits cours d'eau. De plus, la comparaison de nos résultats avec le schéma déterministe présenté dans le chapitre I nous permet de pointer un certain nombre de différences importantes entre petits et grands cours d'eau, notamment en termes de facteurs déterminants pour la végétation aquatique.

Caractéristiques de l'habitat

La majorité des particularités des grands cours d'eau tient à la position de ces zones aval dans l'hydrosystème par rapport aux petits cours d'eau. Par définition, les petits cours d'eau, dans les têtes de bassin, ont des dimensions (largeur, profondeur) et des débits réduits. On y trouvera donc une diversité plus faible d'habitats potentiels. Les grands cours d'eau vont au contraire présenter depuis leurs rives jusqu'au centre du chenal des habitats aux caractéristiques variées. En particulier, on pourra nettement distinguer les deux extrémités de ce gradient :

- le centre du lit : milieu « extrême » colonisé par des plantes aux traits fonctionnels particuliers (phanérogames ancrées, bryophytes)
- les zones marginales : zones refuges où se concentre la plus grande partie de la biodiversité avec des espèces compétitives dont certaines pourront recoloniser le lit après une crue

Cette position dans l'hydrosystème et l'occupation des terres vers l'aval expliquent également les grandes différences en termes d'environnement chimique. Pour les macrophytes de l'amont, les nutriments peu abondants dans les eaux oligotrophes vont constituer un facteur limitant. Vers l'aval l'augmentation du niveau trophique limite l'importance des paramètres chimiques.

L'accès à la lumière est également un paramètre qui diffère selon le type de cours d'eau. En petits cours d'eau, l'impact de la ripisylve qui peut couvrir densément toute la largeur du cours d'eau, limite de manière importante la croissance végétale. Dans les zones aval, les ripisylves sont souvent plus limitées, ou, lorsqu'elles sont présentes, ne couvrent qu'une faible bande du lit près des berges. Ici, la question de l'accès à la lumière va donc plutôt se poser en termes de turbidité et de profondeur, restreignant une fois de plus les habitats favorables aux zones marginales.

Les assemblages macrophytiques

Une des grandes différences entre petits et grands cours d'eau est la différence de densité de recouvrement. Les zones colonisées en grands cours d'eau sont rares, en partie du fait de l'anthropisation des berges. Haslam (1978) montre ainsi que sur le Rhin ou le Rhône, on trouve très peu de végétation car les zones centrales sont trop profondes et les berges sont souvent perturbées par l'anthropisation (pollution et modification du tracé du cours d'eau...) Parmi la végétation présente, et malgré une richesse spécifique souvent inférieure en grands cours d'eau, la part des hydrophytes y est plus importante. En petits cours d'eau, du fait de la largeur limitée du chenal, et des capacités importantes de marnage (proportionnellement à la profondeur), les hélophytes et les plantes amphibies sont très bien représentées. La richesse spécifique réduite se traduit également par la dominance d'espèces ubiquistes, ce qui illustre les conditions environnementales dégradées des zones aval.

Un point commun entre petits et grands cours d'eau concernent la zonation transversale. On retrouve globalement les mêmes étagements de végétation selon les distances à la rive : communautés émergentes amphibies et plantes flottantes puis plantes ancrées à feuilles flottantes et enfin plantes totalement immergées. Que ce soit en grands ou en petits cours d'eau, les traits biologiques des plantes sont bien sélectionnés selon les caractéristiques environnementales. La hiérarchie de ces facteurs en grands cours d'eau diffère néanmoins de celle en petits cours d'eau. En particulier on pourra citer l'importance réduite de la chimie et la prépondérance des facteurs hydrologiques.

L'une des limites de cette comparaison réside dans notre description non exhaustive du « grand cours d'eau ». En effet, du fait du choix de nos stations (uniquement en plats courants) ainsi que des particularités de ces deux grands cours d'eau du Sud Ouest que sont la Dordogne et la Garonne, notre comparaison ne peut constituer un schéma applicable à tous les grands cours d'eau.

Une autre limite de cette comparaison revient à nouveau à poser la question de la définition du grand cours d'eau. Ainsi, si Haslam (1997) propose une description des grands cours d'eau, elle correspond, dans ce cas précis, à des rivières de 10 à 30 m de large, beaucoup plus petites que les grands cours d'eau étudiés dans cette thèse

V.7. Implications pour l'IBMR

Définition possible d'un état de référence en grands cours d'eau ?

Le calcul des notes IBMR sur nos différentes stations montre une relative stabilité des notes d'une date à l'autre. Ces notes, comprises majoritairement entre 8 et 10 sont indicatrices d'un niveau trophique fort. Elles illustrent une tendance à l'enrichissement du milieu vers l'aval, bien que les différences soient peu significatives. Cependant, une station comme celle de Gardonne qui héberge une grande diversité d'espèces macrophytiques et dont la qualité de l'eau est pourtant reconnue comme bonne selon la grille d'évaluation du SEQ-Eau (Système d'Evaluation de la Qualité de l'Eau), atteint des notes relativement basses (7,4) signe d'une dégradation du milieu.

Ceci illustre bien la nécessité de trouver une référence pour ces milieux eutrophes (eutrophisation en partie naturelle).

La définition de l'état de référence et du très bon état écologique des masses d'eau est un des objectifs de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau. Cet état de référence pour les écosystèmes aquatiques est associé à des masses d'eau naturelles non soumises à une pression anthropique. Or, si en petits cours d'eau il est possible d'approcher cet état de référence, il apparaît très compliqué d'en estimer un pour les grands cours d'eau, au vu des multiples pressions anthropiques qui s'exercent sur ces systèmes (urbanisation, agriculture, rejets, modifications des berges ou des tracés du lit...). Cette référence est cependant indispensable pour évaluer les dégradations du milieu et donc pour définir un indice biotique.

Il a donc été envisagé, dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau, que ces états de référence, n'existant probablement pas pour beaucoup de grands à très grands cours d'eau, la référence devrait être obtenue par modélisation (Circulaire DE/MAGE/BEMA 04/N 18 n° 2004-08 DCE du 23 décembre 2004 relative à la constitution et la mise en œuvre du réseau de sites de référence pour les eaux douces de surface).

L'utilisation d'une station comme celle de Gardonne, à la qualité de l'eau satisfaisante et à la biodiversité importante, pourrait constituer un premier pas vers la définition de peuplements de référence pour les grands cours d'eau

L'utilisation de l'IBMR en grands cours d'eau pose également des problèmes relatifs à la particularité des assemblages qu'on y a rencontrés.

On a vu que le modèle des espèces « core-satellite » est particulièrement bien adapté à nos systèmes. Les espèces « core » (dont les plus représentatives sont *Ranunculus fluitans* et *Myriophyllum spicatum*) sont dominantes quelle que soit l'échelle spatiale et quelles que soient les variations temporelles. La prise en compte de ces espèces dans l'IBMR va poser problème du fait de la faible valeur indicatrice de ces végétaux relativement ubiquistes mais présents en grande quantité. Au contraire, des espèces rares vont potentiellement indiquer des changements de conditions environnementales mais ne sont pas assez abondantes pour influencer sur la note finale. Cette répartition des espèces témoigne de l'homogénéisation des communautés souvent observée dans les zones aval polluées. Cette particularité pose problème pour une bonne prédiction des communautés par les indices biotiques tel que l'Indice Biologique Diatomée (Tison 2006).

On peut noter ici que la relative proximité de nos stations en terme de caractères environnementaux est certainement un obstacle à l'estimation de la diversité des assemblages en grands cours d'eau.

Questions méthodologiques

L'application de l'IBMR en grands cours d'eau prévoit la prospection détaillée des zones marginales, tandis que les zones profondes doivent être échantillonnées à partir de la méthode des points-contacts. Nos résultats confirment l'intérêt de ce protocole mixte du fait de la richesse spécifique plus élevée des zones proches des rives et surtout de l'absence d'espèces spécifiques dans les zones profondes.

Ces zones centrales à fortes contraintes ne doivent cependant pas être négligées du fait de la sélection d'espèces qui s'y opère.

Enfin, on a vu que les recouvrements algaux évoluaient rapidement et indépendamment des saisons, rendant difficile l'évaluation des assemblages en place en un seul passage. Ces organismes nécessiteraient donc un échantillonnage plus fréquent. Sand-Jensen et Borum (1991) ont ainsi déjà établi la nécessité d'augmenter la fréquence de prélèvement pour des organismes à croissance très rapide (prélèvements au moins journalier pour les microalgues

ou pour le phyto-plancton) en comparaison avec des organismes végétaux plus développés mais à croissance plus lente (prélèvement journalier pour les macroalgues à mensuel pour les macrophytes vasculaires).

V.8. Bilan et proposition d'un nouveau schéma déterministe

A partir des différents éléments décrits pour caractériser le déterminisme des macrophytes en grands cours d'eau, nous proposons un schéma de synthèse, intégrant les différentes échelles étudiées ainsi qu'une hiérarchie des déterminants.

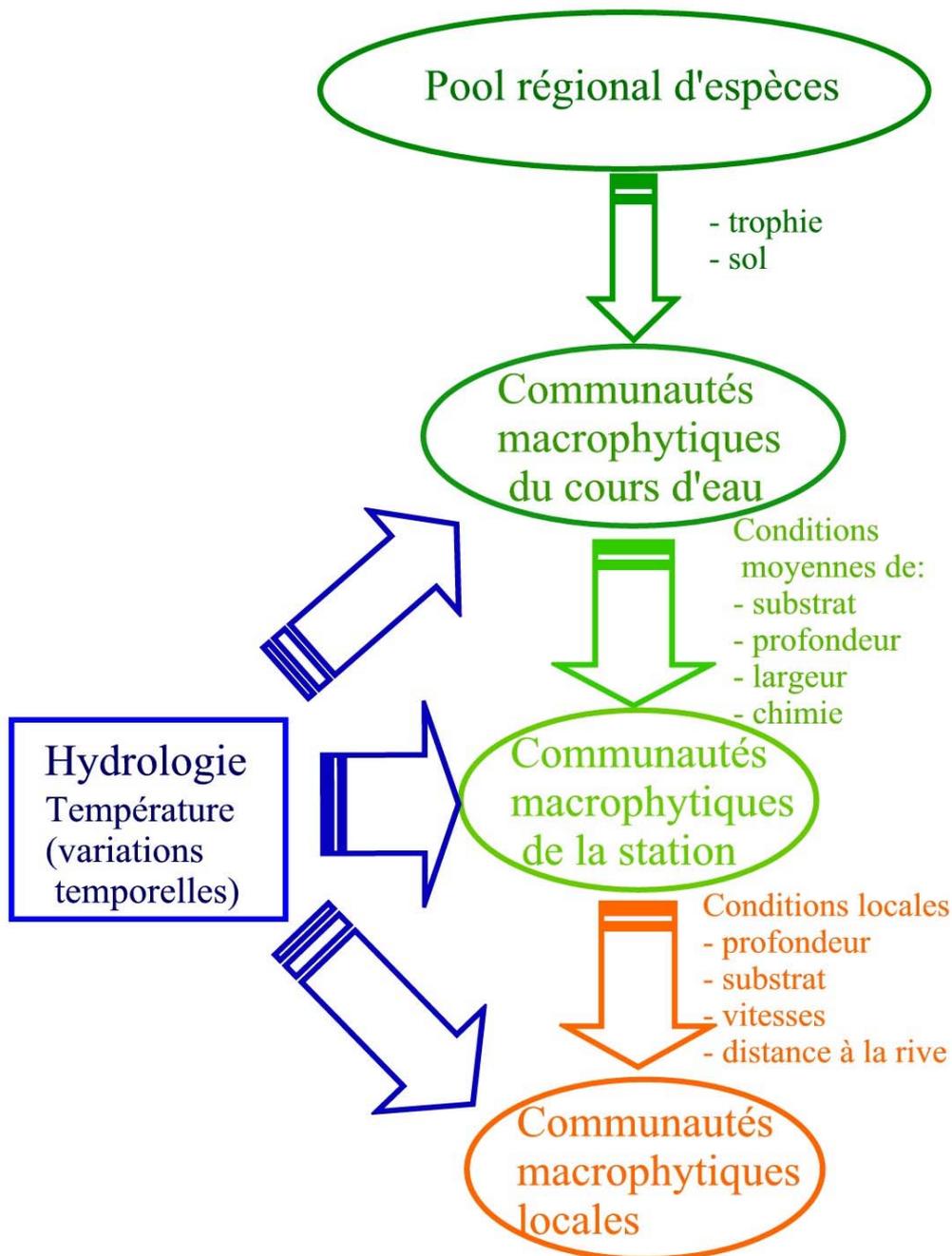


Figure 44 : Déterminisme des communautés macrophytiques en grands cours d'eau. La largeur des flèches est proportionnelle à l'importance du groupe de paramètres. Pour chaque échelle, les facteurs sont listés par ordre d'importance.

L'étude du compartiment macrophytique en grands cours d'eau à différentes échelles de temps et d'espace nous a permis d'améliorer les connaissances sur son fonctionnement. La confrontation de ces résultats avec des études antérieures réalisées très fréquemment en petits cours d'eau, nous a également permis de revoir les schémas de déterminisme proposés antérieurement.

De nombreux auteurs ont souligné l'importance de l'étude multi-scalaire en écologie. Ainsi Farmer et Adam (1989) ou Parsons et Thoms (2006) sur les macro-invertébrés en rivières, expliquent l'intérêt de cette approche pour détecter une hiérarchie dans l'organisation des associations physiques et biologiques. Amoros *et al.* (1993) montrent néanmoins que l'imbrication d'échelles de temps et d'espace entraîne des difficultés d'analyse. Le problème majeur réside précisément dans le changement d'échelles. C'est pourquoi l'une des perspectives de notre travail doit être de développer l'approche des linéaires (qui font le lien entre l'échelle du cours d'eau et du tronçon) ou encore l'étude des patches de végétation (pour faire le lien entre la station et le point-contact).

Ces résultats soulèvent en outre de nouvelles questions qui seront traitées dans les deux chapitres suivants :

- quels peuvent être les impacts de la végétation sur les écoulements, en particulier dans les zones marginales à forte densité végétale ?
- comment prendre en compte la variabilité des conditions environnementales entre deux relevés pour connaître leur impact ?

PARTIE C. INTERACTIONS PLANTE-ECOULEMENT ET
MODELISATION HYDRAULIQUE

Les chapitres IV et V ont permis de mettre en évidence des paramètres influençant la répartition et la dynamique de la végétation aquatique. On a vu qu'il existe de fortes variabilités temporelles des peuplements de macrophytes qui s'expliquent par différents facteurs physiques et en particulier par l'hydrologie et par des paramètres hydrauliques (hauteurs d'eau, vitesses de courant). Cependant, les interactions plantes-écoulements sont complexes et ne se limitent pas à une sélection de la végétation selon l'environnement hydraulique. En petits cours d'eau ou en canaux, la végétation aquatique est ainsi connue pour modifier les écoulements, les vitesses de courant. Qu'en est-il en grands cours d'eau ?

De plus, les analyses réalisées dans les chapitres précédents, bien que porteuses d'informations, n'ont permis de comparer que des « instantanés ». Chaque prélèvement n'a en effet constitué qu'une image à un instant précis des interactions plantes-paramètres de l'environnement. Il est cependant plus probable que la végétation intègre les variations environnementales sur des périodes plus ou moins longues.

A l'aide d'outils de géométrie hydraulique et de modélisation, il s'agira donc dans ce chapitre de :

- comprendre l'impact des macrophytes sur les écoulements et d'appréhender ainsi le fonctionnement hydraulique d'un grand cours d'eau colonisé par les macrophytes.
- mettre en relation les variations de vitesses, de hauteurs d'eau et de températures (paramètres déterminants pour prédire la présence de macrophytes) avec la végétation relevée lors des différentes campagnes, ceci sur des durées variables.

Cette étude a concerné quatre des huit stations de suivi (Gardonne, Mouleydier, Lamagistère et Castelsarrasin). Cependant, seuls les résultats concernant la station de Gardonne seront présentés ici. Contrairement aux autres stations, on dispose en effet de données sur six années (de 2000 à 2005). Cette station est en outre la plus colonisée, ce qui permet de mieux apprécier les interactions macrophytes/écoulements.

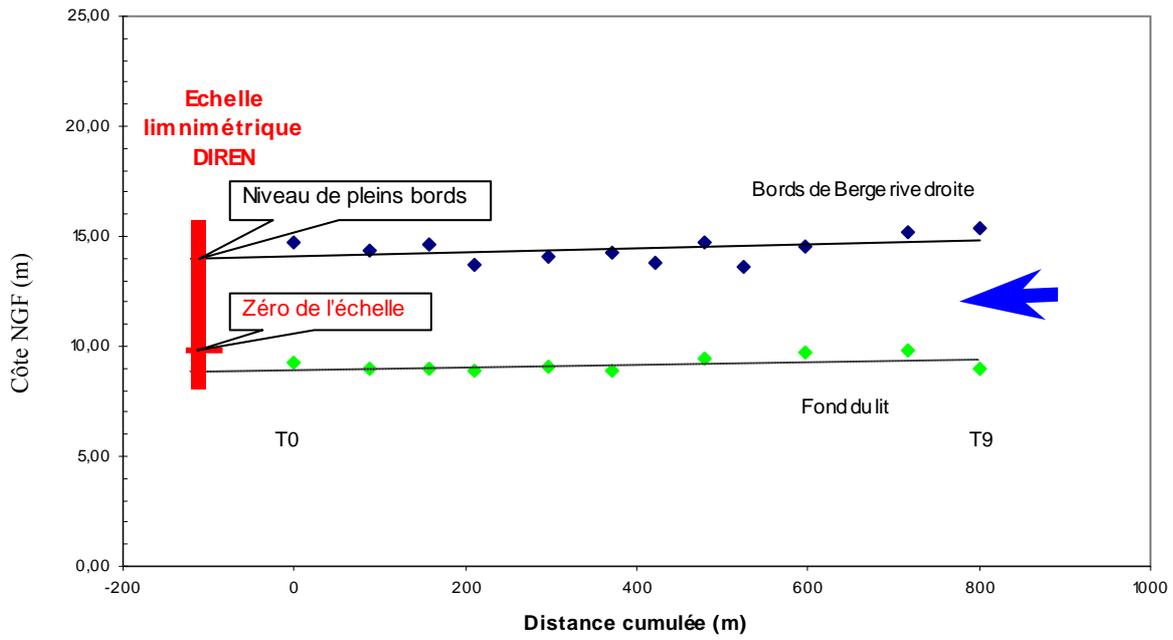


Figure 45 : Détermination du débit de plein bord sur la station de Gardonne.

Chapitre VI. PERTURBATIONS ENTRAINEES PAR LA VEGETATION SUR LES ECOULEMENTS

Si de nombreuses études s'attachent à définir la réponse des macrophytes aux conditions environnementales, il faut également considérer l'impact des macrophytes sur leur environnement. On suppose que dans le cas d'une station aussi colonisée que Gardonne, les herbiers vont avoir un effet notable sur les écoulements. A travers une reconstitution des grandeurs hydrauliques (hauteurs et vitesses en fonction du débit : $H(Q)$ et $V(Q)$) ainsi qu'une détermination empirique des frottements dus à la végétation, on tentera dans ce chapitre de définir et de quantifier ces effets.

VI.1. Reconstitution des hauteurs d'eau et des vitesses moyennes à la station

Afin d'interpréter l'impact de la présence de la végétation sur les écoulements, les chroniques de hauteurs et de vitesses de courant ont dû être reconstituées. Cette partie a également pour but de définir des lois $H(Q)$ et $V(Q)$ afin de pouvoir les utiliser ensuite dans l'estimation de descripteurs hydrauliques et dans la création d'un modèle de croissance. Cette reconstitution des lois hydrauliques a été obtenue empiriquement à partir de jeux de données hydrologiques, biologiques et topographiques suivant le protocole décrit dans la partie méthodologie. Ces données permettent de couvrir des situations hydrologiques et biologiques relativement différentes.

VI.1.1. Détermination du débit de plein bord

Le débit de plein bord est un débit caractéristique dépendant du faciès de la station et correspondant au débit au-delà duquel la rivière déborde, sort du lit mineur. Son estimation est nécessaire pour pouvoir établir et utiliser les lois reliant les hauteurs d'eau, les vitesses de courant et les débits.

Pour estimer ce débit, l'échelle limnimétrique présente sur la station de Gardonne a été utilisée. La méthode dite des « profils en long » a été appliquée. A partir des relevés topographiques des berges, on trace le profil en long des points « Bord de Berge » de la berge la plus basse (celle qui va déborder en premier). Les points « Bord de Berge » sont retenus comme représentant le niveau à plein bord, les points « Haut de Berge » et « Bord de Berge » étant confondus dans le cas particulier de Gardonne. On recherche ensuite l'intersection de ce profil avec l'échelle limnimétrique (Figure 45). Il suffit de lire ensuite sur la courbe de tarage fournie par la DIREN le débit correspondant. Ce niveau est de 418 cm, ce qui correspond, sur le barème de la courbe de tarage DIREN à un débit de $894 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$.

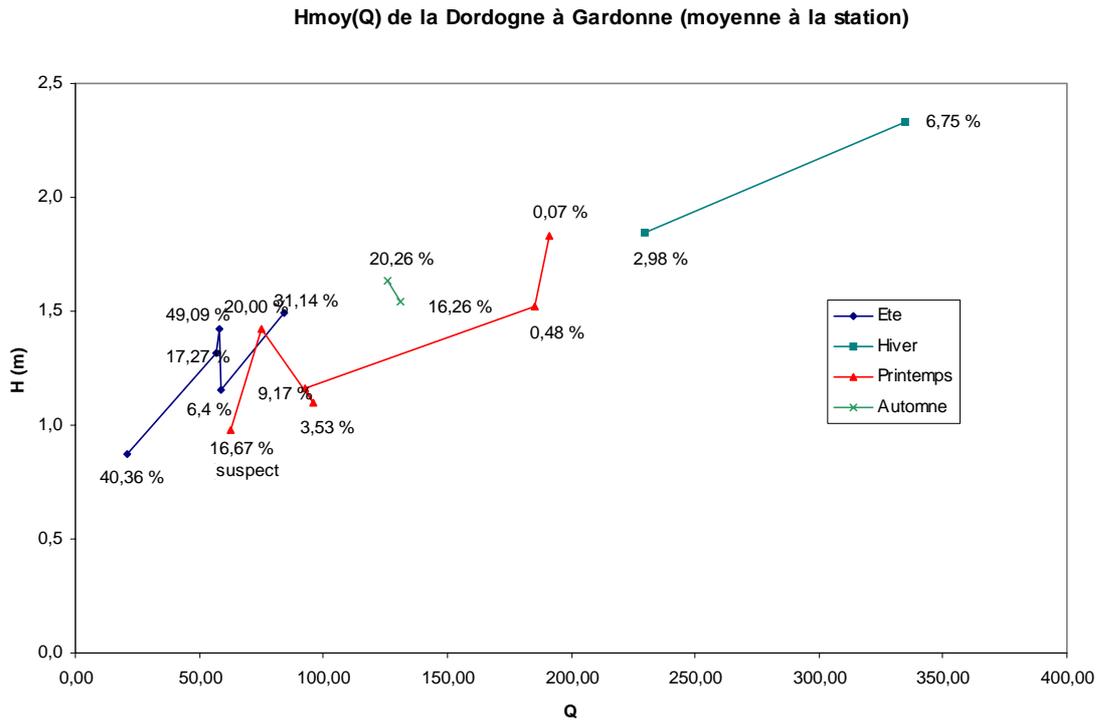


Figure 46 : Hauteurs d'eau moyennes (H) relevées à Gardonne en fonction des débits (Q en m³.s⁻¹). Les relevés sont classés selon la saison des prélèvements. Les taux de recouvrement par la végétation associés à chacune des campagnes figurent au niveau de chaque point.

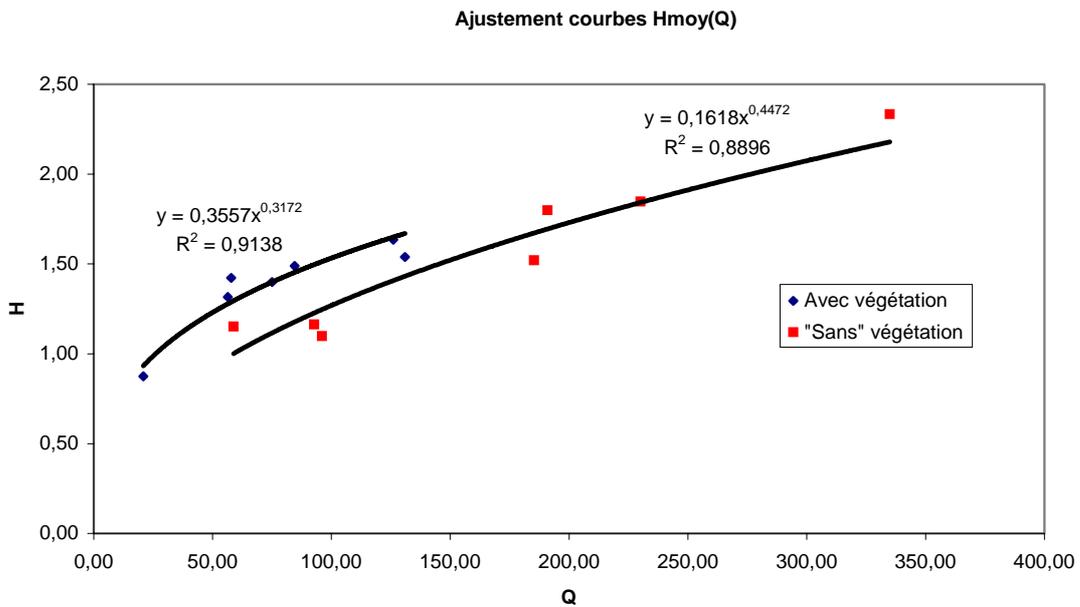


Figure 47 : Reconstitution des hauteurs d'eau moyennes (H en m) en fonction des débits (Q en m³.s⁻¹) à Gardonne (avec et sans végétation).

VI.1.2. Hauteurs d'eau moyennes

Les hauteurs d'eau moyennes mesurées sur chacun des cinq profils de Gardonne ont permis d'obtenir une valeur moyenne de hauteur d'eau pour chaque campagne. Ces hauteurs ont ensuite été associées aux débits correspondants (Figure 46). Les campagnes ont été regroupées par saison afin d'estimer l'impact de la végétation sur les hauteurs d'eau. Les relevés d'été et d'automne se distinguent des relevés printaniers et hivernaux par des hauteurs d'eau plus importantes à débit équivalent. On s'aperçoit que, plus que la saison, c'est le taux de recouvrement par les phanérogames qui semble discriminant.

D'autres paramètres de végétation (pourcentages de recouvrement par les algues ou par toute la végétation, taux de points contacts végétalisés) ont également été testés mais demeurent moins performants que les taux de recouvrement par les phanérogames. Les taux de recouvrement par les algues qui peuvent atteindre des valeurs importantes, représentent certainement un volume faible dans la colonne d'eau et n'ont donc qu'une influence très limitée sur les hauteurs d'eau.

Les taux de points contacts colonisés ont également été écartés car ils ne tiennent compte que de la présence de macrophytes sans intégrer l'abondance.

On peut ainsi distinguer deux groupes de relevés : les relevés dont le taux de recouvrement par les phanérogames n'excède pas 10 % et ceux dont les recouvrements sont supérieurs à 15 %. Suite certainement à des erreurs de mesures, le point de printemps 2003 à 16,67 % de recouvrement correspond à des hauteurs d'eau étrangement faibles et incohérentes d'un profil à l'autre. On ne tiendra donc pas compte de ce point dans la suite de l'étude.

Deux lois puissance de la hauteur moyenne H en fonction du débit Q peuvent ainsi être déduites (Figure 47) : l'une qualifiée de « avec végétation » (plus de 15 % de recouvrement) l'autre de « sans végétation » (moins de 10 % de recouvrement).

$$\text{Loi « avec végétation » : } H(Q) = 0,3557 * Q^{0,3172}$$

$$\text{Loi « sans végétation » : } H(Q) = 0,1618 * Q^{0,4472}$$

Il est à noter que la distinction des deux lois n'a pu être estimée que pour de faibles débits. Au-delà d'un certain seuil, les deux lois puissances proposées ici tendent à se rejoindre pour

ne suivre plus qu'une loi « sans végétation ». On suppose en effet que passé cette valeur seuil les plantes sont arrachées (ou totalement plaquées sur le substrat). La détermination des hauteurs d'eau pour de forts débits peut s'avérer très utile en particulier pour connaître les conditions de hauteurs d'eau subies par la végétation lors d'épisodes de crues. Néanmoins il est délicat de proposer une loi fiable du fait de l'absence de relevés dans les forts débits. On ne proposera donc pas ici de loi $H(Q)$ pour les forts débits, mais on utilisera éventuellement par la suite les chroniques de hauteurs d'eau fournies directement par l'échelle limnimétrique située sur la station (on a pu vérifier une très bonne corrélation $-R^2=0,94-$ entre les mesures de hauteurs d'eau lors des campagnes et les relevés à l'échelle limnimétrique).

Du fait de l'impact de la végétation sur les hauteurs d'eau, il faut en outre rester vigilant dans l'utilisation des courbes de tarages (classiquement utilisées pour calculer les débits à partir des hauteurs d'eau).

VI.1.3. Vitesses de courant moyennes

La reconstitution des vitesses moyennes à la station en fonction des débits a été établie avec une méthode similaire à celle utilisée pour les hauteurs d'eau. Le regroupement des relevés par les taux de recouvrement des phanérogames permet cette fois de mettre en évidence des vitesses plus faibles pour les campagnes « avec végétation » (ce qui est en accord avec des hauteurs d'eau plus élevées). L'écart entre les relevés « avec » et « sans végétation » est néanmoins moins marqué que dans le cas des hauteurs d'eau (Figure 48). Pour la même raison que lors de l'étude des hauteurs d'eau, le point de printemps 2003 a été écarté des calculs. Les deux lois obtenues sont les suivantes :

$$\text{Loi « avec végétation » : } V(Q) = 0,03 * Q^{0,61}$$

$$\text{Loi « sans végétation » : } V(Q) = 0,06 * Q^{0,53}$$

De la même manière que pour les hauteurs d'eau, au-delà d'un certain débit, les lois de vitesses doivent se rejoindre pour ne plus suivre qu'une seule loi.

$$V(Q)=0,24 * Q^{0,29}$$

Il est ici difficile de prolonger les courbes dans les forts débits, du fait de l'absence d'observations au-delà de $330 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. De plus il n'est cette fois pas possible de déduire directement les valeurs de vitesses à partir des hauteurs d'eau fournies par l'échelle limnimétrique. On suppose donc que le seuil à partir duquel on n'a plus qu'une seule loi

correspond au seuil d'arrachage de la végétation phanérogamique. En prolongeant la loi « avec végétation », on peut extrapoler ce seuil entre 200 et 300 $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ qui correspond à une vitesse de $1,25 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$. Les relevés de Gardonne ont montré que l'on ne trouvait plus de végétation pour des vitesses supérieures à $1,48 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$. On peut donc conserver cette vitesse comme valeur seuil. La construction de la loi pour des forts débits a ensuite été établie à l'aide des valeurs de la courbe de tarage.

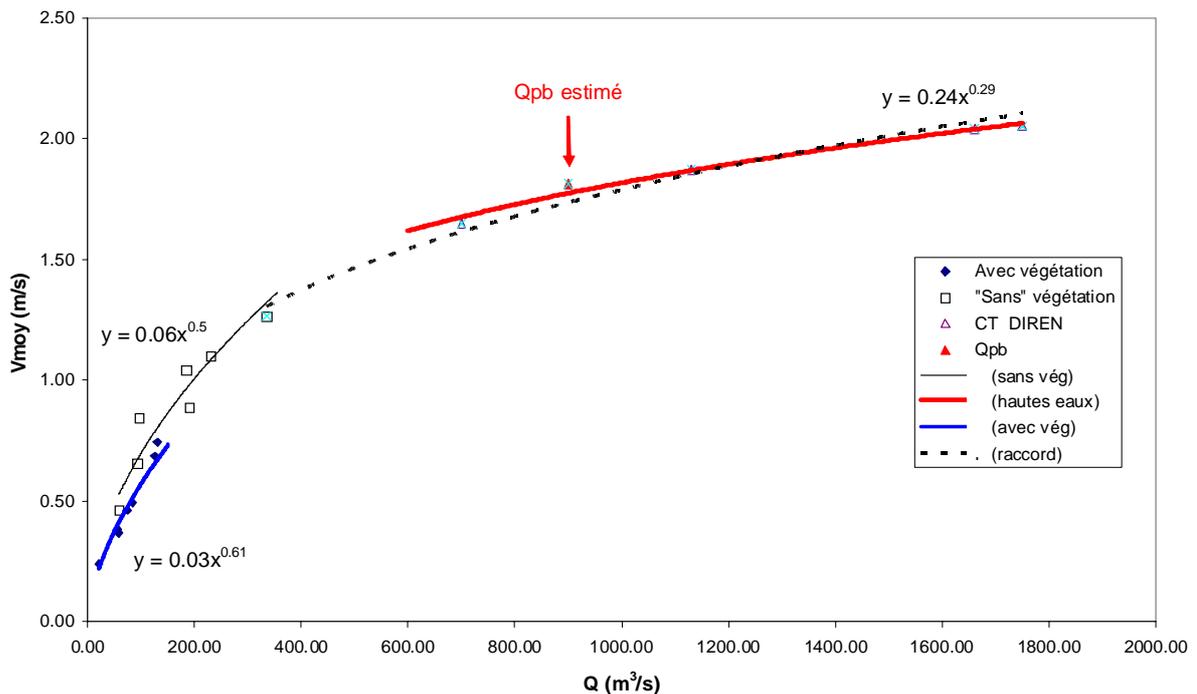


Figure 48 : Reconstitution des vitesses moyennes en fonction des débits sur la station de Gardonne. Les lois associées à la reconstitution « avec végétation », « sans végétation » et à partir de courbes de tarage sont associées à chaque partie de la courbe. Qpb : Débit de plein bord. CT DIREN : Courbe de Tarage de la DIREN.

Cette reconstitution empirique des lois reliant hauteurs et vitesses aux débits illustre clairement l'impact de la végétation et plus particulièrement des phanérogames sur les écoulements. Dans les faibles débits, le volume ainsi que la densité des herbiers dans la colonne d'eau provoquent un ralentissement des masses d'eau et une augmentation des hauteurs d'eau, significatifs dès 15 à 20 % de recouvrement. Ces modifications des paramètres hydrauliques diminuent et tendent à s'annuler quand le débit augmente.

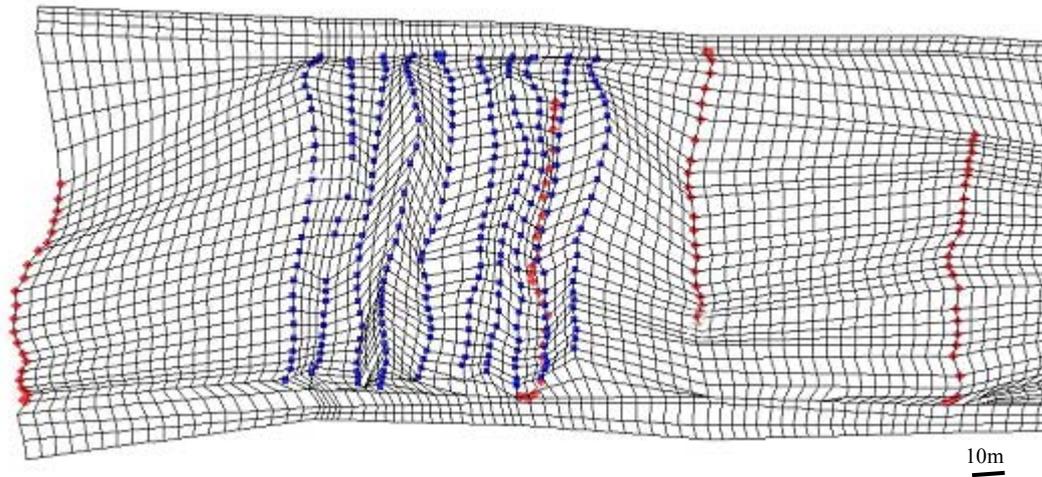


Figure 49 : Partie aval du maillage sur la station de Gardonne (les profils en travers rouge sont ceux réalisés en mars et en bleu ceux de novembre).

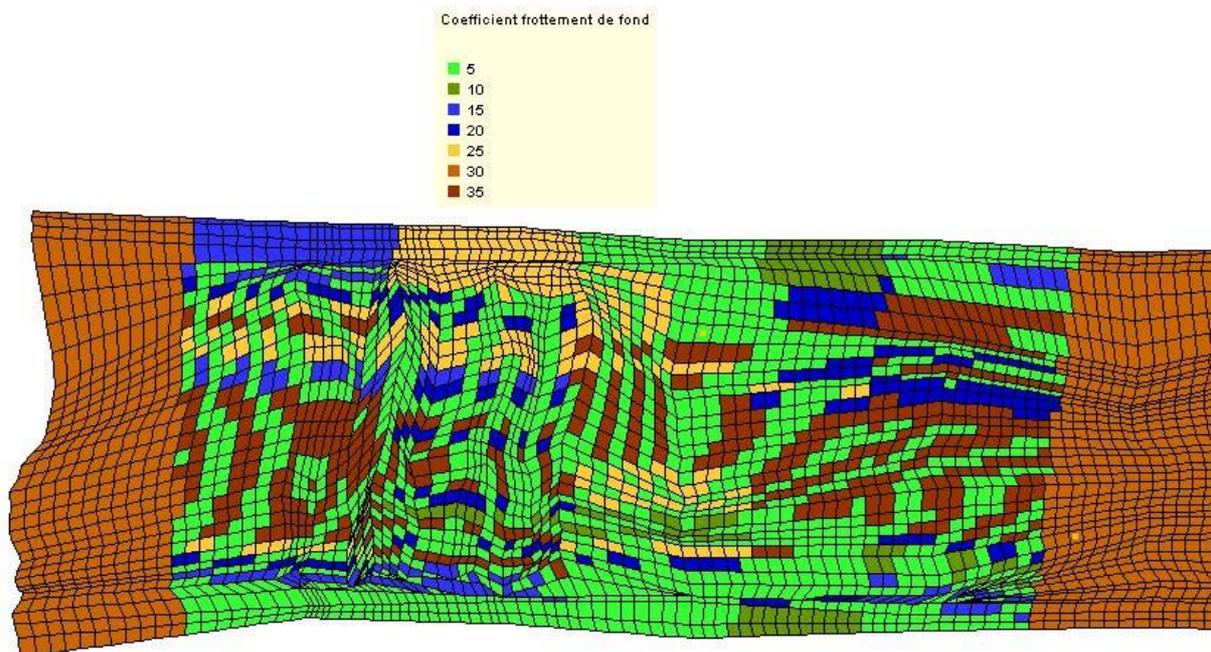


Figure 50 : Partie aval du maillage sur la station de Gardonne, et coefficients de frottement associés.

VI.2. Modifications des frottements dues aux macrophytes

On a vu que la présence de macrophytes pouvait provoquer un ralentissement des vitesses de courant. D'après de nombreuses études sur les frottements engendrés par la végétation en cours d'eau (voir partie II.3), nous avons supposé que la densité et la répartition de la végétation expliquent les champs de vitesses observés par l'intermédiaire de forces de frottements variables. A partir de deux campagnes de prélèvement, nous tenterons dans cette partie de vérifier cette hypothèse.

Création d'un maillage et détermination des coefficients de frottement

Les données hydrauliques et biologiques obtenues lors des deux campagnes de mars et novembre 2005 sont les suivantes :

Tableau 14 : Données hydrauliques et biologiques sur Gardonne des campagnes de mars et novembre 2005.

	Débit moyen ($m^3.s^{-1}$)	Taux de points contacts colonisés (%)	Taux de recouvrement global (%)	Taux de recouvrement par les phanérogames (%)	Taux de recouvrement par les algues (%)
Mars	97,72	57	20	12	9
Novembre	80,16	73	22	8	14

Lors des deux campagnes, les débits étaient proches ainsi que les taux de recouvrement et la répartition de la végétation. La composition de cette végétation diffère en revanche entre les deux campagnes. Bien que la fréquence d'apparition de la végétation (taux de points contacts colonisés) soit plus élevée en novembre, les zones colonisées apparaissent relativement similaires lors des deux campagnes.

Un modèle hydraulique bidimensionnel a été bâti à partir de ces profils topographiques et de relevés de vitesses à l'ADCP sur ces mêmes profils. Après interpolation de 231 sections de 41 points chacune, un maillage de 8315 mailles (quadrilatères ou triangles de 5 m de côté en moyenne) a été élaboré (Figure 49).

Les frottements au fond provoqués par la présence de macrophytes ont été définis en fonction de l'indice d'abondance affecté à chaque point contact. On attribue ensuite à chaque maille l'indice d'abondance du point contact le plus proche (Figure 50). Les coefficients de Strickler suivants ont été utilisés (Tableau 15).

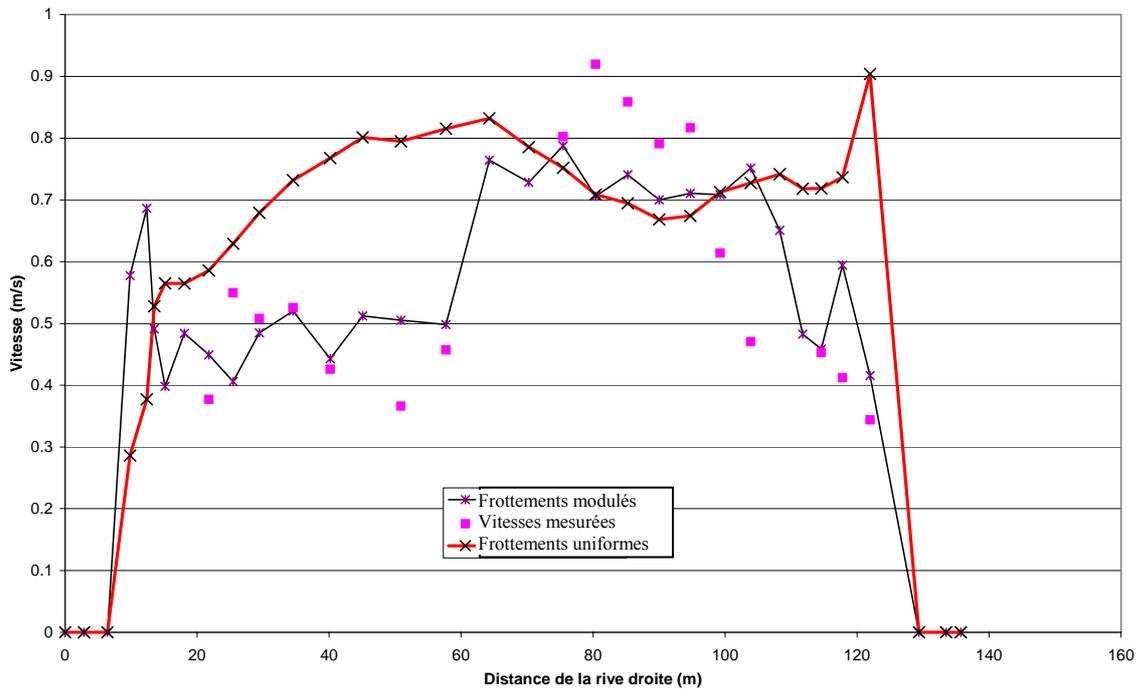


Figure 51 : Profil en travers des vitesses sur le transect le plus aval en mars.

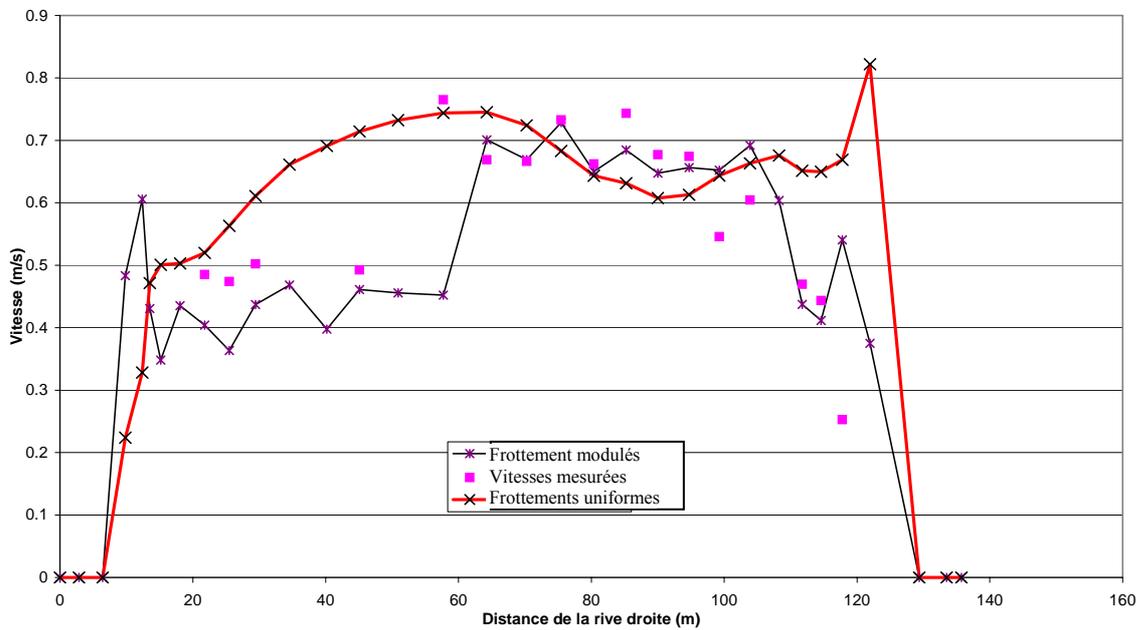


Figure 52 : Profil en travers des vitesses sur le transect le plus aval en novembre.

Tableau 15 : Coefficients de Strickler associés à chaque indice d'abondance de végétation

Strickler ($m^{1/3} \cdot s^{-1}$)	35	25	20	15	10	5
Indice d'abondance	0	1	2	3	4	5

Sur l'ensemble du tronçon, les frottements moyens correspondent à un coefficient de Strickler de 30 (cette valeur permet d'obtenir les hauteurs d'eau mesurées). C'est la valeur qui a donc été fixée en amont et en aval de la zone d'étude précise, en marron sur la Figure 50. Le coefficient de Strickler associé à l'abondance 0, et donc à l'absence de végétation a été fixé à 35. La détermination des autres valeurs a ensuite été basée sur le pourcentage de recouvrement associé à chaque valeur de l'indice d'abondance (5 % de recouvrement pour un indice d'abondance de 1, 25 % pour 2, 50 % pour 3, 75 % pour 4 et 100 % pour 5). Cette combinaison s'est avérée la plus pertinente parmi les différentes valeurs testées.

Comparaison des modèles avec et sans modulation des frottements par la végétation

Des profils transversaux de vitesses ont été reconstitués, d'une part en considérant que les valeurs de frottements étaient homogènes sur l'ensemble du profil en travers, et d'autre part en modulant ces frottements par l'abondance de végétation. Le modèle prenant en compte la végétation donne des résultats plus proches des vitesses réellement mesurées que le modèle homogène (exemple d'un des profils en mars et en novembre : Figure 51 et Figure 52). Cette adéquation n'est en revanche pas aussi marquée sur tous les profils.

A l'échelle du tronçon (Figure 53 et Figure 54), les champs de vitesses calculés par les deux modèles sont relativement similaires. On note cependant des hauteurs d'eau en moyenne plus faibles et des vitesses plus élevées sur le modèle qui ne tient pas compte de la végétation.

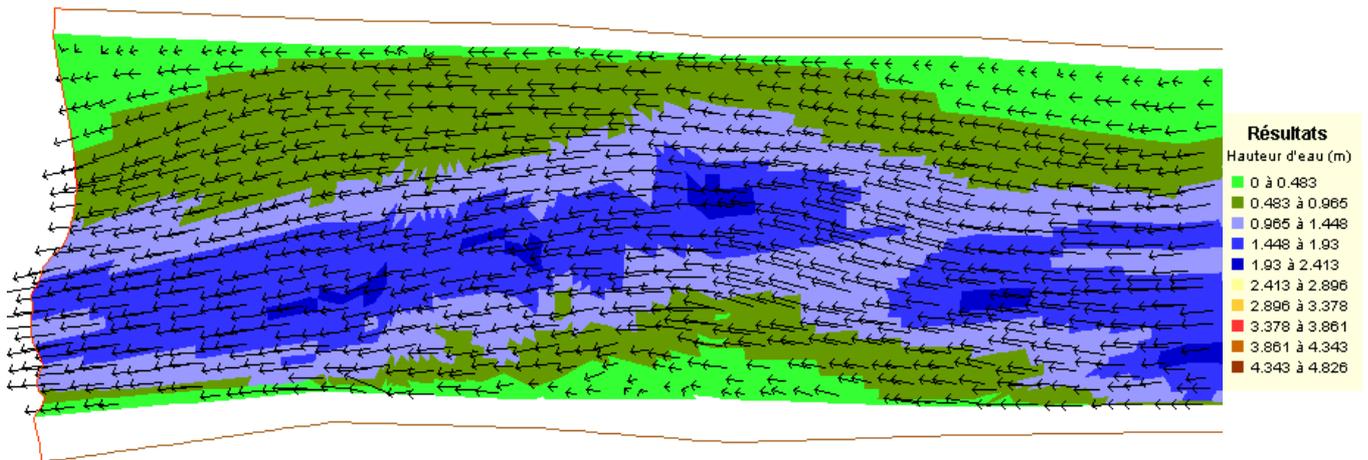


Figure 53 : Champs de vitesses calculés avec un coefficient de Strickler uniforme. (Les gammes de couleur correspondent aux hauteurs d'eau ; les flèches représentent les vecteurs vitesses et leur longueur est proportionnelle à la vitesse du courant.)

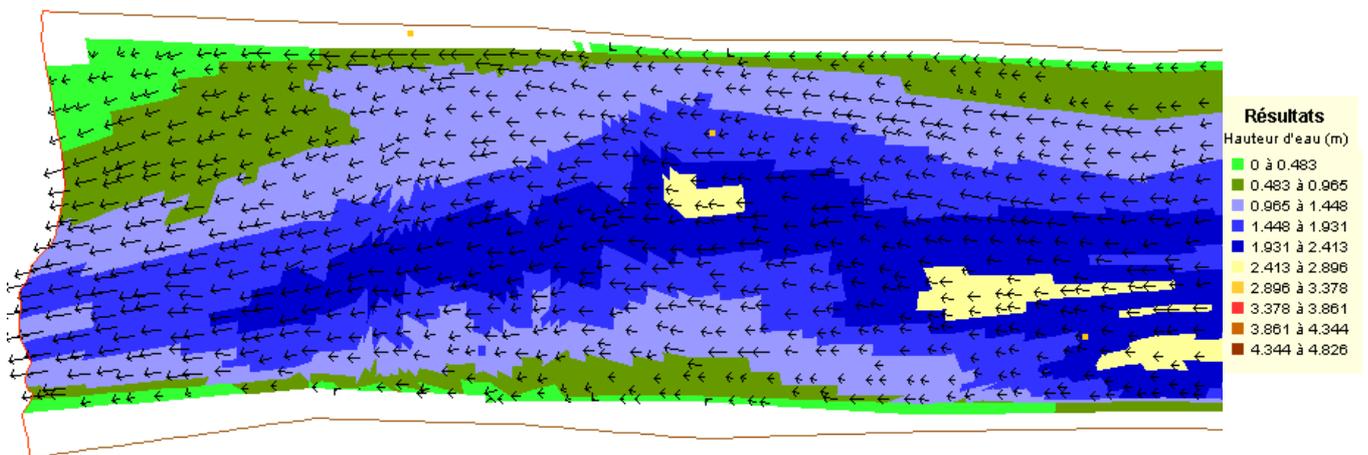


Figure 54 : Champs de vitesses calculés avec des coefficients de Strickler modulés en fonction de la végétation. (Les gammes de couleur correspondent aux hauteurs d'eau ; les flèches représentent les vecteurs vitesses et leur longueur est proportionnelle à la vitesse du courant.)

Ces résultats montrent que la présence et la densité de végétation modifient localement les frottements et donc les vitesses de courant. Associer des frottements accrus à des abondances importantes permet d'expliquer des baisses locales de vitesses de courant en comparaison avec des frottements uniformes. La modulation des frottements par l'abondance de végétation permet ainsi d'expliquer la dissymétrie des profils de vitesses mesurés à Gardonne. En rive droite on observe une baisse des vitesses près des berges où la végétation est plus développée. Au contraire, les vitesses de courant augmentent dans un chenal au centre du lit –zone pratiquement dépourvue de végétation. En revanche, à l'échelle du tronçon, la répartition des zones à faibles et fortes vitesses ne semble pas affectée.

Tableau 16 : Dimensions moyennes des plantes récoltées selon leur zone de prélèvement.

	Profondeur moyenne (m)	Vitesses amont moyennes (m.s ⁻¹)	Longueur moyenne (m)	Largeur moyenne (m)
<i>R. fluitans</i>, faibles vitesses et profondeurs	0,60 ± 0,11	0,12 ± 0,05	4,6 ± 0,4	1,04 ± 0,3
<i>R. fluitans</i>, fortes vitesses et profondeurs	1,35 ± 0,18	0,22 ± 0,05	6,1 ± 0,9	1,4 ± 0,25
<i>M. spicatum</i>, faibles vitesses et profondeurs	0,80 ± 0,09	0,17 ± 0,04	2,24 ± 0,5	0,37 ± 0,1

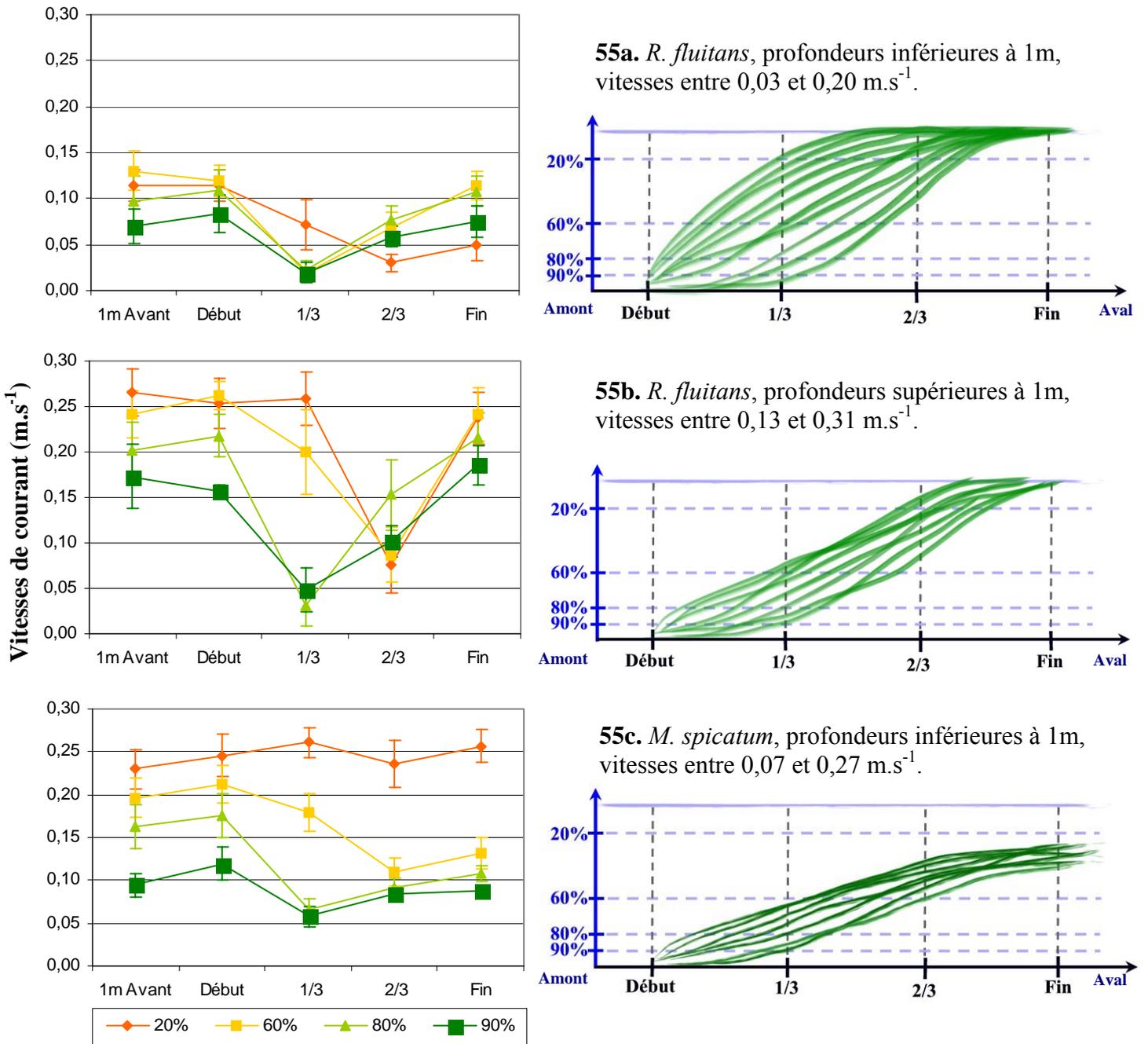


Figure 55 : A gauche : Evolution des vitesses en fonction des différentes positions longitudinales au sein d'une plante et selon différentes profondeurs. A droite : forme associée de la plante dans la colonne d'eau. 54a. Cas des renoncules dans moins de 1 m de profondeur. 54b. Cas des renoncules poussant à plus de 1 m de profondeur. 54c. Cas des myriophylles dans moins de 1 m de profondeur.

VI.3. Perturbations des écoulements intra-herbier

Dans le paragraphe précédent, afin d'estimer l'impact de la présence d'herbiers sur les écoulements, le couvert végétal a été assimilé à une partie plane du lit de la rivière auquel un coefficient de rugosité particulier a été attribué. Or, comme le note Baptist *et al.* 2006, il y a en réalité un courant qui passe à travers le volume des herbiers.

En période d'étiage, lorsque les herbiers de macrophytes, et en particulier de phanérogames, sont bien développés, les plantes occupent une part importante de la colonne d'eau. On peut donc supposer que la forme de chaque espèce dans la colonne d'eau doit donc avoir un impact sur la modification des vitesses de courant. De plus on peut s'interroger sur la variation des vitesses au sein d'un herbier en fonction de l'intensité des vitesses subies par la plante depuis l'amont.

A partir des mesures intra-herbiers de trois jeux de macrophytes (récoltés selon la méthodologie décrite dans le chapitre III.1.3.5), on quantifie les modifications de courant induites par

- La présence d'une phanérogame (*Ranunculus fluitans*) dans différentes conditions initiales de profondeurs et de vitesses,
- la forme de deux espèces de phanérogames (*Ranunculus fluitans* et *Myriophyllum spicatum*) poussant dans les mêmes conditions de profondeur et de vitesses.

Caractéristiques des plantes prélevées et des zones de prélèvement

Le Tableau 16 résume les conditions environnementales (vitesses moyennes et profondeurs moyennes) des différentes zones de prélèvements ainsi que la taille générale (longueur et largeur) des plantes mesurées. Les caractéristiques physiques sont très comparables dans les zones de faibles profondeurs où ont été choisis les pieds de renoncule et de myriophylle. Les valeurs de profondeurs et de vitesses sont au contraire pratiquement doublées dans la zone de mesures des renoncules au-delà d'un mètre de profondeur. Les renoncules prélevées en profondeur sont nettement plus longues que les renoncules poussant dans moins d'un mètre de profondeur (1,5 m de différence environ). Toutes les renoncules atteignaient la surface tandis que tous les myriophilles étaient totalement immergés. La hauteur moyenne des pieds de myriophylle est de d'environ 0,60 m, soit les trois quarts de la profondeur.

Comparaison des vitesses mesurées dans les plantes de Ranunculus fluitans dans deux classes de profondeurs

La Figure 55 (a. et b.) permet de mettre en parallèle les évolutions des vitesses au sein de la plante et la forme de la plante dans la colonne d'eau. Les vitesses de courant diminuent rapidement dès le premier tiers aval de la plante dans les deux zones de prélèvement et augmentent ensuite à nouveau. Dans les faibles profondeurs cependant, la gamme de mesures près de la surface n'atteint son minimum qu'au deux tiers de la plante. Dans les profondeurs plus importantes, ce sont les deux gammes de mesures à 20 et 60 % de la profondeur qui diminuent seulement aux deux tiers de la plante.

Ces mesures traduisent l'effet de la forme de la plante dans la colonne d'eau. Dans un faible courant la plante occupe un volume plus important dans la colonne d'eau, et atteint rapidement la surface à l'aval de la zone d'ancrage. Ceci explique que les vitesses chutent rapidement dans toute la colonne d'eau. Dans un contexte de vitesses plus importantes au contraire, la plante adopte une forme plus parallèle au courant, n'atteignant la surface de l'eau qu'à son extrémité. Cette forme explique les baisses progressives des vitesses dans la colonne d'eau en allant vers l'aval et les réaugmentations brutales des vitesses en sortant de la zone d'influence de la plante.

Dans les deux cas, les vitesses minimales mesurées au sein des herbiers ne sont pas proportionnelles aux vitesses arrivant en amont, mais sont proches de zéro ($0,02 \text{ m.s}^{-1}$ pour les plantes peu profondes et $0,03 \text{ m.s}^{-1}$ pour les plantes plus profondes). Enfin, les vitesses à l'extrémité aval des plantes retrouvent des valeurs équivalentes bien que légèrement inférieures à celles de l'amont (excepté pour les vitesses de surface qui subissent l'influence des tiges flottantes dans la zone peu profonde).

Comparaison des mesures dans les herbiers à Myriophyllum spicatum et à Ranunculus fluitans

Les mesures au sein des myriophylles montrent que les vitesses à 20 % de profondeur ne sont pas modifiées par les vitesses de courant de l'amont, tandis que les autres diminuent dès le premier tiers aval de la plante. Comme pour les renoncules dans la même zone de prélèvement, les vitesses ré-augmentent ensuite. Ces mesures traduisent bien la plus faible taille des myriophylles qui n'atteignent pas la surface et dont les pieds sont apparemment moins fournis et denses que celles des renoncules. Elles montrent également que la présence d'un herbier dans la colonne d'eau ne modifie pas nécessairement les courants de surface.

Enfin la densité des herbiers moins importante chez *Myriophyllum spicatum* explique les baisses moins brutales de vitesses.

Ces mesures nous permettent donc d'illustrer avec deux espèces de phanérogames les modifications importantes des écoulements au sein d'herbiers denses. La répartition des vitesses dans la colonne d'eau dépend fortement de la taille et de la forme de la plante. Cependant, quelles que soient les vitesses amont, au sein d'un herbier suffisamment dense, les vitesses chutent de pratiquement 100 % à l'intérieur de l'herbier. On a également ponctuellement mesuré des courants négatifs, « en retour », les tiges et les feuilles créant des turbulences au sein de la plante.

VI.4. Discussion

Le but de cette partie était d'évaluer les conséquences de la présence de végétation sur les écoulements d'un grand cours d'eau. A partir de l'étude plus spécifique de Gardonne, nous avons pu montrer que malgré les dimensions du système, les modifications des écoulements induites par les macrophytes ne sont pas négligeables.

VI.4.1. Les hauteurs d'eau et les vitesses de courant fortement impactées par la végétation

Pour de faibles débits, la reconstitution des grandeurs physiques nous a permis d'estimer deux lois différentes des hauteurs et des vitesses en fonction du débit. Ces deux lois « sans végétation » (moins de 10 % de recouvrement) et « avec végétation » (15 % de recouvrement et plus) tendent à se rejoindre lorsque les débits augmentent. En effet, différents auteurs (Haslam 1978, Dawson & Robinson 1984, Dawson 1978) ont montré que lorsque le débit augmente, la forme et le volume de la plante sont modifiés. Les tiges ne s'élèvent plus dans la colonne d'eau jusqu'à la surface mais s'alignent avec le courant près du fond, réduisant ainsi leur volume et les frottements. De plus, au-delà d'un certain débit, les plantes sont cassées ou arrachées par le courant. Ces éléments expliquent, que plus le débit augmente, plus l'impact des plantes tend à se réduire et à s'annuler, d'où la jonction entre les courbes « avec » et « sans végétation ».

S'agissant de la loi unique obtenue pour les vitesses de courant durant la phase de crue débordante, elle a été obtenue à partir des mesures fournies par les courbes de tarage de la DIREN (considérées comme fiables en forts débits). Il nous a en effet été impossible de

réaliser de mesures à plus de $350 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Au-delà du débit de plein bord estimé à environ $900 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, on a en réalité des vitesses qui continuent à augmenter dans le lit, mais beaucoup moins fortement que précédemment, d'où l'inclinaison de la courbe (l'énergie cinétique étant répartie sur une section brutalement plus importante lorsqu'il y a débordement). Les mêmes phénomènes ont été observés dans de petits systèmes mais avec un impact beaucoup plus marqué. Ainsi Bunn *et al.* (1998) observent en Australie que la présence de plantes invasives en rivières provoque une baisse des débits estimés de 85 %. De même, Wilcock *et al.* (1999) notent une baisse de 30 % des vitesses et une augmentation de 40 % des profondeurs dans des rivières colonisées par *Egeria densa* en Nouvelle-Zélande.

En petits cours d'eau, les modifications sur les hauteurs d'eau ont été étudiées du fait de leur impact potentiel sur l'augmentation du risque d'inondation en période de crue (Green 2005). Cependant, on peut supposer que dans les systèmes étudiés ici la végétation n'est pas suffisante pour avoir de tels effets.

Les courbes de tarage fournies par la DIREN pour les faibles débits illustrent bien les problèmes causés par les végétaux pour les gestionnaires. Sur la station de Gardonne, entre 2003 et 2005, ce ne sont pas moins de neuf courbes de tarage différentes qui ont dû être utilisées, essentiellement pour tenir compte de l'influence de la végétation en période estivale (Figure 56). La station hydrologique de Gardonne sera finalement abandonnée suite à ces difficultés.

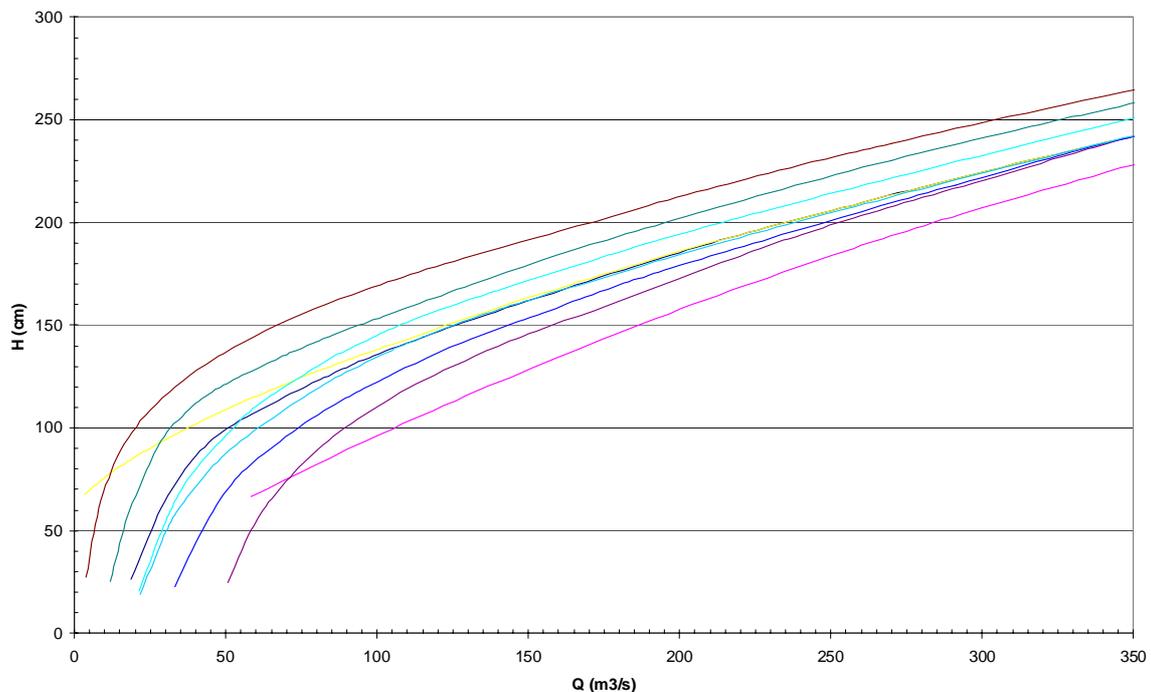


Figure 56 : Les différentes courbes de tarage utilisées à la station de Gardonne (zoom sur les faibles débits).

VI.4.2. Des frottements dus à la végétation qui modifient les champs de vitesses

L'étude empirique des frottements générés par la présence de la végétation et leurs conséquences sur les vitesses de courant et hauteurs d'eau a montré que la végétation, en modifiant localement les coefficients de rugosité, modifiait la répartition des vitesses dans le lit de la rivière. Par rapport à des frottements constants dans l'ensemble du lit, la modulation des frottements par la végétation entraîne une baisse des vitesses dans les zones végétalisées, tandis que les vitesses mesurées dans le chenal central non colonisé augmentent légèrement. On retrouve donc des phénomènes similaires à ceux signalés par de nombreux auteurs comme Wharton *et al.* (2006) en petits cours d'eau qui observent des diminutions de vitesses dans les herbiers et une accélération entre les herbiers.

Parmi les conséquences de cette modification de la répartition des vitesses dans le lit, certains auteurs ont montré un impact sur la géomorphologie du cours d'eau à court ou moyen terme (Clarke 2002). Benett (2002) a envisagé les conséquences sur la formation et le déplacement de méandres. Gurnell (2006) montre également que la déviation des courants associés au piégeage des sédiments permet à des espèces émergentes de mieux s'installer. Ces exemples illustrent que le concept « d'espèce ingénieurs » proposé par Jones *et al.* (1994) et se rapportant à des espèces qui modifient leur environnement abiotique, s'applique particulièrement bien aux macrophytes aquatiques. Carpenter et Lodge (1986) ont ainsi détaillé la diversité des impacts des macrophytes sur les écosystèmes. Cependant la plupart du temps dans nos grands cours d'eau, la végétation n'est pas suffisamment développée pour avoir des impacts aussi prononcés.

Cette modélisation a été effectuée avec des recouvrements printaniers et automnaux relativement faibles (20 % environ). Nous avons en effet précédemment estimé que la végétation avait un impact sur les écoulements à partir de 15 à 20 % de recouvrement. Ces mêmes recouvrements peuvent atteindre près de 60 % de la surface du lit en été. On peut donc supposer que les effets de la végétation seraient donc d'autant plus importants durant la période estivale, à l'étiage. On peut ici rappeler l'hypothèse de Dawson (1988) selon laquelle les coefficients de Manning/Strickler varient selon la saison, avec, pour des rivières à renoncules, des frottements maximum en été qui décroissent en automne pour réaugmenter au printemps. Des contraintes de terrain ne nous ont pas permis d'effectuer d'autres prélèvements en été afin de valider le modèle des frottements à partir d'au moins deux contextes hydrologiques très différents.

Il pourrait également être intéressant de distinguer l'abondance des différents groupes taxinomiques. Dans cette étude en effet, les mailles végétalisées ont été assimilées à des parties du lit avec un coefficient de rugosité modifié par rapport au substrat nu. En réalité, la plante peut occuper un volume important dans la colonne d'eau. Or, pour un même indice d'abondance (correspondant à un taux de recouvrement au sol), le biovolume d'un tapis d'algues filamenteuses dans la colonne d'eau est bien inférieur à celui de grandes phanérogames. De plus Godillot *et al.* (2001) ont montré que les biofilms algaux, en lissant la rugosité du substrat, ont plutôt tendance à diminuer les frottements. Les bryophytes participent également à la modification des coefficients de frottements, avec des différences importantes selon les espèces (Suren *et al.* 2000). Bien que leur impact soit certainement limité comparé à celui des phanérogames, les cryptogames jouent également un rôle dans la perturbation des écoulements.

Enfin, les frottements avec lesquels nous avons travaillé, ont été fixés arbitrairement. On pourrait envisager de mesurer réellement en canal expérimental ces frottements selon l'espèce ou la taille de la plante et surtout selon la vitesse à laquelle est soumise la plante. Les valeurs du coefficient de Strickler ont ici été attribuées pour un débit précis. Pour estimer l'altération des profils de vitesses à d'autres débits, avec la même végétation, il faudrait certainement réévaluer ces frottements, pour prendre en compte les modifications de la forme des herbiers sous des vitesses accrues.

VI.4.3. Des modifications de vitesses importantes au sein des herbiers

Après avoir estimé les modifications des écoulements à l'échelle de la station, les mesures de vitesses intra-herbiers nous ont permis d'illustrer l'évolution des vitesses à l'intérieur d'un herbier. Malgré les profondeurs échantillonnées relativement importantes (jusqu'à 1,60 m), on remarque que la végétation et donc les modifications de vitesses ne sont pas localisées près du fond mais apparaissent dans toute la colonne d'eau. Ces modifications dépendent beaucoup de la forme de la plante, mais également de la vitesse de courant. Ces résultats confirment des études similaires menées sur des herbiers de petits cours d'eau. Sand-Jensen & Pedersen (1999) montrent ainsi les réductions marquées de vitesses le long de l'axe longitudinal d'herbiers dans des rivières danoises. Les profils verticaux de vitesses y sont d'autant plus impactés que la plante présente une distribution hétérogène dans la colonne d'eau avec une canopée très dense. Des répartitions similaires des vitesses intra-herbiers ont en particulier été montrées en petits cours d'eau sur des espèces de renoncules, dont la taille et la forme laissent

supposer un impact marqué sur les écoulements (Wharton *et al.* 2006, Green 2006). Naden *et al.* (2006) ont également montré l'importance du positionnement par rapport aux tiges et aux feuilles des macrophytes pour décrire les modifications de profils de vitesses.

Les mesures réalisées sur *Ranunculus fluitans* dans différentes conditions de vitesses de courant montrent une adaptation de la forme de l'herbier qui conduit à une moindre occupation de la colonne d'eau et ainsi d'une moindre modification des vitesses dans l'environnement immédiat de la plante. Cependant cette observation n'est valable que pour des plantes à flexibilité importante (c'est également le cas de *Myriophyllum spicatum* comme de la plupart des espèces présentes dans les stations d'étude). Des espèces moins flexibles au contraire ne se déforment pas avec le courant et provoquent des frottements accrus sous l'influence d'une augmentation des vitesses (Jarvela 2002).

Les réductions de courant à l'intérieur des herbiers vont avoir différentes conséquences, parmi lesquelles on peut citer le piégeage de sédiments, et de particules fines, déjà démontré en petits cours d'eau (Clarke 2002, Cotton *et al.* 2006, Madsen *et al.* 2001). En amont direct de la plante où les sédiments se déposent majoritairement (Sand-Jensen 1998) ou sous les herbiers où les vitesses de courant sont réduites, de nouveaux habitats écologiques sont créés et peuvent accueillir de nouvelles espèces végétales, mais également des espèces animales. Ces ralentissements de vitesses vont également provoquer une augmentation de la température de l'eau (Wilcock *et al.* 1999) et une diminution des échanges et de la circulation de l'oxygène et des nutriments, qui peuvent être néfastes pour la plante.

Il s'avère donc que les effets de la végétation sur les écoulements en grands cours d'eau sont loin d'être négligeables malgré l'importance des dimensions physiques du système et la relative faiblesse des développements macrophytiques. Les observations ont cependant été réalisées dans le site le plus fortement colonisé et les impacts des macrophytes aquatiques sont certainement à relativiser dans les autres sites d'étude. La morphologie de l'espèce dominante sur ce site est également une particularité : les renoncules flottantes, par leur taille importante et leur volume dans la colonne d'eau expliquent une grande partie des modifications d'écoulements.

Ces mesures ont également permis de montrer que l'on observe en grands cours d'eau des résultats très comparables à ceux observés en petits cours d'eau, mais avec des amplitudes réduites. Dans nos grands systèmes ces perturbations des écoulements restent très majoritairement des phénomènes estivaux (faibles débits, forte colonisation végétale).

L'impact des macrophytes sur leur environnement abiotique et plus particulièrement sur les vitesses et les hauteurs d'eau a des conséquences directes en retour sur la croissance des végétaux. Il est en effet difficile de séparer l'impact des plantes sur les écoulements sans considérer l'influence des écoulements sur la végétation. Dans le chapitre suivant, on cherchera donc à montrer comment les paramètres hydrauliques peuvent être utilisés pour expliquer et pour modéliser les recouvrements macrophytiques.

Chapitre VII. IMPACTS DES ECOULEMENTS SUR LA VEGETATION

On tentera donc dans cette partie d'utiliser des descripteurs hydrauliques ainsi qu'une première approche de modélisation pour prédire l'abondance de végétation en fonction des écoulements.

VII.1. Etude de descripteurs physiques

Comme on l'a vu dans la partie B, les conditions environnementales et en particulier les paramètres physiques expliquent une part importante de la répartition et de la dynamique des peuplements végétaux. Cependant, les herbiers à macrophytes à un instant donné ne dépendent *a priori* pas seulement des conditions environnementales à cet instant mais intègrent en réalité les paramètres physiques passés.

Comme détaillé dans la partie III.3.2.3., les facteurs température (T_{moy}), Hauteur moyenne (H_{moy}) et Vitesse moyenne (V_{moy}) ont été moyennés sur la station de Gardonne sur différentes durées (d) avant la date d'échantillonnage. Ceci permet de considérer les effets cumulatifs dans le temps des conditions physiques auxquelles ont été exposées les macrophytes aquatiques. Deux combinaisons des facteurs ont été sélectionnées pour représenter en une seule variable les effets contraires de la température et de la hauteur d'eau (lié à l'accès à la lumière par l'intermédiaire de la turbidité) d'une part et de la température et de la vitesse d'autre part.

Les paramètres testés sont :

- $H_{moy}(d)$
- $V_{moy}(d)$
- $T_{moy}(d)$
- $T_{moy}(d)/\exp H_{moy}(d)$
- $T_{moy}(d)/V_{moy}(d)$

(d) représentant les durées testées qui sont de : 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 192, 256 et 365 jours.

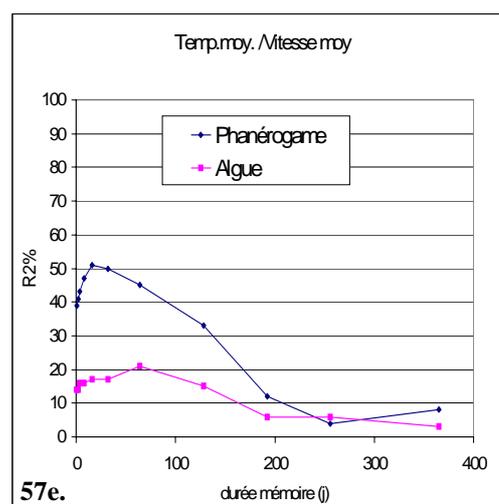
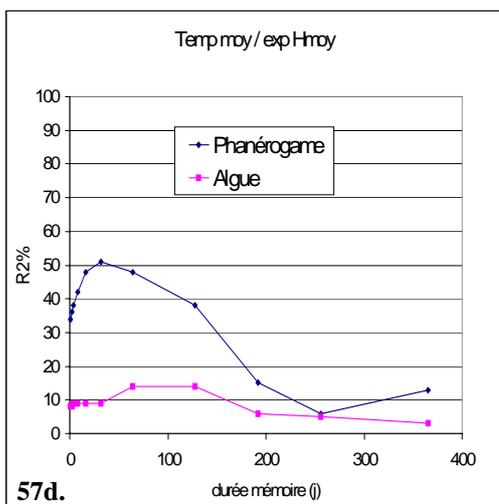
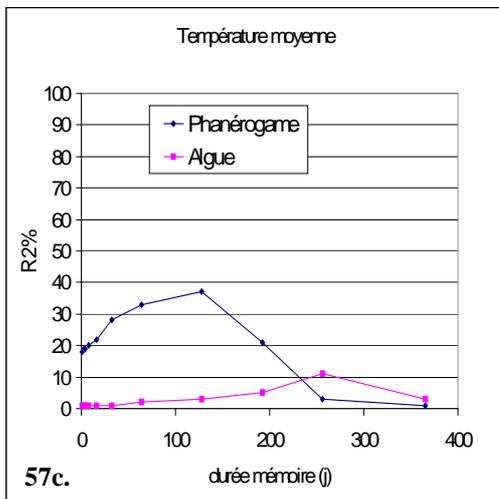
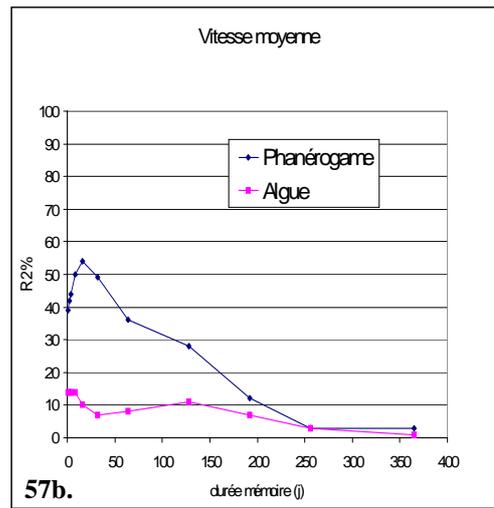
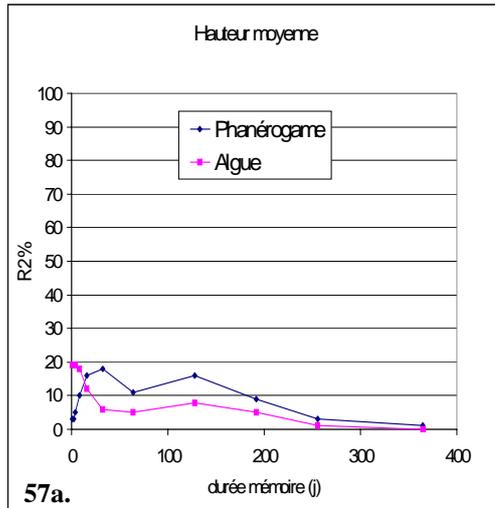


Figure 57 : Variations du coefficient de détermination R^2 en fonction de la durée de la mémoire considérée pour le calcul des valeurs moyennes des différents paramètres hydrauliques : 57a. Hauteur moyenne, 57b. Vitesse moyenne, 57c. Température moyenne, 57d. Rapport de la température moyenne sur l'exponentielle e la hauteur moyenne, 57e. Rapport de la température moyenne sur la vitesse moyenne.

Les taux de recouvrement par les algues et les phanérogames ont été traités séparément.

Les résultats pour ces différents paramètres sont présentés sur la Figure 57a, b, c, d et e. Toutes les corrélations des taux de recouvrement avec H et V sont négatives alors qu'elles sont positives avec T. Ceci signifie que les hauteurs d'eau et les vitesses de courant constituent des facteurs dont l'augmentation entraîne une baisse des recouvrements d'algues et de phanérogames, tandis que les hausses de température favorisent le développement de la végétation.

Algues

Les coefficients de détermination sont, de manière générale, moins élevés pour les algues que pour les phanérogames. Les recouvrements algaux semblent donc peu expliqués par les facteurs physiques testés.

La réponse des taux de recouvrement algaux aux hauteurs et vitesses moyennes est similaire. Le maximum de corrélation entre ces facteurs hydrauliques et les recouvrements est obtenu à très court terme, sur une durée de quelques jours précédant le prélèvement. Ceci peut s'expliquer par la fragilité générale des algues filamenteuses et leur facilité à être emportées par le courant. Leur croissance étant également très rapide et leur cycle de vie relativement court, les réponses à des « durées mémoires » plus importantes sont difficiles à interpréter. En effet, sur des durées supérieures à 100 jours, plusieurs cycles de croissance peuvent avoir lieu et les interprétations des coefficients de détermination n'ont alors plus vraiment de sens.

Phanérogames

Les coefficients de détermination sont plus élevés pour les phanérogames et varient fortement selon le facteur considéré et la durée mémoire utilisée pour le calcul des valeurs moyennes. Pour les hauteurs et vitesses moyennes, les phanérogames intègrent les conditions hydrauliques sur une durée plus importante que les algues. Les taux de recouvrement sont bien corrélés avec les hauteurs et les vitesses des 20 jours, mais également des 128 jours précédents. On retrouve ce pic à 128 jours avec le paramètre température. Le pic précoce peut correspondre à une réponse rapide des phanérogames lors par exemple d'épisodes de crues provoquant l'arrachement ou la casse des plantes. Le pic à 128 jours observé pour les hauteurs d'eau peut correspondre à l'intégration de vitesses de courant ou de hauteurs d'eau

importantes sur plusieurs mois (réduction de la lumière) conduisant à une limitation de la croissance.

S'agissant de la température, les phanérogames ayant un cycle annuel marqué, elles peuvent intégrer des températures sur plusieurs mois pour atteindre leur maximum de croissance. On peut ici faire référence à la notion de « degré-jour » utilisé pour prévoir la croissance des cultures. C'est l'accumulation de températures favorables qui permet la croissance des plantes, ce qui explique que l'on observe la plus forte réponse des phanérogames à la température au bout de quatre mois.

Deux combinaisons de paramètres hydrauliques et de température ont également été testées. Les rapports de la température moyenne sur l'exponentielle de la hauteur moyenne des eaux et sur la vitesse moyenne respectivement présentent tous les deux une corrélation positive avec les taux de points contacts colonisés. Ceci indique un impact favorable sur la croissance de ces paramètres qui combinent l'effet positif des températures et l'inverse de l'effet négatif des vitesses et des hauteurs d'eau. Les résultats sont similaires pour les deux combinaisons.

On a donc pu mettre en évidence que les facteurs physiques et leurs combinaisons peuvent expliquer jusqu'à 50 % de la variance des taux de recouvrement, en considérant des effets favorables ou défavorables et sur des périodes plus ou moins longues. Ces résultats permettent de mettre en évidence la nécessité d'intégrer les paramètres physiques et en particulier les facteurs hydrauliques sur une durée pouvant aller de quelques jours à plusieurs mois. Cette observation est particulièrement vraie pour les phanérogames. En effet les algues réagissent moins bien aux paramètres testés, ce qui est surprenant pour les températures, facteur pourtant reconnu comme très favorable à la croissance algale.

VII.2. Modèle dynamique de croissance

Les descripteurs hydrauliques testés précédemment permettent d'expliquer une partie des variations des peuplements végétaux. Cependant, pour envisager une modélisation de la dynamique macrophytique, il faut intégrer des paramètres de croissance. On proposera dans cette partie de modéliser la dynamique des macrophytes en combinant deux types de modèles : d'une part un modèle conceptuel de croissance simple, d'autre part un modèle empirique représentant les paramètres hydrauliques les plus pertinents permettant d'expliquer les déviations au modèle de croissance. L'hypothèse de travail est de considérer que la croissance végétale moyenne, liée aux conditions physiques moyennes et donc fréquentes, peut être accélérée ou ralentie par des conditions physiques non fréquentes. Les algues dont la vitesse de croissance est très différente de celle des phanérogames, et qui n'ont peut-être pas été échantillonnées suffisamment fréquemment, ne seront pas utilisées dans ce modèle. Seuls les taux de recouvrement des phanérogames seront modélisés.

VII.2.1. Modèle de croissance simple

Afin de modéliser simplement le développement des macrophytes (représenté ici par le taux de recouvrement des phanérogames) indépendamment des conditions environnementales, nous avons utilisé un modèle conceptuel de croissance continue applicable à de nombreux processus biologiques. Le modèle utilisé est inspiré de celui de Gompertz et est défini par l'équation différentielle (1).

$$\frac{d\omega}{dt} = k\omega \log(\alpha/\omega) \quad \text{eq.(1)}$$

Avec ω : indice biologique (effectif, biomasse ou comme ici taux de recouvrement)

α : taux de recouvrement maximum

k : constante

Dans un premier temps, nous avons vérifié que ce modèle pouvait décrire les accroissements moyens des recouvrements entre une campagne et la suivante, ceci sans considérer les campagnes situées à plus de 80 jours d'intervalle les unes des autres. Ce choix est *a priori* un bon compromis entre le nombre de campagnes exploitables et la dynamique des phanérogames. Les écarts constatés par la suite entre les observations effectuées sur le terrain

et ce modèle moyen, seront donc considérées comme résultant des conditions physiques peu fréquentes.

Précisions sur le calage du modèle :

Par intégration de l'équation (1), on obtient :

$$\frac{d\omega}{\omega \ln(\alpha / \omega)} = k dt \quad \rightarrow \quad -\int \frac{dU}{U} = k \int dt$$

avec : $dU = \frac{d\omega}{\omega}$ et $U = \ln(\alpha / \omega)$

d'où :

$$\ln \left[\frac{\ln(\omega / \alpha)}{-\beta} \right] = -kt + cte \quad \omega = \alpha \exp(-\beta \exp(-kt)) \quad \text{eq.(2)}$$

cte : constante

On obtient donc l'équation (2) qui exprime l'évolution des taux de recouvrement ω en fonction du temps.

Calcul des paramètres α , β et k

D'après l'équation (1) on obtient deux expressions (3) et (4).

$$\left[\frac{d\omega / dt}{\omega} \right] = k \ln \alpha - k \ln \omega \quad \text{eq.(3)}$$

$$\ln \left[\frac{d\omega / dt}{\omega} \right] = \ln(k\beta) - kt \quad \text{eq.(4)}$$

Par régression linéaire, on obtient des paramètres moyens. Cette notion est importante puisque le jeu de données que l'on utilise reflète, par hypothèse, les effets combinés de la croissance en condition d'habitat moyen et les écarts positifs ou négatifs à cette croissance sous l'effet des facteurs physiques. Les contraintes physiques externes au modèle de croissance conduisent à modifier les recouvrements et donc le gradient de l'accroissement relatif $(d\omega/dt)/\omega$ qui dépend de (t). Il est donc nécessaire de recalculer ce temps en permanence à partir de la valeur $\omega(t)$ (eq.6). Les paramètres α et k sont obtenus à partir de l'équation (3)

(Figure 58). De même, l'accès au paramètre β à partir de l'équation (4) implique de travailler en « temps biologique » (c'est à dire le temps du modèle de Gompertz correspondant à une valeur précise des recouvrements). L'expression suivante est utilisée :

$$t = -\frac{1}{k} \ln\left[\frac{\ln(\omega/\alpha)}{-\beta}\right] \quad \text{eq.(6)}$$

La détermination de β est alors obtenue par itération à partir d'une méthode de gradient. Au cours de cette itération, les valeurs des temps biologiques sont modifiées jusqu'à ce qu'il y ait convergence entre la valeur de β calculée à partir de l'équation (4) et la valeur testée (Figure 59).

Calcul des conditions initiales et bornage du modèle de croissance

Ce type de modèle est très sensible aux conditions initiales et limites. Il faut calculer la valeur de t qui correspond à la première observation à partir de l'équation (6). Il faut aussi déterminer ω à t_0 à partir de l'équation (2) et t_{\max} à partir de l'équation (6).

Au-delà du domaine allant de t_0 à t_{\max} , l'équation (6) conduit à des valeurs de t tendant vers l'infini négatif. Ces conditions peuvent apparaître du fait de l'influence des facteurs physiques qui peuvent conduire à des valeurs de ω négatives ou supérieures à α . Ce bornage des valeurs logiquement possibles sera donc pris en compte dans la simulation des taux de recouvrement.

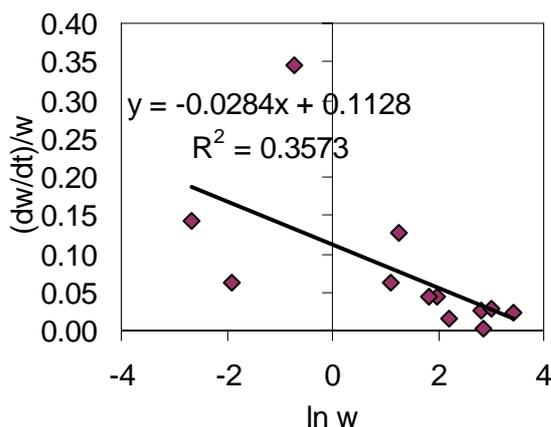


Figure 58 : Calcul des paramètres α et K obtenus par régression linéaire à partir de l'équation (3)

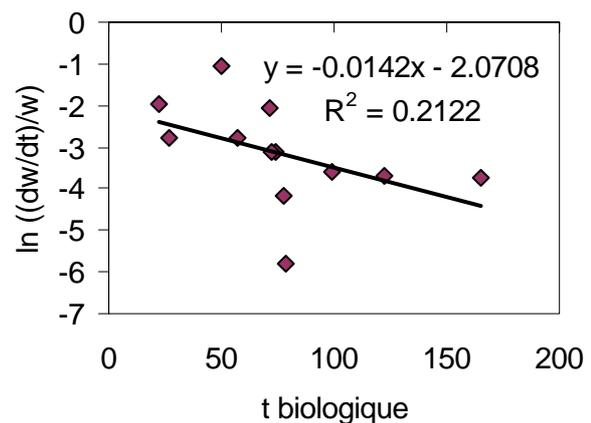


Figure 59 : Calcul du paramètre β obtenu à partir de l'équation (4)

VII.2.2. Calcul des déviations au modèle de Gompertz

En réalité, les recouvrements observés diffèrent de ceux modélisés par le modèle de Gompertz. On suppose que ces déviations au modèle peuvent s'expliquer par des facteurs physiques. Les déviations sont calculées par différence entre les gradients de l'accroissement relatif $(d\omega/dt)/\omega$ calculés par le modèle de Gompertz et les résultats des observations.

Le modèle d'influence des facteurs physiques

Les déviations sont utilisées comme variables dépendantes dans une régression multiple pas à pas. Les variables indépendantes reflètent les conditions moyennes des facteurs physiques qui ont précédé les dates des observations. Différentes durées mémoires sont utilisées pour chaque facteur et certaines combinaisons de facteurs. Tous les facteurs physiques présentés dans la partie précédente (vitesses, hauteurs d'eau et températures) et des combinaisons de ces facteurs sont moyennés sur les durées de 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 192, 256 et 365 jours et sont entrés dans l'analyse. Cela représente 66 variables explicatives. L'objectif est de cerner l'effet mémoire plus ou moins persistant de certains facteurs sur la croissance de la biomasse. Le modèle d'influence est donc un modèle empirique sans fondement physique mais dont le sens d'action des facteurs physiques sur la croissance est *a priori* connu.

$$\frac{d\omega H}{dt} = aVHd_1 + bVHd_2 + cVHd_3 \dots \text{ eq.(7)}$$

avec :

VHd_i : variable physique « i » retenue par la régression multiple ascendante pour une durée mémoire « d » (en jours)

Le coefficient de détermination corrigé global étant égal à 1, neuf variables sont retenues pour 22 déviations (observations) :

$1/H_4, 1/\exp(H_4), 1/H_2, H_2, H_{16}, H_{192}, H_{256}, V_{192}, V_{128}$

avec :

H : Hauteur

V : Vitesse

Les chiffres exprimant la durée d'intégration (en jours) de la variable

Seul 1/H4 et H16 ont des coefficients négatifs, ce qui se traduit par une augmentation plus rapide de la croissance d'après l'équation (8) et réciproquement pour les autres variables. Les facteurs physiques peuvent donc limiter ou accroître la croissance naturelle de la biomasse.

Les variables sont listées par ordre décroissant de contribution au modèle. On remarque que la température n'intervient pas dans l'explication des déviations au modèle de croissance et que la hauteur a ici un rôle prépondérant sur la vitesse. Le coefficient de détermination R^2 ajusté est de 0,35 seulement avec 1/H4, puis 0,61 avec 1/exp(H4) et de 0,996 jusqu'à H16 inclus. Il n'est cependant pas possible de négliger le reste des variables car le modèle dynamique est très sensible. Il est à noter que les deux premières variables ont des poids significatifs malgré leur analogie. La suppression de l'une ou l'autre ne permet pas d'obtenir un R^2 égal à 1. Ces deux variables influencent la déviation pour les petites valeurs de H et de manière contraire puisque 1/H4 favorise l'accroissement de la biomasse alors que 1/exp(H4) la diminue (leurs coefficients sont de signe différent). L'inverse de l'exponentielle de H moyen sur 4 jours serait plus à rapprocher d'une expression de la turbidité alors que l'inverse de H4 reflèterait l'effet en un premier temps favorable de l'hydrodynamique. Les variables directes de H sont de plus liées aux mémoires longues et décrivent des conditions défavorables ainsi que les variables de V.

VII.2.3. Le modèle de dynamique de croissance

Il est le résultat de la combinaison de la composante du modèle de Gompertz ($d\omega G(t)/dt$) et de la composante du modèle de contraintes hydrologiques ($d\omega H(t)/dt$). Les valeurs de la variable synthétique qui représente une expression de la biomasse (ici les recouvrements de phanérogame) sont obtenues au pas de temps journalier par :

$$\omega(t) = \omega_{(t-1)} + \frac{d\omega G_{(t-1)}}{dt} - \frac{d\omega H_{(t-1)}}{dt} \quad \text{eq.(8)}$$

avec :

$$\frac{d\omega G}{dt} = k\omega \log(\alpha/\omega) \quad \text{et} \quad \frac{d\omega H}{dt} = aVHd1 + bVHd2 + cVHd3 \dots$$

Résultat de la modélisation

Il est alors possible de générer une simulation continue du temps de la dynamique de croissance des phanérogame. Sur la Figure 60 sont reportés : les débits de la rivière (trait gris), les valeurs des recouvrements observés (carrés bleus), la chronique de croissance (trait

noir), les variations apportées par le modèle de contraintes hydrologiques (trait rouge). Les amplitudes et dynamiques des observations sont bien restituées. Il existe cependant un décalage temporel entre 2004 et 2005 ainsi qu'une croissance sans doute peu réaliste après les forts débits de 2001. La courbe rouge apparaît parfois à zéro car les recouvrements résultant de la simulation deviennent négatifs (ce qui n'est pas possible par hypothèse pour les valeurs de recouvrement). Dans les autres cas, on note que le modèle de contraintes peut agir aussi bien positivement que négativement sur la croissance biotique, ce qui est conforme à notre hypothèse de départ.

La comparaison des déviations avec les débits (en gris) montre clairement que ce sont les faibles débits qui contrôlent le modèle de croissance biologique (le débit contrôle donc négativement la biomasse). Les périodes de croissance sont effectivement estivales.

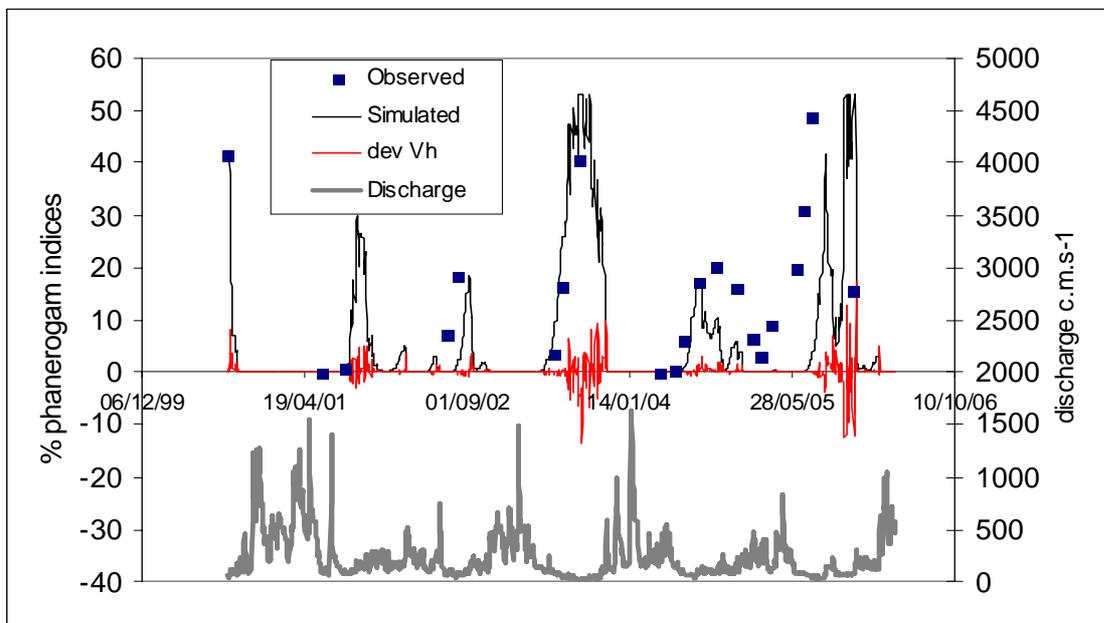


Figure 60 : Taux de recouvrement par les phanérogrammes observés (carrés bleus) et simulés (courbe noire), ainsi que les déviations dues aux contraintes hydrologiques (courbe rouge) et les débits correspondant (courbe grise).

VII.3. Estimation du débit de mobilisation de la charge de fond à Gardonne

On a vu que la végétation, et essentiellement les phanérogames, répondait bien aux paramètres hydrauliques. Ces paramètres, en particulier les vitesses, peuvent en un premier temps et pour des valeurs intermédiaires, stimuler la croissance de certaines espèces. Puis, en augmentant, les vitesses de courant vont limiter directement la croissance des végétaux (ralentissement des phénomènes de croissance, casse des tiges). Cependant au-delà d'un certain seuil, les végétaux ne peuvent plus se maintenir dans le lit du cours d'eau et sont arrachés par le courant. On peut émettre l'hypothèse que ce seuil correspond en réalité à la limite de stabilité du substrat : c'est par mobilisation du substrat que les plantes seraient déracinées. Il s'agit donc ici d'estimer les valeurs de vitesses et de débit associé, pour le seuil de mise en mouvement de la charge de fond.

Lors des relevés de substrat, la granulométrie a été classée en quatre catégories :

- (V) vase/limons < 0,2 mm
- (S) sables/graviers 0,2-20 mm
- (G1) galets 20-200 mm
- (D) blocs/dalle >200 mm.

Le substrat de Gardonne est composé d'une charge grossière constituée de 50 % de roche en place ou de secteurs à bloc (D), 40 % de secteur à galets (G1) et 10 % environ de matériaux sablo-graveleux (S). Les galets sont représentés par la classe 20-200 mm. En réalité à Gardonne, la partie supérieure de cette classe (100-200 mm) est plus abondante. La dernière catégorie (blocs/dalle) va être très peu mobilisable. En effet, les « blocs » sont assez peu fréquents et on passe rapidement d'un substrat constitué de gros galets à un substrat de « dalle » (cette dalle représentant un affleurement de roche mère qui ne peut être mis en mouvement).

Afin d'estimer une valeur seuil au-delà de laquelle le substrat est emporté, il est nécessaire de considérer une mobilisation généralisée des particules composant le lit de Gardonne. Le diamètre des éléments utilisés dans les relations de mise en mouvement du substrat devra

donc correspondre à la classe dominante mobilisable. Dans notre cas, il s'agit donc de la limite supérieure de la classe des galets. En effet, ce sont les plus gros éléments qui tiennent le lit et ainsi retardent la mobilisation généralisée de la charge de fond. De plus, dans le cas de la Dordogne à Gardonne, c'est le sommet de la classe qui est le plus représenté.

Dans la littérature, il existe relativement peu de relations pour déterminer les seuils de mise en mouvement du substrat. Ces relations sont le plus souvent très dépendantes du milieu spécifique à l'étude (dimensions de la rivière, granulométrie dominante). Ces particularités associées à l'imprécision de certaines formules, rendent difficile leur application à la station de Gardonne. Cependant, certaines études présentent des analyses suffisamment fiables et précises pour être appliquées à notre station. Costa (1983) propose ainsi une équation liant la vitesse de courant au diamètre médian du substrat. Cette relation est valable pour des éléments de taille supérieure à 50 mm, donc applicable à notre substrat.

$$V = 0,20 D_i^{0,455} \quad \text{eq. (9)}$$

Avec : - V : vitesse critique en m.s^{-1}

- D_i : diamètre médian du substrat exprimé en mm.

Pour des rivières à charge plus grossière (taille supérieure à 500 mm), on peut citer deux relations permettant cette fois de calculer la puissance spécifique nécessaire à la mobilisation des particules d'un diamètre déterminé.

- L'une est proposée par Costa (1983) :

$$\omega_c = 0,009 D_i^{1,686} \quad \text{eq. (10)}$$

Avec : ω_c la puissance spécifique critique en $\text{N.m}^{-1}.\text{s}^{-1}$

- L'autre définie par Williams (1983) :

$$\omega_c = 0,079 D_i^{1,3} \quad \text{eq. (11)}$$

Enfin, Petit *et al.* (2005) ont quant à eux travaillé sur plusieurs rivières à charge caillouteuse et ont montré le rôle joué par la taille de la rivière sur le seuil de mise en mouvement. Cette relation a été proposée pour l'Ourthe en Belgique:

$$\omega_c = 0,009 D_i^{1,639} \quad \text{eq. (12)}$$

Le débit étant généralement la grandeur hydraulique la plus accessible, on proposera dans les tableaux suivants une estimation des débits correspondant aux vitesses seuil calculées. On considérera donc cette vitesse seuil comme la vitesse moyenne sur la station, bien qu'en réalité sur l'ensemble du lit les vitesses puissent être supérieures ou inférieures à ce seuil.

L'équation (9) permet d'obtenir les résultats résumés dans le Tableau 17. Les débits sont calculés à partir des équations proposées précédemment « avec végétation » (utilisable jusqu'à des vitesses de $1,25 \text{ m.s}^{-1}$) et « sans végétation » (à partir de $1,25 \text{ m.s}^{-1}$).

Tableau 17 : Vitesses et débits seuils de mise en mouvement du substrat, estimés à partir de l'équation (9) en fonction de différents diamètres des éléments du substrat.

D_i (mm)	V_0 (m.s^{-1})	Q ($\text{m}^3.\text{s}^{-1}$)	
		Avec végétation	Sans Végétation
50	1,19	272	-
100	1,63	-	716
150	1,96	-	1355

Le Tableau 18 présente les estimations obtenues à partir de l'équation (10). Le débit nécessaire à la mobilisation peut alors être estimé à partir de la définition de la puissance :

$$\omega = \rho g Q_s / w \quad (\text{Petit } et \text{ al. } 2005)$$

Avec : Q : débit en $\text{m}^3.\text{s}^{-1}$

- w : largeur du cours d'eau en m
- S : pente longitudinale (m.m^{-1})
- ρ : densité du fluide (kg.m^{-3})
- g : accélération due à la gravité (m.s^{-2})

Tableau 18 : Puissances et débits seuils de mise en mouvement du substrat, estimés à partir de l'équation (10) en fonction de différents diamètres des éléments du substrat.

D_i (mm)	ω ($\text{N.m}^{-1}.\text{s}^{-1}$)	Q ($\text{m}^3.\text{s}^{-1}$)
50	7	144
100	21	462
150	42	915

L'équation (11) amène à estimer les puissances et les débits seuils de mise en mouvement du substrat (Tableau 19) :

Tableau 19 : Puissances et débits seuils de mise en mouvement du substrat, estimés à partir de l'équation (11) en fonction de différents diamètres des éléments du substrat.

D_i (mm)	ω ($N.m^{-1}.s^{-1}$)	Q ($m^3.s^{-1}$)
50	13	278
100	31	686
150	53	1161

L'équation (12) permet également d'estimer ces paramètres (Tableau 20) :

Tableau 20 Puissances et débits seuils de mise en mouvement du substrat, estimés à partir de l'équation (12) en fonction de différents diamètres des éléments du substrat.

D_i (mm)	ω ($N.m^{-1}.s^{-1}$)	Q ($m^3.s^{-1}$)
50	5	119
100	17	372
150	33	723

On remarque donc qu'il faudrait des vitesses comprises entre 1,6 et 1,9 $m.s^{-1}$ pour mobiliser la fraction supérieure de la granulométrie. Ces vitesses correspondent aux vitesses à partir desquelles plus aucune végétation n'a été observée (1,5 $m.s^{-1}$).

On voit également que les éléments de 15 cm de diamètre demandent une puissance spécifique comprise entre 30 et 50 $N.m^{-1}.s^{-1}$ pour être mobilisés. Ces puissances correspondent sur la Dordogne à des débits de 720 à 1160 $m^3.s^{-1}$. Les galets de 10 cm sont transportés lorsque la puissance dépasse 17 à 30 $W.m^{-2}$, soit un débit de 370 à 680 $m^3.s^{-1}$.

L'intervalle de débits proposé par l'utilisation de ces équations est relativement large. Il traduit le problème de ces relations déterminées de façon empirique et qui sont difficilement transposables à un milieu autre que celui pour lequel l'équation a été élaborée. Parmi ces quatre relations, bien que l'Ourthe soit plus petite que la Dordogne, on peut penser que c'est l'équation (12) qui convient le mieux pour cette étude. En effet, la granulométrie de lit est comparable dans les deux rivières. On peut donc penser que la mobilisation doit survenir vers 400 $m^3.s^{-1}$ pour les galets de 10 cm de diamètre et vers 700 $m^3.s^{-1}$ pour les diamètres de 15 cm. Ces valeurs, bien qu'un peu supérieures, semblent en adéquation avec les courbes $H(Q)$ « avec végétation » et « sans végétation » qui, si elles étaient prolongées, se rejoindraient vers 300 $m^3.s^{-1}$.

VII.4. Discussion

Le but de ce chapitre était d'expliquer l'impact de descripteurs physiques passés, afin de poser les bases d'une modélisation de la dynamique des macrophytes en grands cours d'eau. L'apport des approches utilisées va donc être détaillé et discuté dans cette partie.

VII.4.1. Des descripteurs hydrauliques passés qui expliquent les recouvrements macrophytiques actuels

L'étude des corrélations entre taux de recouvrement végétal et paramètres hydrauliques durant un nombre donné de jours a montré que les facteurs physiques agissaient principalement à court (2-4 jours) et moyen terme (30-100 jours), les phanérogames pouvant cependant répondre sur des durées beaucoup plus importantes que les algues (jusqu'à 128 jours). Les facteurs prépondérants sont la vitesse moyenne et la température pour les phanérogames et les hauteurs d'eau pour les algues.

Parmi ces facteurs, les vitesses de courant et les hauteurs d'eau sont négativement corrélées aux recouvrements. En réalité, le maximum de croissance et de biomasse de la plupart des plantes aquatiques observées sur nos stations (espèces rhéophiles) est atteint pour des hauteurs et vitesses modérées. De trop faibles vitesses et hauteurs d'eau peuvent en effet s'avérer néfastes pour les plantes. Cependant, il s'agit ici de valeurs moyennes sur la station, d'où l'impact uniquement négatif qui ressort de cette analyse. De même, pour la température au-delà d'un certain seuil, une trop forte température peut devenir létale pour la plante. Si ces conditions sont rencontrées ponctuellement sur des zones marginales durant des étiages sévères, elles ne sont pas visibles, ou du moins pas majoritaires, à l'échelle de la station ; d'où l'effet uniquement positif observé pour les températures.

Les hauteurs d'eau se sont révélées être le facteur le plus important pour les algues. Cependant, avec des coefficients de détermination de seulement 20 %, l'influence de ce facteur reste modéré. Pour les phanérogames, ce facteur n'est pas significatif. Les hauteurs d'eau agissent cependant par le biais de l'accès à la lumière, paramètre déterminant dans la prédiction de la dynamique végétale. Sur Gardonne, la faible réponse des recouvrements macrophytiques aux hauteurs d'eau peut s'expliquer par la faible turbidité des eaux sur ce site. En revanche, c'est un paramètre qui pourrait s'avérer prépondérant sur certaines de nos stations d'étude très turbides en particulier sur la Garonne.

Les taux de recouvrement par les algues répondent moins bien aux paramètres physiques passés (coefficient de détermination maximum de 20 % obtenu pour les hauteurs d'eau avec une durée mémoire de deux jours). Ceci peut s'expliquer de plusieurs façons :

- Les recouvrements algaux sont peut-être trop faibles ou l'échantillonnage pas assez fréquent. Dans la partie B, en effet, on a vu que la réponse des communautés algales aux conditions environnementales était particulièrement rapide, les pics de croissance pouvant être atteints en quelques semaines. Entre deux relevés espacés d'un ou plusieurs mois, différents cycles alternant colonisation, croissance et abrasion peuvent donc se succéder et rendent difficile l'interprétation des résultats à moyen et long termes.
- On a vu précédemment que des décollements du biofilm mature pouvaient se produire naturellement. Durant une période d'étiage et malgré des conditions *a priori* favorables à la croissance du biofilm (fortes températures, faibles vitesses et hauteurs d'eau), on pourra donc ne pas observer de croissance mais une stabilisation des recouvrements algaux.
- Enfin durant les périodes de fort développement de la végétation, des phénomènes de compétition pour la lumière peuvent avoir lieu. La croissance des phanérogames limite, par ombrage, la croissance algale (au moins pour les algues fixées au fond). Au contraire, après une forte crue, les algues peuvent occuper rapidement les habitats laissés vacants par les phanérogames arrachées.

Ces remarques illustrent bien l'intérêt de traiter séparément les différents groupes taxinomiques et d'envisager un échantillonnage plus fréquent des communautés algales. Les différentes espèces de macrophytes ne présentant pas les mêmes courbes de *preferendum* vis-à-vis de ces paramètres hydrauliques, elles pourraient également être analysées séparément.

Dans cette étude, ce sont les moyennes de ces paramètres qui ont été utilisées comme indicateurs des grandeurs physiques passées. Cependant, ces moyennes ont l'inconvénient de cacher les effets de perturbations importantes mais de courte durée. On risque ainsi de « lisser » des événements de crues violents et passagers mais qui peuvent s'avérer dévastateurs. On pourrait donc envisager de tester d'autres paramètres, comme le pourcentage du temps durant lequel un certain débit a été dépassé... D'autres tests (actuellement en cours) utilisent par exemple le pourcentage moyen de surface du lit, où la vitesse dépasse une certaine valeur-seuil d'arrachage de la végétation (fixée à environ de 1 m.s^{-1} d'après nos observations). Si des vitesses importantes sont présentes sur une faible part du lit, on peut supposer en effet qu'elles apparaîtront dans le chenal central faiblement colonisé et n'auront

donc que peu d'impact. Au contraire, plus la part du lit à fortes vitesses augmente, plus les zones colonisées près des berges seront touchées, et plus l'effet sera important. On peut réaliser pour chaque type de faciès des courbes de densités de fréquence des vitesses observées, afin de déterminer la part des vitesses -et donc la part du lit- qui dépasse une certaine vitesse seuil. Les premiers résultats (Figure 61) montrent de bonnes corrélations à 32 et 128 jours entre le pourcentage de surface moyen où la vitesse seuil a été dépassée et les taux de recouvrement des phanérogames et des algues.

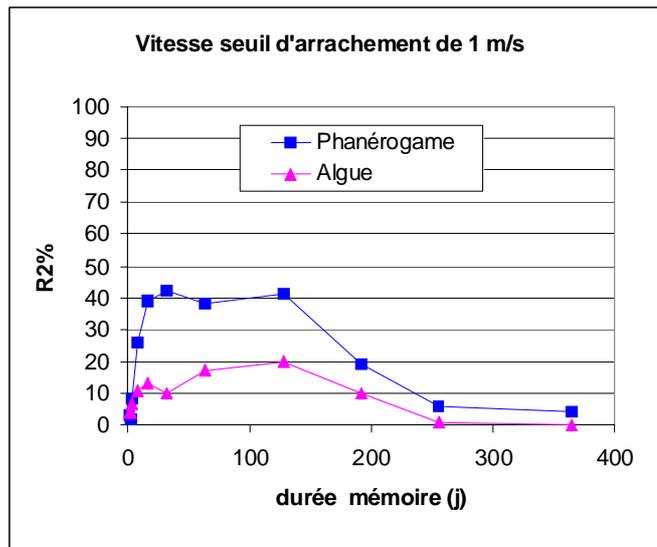


Figure 61 : Variations du coefficient de détermination R^2 en fonction de la durée de la mémoire considérée pour le calcul des valeurs moyennes des pourcentages de surface où la vitesse dépasse 1 m.s^{-1} .

L'avantage de cet indicateur est qu'il prend en compte la répartition des vitesses au sein des sites et donc qu'il correspond à chaque faciès d'étude. Il devrait donc permettre d'obtenir des résultats comparables d'un site à l'autre.

VII.4.2. Les bases d'un modèle dynamique de croissance en grands cours d'eau

Associés à un modèle de croissance simple, ces paramètres physiques ont permis de réaliser une simulation des taux de recouvrements sur un intervalle de six ans (de 2000 à 2006). Les résultats de ce modèle dynamique de croissance illustrent bien une fois de plus l'importance des paramètres hydrauliques. Les résultats globalement cohérents obtenus montrent qu'en grands cours d'eau, ce sont les facteurs physiques qui structurent le mieux les communautés de macrophytes aquatiques.

De nombreux modèles de croissance ont déjà été proposés par différents auteurs, et s'intéressent principalement à modéliser les phénomènes biologiques comme la

photosynthèse, la respiration en fonction des ressources du milieu (Wright & McDonnell 1986). De nombreux modèles ont également été proposés pour la modélisation spécifique de certaines espèces de macrophytes en petits cours d'eau ou en plans d'eau (*Myriophyllum spicatum* : Titus *et al.* 1975, *Potamogeton perfoliatus* : Wolfer *et al.* 2006...).

L'importance des paramètres trophiques en petits cours d'eau explique que peu de modèles aient privilégié l'influence des paramètres physiques. On peut cependant noter quelques études prenant en compte les contraintes physiques comme celle de French et Chambers (1997) qui établissent des équations pour prédire la biomasse végétale en fonction, uniquement, de la vitesse moyenne estivale sur le site d'étude. Carr *et al.* (1997) modélisent également la productivité des macrophytes en prenant en compte non seulement les facteurs chimiques, mais également les vitesses de courant. Scheffer *et al.* 1993 modélisent la dynamique de macrophytes en lacs en prenant en compte différents aspects biologiques (herbivorie, stratégie de résistance en hiver...) mais aussi physiques (contraintes physiques dues aux vagues). A l'échelle d'une espèce, on peut aussi citer le modèle de croissance de *Ranunculus peltatus* par Garbey (2006) qui intègre non seulement des paramètres agissant sur la photosynthèse ou la sénescence, mais également des facteurs jouant sur l'arrachage (les vitesses moyennes sont prises en compte ici mais pas des hauteurs d'eau).

Le modèle présenté dans cette thèse pose les bases d'une modélisation en grands cours d'eau, qui considère la station dans son ensemble et qui utilise les paramètres hydrauliques comme facteurs structurants de la dynamique macrophytique.

Des imprécisions de ce modèle demeurent, qui s'expriment principalement par un retard des recouvrements simulés durant l'été 2005, ainsi que par un pic de recouvrement peu probable simulé à la fin de l'été 2001. Ces estimations faussées peuvent s'expliquer ainsi :

- Les observations sur lesquelles a été calé le modèle sont concentrées de mai à septembre, ce qui rend difficile l'appréciation de l'effet des débits supérieurs à $250 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. En effet, les hauteurs et vitesses élevées associées aux relevés hivernaux conduisent à estimer des déviations négatives importantes de recouvrement végétal, par rapport au modèle de croissance de Gompertz. Ceci explique certainement les retards de croissance observés entre 2004 et 2005.
- Concernant les recouvrements peu plausibles simulés durant la fin de l'été 2001, on peut supposer que la crue du printemps 2001 a eu un effet particulièrement dévastateur qui n'a pas été pris en compte par le modèle. En effet, cette crue a dû provoquer le déracinement de la plupart des macrophytes (et non pas seulement la casse) et il faudrait alors prendre en compte

le temps nécessaire à la recolonisation. Une manière de le considérer serait d'accepter des valeurs de recouvrements négatives lorsque des débits seuil sont dépassés (débits qui correspondent à la valeur au-delà de laquelle la majorité des macrophytes est déracinée).

VII.4.3. La stabilité du substrat comme paramètre déterminant pour estimer les seuils d'arrachage des végétaux

Sur Gardonne, l'étude des vitesses de courant et des débits nécessaires à la mobilisation du substrat nous a permis d'estimer les conditions hydrologiques nécessaires à l'arrachage complet des plantes (et pas seulement à la casse des tiges).

Les débits évalués sont d'environ $400 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ pour les galets de 10 cm de diamètre et de $700 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ pour les diamètres de 15 cm. Cependant, ces débits sont supérieurs à celui établi précédemment comme étant la valeur seuil au-delà de laquelle on n'avait plus de végétaux (environ $300 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). On peut proposer différentes hypothèses :

- la taille des galets dominants a été surévaluée,
- le débit de $300 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, estimé pour que la végétation disparaisse, est sous-évalué. En effet, il peut correspondre en partie à la casse des plantes et pas uniquement à l'arrachage par mobilisation du substrat. Or, la casse de la plante nécessiterait des débits plus faibles que pour l'arrachage. Certaines plantes adopteraient en effet des stratégies d'évitement en cassant avant d'être arrachées. Usherwood *et al.* (1997) ont ainsi montré que la base des plantes du genre *Ranunculus* présenterait une certaine faiblesse. Cette faiblesse des tiges à leur base représente une sécurité pour la plante dont les tiges vont casser sous l'effet d'un courant trop fort en évitant au système racinaire d'être également emporté.

De plus, on peut supposer que c'est plutôt la partie supérieure de la gamme de débits proposés qui va causer l'arrachage des herbiers. En effet, nos estimations de mise en mouvement du substrat ont été réalisées en supposant que le substrat n'était pas colonisé. Cependant la présence de racines et leur enchevêtrement autour des éléments constitutifs du substrat contribue à stabiliser ce substrat (Suren 2000). Le débit de mobilisation réel d'un substrat colonisé sera donc supérieur à celui nécessaire pour emporter des éléments de substrat non colonisé.

Par ailleurs, il est important de considérer le cycle de développement des plantes et la période d'apparition des forts débits : chez les renoncules, Dawson (1976) et Haury (1996) ont montré que non seulement la floraison était facteur de sénescence, mais qu'elle entraînait une modification de la sensibilité des tiges au bris

Les relations plantes ancrées-substrat sont donc déterminantes pour expliquer le maintien des macrophytes aquatiques en grands cours d'eau. On rejoint ici les thèses de différents auteurs dans des milieux aquatiques différents. Schutten (2005) a ainsi montré l'importance du substrat dans le maintien des macrophytes en plan d'eau. Les forces nécessaires au déracinement des macrophytes y sont en effet fonction de la taille des racines mais aussi de la cohésion du substrat. En petits cours d'eau, constatant l'absence de réponse directe de la végétation à des augmentations de débits et donc de vitesses, Riis *et al.* (2004) ont donc supposé que l'action d'une augmentation des vitesses se faisait uniquement par déstabilisation du substrat. Cependant les vitesses testées par ces auteurs n'excèdent pas $0,74 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. Sur nos systèmes en revanche, un effet marqué des vitesses a pu être mis en évidence, ce qui peut être dû aux vitesses plus importantes subies par la végétation jusqu'à pratiquement $2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$.

Enfin Biggs (1996a) considère l'instabilité du substrat comme l'un des trois éléments clés permettant de prévoir à long terme les groupes taxinomiques dominants. Une forte instabilité du substrat entraîne l'absence de végétation ou simplement une dominance du périphyton, mais ne permet pas le développement important de bryophytes et de phanérogames.

Cette partie nous a donc permis de mettre en évidence la capacité d'intégration des paramètres hydrauliques passés par la végétation aquatique et en particulier par les phanérogames. Leur cycle de développement annuel et le caractère pérenne de la plupart d'entre elles expliquent les réponses à long terme observées. Ces observations nous ont conduit à proposer les bases d'un modèle dynamique de croissance des macrophytes en grands cours d'eau, en modélisant très simplement les paramètres de croissance et en expliquant les variations au modèle par les seules contraintes hydrauliques. Ce modèle donne de premiers résultats satisfaisants mais nécessiterait des améliorations afin de prendre en compte, par exemple, le délai de recolonisation d'un milieu à la suite du déracinement des plantes.

CONCLUSIONS ET MISE EN PERSPECTIVE

CONCLUSION

Les résultats de ce travail de thèse ont permis de développer les connaissances en termes de fonctionnement du compartiment macrophytique en grands cours d'eau. L'approche multi-échelle s'est révélée particulièrement adaptée à la compréhension du déterminisme des peuplements végétaux.

Afin de synthétiser les apports de cette thèse dans les différents domaines abordés, et afin de vérifier que les objectifs fixés ont été remplis, nous dresserons dans cette conclusion, le bilan des résultats obtenus en reprenant les questions scientifiques posées au début de cette étude.

→ Quels sont les paramètres qui régissent la distribution de la végétation en grands cours d'eau et à quelle échelle agissent-ils ?

Le suivi régulier de huit stations, et l'échantillonnage multi-échelle de communautés de macrophytes nous a permis d'estimer et de hiérarchiser les principaux paramètres expliquant la présence de végétation en grands cours d'eau. Les paramètres physiques et en particulier l'hydrologie (et les paramètres qui en dépendent : profondeur, vitesse et même substrat), sont les principaux déterminants, quelle que soit l'échelle considérée. Les paramètres chimiques agissent certainement, en particulier à l'échelle du cours d'eau pour définir une ambiance géochimique qui va sélectionner un pool d'espèces de base. Cependant, étant donnée la richesse du milieu, ils ne représentent pas un facteur limitant, et ne sont pas prépondérants face à des paramètres tels que l'hydrologie, le substrat et la profondeur (ou plus généralement les dimensions du système). L'hydrologie et les principaux paramètres hydrauliques apparaissent comme les déterminants structurant les communautés végétales.

Dans ce contexte très marqué par les modifications hydrologiques, les barrages étaient supposés impacter considérablement les phytocénoses. Cependant, le mode de gestion peu contraignant des barrages étudiés ici ne laissent pas apparaître d'effet particulier.

→ *Le déterminisme des phytocénoses est-il comparable en petits et en grands cours d'eau ? La hiérarchie des facteurs est-elle identique ?*

L'étude de nos résultats fait apparaître des points communs entre petits et grands cours d'eau. On a ainsi pu mettre en évidence des schémas de répartition transversale, et d'étagement de la végétation globalement comparables en petits et en grands cours d'eau. On retrouve également des stratégies similaires d'adaptation des plantes aux conditions environnementales.

Cependant, s'agissant de la hiérarchie des facteurs, des différences majeures ont été soulignées. En petits cours d'eau, l'accès aux nutriments et à la lumière apparaissent parmi les déterminants les plus importantes (Haury 1996). Au contraire, en grands cours d'eau eutrophes, les communautés macrophytiques semblent avant tout déterminées par l'hydrologie. Ce paramètre, agissant à la fois comme un stress et comme une perturbation, explique non seulement des patrons de répartition spatiale des macrophytes mais est également le principal responsable de la dynamique temporelle. Si la trophie du milieu peut agir sur l'abondance des macrophytes, son effet modéré est masqué par l'impact des facteurs physiques. S'agissant de la ressource en lumière, le problème ne se pose pas dans les mêmes termes en grands et en petits cours d'eau. Dans les petits cours d'eau, l'accès à la lumière est particulièrement limité par la ripisylve. En grands cours d'eau, la ripisylve souvent réduite (occupation des terres à proximité du cours d'eau, cultures) ou d'importance limitée du fait de la faible part du lit couverte, n'entraîne pas une gêne particulière pour les organismes phototrophes. En revanche, la turbidité souvent plus élevée (et de façon durable) en grands cours d'eau (matière organique, particules fines en suspension plus abondantes, plancton) associée à des profondeurs parfois importantes explique en partie la localisation des végétaux dans des zones marginales peu profondes.

→ *Quelle est la réponse des peuplements de macrophytes aux perturbations majeures que sont les crues ?*

Les crues essentiellement printanières ou estivales agissent comme des perturbations qui expliquent une part importante de l'hétérogénéité spatiale et temporelle. Leur action sur la végétation aquatique est notable à court mais aussi à moyen terme (modification des recouvrements végétaux sur une période de deux ans). Des réponses différentes ont été observées selon les groupes taxinomiques considérés : les communautés algales résistent moins bien à des perturbations modérées mais ont une forte capacité de résilience. Les

phanérogames ancrées au contraire résistent mieux aux perturbations hydrologiques, mais si celles-ci atteignent une valeur seuil au-delà de laquelle le substrat est mobilisé, la plante est arrachée avec son système racinaire. La recolonisation s'effectue alors soit par l'amont soit par les berges qui représentent des « zones refuges ». Cette recolonisation est facilitée par le caractère clonal de la grande majorité des espèces présentes.

→ *Quel est l'impact en retour des macrophytes sur les écoulements ?*

Malgré les dimensions importantes du système, nos résultats illustrent un impact important de la végétation sur les écoulements. Cet impact se traduit en particulier par un ralentissement des masses d'eau, c'est à dire par une augmentation significative des hauteurs d'eau et une diminution importante des vitesses de courant. Cet effet, visible dès 15 à 20 % de recouvrement végétal sur la station, est d'autant plus marqué que les plantes occupent un volume important dans la colonne d'eau. Les macrophytes agissent ainsi en augmentant les frottements avec le courant, mais également en diminuant la section mouillée réelle. Ces modifications de vitesses ne sont pas homogènes dans tout le lit mais sont particulièrement localisées dans les zones très colonisées près des berges. L'impact net démontré sur les écoulements, associé aux impacts supposés sur le piégeage des sédiments et sur la stabilisation du substrat (confirmé par la bibliographie), expliquent le qualificatif « d'espèces ingénieurs » attribué aux macrophytes aquatiques.

→ *Quel apport peut-on espérer de la modélisation hydraulique ?*

La reconstitution des chroniques de grandeurs hydrauliques d'une part et la mise en place d'un modèle de croissance, ont permis la prise en compte des paramètres physiques passés pour l'explication puis l'estimation des recouvrements végétaux actuels. On a ainsi montré les phanérogames réagissaient négativement mais rapidement aux vitesses de courant, tandis que l'intégration des températures sur de longues périodes favorisaient leur croissance. Les algues sont au contraire apparues comme un compartiment peu déterminé par les paramètres physiques, mais au temps de réponse très rapide.

Les bases d'un modèle dynamique de croissance ont été posées, à partir d'un modèle de croissance simple (le modèle de Gompertz) associé à une composante physique modulée par différents facteurs. Ce modèle à priori simple explique bien les recouvrements relevés, mais nécessiterait des recherches supplémentaires

→ *Quelles peuvent être les perspectives pour la bio-indication ?*

On a montré que le contexte particulier des grands cours d'eau fortement anthropisés posait problème pour l'application des indices biotiques et en particulier de l'IBMR. La nécessité de définir des références pour ces cours d'eau se heurte à l'absence de sites ne subissant pas de pression anthropique. Les macrophytes, comme d'autres organismes aquatiques, illustrent en outre une homogénéisation des communautés vers l'aval, laissant apparaître des espèces ubiquistes dominantes mais peu indicatrices.

Nos résultats nous ont donc permis de répondre aux questions scientifiques soulevées au début de ce travail. Cette étude, à travers une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes de grands cours d'eau permet également de se diriger vers un meilleur suivi et une gestion mieux adaptée de ces milieux qui subissent l'impact de nombreuses activités anthropiques.

PERSPECTIVES

Cette étude multi-échelle des macrophytes en grands cours d'eau soulève de nouvelles questions. Différentes pistes sont à envisager au vu des résultats, qu'il s'agisse pour affiner les résultats sur le transfert d'échelles, ou pour développer l'approche exploratoire de la modélisation, ou encore pour généraliser les résultats de cette thèse à d'autres grands cours d'eau.

S'agissant de l'approche multi-échelle, nous avons pu constater que les difficultés résidaient principalement dans le transfert d'échelles. Ainsi, pour améliorer les connaissances sur le fonctionnement des macrophytes en grands cours d'eau, d'autres échelles pourraient être envisagées ou développées :

- On a vu que les linéaires constituaient un lien riche en informations entre le cours d'eau et la station. Cette échelle est donc indispensable à développer.
- A une échelle inférieure, c'est une approche par micro-placettes qui pourrait être envisagée. Elles permettraient un suivi détaillé d'herbiers et éventuellement de phénomènes de compétition. Les processus de colonisation pourraient également y être étudiés. On a en effet supposé que les stades jeunes, pionniers, étaient déterminants pour expliquer la répartition et l'abondance des macrophytes à un stade mature. La présence fréquente et étendue d'affleurement de molasse rend cette colonisation d'autant plus difficile et les méthodes d'ancrage des macrophytes dans les anfractuosités de la « dalle » revêt certainement un caractère important.

Concernant l'approche de la modélisation, les résultats de cette thèse constituent une première approche, les bases d'un modèle qui peut être amélioré sur de nombreux points. Il s'agirait ainsi de tester d'autres modèles de croissance peut-être plus adaptés que celui de Gompertz, ou encore d'introduire de nouveaux paramètres ou combinaisons de paramètres dans le modèle. Il serait également intéressant de pouvoir intégrer à ce modèle, le stade de développement végétal (ou la saison) ainsi que des seuils d'arrachement et des temps de recolonisation.

Enfin, l'une des limites de ce travail concerne la généralisation des résultats non seulement à l'ensemble des cours d'eau étudiés, mais également à d'autres cours d'eau.

- Il faudrait pour cela élargir la prospection de sites aval à des zones de plats lents, de mouilles, évitées dans cette étude car peu végétalisées. Ce suivi de sites aux caractéristiques différentes pourrait vérifier si l'homogénéisation vers l'aval des communautés est visible sur tous les types de faciès ou si l'on peut discriminer des assemblages différents (des investigations qualitatives laissent supposer que les cortèges spécifiques dans les autres faciès sont globalement les mêmes mais avec des abondances différentes selon les espèces).
- La Dordogne et la Garonne présentent en outre des particularités telles que leur régime hydrologique très variable et avec des vitesses élevées, contrairement à de nombreux grands cours d'eau de plaine. On peut donc s'interroger sur la généralisation des résultats obtenus. On pourrait ainsi envisager d'étudier d'autres cours d'eau, proches géographiquement mais aux écoulements et aux faciès très différents tels que la Charente. On y trouve en effet des faciès très profonds et lents où les groupes fonctionnels sont *a priori* différents (plantes de milieux lents, richesse en phytoplancton).

Les résultats obtenus sur le fonctionnement du compartiment macrophytique ne sont donc généralisables que dans le cas de secteurs de plats courants de cours d'eau rapides tels que la Dordogne et la Garonne.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMEC L., HUSAK S., JANAUER G.A., OTAHELOVA H., 1993. Phytosociological and ecophysiological study of macrophytes in backwaters in the Danube river inundation area near Palkovicovo (Slovakia). *Ekologia*, 12(1): 69-79.
- AERTS R., 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(10): 402-407.
- AGENCE DE L'EAU ADOUR-GARONNE (AEAG), 1998. *Présence d'herbiers en Garonne. Proliférations observées en juillet 1998*. Agence de l'eau Adour Garonne, Toulouse, 3 p.
- AMEZIANE T., 2000. *Développement des micro-organismes phytoplanctoniques et périphytiques en période d'étiage estival dans le fleuve Garonne*. Université Toulouse III - Paul Sabatier, Thèse de Doctorat, Toulouse, 139 p.
- AMOROS C., GIBERT J., GREENWOOD M.T., 1993. Interactions entre unités de l'hydrosystème fluvial. In: *Hydrosystèmes fluviaux*. AMOROS C., PETTS G.E. (Eds.). Paris, Masson. Collection d'écologie, 24: 169-199.
- AMOROS C., PETTS G.E., 1993a. Bases conceptuelles. In: *Hydrosystèmes fluviaux*. AMOROS C., PETTS G.E. (Eds.). Paris, Masson. Collection d'écologie, 24: 3-17.
- AMOROS C., PETTS G.E. (Eds.), 1993b. *Hydrosystèmes fluviaux*. Collection d'Ecologie. Paris, Masson 300 p.
- AMOROS C., WADE P.M., 1993. Successions écologiques. In: *Hydrosystèmes fluviaux*. AMOROS C., PETTS G.E. (Eds.). Paris, Masson. Collection d'écologie, 24: 201-231.
- ARBER A.R., 1920. *Water plants: a study of aquatic angiosperms*. Cambridge University Press, Cambridge, 436 p.
- ASAEDA T., FUJINO T., MANATUNGE J., 2005. Morphological adaptations of emergent plants to water flow: a case study with *Typha angustifolia*, *Zizania latifolia* and *Phragmites australis*. *Freshwater Biology*, 50(12): 1991-2001.
- ASSOCIATION FRANÇAISE DE NORMALISATION (AFNOR), 1998. *Description du sol*. Qualité du sol. Association Française de Normalisation, St Denis, 57 p.
- ASSOCIATION FRANÇAISE DE NORMALISATION (AFNOR), 2003a. *Détermination de l'indice biologique macrophytique en rivière (IBMR)*. Qualité de l'eau. Association Française de Normalisation, St Denis, 28 p.
- ASSOCIATION FRANÇAISE DE NORMALISATION (AFNOR), 2003b. *Dénomination, description et classifications des sols*. Reconnaissance et essais géotechniques. Association Française de Normalisation, St Denis, 15 p.
- ASSOCIATION GIRONDINE POUR L'EXPERIMENTATION ET LE DEVELOPPEMENT DES RESSOURCES AQUATIQUES (AGEDRA), 1998. *Etude des proliférations de macrophytes sur le bassin Adour-Garonne*. Agence de l'eau Adour Garonne, Toulouse, 66 p.
- BAILLY G., VADAM J.C., VERGON J.P., 2004. *Guide pratique d'identification des bryophytes aquatiques*. Ministère de l'écologie et du développement durable, DIREN Franche-Comté, Paris, Besançon, 158 p.
- BAPTIST M.J., BABOVIC V., RODRIGUEZ UTHURBURU J., KEIJZER M., UITTENBOGAARD R., MYNETT A., VERWEY A., 2006. On inducing equations for vegetation resistance. *Journal of Hydraulic Research*, article accepté pour publication.
- BAPTIST M.J., BOSCH (VAN DEN) L.V., DIJKSTRA J.T., KAPINGA S., 2005. Modelling the effects of vegetation on flow and morphology in rivers. *Archiv für Hydrobiologie Supplement, Large Rivers*, 15(1-4): 339-357.
- BARENDREGT A., BIO A.M.F., 2003. Relevant variables to predict macrophyte communities in running waters. *Ecological Modelling*, 160(3): 205-217.
- BARKO J.W., SMART R.M., 1981. Sediment-based nutrition of submersed macrophytes. *Aquatic Botany*, 10: 339-352.

- BARKO J.W., SMART R.M., 1986. Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. *Ecology*, 67(5): 1328-1340.
- BARRAT-SEGRETAIN M.-H., 1995. *Patch Dynamics Concept et végétation aquatique : Stratégies de recolonisation de zones perturbées dans des anciens chenaux fluviaux*. Université Claude Bernard - Lyon 1, Thèse de Doctorat, Lyon, 255 p.
- BARRAT-SEGRETAIN M.-H., BORNETTE G., 2000. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. *Hydrobiologia*, 421(1): 31-39.
- BARRAT-SEGRETAIN M.-H., BORNETTE G., HERING-VILAS-BOAS A., 1998. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquatic Botany*, 60(3): 201-211.
- BARRAT-SEGRETAIN M.H., AMOROS C., 1995. Influence of flood timing on the recovery of macrophytes in a former river channel. *Hydrobiologia*, 316(2): 91-101.
- BARRAT-SEGRETAIN M.H., AMOROS C., 1996a. Recolonization of cleared riverine macrophyte patches: Importance of the border effect. *Journal of Vegetation Science*, 7(6): 769-776.
- BARRAT-SEGRETAIN M.H., AMOROS C., 1996b. Recovery of riverine vegetation after experimental disturbance: a field test of the patch dynamics concept. *Hydrobiologia*, 321(1): 53-68.
- BENNETT S.J., PIRIM T., BARKDOLL B.D., 2002. Using simulated emergent vegetation to alter stream flow direction within a straight experimental channel. *Geomorphology*, 44(1-2): 115-126.
- BERNEZ I., 1999. *Végétation macrophytique des cours d'eau régulés - Impacts des aménagements hydroélectriques dans le Massif armoricain*. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, These de Doctorat Rennes, 127 p.
- BERNEZ I., HAURY J., FERREIRA M.T., 2002. *Downstream effects of a hydroelectric reservoir on aquatic plant assemblages*. In: 2nd Symposium on European Freshwater Systems, The Scientific World Journal, 2, 740-750.
- BIGGS B.J.F., 1996a. Hydraulic habitat of plants in streams. *Regulated Rivers: Research & Management*, 12(2-3): 131-144.
- BIGGS B.J.F., 1996b. Patterns in benthic algae of streams. In: *Algal Ecology - Freshwater Benthic Ecosystems*. STEVENSON R.J., BOTHWELL M.L., LOWE R.L. (Eds.). San Diego, Academic Press: 31-56.
- BIGGS B.J.F., CLOSE M.E., 1989. Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: the relative effects of flows and nutrients. *Freshwater Biology*, 22(2): 209-231.
- BIGGS B.J.F., GORING D.G., NIKORA V.I., 1998. Subsidy and stress responses of stream periphyton to gradients in water velocity as a function of community growth form. *Journal of Phycology*, 34(4): 598-607.
- BILBY R., 1977. Effects of a spate on the macrophyte vegetation of a stream pool. *Hydrobiologia*, 56(2): 109-112.
- BORNETTE G., HENRY C., BARRAT M.C., AMOROS C., 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic macrophytes in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology*, 31(3): 487-505.
- BOULETTEAU S., GARABETIAN F., SAUVAGE S., SANCHEZ-PEREZ J.-M., 2006. Assessing the importance of a self-generated detachment process in river biofilm models. *Freshwater Biology*, 51(5): 901-912.
- BOURRELLY P., 1966. *Tome I : Les algues vertes*. Boubée, Paris, 511 p.
- BOURRELLY P., 1968. *Tome II : Les algues jaunes et brunes. Chrysophycées, Phéophycées, Xanthophycées et Diatomées*. Boubée, Paris, 438 p.
- BOURRELLY P., 1970. *Tome III : Les algues bleues et rouges. Les Eugléniens, Péridiniens et Cryptomonadines*. Boubée, Paris, 512 p.

- BRAVARD J.P., GILVEAR D.J., 1993. Structure hydro-géomorphologique des hydrosystèmes. In: *Hydrosystèmes fluviaux*. AMOROS C., PETTS G.E. (Eds.). Paris, Masson. Collection d'écologie, 24: 83-103.
- BRAVARD J.P., PETTS G.E., 1993. Interférences avec les interventions humaines. In: *Hydrosystèmes fluviaux*. AMOROS C., PETTS G.E. (Eds.). Paris, Masson. Collection d'écologie, 24: 233-253.
- BREUGNOT E., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., DELMAS F., 2005. *Fragmentation de l'habitat et dynamique des peuplements de macrophytes en grandes rivières*. Programme de recherche ECOBAG, Cahier technique, Toulouse, 14 p.
- BREUGNOT E., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., HAURY J., 2003. *Impact des discontinuités sur la dynamique des peuplements de macrophytes en grands cours d'eau. Application à l'hydrosystème Adour-Garonne*. In: Actes du colloque technique Barrages et développement durable en France, Paris, Antony, 18 novembre 2003, Cemagref, 229-249.
- BRUNEAU P., 2002. *Dynamique des peuplements de végétaux aquatiques de grands cours d'eau et perception par les acteurs institutionnels - Application à la Garonne et à la Dordogne*. Museum National d'Histoire Naturelle, Mémoire de DEA, Paris, 91 p.
- BUNN S.E., DAVIES P.M., KELLAWAY D.M., PROSSER I.P., 1998. Influence of invasive macrophytes on channel morphology and hydrology in an open tropical lowland stream, and potential control by riparian shading. *Freshwater Biology*, 39(1): 171-178.
- CAPERS R.S., 2000. A comparison of two sampling techniques in the study of submersed macrophyte richness and abundance. *Aquatic Botany*, 68(1): 87-92.
- CARPENTER S.R., LODGE D.M., 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 26: 341-370.
- CARR G.M., DUTHIE H.C., TAYLOR W.D., 1997. Models of aquatic plant productivity: a review of the factors that influence growth. *Aquatic Botany*, 59(3-4): 195-215.
- CAZAGNES G., 1997. *Suivi des manifestations de l'eutrophisation dans la Garonne au cours de l'été 1997*. Agence de l'eau Adour Garonne, Toulouse, 22 p.
- CAZAUBON A., GIUDICELLI J., 1999. Impact of the residual flow on the physical characteristics and benthic community (algae, invertebrates) of a regulated Mediterranean river: the Durance, France. *Regulated Rivers: Research & Management*, 15(5): 441-461.
- CEMAGREF, 1982. *Etude hydrobiologique de la Dordogne*. Cemagref, UR QEBX, Bordeaux, 265 p.
- CEMAGREF, 1991. *L'eutrophisation du fleuve Charente*. Agence de l'eau Adour Garonne, Toulouse, 139 p.
- CHAMBERS P.A., PREPAS E.E., HAMILTON H.R., BOTHWELL M.L., 1991. Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. *Ecological Applications*, 1(3): 249-257.
- CHAMPION P.D., TANNER C.C., 2000. Seasonality of macrophytes and interaction with flow in a New Zealand lowland stream. *Hydrobiologia*, 441(1): 1-12.
- CHESSEL D., MERCIER P., 1993. Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. In: *Biométrie et Environnement*. LEBRETON J.D., ASSELAIN B. (Eds.). Paris, Masson.
- CLARKE S.J., 2002. Vegetation growth in rivers: influences upon sediment and nutrient dynamics *Progress in Physical Geography*, 26: 159-172.
- CONNELL J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- COOK D.K., 1990. *Aquatic plant book*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, 228 p.
- COSTA J.E., 1983. Paleohydraulic reconstruction of flash-flood peaks from boulder deposits in the Colorado Front Range. *Geological Society of America Bulletin*, 94(8): 986-1004.

- COTTON J.A., WHARTON G., BASS J.A.B., HEPPELL C.M., WOTTON R.S., 2006. The effects of seasonal changes to in-stream vegetation cover on patterns of flow and accumulation of sediment. *Geomorphology Linking Geomorphology and Ecology*, 77(3-4): 320-334.
- COUDREUSE J., HAURY J., BARDAT J., REBILLARD J.P., 2005. *Les bryophytes aquatiques et supra-aquatiques : clé d'identification pour la mise en oeuvre de l'Indice Biologique Macrophytiques en Rivière*. Agence de l'eau Adour Garonne, Les études de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, Toulouse, 132 p.
- CUSSET G., 1991. Les modèles sigmoïdes en biologie végétale. *Acta Biotheoretica*, 39: 197-205.
- DAGET P., POISSONET J., 1971. Une méthode d'analyse phytologique des prairies. Critères d'application. *Annales Agronomiques*, 22(1): 5-41.
- DAUDIN D., DUTARTRE A., 2000. *Pourquoi utiliser la méthode des points contacts?* Cemagref, Unité de Recherche Qualité des Eaux, Note interne, 5 p.
- DAWSON F.H., 1976. The annual production of the aquatic macrophyte *Ranunculus penicillatus* var. *Calcareus* (R.W. Butcher) C.D.K. Cook. *Aquatic Botany*, 2: 51-73.
- DAWSON F.H., 1978. *The seasonal effects of aquatic plant growth on the flow of water in a stream*. In: International Symposium on Aquatic Weeds 5, Amsterdam, European Weed Research Society, 71-78.
- DAWSON F.H., 1988. Water flow and the vegetation of running waters. In: *Vegetation of inland waters*. SYMOENS J.J. (Ed.). Dordrecht, Kluwer Academic. Handbook of vegetation science, 15/1: 283-309.
- DAWSON F.H., CASTELLANO E., LADLE M., 1978. The concept of species succession in relation to river vegetation and management. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 20: 1451-1456.
- DAWSON F.H., ROBINSON W.N., 1984. Submerged macrophytes and the hydraulic roughness of a lowland chalkstream. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 22: 1944-1948.
- DE LANGHE J.E., DELVOSALLE L., DUVIGNEAUD J., LAMBINON J., VANDEN BERGHEN C., 1983. *Nouvelle flore de la Belgique du Gand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines*. Editions du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, 1016 p.
- DECAMPS H., CAPBLANCQ J., 1980. *Recherches sur le bassin Lot-Dordogne et l'herbier d'Argentat*. CNRS, Compte-rendu de fin d'étude, Toulouse, 42 p.
- DENUELLE N., 2004. *Influence des paramètres d'habitat et mesure de traits biologiques sur les macrophytes de la Dordogne et de la Garonne*. Cemagref, Rapport de stage, 44 p.
- DIRECTION DE L'EAU, 2005. *Typologie nationale relative aux eaux de surface (cours d'eau, plan d'eau, eaux de transition et eaux côtières)*. Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, Circulaire DCE, Paris, 18 p.
- DODDS W.K., 1991. Factors associated with dominance of the filamentous green alga *Cladophora glomerata*. *Water Research*, 25(11): 1325-1332.
- DODDS W.K., JONES J.R., WELCH E.B., 1998. Suggested classification of stream trophic state: distributions of temperate stream types by chlorophyll, total nitrogen, and phosphorus. *Water Research*, 32(5): 1455-1462.
- DOLEDEC S., CHESSEL D., 1987. Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. I. Description d'un plan d'observation complet par projection de variables. *Acta Oecologica*, 8(3): 403-426.
- DOLEDEC S., CHESSEL D., 1989. Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistiques. *Acta Oecologia*, 10(3): 207-212.
- DOLÉDEC S., CHESSEL D., 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology*, 31: 277-294.

- ECOBAG, 2005. *La Garonne dans son bassin*. Agence de l'eau Adour Garonne, Cahier Technique, Toulouse, 24 p.
- ELGER A., 2002. *Herbivorie et stratégies adaptatives des végétaux : étude expérimentale de la palatabilité des macrophytes aquatiques des zones humides fluviales*. Université de Lyon, Thèse de doctorat, Lyon, 197 p.
- ELGER A., BORNETTE G., BARRAT-SEGRETAIN M.-H., AMOROS C., 2004. Disturbances as a structuring factor of plant palatability in aquatic communities. *Ecology*, 85(2): 304-311.
- ENSMINGER I., HAGEN C., BRAUNE W., 2000. Strategies providing success in a variable habitat: I. Relationships of environmental factors and dominance of *Cladophora glomerata*. *Plant Cell Environ*, 23(10): 1119-1128.
- EPIDOR, 1998. *Eutrophisation. Définitions et Evaluations sur les cours d'eau du bassin versant de la Dordogne*. EPIDOR, Castelnaud-la-Chapelle, 33 p.
- ERVIN G.N., 2005. Spatio-temporally variable effects of a dominant macrophyte on vascular plant neighbors. *Wetlands*, 25(2): 317-325.
- FARE A., DUTARTRE A., REBILLARD J.P. (Eds.), 2001. *Les principaux végétaux aquatiques du Sud-Ouest de la France*, Agence de l'Eau Adour-Garonne 189 p.
- FARMER A.M., ADAMS M.S., 1989. A consideration of the problems of scale in the study of the ecology of aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 33(3-4): 177-189.
- FAYOLLE S., CAZAUBON A., COMTE K., FRANQUET E., 1998. The intermediate disturbance hypothesis : application of this concept to the response of epilithon in a regulated river (lower-Durance, southeastern France). *Archiv fur Hydrobiologie. Stuttgart*, 143(1): 57-77.
- FERREIRA M.T., MOREIRA I.S., 1999. River plants from an Iberian basin and environmental factors influencing their distribution. *Hydrobiologia*, 415(0): 101-107.
- FERRONI B.E., 1998. *Découpage en tronçons homogènes de la Garonne entre Muret et Malause en fonction des paramètres physiques*. Agence de l'eau Adour Garonne, Toulouse, 85 p.
- FERRONI B.E., 2000. *Suivi du développement des macrophytes sur la Garonne en aval de Toulouse*. Agence de l'eau Adour Garonne, Toulouse, 49 p.
- FRENCH T.D., CHAMBERS P.A., 1997. Reducing flow in the Nechako River (British Columbia, Canada): potential response of the macrophyte community. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 2247-2254.
- FRISSEL C.A., LISS W.J., WARREN C.E., HURLEY M.D., 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing stream in a watershed context. *Environmental Management*, 10: 199-214.
- GANTES H.P., CARO A.S., 2001. Environmental heterogeneity and spatial distribution of macrophytes in plain streams. *Aquatic Botany*, 70(3): 225-236.
- GARBAY C., GARBAY M., MULLER S., 2006. Using modeling to improve models. *Ecological Modelling*, 197(3-4): 303-319.
- GHOSH M., GAUR J.P., 1991. Regulatory influence of water current on algal colonization in an unshaded stream at Shillong (Meghalaya, India). *Aquatic Botany*, 40(1): 37-46.
- GHOSH M., GAUR J.P., 1998. Current velocity and the establishment of stream algal periphyton communities. *Aquatic Botany*, 60(1): 1-10.
- GIBSON D.J., ELY J.S., COLLINS S.L., 1999. The core-satellite species hypothesis provides a theoretical basis for Grime's classification of dominant, subordinate, and transient species. *Journal of Ecology*, 87(6): 1064-1067.
- GILVEAR D.J., BRAVARD J.P., 1993. Dynamique fluviale. In: *Hydrosystèmes fluviaux*. AMOROS C., PETTS G.E. (Eds.). Paris, Masson. Collection d'écologie, 24: 61-82.

- GODILLOT R., CAUSSADE B., AMEZIANE T., CAPBLANCQ J., 2001. Interplay between turbulence and periphyton in rough open-channel flow. *Journal of Hydraulic Research*, 39(3): 227-239.
- GOLTERMAN H.L., 1975. Chemistry. In: *River Ecology*. WHITTON B.A. (Ed.). Oxford, Blackwell: 39-80.
- GREEN J.C., 2005. Velocity and turbulence distribution around lotic macrophytes. *Aquatic Ecology*, V39(1): 01-10.
- GREEN J.C., 2006. Effect of macrophyte spatial variability on channel resistance. *Advances in Water Resources*, 29(3): 426-438.
- GREULICH S., BORNETTE G., 1999. Competitive abilities and related strategies in four aquatic plant species from an intermediately disturbed habitat. *Freshwater Biol*, 41(3): 493-506.
- GREULICH S., BORNETTE G., 2003. Being evergreen in an aquatic habitat with attenuated seasonal contrasts - a major competitive advantage? *Plant Ecology*, 167(1): 9-18.
- GRIME J.P., 1974. Vegetation classification by reference strategies. *Nature*, 250: 26-31.
- GRIME J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111: 1169-1194.
- GUERRI O., GENSOU D., MACE S., MOINOT F., 2003. *Evolution des herbiers de la rivière Dordogne entre le barrage du Sablier et Castillon-la-Bataille*. EPIDOR - Etablissement Public Territorial du Bassin de la Dordogne, Etudes et rapports, Castelnau-la-Chapelle, 19 p.
- GURNELL A.M., VAN OOSTERHOUT M.P., VLIET B.D., GOODSON J.M., 2006. Reach-scale interactions between aquatic plants and physical habitat: River Frome, Dorset. *River Research and Applications*, 22(6): 667-680.
- HACHE H., 2001. *Proposition d'un protocole d'observations des macrophytes aquatiques en grands cours d'eau*. Université François Rabelais, Rapport de DESS, Tours, 65 p.
- HANSKI I., 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 86: 210-221.
- HASLAM S.M., 1978. *River Plants: The macrophytic vegetation of watercourses*. Cambridge University Press, Cambridge, p.
- HASLAM S.M., 1997. *The River Scene. Ecology and cultural heritage*. Cambridge University Press, Cambridge, 344 p.
- HAURY J., 1992. *Les types éco-morphologiques des macrophytes. Intérêt pour la description et la compréhension de la végétation des cours d'eau*. In: 15ème conférence COLUMA, Versailles, 2-4 décembre 1992, A.N.P.P., III, 1039-1047.
- HAURY J., 1994. *Barrage de Rabondanges : Impact de l'augmentation du débit réservé sur les peuplements de macrophytes*. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, Rennes, 80 p.
- HAURY J., 1996. *Macrophytes des cours d'eau : bioindication et habitat piscicole*. Université de Rennes I, Thèse d'Habilitation à Diriger les Recherches, Rennes, 99 p.
- HAURY J., 2002. 3260 : Rivières des étages planitiaire à montagnard avec végétation du *Ranunculon fluitantis* et du *Callitricho-Batrachion*. Rivières eutrophes (d'aval) neutres à basiques, dominées par des Renoncules et des Potamots. In: *Habitats humides*. GAUDILLAT V., HAURY J., BARBIER B., PESCHADOUR F. (Eds.). Paris, La Documentation Française. Cahiers d'habitats Natura 2000 - Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire, 3: 215-218.
- HAURY J., BAGLINIERE J.L., 1996. Les macrophytes, facteur structurant de l'habitat piscicole en rivière à salmonidés. Etude de microrépartition sur un secteur végétalisé du Scorff (Bretagne-sud). *Cybium*, 20: 111-127.

- HAURY J., GOUESSE AIDARA L., 1999. Macrophyte cover and standing crop in the River Scorff and its tributaries (Brittany, northwestern France): scale, patterns and process. *Hydrobiologia*, V415(0): 109-115.
- HAURY J., PELTRE M.-C., 1993. Intérêts et limites des "indices macrophytes" pour qualifier la mésologie et la physico-chimie des cours d'eau : exemples armoricains, picards et lorrains. *Annales de Limnologie*, 29(3-4): 239-253.
- HAURY J., PELTRE M.-C., MULLER S., THIEBAUT G., TREMOLIERES M., DEMARS B., BARBE J., DUTARTRE A., DANIEL H., BERNEZ I., GUERLESQUIN M., LAMBERT E., 2000. *Les macrophytes aquatiques bioindicateurs des systèmes lotiques. Intérêts et limites des indices macrophytiques. Synthèse bibliographique des principales approches européennes pour le diagnostic biologique des cours d'eau*. UMR INRA-ENSA EQHC Rennes & CREUM-Phytoécologie Univ. Metz., Agence de l'Eau Artois-Picardie, 101 p.
- HAURY J., PELTRE M.C., MULLER S., TREMOLIERES M., BARBE J., DUTARTRE A., GUERLESQUIN M., 1996. Des indices macrophytiques pour estimer la qualité des cours d'eau français : premières propositions. *Ecologie*, 27(4): 79-90.
- HEARNE J.W., ARMITAGE P.D., 1993. Implications of the annual macrophytes growth cycle on habitats in rivers. *Regulated Rivers: Research & Management*, 8: 313-322.
- HEIDE (VAN DER) T., ROIJACKERS R.M.M., VAN NES E.H., PEETERS E.T.H.M., 2006. A simple equation for describing the temperature dependent growth of free-floating macrophytes. *Aquatic Botany*, 84(2): 171-175.
- HENRY C.P., AMOROS C., 1996. Are the banks a source of recolonization after disturbance: an experiment on aquatic vegetation in a former channel of the Rhône River. *Hydrobiologia*, 330(2): 151-162.
- HENRY C.P., AMOROS C., BORNETTE G., 1996. Species traits and recolonization processes after flood disturbances in riverine macrophytes. *Vegetatio*, 122(1): 13-27.
- HOLMES N.T.H., 1983. *Typing british rivers according to their flora*. Nature Conservation Committee, Peterborough, 194 p.
- HOLMES N.T.H., BOON P.J., ROWELL T.A., 1998. A revised classification system for British rivers based on their aquatic plant communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 8(4): 555-578.
- HYNES H.B.N. (Ed.) 1970. *The Ecology of Running Waters*. Liverpool, Liverpool University Press 555 p.
- IDESTAM-ALMQUIST J., KAUTSKY L., 1995. Plastic responses in morphology of *Potamogeton pectinatus* L. to sediment and above-sediment conditions at two sites in the northern Baltic proper. *Aquatic Botany*, 52(3): 205-216.
- ILLIES J., BOTOSANEANU L., 1963. Problèmes et méthodes de classification et de zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 12: 1-57.
- JADHAV R.S., BUCHBERGER S.G., 1995. Effects of vegetation on flow through free water surface wetlands. *Ecological Engineering*, 5(4): 481-496.
- JANAUER G.A., 1999. Macrophytes of the River Danube: a diversity study of the Austrian stretch. *Archiv für Hydrobiologie*, 11(3): 399-412.
- JANAUER G.A., 2003. Methods. *Archiv für Hydrobiologie Supplementband - Large Rivers*, 14(1-2): 9-16.
- JANAUER G.A., DOKULIL M.T., 2006. Macrophytes and algae in running waters. In: *Biological monitoring of rivers. Application and perspectives*. ZIGLIO G., M. S., FLAIM G. (Eds.). Chichester, Wiley: 89-109.

- JANAUER G.A., WYCHERA U., 2000. Biodiversity, succession and the functional role of macrophytes in the New Danube (Vienna, Austria). *Archiv für Hydrobiologie*, 135(1): 61-74.
- JARVELA J., 2002. Flow resistance of flexible and stiff vegetation: a flume study with natural plants. *Journal of Hydrology*, 269(1-2): 44-54.
- JARVELA J., 2005. Effect of submerged flexible vegetation on flow structure and resistance. *Journal of Hydrology*, 307(1-4): 233-241.
- JONES C.G., LAWTON J.H., SHACHAK M., 1994. Organisms as ecosystems engineers. *Oikos*, 69: 373-386.
- JONES C.G., LAWTON J.H., SHACHAK M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78(7): 1946-1957.
- JUNK W.J., BAYLEY P.B., SPARKS R.E., 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106: 110-127.
- KAENEL B.R., MATTHAEI C.D., UEHLINGER U., 1998. Disturbance by aquatic plant management in streams: Effects on benthic invertebrates. *Regulated Rivers: Research & Management*, 14(4): 341-356.
- KAUTSKY L., 1988. Life strategies of aquatic soft bottom macrophytes. *Oikos*, 53(1): 126-135.
- KEDDY P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2): 157-164.
- KEMP J.L., HARPER D.M., CROSA G.A., 2000. The habitat-scale ecohydraulics of rivers. *Ecological Engineering*, 16(1): 17-29.
- KHEDR A.H.A., EL-DEMERDASH M.A., 1997. Distribution of aquatic plants in relation to environmental factors in the Nile Delta. *Aquatic Botany*, 56(1): 75-86.
- KOHLER A., 1978. Methoden der Kartierung von Flora und Vegetation von Süßwasserbiotopen. *Landschaft und Stadt*, 10: 73-85.
- KUHAR U., GREGORC T., RENCELJ M., SRAJ-KRZIC N., GABERSCIK A., Distribution of macrophytes and condition of the physical environment of streams flowing through agricultural landscape in north-eastern Slovenia. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, In Press, Corrected Proof.
- LACHAVANNE J.B., JUGE R., PERFETTA J., 1995. Structure des peuplements de macrophytes. In: *Limnologie générale*. POURRIOT R., MEYBECK M. (Eds.). Paris, Masson. Collection d'écologie: 473-493.
- LAPLACE-TREYTURE C., 2004. *Dynamique des peuplements d'algues macrophytes en grands cours d'eau. Application à la Dordogne et à la Garonne. 2001-2004*. Université Bordeaux 3, Rapport de DESS, Bordeaux, 66 p.
- LARGE A.R.G., WADE P.M., PAUTOU G., AMOROS C., 1993. Producteurs et productions primaires. In: *Hydrosystèmes fluviaux*. AMOROS C., PETTS G.E. (Eds.). Paris, Masson. Collection d'écologie, 24: 107-124.
- LAVOREL S., GARNIER E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct Ecology*, 16(5): 545-556.
- LEE J.K., ROIG L.C., JENTER H.L., VISSER H.M., 2004. Drag coefficients for modeling flow through emergent vegetation in the Florida Everglades. *Ecological Engineering*, 22(4-5): 237-248.
- LEHMANN A., CASTELLA E., LACHAVANNE J.B., 1997. Morphological traits and spatial heterogeneity of aquatic plants along sediment and depth gradients, Lake Geneva, Switzerland. *Aquatic Botany*, 55(4): 281-299.
- LIM P., MASTRORILLO S., 2005. *Fragmentation des populations de poisson dans le bassin de la Garonne*. ECOBAG Programme de recherche, Cahier technique, 11-13 p.
- LODGE D.M., 1991. Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquatic Botany*, 41(1-3): 195-224.

- LOPEZ F., GARCIA M.H., 2001. Mean flow and turbulence structure of open-channel flow through non-emergent vegetation. *Journal of hydraulic engineering*, 127(5): 392-402.
- LUTHER H., 1949. Vorschlag zu einer ökologischen Grundeinteilung der Hydrophyten. *Acta Botanica Fennica*, 44: 1-15.
- LYTLE D.A., POFF N.L., 2004. Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 97-100.
- MADSEN J.D., CHAMBERS P.A., JAMES W.F., KOCH E.W., WESTLAKE D.F., 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia*, 444: 71-84.
- MADSEN T.V., ENEVOLDSEN H.O., JORGENSEN T.B., 1993. Effects of water velocity on photosynthesis and dark respiration in submerged stream macrophytes. *Plant, Cell and Environment*, 16(3): 317-322.
- MADSEN T.V., WARNCKE E., 1983. Velocities of currents around and within submerged aquatic vegetation. *Archiv für Hydrobiologie*, 97(3): 389-394.
- MALTCHIK L., PEDRO F., 2001. Responses of Aquatic Macrophytes to Disturbance by Flash Floods in a Brazilian Semiarid Intermittent Stream1. *BIOTROPICA*, 33(4): 566-572.
- MASSON J., 1998. *Bassin de la Garonne. Chute de Tuilières sur la Dordogne: Demande de concession*. Electricité De France, Etude d'impact sur l'environnement., Paris, 88 p.
- MATTHAEI C.D., GUGGELBERGER C., HUBER H., 2003. Local disturbance history affects patchiness of benthic river algae. *Freshwater Biology*, 48(9): 1514-1526.
- MCCREARY N.J., 1991. Competition as a mechanism of submersed macrophyte community structure. *Aquatic Botany*, 41(1-3): 177-193.
- MCCUNE B., MEFFORD M.J., 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Gleneden Beach, U.S.A., MjM Software Design.
- MCREA D.E., 2005. *The effects on macrophytes on flow velocity in the Dordogne at Gardonne, South-West France*. University of Glasgow, Rapport de de Master, 42 p.
- MELZER A., 1999. Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiologia*, 395-396(0): 181-190.
- MICHALET R., BROOKER R.W., CAVIERES L.A., KIKVIDZE Z., LORTIE C.J., PUGNAIRE F.I., VALIENTE-BANUET A., CALLAWAY R.M., 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, 9(7): 767-773.
- MUOTKA T., VIRTANEN R., 1995. The stream as a habitat templet for bryophytes: species' distributions along gradients in disturbance and substratum heterogeneity. *Freshwater Biology*, 33(2): 141-160.
- NADEN P., RAMESHWARAN P., MOUNTFORD O., ROBERTSON C., 2006. The influence of macrophyte growth, typical of eutrophic conditions, on river flow velocities and turbulence production. *Hydrological Processes*, 20(18): 3915-3938.
- NADEN P.S., RAMESHWARAN P., VIENOT P., 2004. *Modelling the influence of instream macrophytes on velocity and turbulence*. In: Fifth International Symposium on Ecohydraulics. Aquatic Habitats: Analysis & Restoration, Madrid, IAHR, 2, 1118-1122.
- NAVRATIL O., 2005. *Débit de pleins bords et géométrie hydraulique : une description synthétique de la morphologie des cours d'eau pour relier le bassin versant et les habitats aquatiques*. Institut National Polytechnique de Grenoble, Thèse de doctorat, Lyon, 233 p.
- NILSSON C., 1987. Distribution of stream-edge vegetation along a gradient of current velocity. *Journal of Ecology*, 75: 513-522.
- OKSANEN J., KINDT R., LEGENDRE P., O'HARA B., 2005. VEGAN: Community Ecologist Package. Oulu, Finland, University of Oulu.

- OTHONIEL C., 2006. *La croissance du biofilm photosynthétique : un indicateur du statut trophique des rivières ?* Université Bordeaux 1, Thèse de Doctorat, Bordeaux, 305 p.
- PARLEMENT EUROPEEN, 2000. *Directive 2000/60/CE du Parlement européen et du conseil du 23 octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau.* Communauté Européenne, Journal Officiel, Bruxelles, 72 p.
- PARLEMENT EUROPEEN, 2000. *Directive 2000/60/CE du Parlement européen et du conseil du 23 octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau.* 72 p.
- PARSONS M., THOMS M.C., 2006. Hierarchical patterns of physical-biological associations in river ecosystems. *Geomorphology*, 89(1-2): 127-146.
- PETERSON C.G., 1996. Response of benthic algal communities to natural physical disturbances. In: *Algal Ecology - Freshwater Benthic Ecosystems*. STEVENSON R.J., BOTHWELL M.L., LOWE R.L. (Eds.). San Diego, Academic Press: 375-402.
- PETIT F., GOB F., HOUBRECHTS G., ASSANI A.A., 2005. Critical specific stream power in gravel-bed rivers. *Geomorphology*, 69(1-4): 92-101.
- PICKETT S.T.A., WHITE P.S. (Eds.), 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. New York, Academic Press 472 p.
- POFF N.L., 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 16(2): 391-409.
- POFF N.L., HART D.D., 2002. How dams vary and why it matters for the emerging science of dam removal. *Bioscience*, 52(8): 659-668.
- PRESTON C.D., 1995. *Ponweeds of Great Britain and Ireland*. Botanical Society of the British Isles, London, 352 p.
- PRESTON C.D., CROFT J.M., 1997. *Aquatic plants in Britain and Ireland*. Harley Books, Colchester, 365 p.
- PUIJALON S., BORNETTE G., 2004. Morphological variation of two taxonomically distant plant species along a natural flow velocity gradient. *New Phytologist*, 163(3): 651-660.
- PUIJALON S., BORNETTE G., 2006. Phenotypic plasticity and mechanical stress: biomass partitioning and clonal growth of an aquatic plant species. *American Journal of Botany*, 93: 1090-1099.
- PUIJALON S., BORNETTE G., SAGNES P., 2005. Adaptations to increasing hydraulic stress: morphology, hydrodynamics and fitness of two higher aquatic plant species. *Journal of Experimental Botany*, 56(412): 777-786.
- PUSTELNIK G., 1980. *Etude cartographique des herbiers de la Dordogne entre Argentat et Mauzac*. Conseil supérieur de la pêche, Délégation régionale Midi-Pyrénées, Institut d'études et de recherches coordonnées sur le bassin de la Dordogne, Castelnau-la-Chapelle, 14 p.
- R-DEVELOPMENT-CORE-TEAM, 2005. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria.
- RASCHKE R.L., RUSANOWSKI P.C., 1984. Aquatic macrophyton plant collection methods and laboratory analyses. In: *Ecological Assessment of Macrophyton: Collection, Use, and Meaning of Data*. DENNIS W.M., ISORN B.G. (Eds.). Philadelphia: 16-27.
- RATTRAY M.R., HOWARD-WILLIAMS C., BROWN J.M.A., 1991. Sediment and water as sources of nitrogen and phosphorus for submerged rooted aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 40(3): 225-237.
- REA T.E., KARAPATAKIS D.J., GUY K.K., PINDER III J.E., MACKEY JR. H.E., 1998. The relative effects of water depth, fetch and other physical factors on the development of macrophytes in a small southeastern US pond. *Aquatic Botany*, 61(4): 289-299.

- REBILLARD J.P., ROIGNANT F., FERRONI J.M., DUTARTRE A., 2003. Travaux expérimentaux sur l'herbier de renoncules aquatiques d'Entraygues sur Truyère. *Revue de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne*, 86: 23-28.
- REBOUILLAT J.P., 1979. *Données sédimentologiques sur les alluvions du lit mineur de la Dordogne entre Brivezac et Pessac*. Ministère de l'Environnement et du Cadre de Vie, Direction départementale de l'Agriculture de la Dordogne, Sarlat, 22 p.
- RESH V.H., BROWN A.V., COVICH A.P., GURTZ L.H.W., MINSHALL G.W., REICEM S.R., SHELDON A.L., WALLACE J.B., WISSMAR R.C., 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 7: 443-455.
- RHODE K., 1991. Intra- and interspecific interactions in low density populations in resource-rich habitats. *Oikos*, 60: 91-104.
- RIIS T., BIGGS B.J.F., 2001. Distribution of macrophytes in New Zealand streams and lakes in relation to disturbance frequency and resource supply - A synthesis and conceptual model. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 35(2): 255-267.
- RIIS T., BIGGS B.J.F., 2003. Hydrologic and hydraulic control of macrophyte establishment and performance in streams. *Limnology and Oceanography*, 48(4): 1488-1497.
- RIIS T., BIGGS B.J.F., FLANAGAN M., 2004. Colonisation and temporal dynamics of macrophytes in artificial stream channels with contrasting flow regimes. *Archiv für Hydrobiologie*, 159(1): 77-95.
- RIIS T., SAND-JENSEN K., LARSEN S.E., 2001. Plant distribution and abundance in relation to physical conditions and location within Danish stream systems. *Hydrobiologia*, 448: 217-228.
- RIIS T., SAND-JENSEN K., VESTERGAARD O., 2000. Plant communities in lowland Danish streams: Species composition and environmental factors. *Aquatic Botany*, 66(4): 255-272.
- RODIER J., 1984. *L'analyse de l'eau. Eaux naturelles, eaux résiduaires, eaux de mer*. Dunod, Paris, 1365 p.
- RODRIGUEZ S., VERGON J.P., 1996. *Guide pratique de détermination générique des algues macroscopiques d'eau douce*. DIREN Franche-Comté, Rapport pour le compte du Ministère de l'Environnement, Besançon, 110 p.
- SAND-JENSEN K., 1998. Influence of submerged macrophytes on sediment composition and nearbed flow in lowland streams. *Freshwater Biology*, 39(4): 663-679.
- SAND-JENSEN K., 2003. Drag and reconfiguration of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, 48(2): 271-283.
- SAND-JENSEN K., BORUM J., 1991. Interactions among phytoplankton, peryphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany*, 41: 137-175.
- SAND-JENSEN K., PEDERSEN O., 1999. Velocity gradients and turbulence around macrophyte stands in streams. *Freshwater Biology*, 42(2): 315-328.
- SAS INSTITUTE, 1999. SAS System. Cary, NC, U.S.A.
- SCHEFFER M., BAKEMA A.H., WOLTERBOER F.G., 1993. MEGAPLANT: a simulation model of the dynamics of submerged plants. *Aquatic Botany*, 45(4): 341-356.
- SCHMIEDER K., WERNER S., BAUER H.-G., 2006. Submersed macrophytes as a food source for wintering waterbirds at Lake Constance. *Aquatic Botany*, 84(3): 245-250.
- SCHUTTEN J., DAINTY J., DAVY A.J., 2005. Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. *Journal of Ecology*, 93(3): 556-571.
- SCULTHORPE C.D., 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold, London, 610 p.
- SPENCE D.H.N., CHRYSAL J., 1970. Photosynthesis and zonation of freshwater macrophytes. I. Depth distribution and shade tolerance. *New Phytologist*, 69(1): 205-215.
- SPSS, 2000. SYSTAT. Chicago, U.S.A.

- STANFORD J.A., WARD J.V., 1993. An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor. *Journal of the North American Benthological Society*, 12: 48-60.
- STATZNER B., RESH V.H., ROUX A.L., 1994. The synthesis of long-term ecological research in the context of concurrently developed ecological theory: design of a research strategy for the Upper Rhine River and its floodplain. *Freshwater Biology*, 31(3): 253-263.
- STEIGER J., CORENBLIT D., 2000. *Dynamique fluviale de la Garonne toulousaine*. Agence de l'eau Adour Garonne, Les études de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, Toulouse, 201 p.
- STEPHAN U., GUTKNECHT D., 2002. Hydraulic resistance of submerged flexible vegetation. *Journal of Hydrology*, 269(1-2): 27-43.
- STEVENSON R.J., 1996. The stimulation and drag of current. In: *Algal Ecology - Freshwater Benthic Ecosystems*. STEVENSON R.J., BOTHWELL M.L., LOWE R.L. (Eds.). San Diego, Academic Press: 321-340.
- STRAHLER A.N., 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union*, 38: 913-920.
- SUREN A.M., SMART G.M., SMITH R.A., BROWN S.L.R., 2000. Drag coefficients of stream bryophytes: experimental determinations and ecological significance. *Freshwater Biology*, 45(3): 309-317.
- SYMOENS J.J. (Ed.) 1988. *Vegetation of inland waters*. Handbook of vegetation science. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers 378 p.
- TER BRAAK C.J.F., 1986. Canonical Correspondence Analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5): 1167-1179.
- THIOULOUSE J., CHESSEL D., DOLEDEC S., OLIVIER J.M., 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, 7(1): 75-83.
- THIRB H.H., BENSON-EVANS K., 1982. The effect of different current velocities on the red alga *Lemanea* in a laboratory stream. *Archiv für Hydrobiologie*, 96(1): 65-72.
- THIRB H.H., BENSON-EVANS K., 1985. The effect of water temperature, current velocities and suspended solids on the distribution, growth and seasonality of *Lemanea fluviatilis* (C. Ag.), Rhodophyta, in the River Usk and other South Wales rivers. *Hydrobiologia*, 127: 63-78.
- THOMPSON R., TOWNSEND C., 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, 75(2): 476-484.
- TISON J., 2006. *Utilisation de la modélisation neuronale de des caractéristiques des communautés diatomiques pour la bio-évaluation de l'état écologique des cours d'eau et l'accompagnement de leur restauration*. Université Bordeaux I, Thèse de Doctorat, Bordeaux, 139 p.
- TITUS J., GOLDSTEIN R.A., ADAMS M.S., MANKIN J.B., O'NEILL R.V., WEILER P.R., SHUGART H.H., BOOTH R.S., 1975. A Production Model for *Myriophyllum spicatum* L. *Ecology*, 56(5): 1129-1138.
- TOWNSEND C.R., 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 8: 36-50.
- TUTIN E.D., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A., VALENTINE D.H., WALTERS S.M., WEBB D.A. (Eds.), 1964-1980. *Flora Europea*. Cambridge, England, Cambridge University Press p.
- USHERWOOD J.R., ENNOS A.R., BALL D.J., 1997. Mechanical and anatomical adaptations in terrestrial and aquatic buttercups to their respective environments. *Journal of Experimental Botany*, 48(7): 1469-1475.

- VANNOTE R.L., MINSHALL G.W., CUMMINS K.W., SEDELL J.R., CUSHING C.E., 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- WARD J.V., 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 8(1): 2-8.
- WARD J.V., STANFORD J.A., 1983a. The intermediate-disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. In: *Dynamic of lotic ecosystems*. FONTAINE T.D., BARTELL S.H. (Eds.). Ann Arbor, Ann Arbor Science: 347-356.
- WARD J.V., STANFORD J.A., 1983b. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In: *Dynamic of lotic ecosystems*. FONTAINE T.D., BARTELL S.H. (Eds.). Ann Arbor, Ann Arbor Science: 29-42.
- WARD J.V., STANFORD J.A., 1995. The serial discontinuity concept: extending the model to floodplain rivers. *Regulated Rivers: Research & Management*, 10(159-168).
- WASSON J.G., CHANDESRI A., PELLA H., BLANC L., 2002. *Définition des Hydro-écorégions française métropolitaine. Approche régionale de l'atypologie des eaux courantes et éléments pour la définition des peuplements de référence d'invertébrés*. Cemagref, Rapport final, Lyon, 190 p.
- WESTLAKE D.F., 1975. Macrophytes. In: *River Ecology*. WHITTON B.A. (Ed.). Oxford, Blackwell. Studies in Ecology, 2: 106-128.
- WETZEL R.G., 1988. Water as an environment for plant life. In: *Vegetation of inland waters*. SYMOENS J.J. (Ed.). Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. Handbook of vegetation science, 1: 1-30.
- WHARTON G., COTTON J.A., WOTTON R.S., BASS J.A.B., HEPPELL C.M., TRIMMER M., SANDERS I.A., WARREN L.L., 2006. Macrophytes and suspension-feeding invertebrates modify flows and fine sediments in the Frome and Piddle catchments, Dorset (UK). *Journal of Hydrology*, 330(1-2): 171-184.
- WHITTON B.A., 1975a. Algae. In: *River Ecology*. WHITTON B.A. (Ed.). Oxford, Blackwell: 81-105.
- WHITTON B.A. (Ed.) 1975b. *River Ecology*. Studies in ecology. Oxford, Blackwell 725 p.
- WIEGLEB G., 1984. A study of habitat conditions of the macrophytic vegetation in selected river systems in western Lower Saxony (Federal Republic of Germany). *Aquatic Botany*, 18(4): 313-352.
- WIEGLEB G., 1988. Analysis of flora and vegetation in rivers: concepts and applications. In: *Vegetation of inland waters*. SYMOENS J.J. (Ed.). Dordrecht, Kluwer: 311-340.
- WILCOCK R.J., CHAMPION P.D., NAGELS J.W., CROKER G.F., 1999. The influence of aquatic macrophytes on the hydraulic and physico-chemical properties of a New Zealand lowland stream. *Hydrobiologia*, 416(0): 203-214.
- WILLBY, 2000. Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. *Freshwater Biology*, 43: 43-74.
- WILLBY, 2001. Inter-relationships between standing crop, biodiversity and trait attributes of hydrophytic vegetation in artificial waterways. *Freshwater Biology*, 46: 883-902.
- WILLIAMS G.P., 1983. Paleohydrological methods and some examples from Swedish fluvial environments. *Geografiska Annaler*, 65A(3-4): 227-243.
- WOLFER S.R., VAN NES E.H., STRAILE D., 2006. Modelling the clonal growth of the rhizomatous macrophyte *Potamogeton perfoliatus*. *Ecological Modelling*, 192(1-2): 67-82.
- WRIGHT J.F., HILEY P.D., HAM S.F., BERRIE A.D., 1981. Comparison of three mapping procedures developed for river macrophytes. *Freshwater Biology*, 11: 369-379.
- WRIGHT R.M., MCDONNELL A.J., 1986. Macrophyte growth in shallow streams: biomass model. *Journal of Environmental Engineering*, 112(5): 967-982.

LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX

Liste des figures :

Figure 1 : Détermination des rangs de cours d'eau d'après Strahler (Strahler 1957)	6
Figure 2 : Déterminisme des phytocénoses dans les cours d'eau français.....	10
Figure 3 : Intermediate Disturbance Hypothesis d'après Connell (1978).....	16
Figure 4 : Relations saisonnières entre le coefficient de rugosité et les débits d'une rivière de plaine à forte densité de macrophytes (redessiné d'après Dawson 1988).....	25
Figure 5 : Les différentes échelles de l'habitat constituent autant de filtres pour les espèces et influencent leur distribution et leur abondance (d'après Poff 1997).....	29
Figure 6 : Emboîtement d'échelles spatiales et paramètres contrôlant la distribution des macrophytes (d'après Barendregt & Bio 2003).....	30
Figure 7 : Schéma bilan du protocole d'échantillonnage choisi pour conduire une analyse spatio-temporelle du système macrophytes en grands cours d'eau.....	33
Figure 8 : Schéma de station étudiée grâce à la technique des points contacts.....	36
Figure 9 : Section en travers d'un cours d'eau et points relevés au tachéomètre.....	45
Figure 10 : Points de mesures des vitesses de courant au sein de chaque individu.....	47
Figure 11: Localisation des stations étudiées.....	48
Figure 12 : Les barrages de la Dordogne.....	53
Figure 13 : Fonctionnement de la confluence Garonne/Tarn et de la retenue de Malause et localisation des stations de Lamagistère et de Castelsarrasin.	56
Figure 14 : Modèle de croissance de Gompertz.....	67
Figure 15 : ACP réalisée sur les données environnementales physiques estivales (de 2003 à 2005) de l'ensemble des stations échantillonnées.....	74
Figure 16 ACP réalisée sur les données environnementales chimiques de l'ensemble des campagnes estivales (de 2003 à 2005) sur toutes les stations.....	78
Figure 17 : Variations amont aval sur la Dordogne et la Garonne des principaux paramètres chimiques (nitrate, nitrite et orthophosphate) et de la température, de 2003 à 2005.	80
Figure 18 : Notes d'IBMR moyennes (notes estivales de 2003 à 2005) sur les huit stations...84	
Figure 19 : Répartition du nombre moyen de taxons relevés sur chaque station durant l'ensemble des campagnes juin-septembre de 2003 à 2005.....	86
Figure 20 : Boxplot des taux de recouvrement relevés sur l'ensemble des campagnes estivales de 2003-2005.....	88
Figure 21 : Analyse en Composantes Principales inter-sites sur 50 relevés récoltés sur les huit stations durant les périodes estivales de 2003 à 2005 (juin-septembre)..	90
Figure 22 : Analyse de co-inertie couplant une ACP sur les assemblages de macrophytes et une ACP sur les paramètres environnementaux.....	94

Figure 23 : Analyse de co-inertie couplant une ACP sur les assemblages de macrophytes et une ACP sur les paramètres environnementaux.....	96
Figure 24 : Variabilité inter-transects des moyennes des taux de recouvrement des 4 groupes taxinomiques prélevés (phanérogames, algues, bryophytes et ptéridophytes) ainsi que des taux de recouvrement totaux sur les 8 stations échantillonnées.	98
Figure 25 : Variabilité inter-transects des moyennes de 7 variables physiques (largeur moyenne, vitesse moyenne, profondeur moyenne et pourcentage de chaque type de substrat) sur les 8 stations échantillonnées.....	100
Figure 26 : Pourcentage de points contacts colonisés selon les différentes classes de profondeur considérées, pour les différentes stations.	108
Figure 27 : Comparaison de 4 traits mesurés sur <i>Ranunculus fluitans</i> lors de deux campagnes différentes et à deux profondeurs distinctes.....	116
Figure 28 : Comparaison de 4 traits mesurés sur <i>Myriophyllum spicatum</i> lors de deux campagnes différentes et à deux profondeurs distinctes.	120
Figure 29: Analyse en Composantes Principales réalisée sur les taux de recouvrement des différentes espèces de macrophytes phanérogames relevés à Gardonne sur les points contacts de 2003 à 2005.....	122
Figure 30 : Analyse en Composantes Principales réalisée sur les taux de recouvrement des différents taxons d'algues relevés à Gardonne sur les points contacts lors des relevés de 2003 à 2005.....	124
Figure 31 : Evolution des taux de recouvrement des principaux taxons de phanérogames (<i>Myriophyllum spicatum</i> , <i>Ranunculus fluitans</i> , <i>Potamogeton nodosus</i> et <i>Sparganium emersum</i>) et d'algues (<i>Cladophora sp.</i> , <i>Thorea ramosissima</i>) relevés sur Gardonne entre avril 2004 et juillet 2005.	126
Figure 32 : Analyse en Composantes Principales réalisée sur les variables physico-chimiques mesurées à Gardonne lors des relevés de 2003 à 2005.....	128
Figure 33 Analyse de co-inertie couplant une ACP sur les assemblages de phanérogames et une ACP sur les paramètres environnementaux.....	130
Figure 34 : Analyse de co-inertie couplant une ACP sur les assemblages d'algues et une ACP sur les paramètres environnementaux.....	130
Figure 35 : Variations des débits (source : Banque Hydro) et des taux de recouvrements (algues et phanérogames cumulées) à Gardonne entre avril 2004 et juillet 2005.....	132
Figure 36 : Variations de la température de l'eau (sources : Agence de l'Eau Adour Garonne) à Gardonne entre avril 2004 et juillet 2005.....	132
Figure 37 : Taux de recouvrement estivaux moyens des principales espèces d'algues (en orange), de phanérogames (en vert) et de bryophytes (en bleu) de 2000 à 2005.....	134
Figure 38 : Analyse en Composantes Principales dans le plan 1-2 réalisée sur 19 relevés physico-chimiques des étés 2000 à 2005.....	136
Figure 39 : Chronique des débits de 2000 à 2005 associée aux taux de points contacts colonisés durant les mois d'août de ces 6 années.....	138
Figure 40 : Exemple de <i>Ranunculus fluitans</i> ancrée dans une anfractuosités d'un substrat type « dalle ».....	143
Figure 41 : Phases de croissance du biofilm (d'après Biggs 1996b).	148

Figure 42 : Illustration des zones échantillonnées et des répartitions de vitesses et de profondeurs à Gardonne (octobre 2004), obtenu à l'aide de l'ADCP.....	152
Figure 43 : Modèle présentant les stratégies des plantes aquatiques aux extrémités de gradient de ressources et de perturbations (d'après Riis & Biggs 2001)	156
Figure 44 : Déterminisme des communautés macrophytiques en grands cours d'eau.....	172
Figure 45 : Détermination du débit de plein bord sur la station de Gardonne.	178
Figure 46 : Hauteurs d'eau moyennes (H) relevées à Gardonne en fonction des débits (Q en m ³ .s ⁻¹).....	180
Figure 47 : Reconstitution des hauteurs d'eau moyennes (H en m) en fonction des débits (Q en m ³ .s ⁻¹) à Gardonne (avec et sans végétation).....	180
Figure 48 : Reconstitution des vitesses moyennes en fonction des débits sur la station de Gardonne.....	183
Figure 49 : Partie aval du maillage sur la station de Gardonne.....	184
Figure 50 : Partie aval du maillage sur la station de Gardonne, et coefficients de frottement associés.....	184
Figure 51 : Profil en travers des vitesses sur le transect le plus aval en mars.....	186
Figure 52 : Profil en travers des vitesses sur le transect le plus aval en novembre.....	186
Figure 53 : Champs de vitesses calculés avec un coefficient de Strickler uniforme.	188
Figure 54 : Champs de vitesses calculés avec des coefficients de Strickler modulés en fonction de la végétation.	188
Figure 55 : A gauche : Evolution des vitesses en fonction des différentes positions longitudinales au sein d'une plante et selon différentes profondeurs. A droite : forme associée de la plante dans la colonne d'eau.	190
Figure 56 : Les différentes courbes de tarage utilisées à la station de Gardonne	194
Figure 57 : Variations du coefficient de détermination R ² en fonction de la durée de la mémoire considérée pour le calcul des valeurs moyennes des différents paramètres hydrauliques.	200
Figure 58 : Calcul des paramètres a et K obtenus par régression linéaire à partir de l'équation (3).....	205
Figure 59 : Calcul du paramètre b obtenu à partir de l'équation (4).....	205
Figure 60 : Taux de recouvrement par les phanérogames observés (carrés bleus) et simulés (courbe noire), ainsi que les déviations dues aux contraintes hydrologiques (courbe rouge) et les débits correspondant (courbe grise).....	208
Figure 61 : Variations du coefficient de détermination R ² en fonction de la durée de la mémoire considérée pour le calcul des valeurs moyennes des pourcentages de surface où la vitesse dépasse 1 m.s ⁻¹	215

Liste des tableaux :

Tableau 1 : Les différentes échelles de temps et les processus géomorphologiques et biologiques associés.....	31
Tableau 2 : Traits biologiques testés et modalités associées.....	40
Tableau 3 : Traits associés à chaque espèce de phanérogames relevée	40
Tableau 4: Synthèse des caractéristiques des huit stations étudiées obtenues à partir des campagnes de mai à octobre de 2003, 2004 et 2005.....	54
Tableau 5 : Caractéristiques physiques moyennes des deux cours d'eau étudiés.....	74
Tableau 6 : Caractéristiques chimiques moyennes des deux cours d'eau étudiés.	76
Tableau 7 : Résultats des ANOSIM réalisées à partir des taux de recouvrement estivaux (entre 2003 et 2005) de couples de stations.....	88
Tableau 8 : Coefficients de corrélation entre les taux de recouvrement par les plantes différent significativement entre les transects, et les paramètres physiques.....	103
Tableau 9 : Résultats des régressions logistiques visant à modéliser la présence de végétation en fonction de la profondeur, de la distance à la rive, des vitesses de courant et du substrat.	107
Tableau 10 : Résultats de la régression logistique sur les différents traits.....	112
Tableau 11 : Résultats du test de Wilcoxon-Mann-Whitney sur les mesures de 8 traits biologiques dans deux classes de profondeur chez <i>Ranunculus fluitans</i>	116
Tableau 12 : Résultats du test de Wilcoxon-Mann-Whitney sur les mesures de 8 traits biologiques dans deux classes de profondeur chez <i>Myriophyllum spicatum</i>	120
Tableau 13 : Caractéristiques physiques des extrémités du gradient transversal, et traits biologiques inter- et intra-spécifiques associés.....	152
Tableau 14 : Données hydrauliques et biologiques sur Gardonne des campagnes de mars et novembre 2005.....	185
Tableau 15 : Coefficients de Strickler associés à chaque indice d'abondance de végétation.....	187
Tableau 16 : Dimensions moyennes des plantes récoltées selon leur zone de prélèvement.	190
Tableau 17 : Vitesses et débits seuils de mise en mouvement du substrat, estimés à partir de l'équation (9) en fonction de différents diamètres des éléments du substrat.	211
Tableau 18 : Puissances et débits seuils de mise en mouvement du substrat, estimés à partir de l'équation (10) en fonction de différents diamètres des éléments du substrat.	211
Tableau 19 : Puissances et débits seuils de mise en mouvement du substrat, estimés à partir de l'équation (11) en fonction de différents diamètres des éléments du substrat.	212
Tableau 20 Puissances et débits seuils de mise en mouvement du substrat, estimés à partir de l'équation (12) en fonction de différents diamètres des éléments du substrat.	212

ANNEXES

Annexe 1 : Validation de la méthode des points contacts

Annexe 2 : Liste d'espèces relevées sur les 8 stations de la Garonne et de la Dordogne de 2000 à 2005

Annexe 3 : Fiches de présentation des stations

Annexe 4 : Listes floristiques antérieures de la Dordogne et de la Garonne

Annexe 5 : Caractéristiques morphologiques et écologiques des deux espèces de macrophytes les plus abondantes sur la Dordogne et la Garonne : *Ranunculus fluitans* Lam. et *Myriophyllum spicatum* L

Annexe 6 : Reconstitution des débits naturels

Annexe 7 : Evolution des herbiers de la Dordogne avant et après la crue du printemps 2001

Annexe 8 : Bilan des valorisations scientifiques et techniques

Annexe 9: BREUGNOT E., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., HAURY J., Macrophyte local distribution and consequences on sampling methods in large river. *Hydrobiologia*. (Soumis)

Annexe 1 :
Validation de la méthode des points contacts



Figure 1 : Morphologie des feuilles des différentes espèces testées

Tableau 1 : Pourcentages de végétation récoltés par rapport à la végétation réellement présente

	<i>Ranunculus fluitans</i>	<i>Myriophyllum spicatum</i>	<i>Potamogeton nodosus</i>	<i>Sparganium emersum</i>	Toutes espèce confondues
Recouvrement de 0 à 5 % et d'abondance 1	20	20	35	50	31,25
Recouvrement de 5 à 25 % et d'abondance 2	60	84	56	68	67
Recouvrement de 25 à 50 % et d'abondance 3	80	68	90	100	84,6
Recouvrement de 50 à 75 % et d'abondance 4	68	100	100	93	90,3
Recouvrement de 75 à 100 % et d'abondance 5	96	90	85	Pas de prélèvement	90,3
Toutes abondances confondues	77,8	69,2	64,7	72,5	72,1

But :

La méthode des points contacts, déjà utilisée et validée dans des études antérieures (Haury 1982, Haury & Gouesse Aidara 1999) sur de petits cours d'eau, n'a été que peu utilisée en grands cours d'eau. L'essentiel des prélèvements de notre étude ayant été réalisé par cette méthode, il était donc nécessaire de connaître son efficacité dans notre milieu d'étude ainsi que sur les communautés végétales les plus fréquentes.

Des herbiers de compositions et d'abondances différentes ont servi à cette vérification méthodologique. Les espèces majoritaires ont été testées : herbiers à *Ranunculus fluitans*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton nodosus*, *Sparganium emersum*. Ces espèces présentent l'avantage d'avoir des morphologies relativement différentes. Les feuilles de *R. fluitans* et *M. spicatum* sont capillaires tandis que celles de *P. nodosus* sont entières et présentent donc certainement une meilleure prise pour le râteau. Enfin les feuilles *S. emersum* sont entières mais en forme de lanière.

Méthode :

Les tests ont été effectués sur la station de Gardonne. La richesse spécifique et l'abondance de végétation de cette station permettent de tester l'efficacité de la méthode sur différentes espèces. De plus, la turbidité y est particulièrement faible et facilite les observations directes de la végétation.

Les prélèvements ont été effectués sur des herbiers préalablement identifiés et localisés par observation directe et/ou par l'intermédiaire d'une caméra étanche. L'abondance et la nature des espèces relevées sur le râteau ont ensuite été comparée à la végétation réellement en place.

Ces tests ont été réalisés sur 6 herbiers de chaque espèce précédemment citée, et de chaque classe d'abondance.

Résultats

La comparaison de la végétation prélevée au râteau à celle réellement présente (Tableau 1) permet de conclure à une bonne représentation des échantillons d'abondance supérieure ou égale à 2 (plus de 83%). Ce résultat est conforme à des tests effectués précédemment sur la Charente. Cependant les espèces faiblement abondantes sont assez mal représentées (seulement 31% de plantes prélevées en moyenne).

Il n'y a pas comme on le supposait de différences importantes entre des espèces aux morphologies contrastées. On remarque cependant que *S. emersum* est bien prélevé malgré une morphologie simple, sans ramifications et des feuilles en lanières peu susceptibles d'être accrochées par le râteau. Ceci est certainement dû à sa faible résistance à l'arrachage, contrairement à des espèces comme *R. fluitans*.

Discussion/Limite :

Ce test permet donc de conclure que la méthode des points contacts est performante. Elle permet d'une part un relevé globalement fidèle à la végétation en place et d'autre part de réaliser des prélèvements relativement rapides et avec un matériel restreint. Il faut toutefois noter la faible représentation des espèces de petite taille ou faiblement abondantes. On n'a pas testé ici l'efficacité de la méthode sur des bryophytes ou sur des algues filamenteuses mais on peut supposer que les résultats seraient moins bons qu'avec de grandes phanérogames. S'agissant de ces espèces sous-représentées, une prospection à pied des zones peu profondes permet généralement de compléter l'inventaire floristique.

Ce test a été effectué en été (période classique des relevés) dans des conditions de vitesses de courant relativement faibles et de forte colonisation. Ces prélèvements certainement moins représentatifs lors de forts courants, ne sont donc pas effectués si les conditions de débits et de vitesses ne sont pas favorables (trop élevées).

HAURY J., 1982. Quelques méthodes d'étude de la végétation macrophytique en écosystème dulçaquicole courant - Application au réseau hydrographique du Scorff- Bretagne. *Sciences Agronomiques Rennes*, 1982-2: 17-33.

HAURY J., GOUESSE AIDARA L., 1999. Macrophyte cover and standing crop in the River Scorff and its tributaries (Brittany, northwestern France): scale, patterns and process. *Hydrobiologia*, V415(0): 109-115.

Annexe 2 :
Liste d'espèces relevées sur les 8 stations de la
Garonne et de la Dordogne de 2000 à 2005

LI : Lalinde, M : Mouleydier, G : Gardonne, R : Roques, P : Portet, C : Castelsarrasin, Lm : Lamagistère, B : Boé.

	Dordogne			Garonne				
	LI	M	G	R	P	C	Lm	B
Algues								
CLA.SPX	<i>Cladophora sp.</i>	Kützing	X	X	X	X	X	X
DIA.SPX	<i>Diatoma sp.</i>	Bory de St Vincent		X	X	X	X	X
Fragilaria	<i>Fragilaria sp.</i>		X	X	X	X	X	
HIL.SPX	<i>Hildenbrandia rivularis</i>	Nardo		X	X	X	X	
HYI.SPX	<i>Hydrodictyon reticulatum</i>	Roth	X		X	X	X	X
LEA.SPX	<i>Lemanea gr. Fluviatilis</i>	Bory de St Vincent	X	X	X			
LYN.SPX	<i>Lyngbia sp.</i>	C. Agardh					X	X
MEL.SPX	<i>Melosira sp.</i>	C. Agardh	X	X	X	X	X	X
MIC.SPX	<i>Micropora sp.</i>	Thuret	X	X	X	X		X
MON.SPX	<i>Monostruma sp.</i>	Thuret			X			
MOU.SPX	<i>Mougeotia sp.</i>		X	X		X		
OED.SPX	<i>Oedogonium sp.</i>	Link	X	X	X	X	X	X
OSC.SPX	<i>Oscillatoria sp.</i>	Vaucher		X	X	X	X	X
RHI.SPX	<i>Rhizoclonium sp.</i>	Kützing	X	X	X	X	X	
SPI.SPX	<i>Spirogyra sp.</i>	Link		X	X	X	X	X
STI.SPX	<i>Stigeoclonium sp.</i>	Link		X	X	X	X	
STI.TEN	<i>Stigeoclonium tenue</i>	Link		X	X		X	
THO.SPX	<i>Thorea ramissosima</i>	Bory de St Vincent			X		X	X
TRI.SPX	<i>Tribonema sp.</i>	Derbès & Solier					X	
ULO.SPX	<i>Ulothrix sp.</i>	Kützing	X	X	X	X	X	
VAU.SPX	<i>Vaucheria sp.</i>	C. Agardh		X	X	X	X	X
Bryophytes -Mousses								
AMB.FLU	<i>Amblystegium fluviatile</i>	Loeske		X	X			
AMB.RIP	<i>Amblystegium riparium</i>	Hedw.		X	X	X		
CIN.RIP	<i>Cinclidotus riparius</i>	(Web. & Mohr) Arnott				X	X	
CIN.SPX	<i>Cinclidotus sp.</i>				X			
FIS.SPX	<i>Fissidens sp.</i>			X				
FON.ANT	<i>Fontinalis antipyretica</i>	Hedw	X	X	X	X	X	
OCT.FON	<i>Octodiceras fontanum</i>	(La Pyl.) Lindberg	X	X	X	X	X	
RHYRIP	<i>Rhynchostegium riparioides</i>	Hedw.	X			X		
Ptérédophytes								
AZO.FIL	<i>Azolla filiculoides</i>	lam.	X		X	X	X	
Organismes hétérotrophes								
SPT.SPX	<i>Sphaerotilus sp.</i>				X			

		Dordogne			Garonne				
		LI	M	G	R	P	C	Lm	B
Phanérogames - Hydrophytes									
CAL.OBT	<i>Callitriche obtusangula</i> Le Gall			X					
CAL.PLA	<i>Callitriche platycarpa</i> Kützing			X					
CER.DEM	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	X	X	X	X		X	X	X
EGE.DEN	<i>Egeria densa</i> Planch Michx			X					
ELO.CAN	<i>Elodea canadensis</i>		X	X					
LEM.GIB	<i>Lemna gibba</i> L.				X		X		
LEM.MIN	<i>Lemna minor</i> L.	X		X		X	X	X	X
MYR.SPI	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	X	X	X	X	X	X	X	X
NAJ.MAR	<i>Najas marina</i> L.	X	X	X			X		X
NUP.LUT	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sibth. & Sm.			X					
POT.CRI	<i>Potamogeton crispus</i> L.		X	X	X		X		
POT.GRA	<i>Potamogeton gramineus</i> L.		X	X					
POT.NOD	<i>Potamogeton nodosus</i> Poiret		X	X	X	X	X	X	X
POT.PEC	<i>Potamogeton pectinatus</i> L.		X	X	X	X	X	X	
POT.PER	<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	X		X					
RAN.FLU	<i>Ranunculus fluitans</i> Lam.	X	X	X	X	X	X	X	
SPA.EML	<i>Sparganium emersum</i> Rehman		X	X				X	
SPR.POL	<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleiden	X		X			X	X	
VAL.SPI	<i>Vallisneria spiralis</i> L.				X		X	X	X
ZAN.PAL	<i>Zannichellia palustris</i> L.								X
Phanérogames - Hélophytes									
BER.ERE	<i>Berula erecta</i> (Huds.) Coville		X			X			
CAR.SPX	<i>Carex</i> sp.		X	X				X	
LEE.ORY	<i>Leersia oryzoides</i> L.		X	X					
LUD.SPX	<i>Ludwigia</i> sp.			X			X	X	
LYT.SAL	<i>Lythrum salicaria</i> L.		X	X			X	X	
MEN.AQU	<i>Mentha aquatica</i> L.	X	X						
NAS.OFF	<i>Nasturtium officinale</i> sl R. Br.		X	X					
PHA.ARU	<i>Phalaris arundinacea</i> L.		X	X			X	X	
POL.HYD	<i>Polygonum hydropiper</i> L. fo. Aq.		X	X			X	X	
ROR.AMP	<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser		X	X			X		
ROR.SYL	<i>Rorippa sylvestris</i> L. Besser		X	X			X	X	
SCI.LAC	<i>Scirpus lacustris</i> L.		X	X					
SOA.DUL	<i>Solanum dulcamara</i> L.		X			X	X		
SPA.ERE	<i>Sparganium erectum</i> L.		X	X					

Annexe 3 :
Fiches de présentation des stations

► Présentation de la station



Nom de la station : GARDONNE

Cours d'eau : Dordogne

Longueur de la station : 240 m

Largeur moyenne : 113 m

Nombre de profils : 5

Occupation des rives :

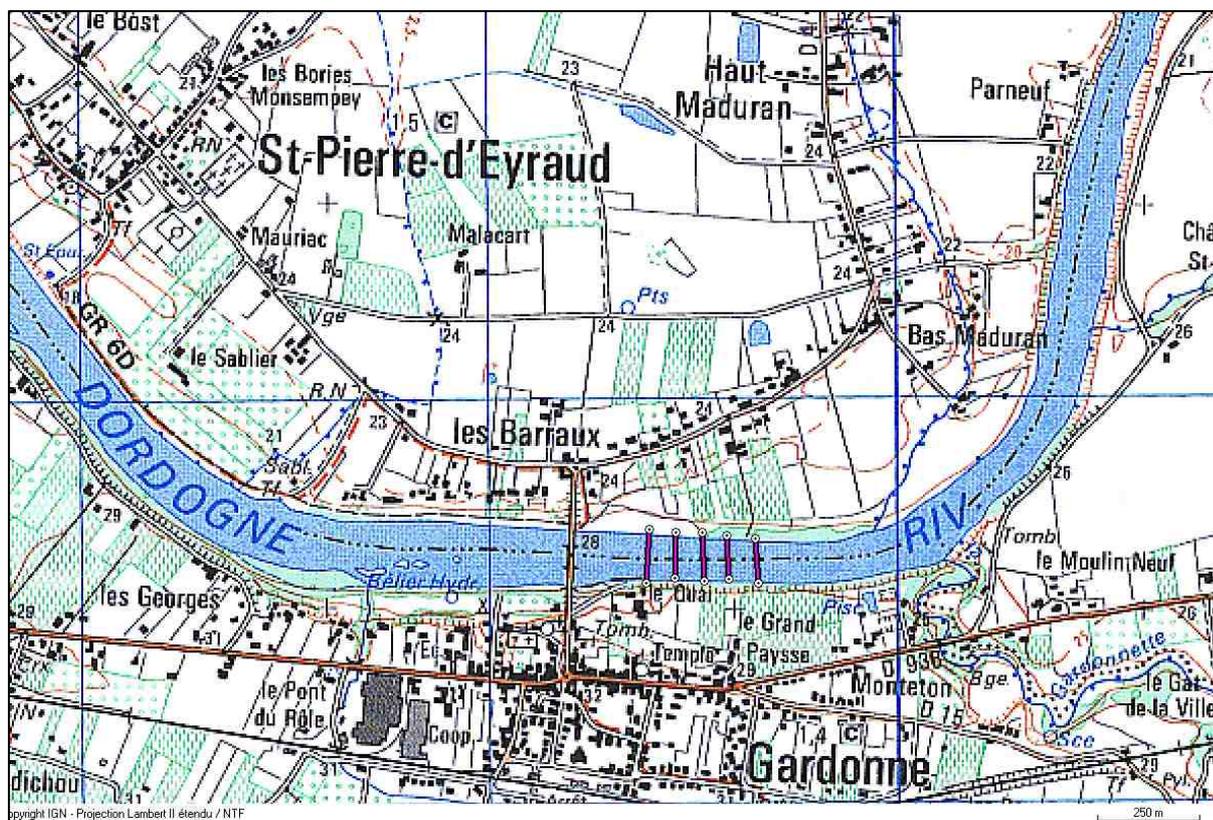
Rive droite : agglomération de Gardonne / cultures

Rive gauche : cultures

N° station RNB : O5047000

N° station Hydro : P5420010

► Implantation des profils sur la station



— Profils transversaux

➤ **Présentation de la station**



Nom de la station : MOULEYDIER

Cours d'eau : Dordogne

Longueur de la station : 230 m

Largeur moyenne : 100 m

Nombre de profils : 5

Occupation des rives :

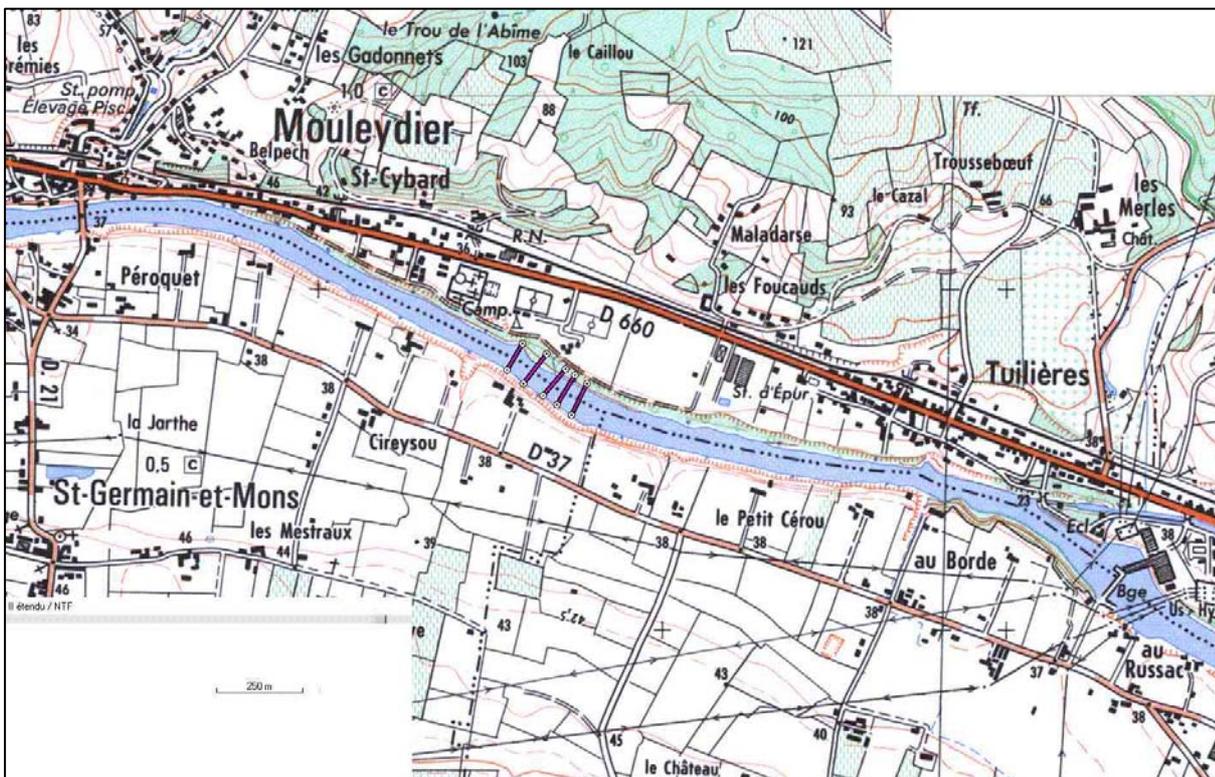
Rive droite : camping / cultures

Rive gauche : cultures et peupleraie

N° station RNB : 05047600

N° station Hydro : P5140010

➤ **Implantation des profils sur la station**



— Profils transversaux

► Présentation de la station



Nom de la station : LALINDE

Cours d'eau : Dordogne

Longueur de la station : 100 m

Largeur moyenne : 180 m

Nombre de profils : 3

Occupation des rives :

Rive droite : agglomération de Lalinde

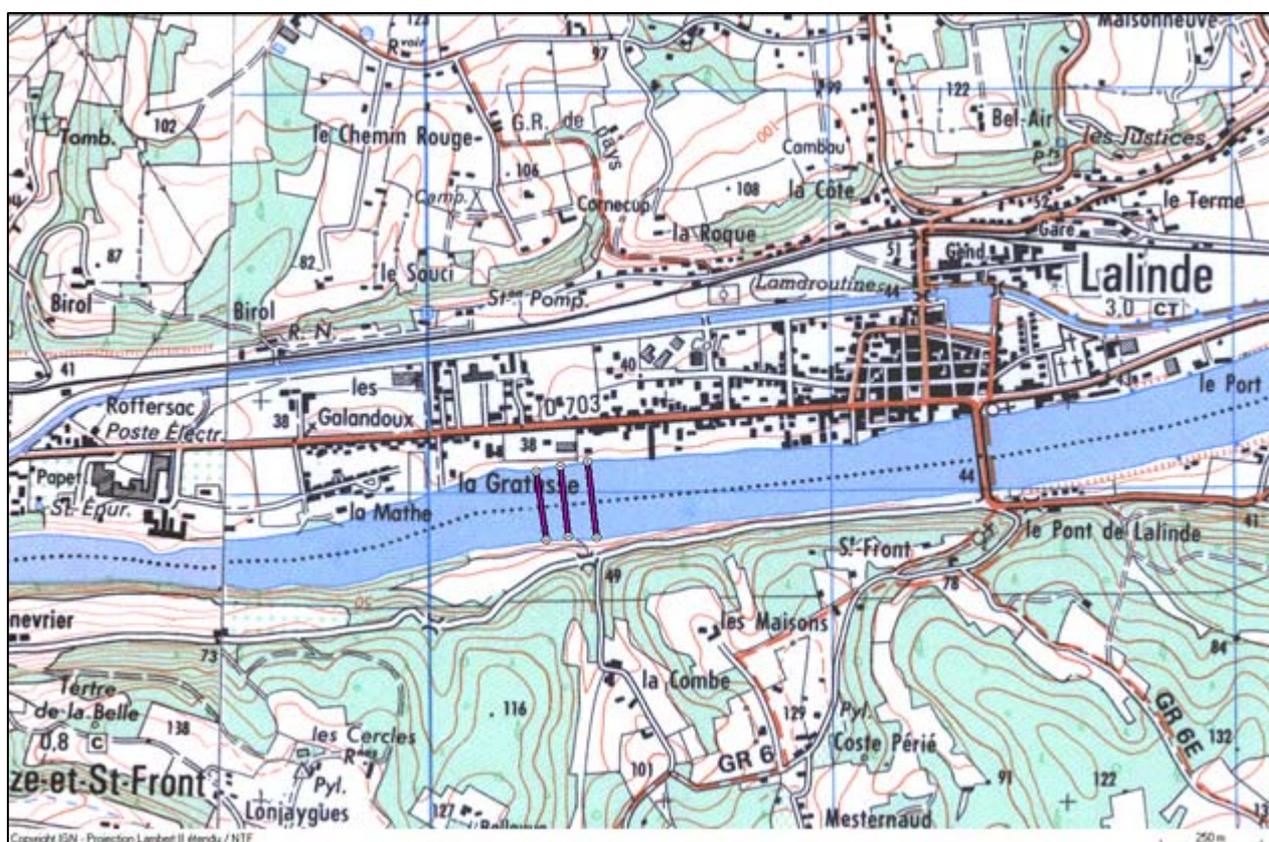
Rive gauche : cultures

N° station RNB : O5048210

N° station Hydro : P5000010

(En amont à Trémolat)

► Implantation des profils sur la station



— Profils

➤ **Présentation de la station**



Nom de la station : BOE

Cours d'eau : Garonne

Longueur de la station : 140 m

Largeur moyenne : 100 m

Nombre de profils : 3

Occupation des rives :

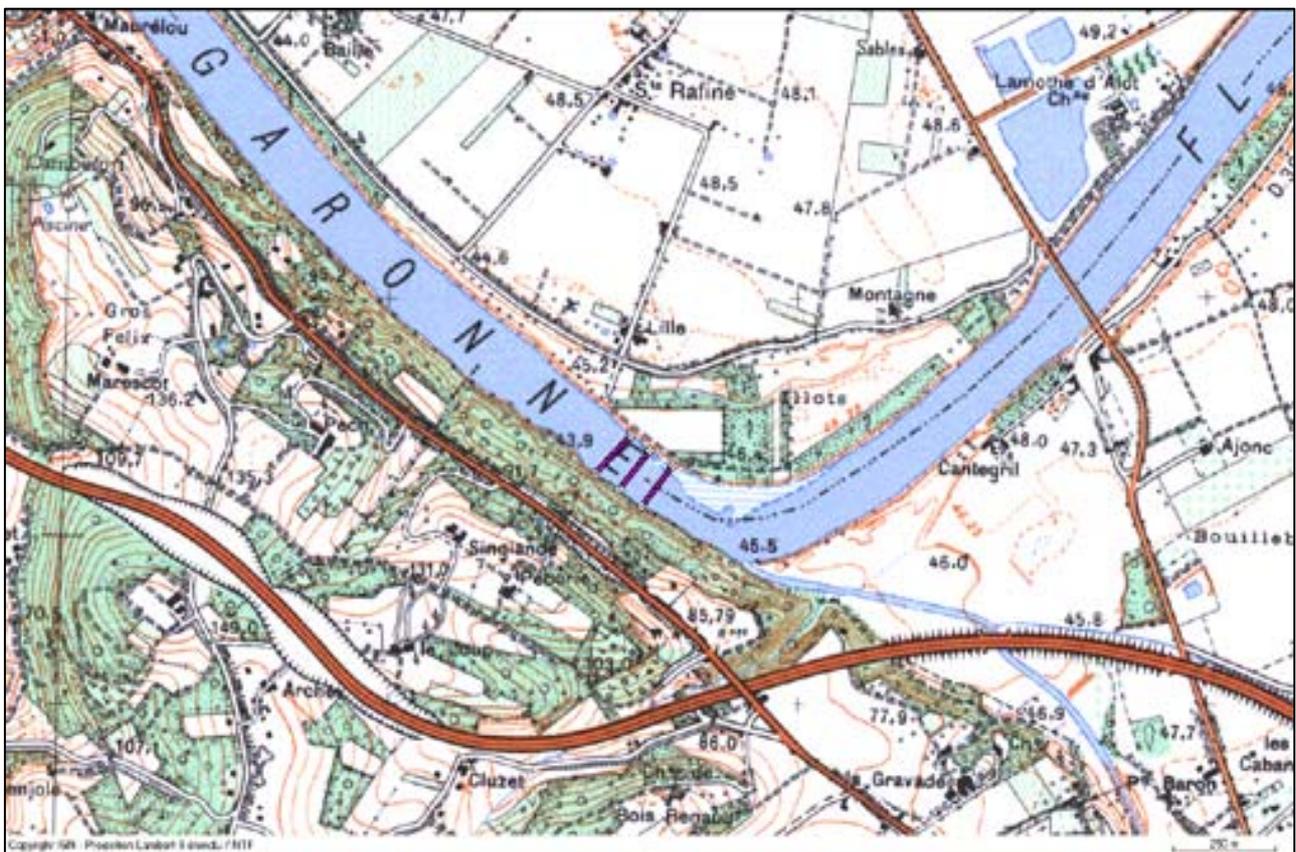
Rive droite : peupleraie / cultures

Rive gauche : forêt

N° station RNB : 05113000

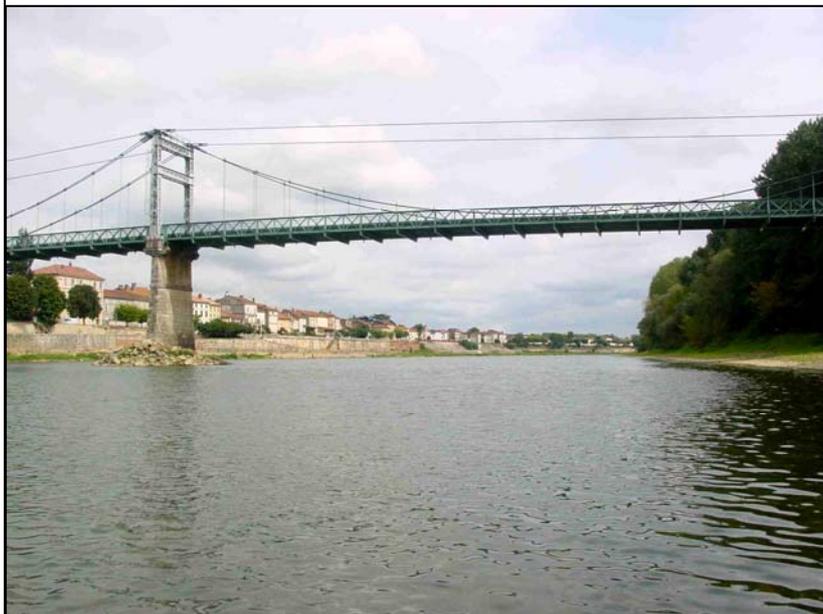
N° station Hydro : O6140010 +
O6372510

➤ **Implantation des profils sur la station**



Profils transversaux

► Présentation de la station



Nom de la station : LAMAGISTERE

Cours d'eau : Garonne

Longueur de la station : 140 m

Largeur moyenne : 150 m

Nombre de profils : 3

Occupation des rives :

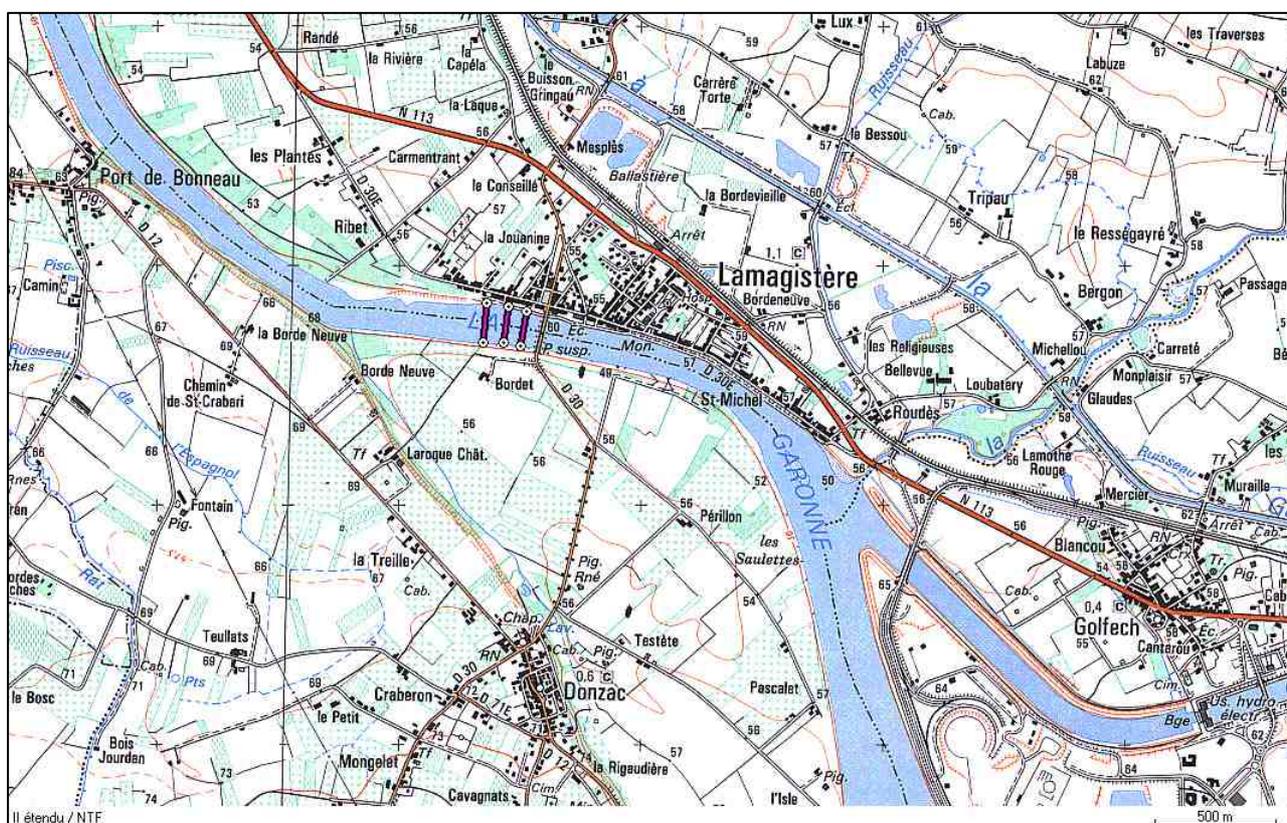
Rive droite : agglomération de Lamagistère

Rive gauche : peupleraie

N° station RNB : 05117000

N° station Hydro : O6140010

► Implantation des profils sur la station



— Profils transversaux

➤ **Présentation de la station**



Nom de la station : CASTELSARRASIN

Cours d'eau : Garonne

Longueur de la station : 120 m

Largeur moyenne : 120 m

Nombre de profils : 3

Occupation des rives :

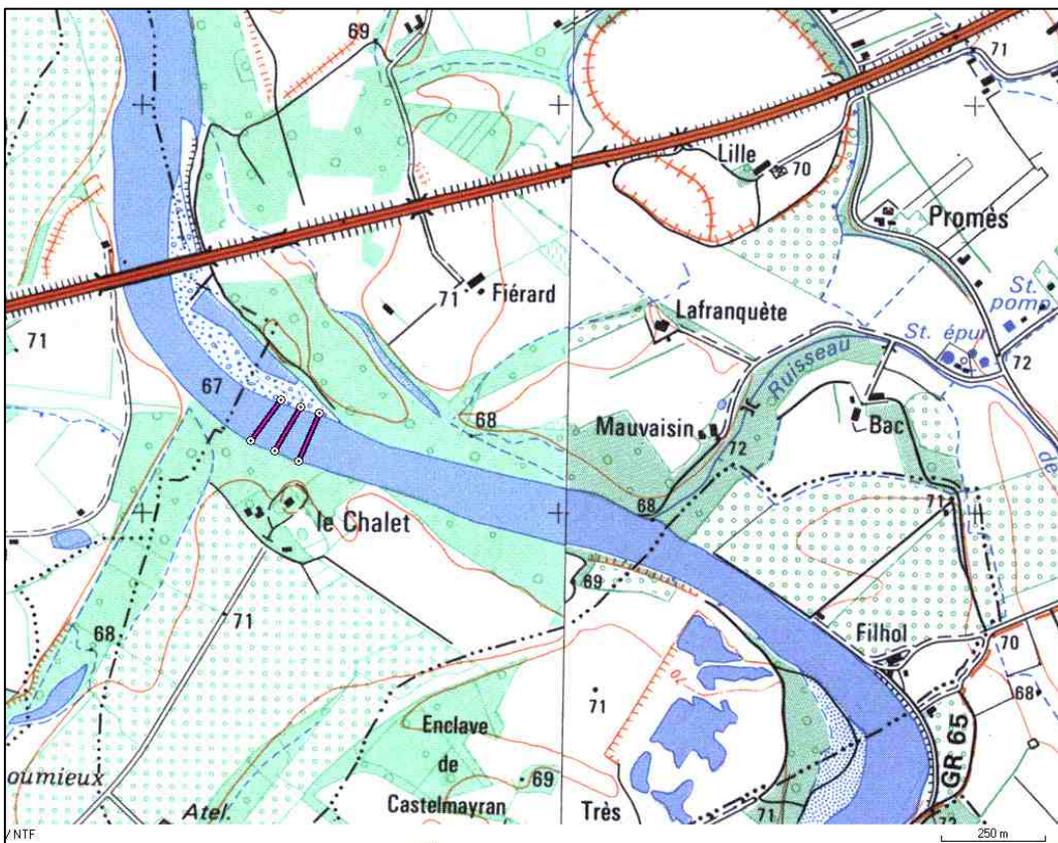
Rive droite : peupleraie / cultures

Rive gauche : peupleraie / cultures

N° station RNB : 05152000

N° station Hydro : O2620010

➤ **Implantation des profils sur la station**



— Profils transversaux

➤ Présentation de la station



Nom de la station : EMPALOT

Cours d'eau : Garonne

Longueur de la station : 110 m

Largeur moyenne : 180 m

Nombre de profils : 3

Occupation des rives :

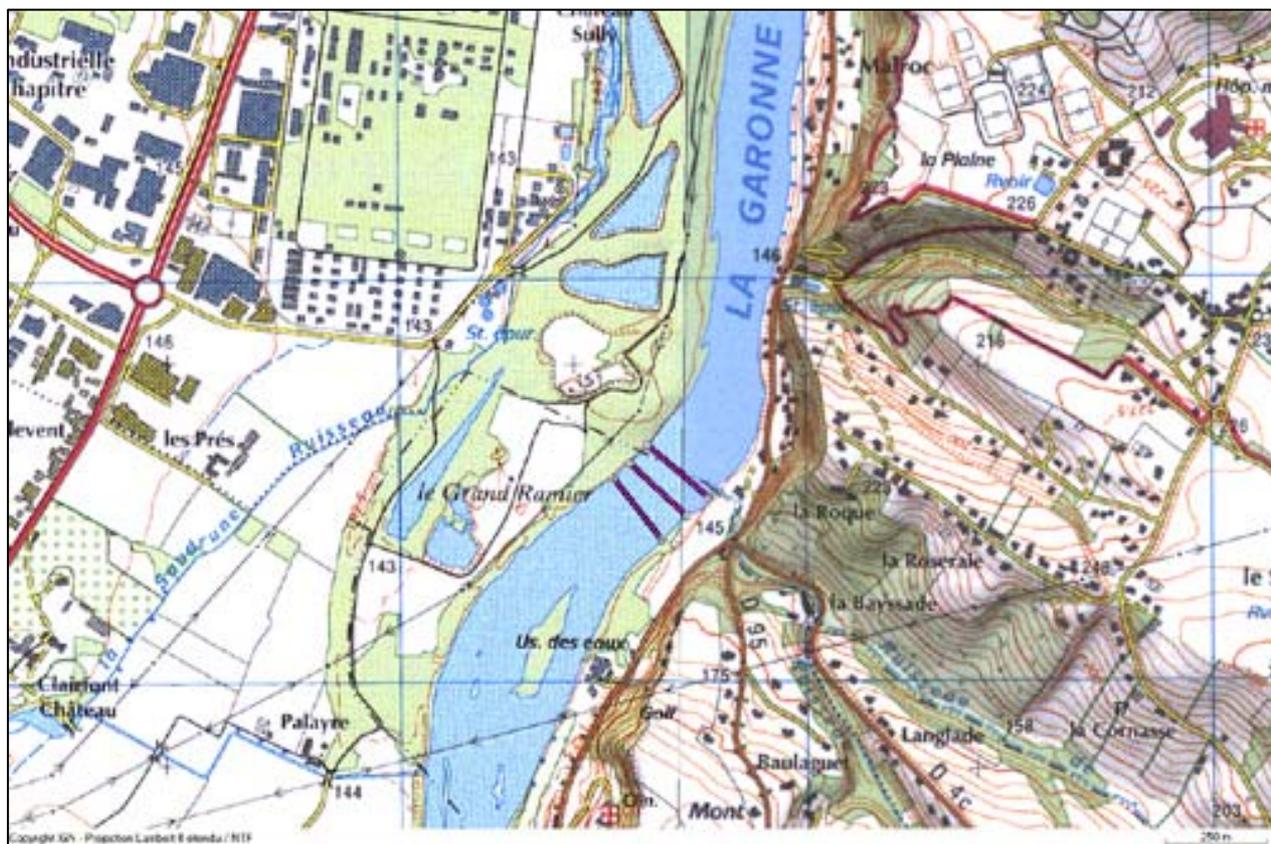
Rive droite : habitations / forêt

Rive gauche : forêt

N° station RNB : 05163290

N° station Hydro : O61900010

➤ Implantation des profils sur la station



— Profils transversaux

➤ Présentation de la station



Nom de la station : ROQUES

Cours d'eau : Garonne

Longueur de la station : 130 m

Largeur moyenne : 110 m

Nombre de profils : 3

Occupation des rives :

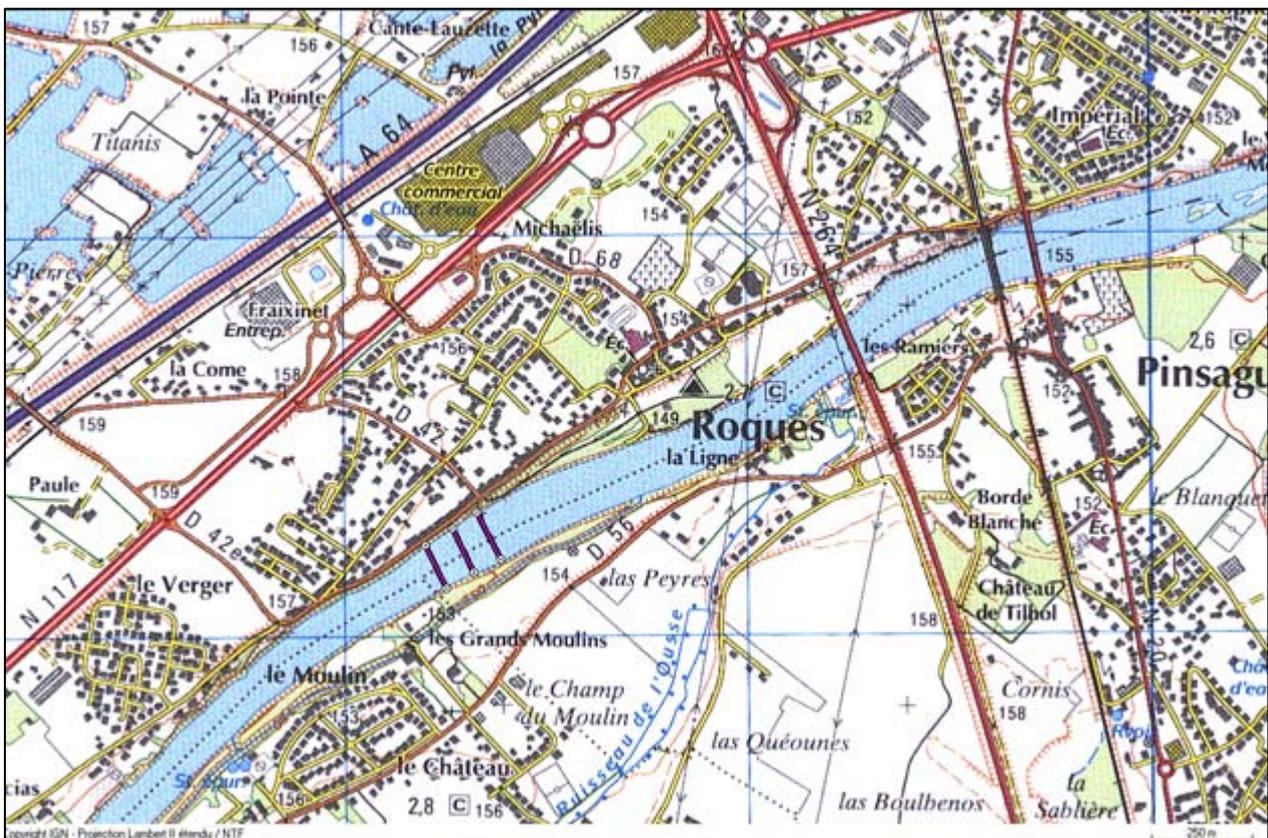
Rive droite : forêt

Rive gauche : habitations / forêt

N° station RNB : 05174000

N° station Hydro : O61900010 +
O1712510

➤ Implantation des profils sur la station



— Profils transversaux

Annexe 4 :
Listes floristiques antérieures
de la Dordogne et la Garonne

En 1977 (Cemagref 1982), 2000, et 2001 (Guerri *et al.* 2003) sur la Dordogne et sur la Garonne en 1997 (Cazagnes 1997), 1998 (Ferroni 1998) et 1999 (Ferroni 2000)

	Dordogne			Garonne		
	1977	2000	2001	1997	1998	1999
Phanérogames						
<i>Callitriche sp.</i>	X		X			
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	X			X	X	X
<i>Ceratophyllum submersum</i> L.	X	X	X			
<i>Egeria densa</i> Planch Michx		X	X			
<i>Elodea canadensis</i>		X	X		X	X
<i>Lemna minor</i> L.	X		X		X	X
<i>Ludwigia grandiflora</i>		X	X		X	X
<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	X		X			
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	X	X	X	X	X	X
<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	X					
<i>Najas marina</i> L.	X	X	X		X	X
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sibth. & Sm.	X	X	X			X
<i>Phalaris arundinacea</i> L.				X		
<i>Potamogeton crispus</i> L.	X	X	X			X
<i>Potamogeton lucens</i> L.	X	X	X			
<i>Potamogeton nodosus</i> Poiret	X	X	X	X	X	X
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.		X	X	X	X	X
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	X	X	X			
<i>Ranunculus fluitans</i> Lam.	X	X	X	X	X	X
<i>Sparganium emersum</i> Rehman		X	X	X	X	X
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleiden	X					
<i>Vallisneria spiralis</i> L.		X	X			
Bryophytes						
<i>Amblystegium riparium</i> Hedw.	X					
<i>Brachythecium rivulare</i> B.,S.&G.	X					
<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw	X					
<i>Rhynchostegium riparioides</i> (Hedw.) Card.	X					
Ptéridophytes						
<i>Azolla filiculoides</i> lam.						X
Algues						
Algues filamenteuses					X	X
<i>Cladophora sp.</i> Kützing	X					
<i>Hildenbrandia rivularis</i> Nardo	x					
<i>Lemanea gr. Fluviatilis</i> Bory de St Vincent	X					
<i>Microspora sp.</i> Thuret	X					
<i>Oedogonium sp.</i> Link	X					
<i>Vaucheria sp.</i> C. Agardh	X					

Annexe 5 :

Caractéristiques morphologiques et écologiques des deux espèces de macrophytes les plus abondantes sur la Dordogne et la Garonne

Ranunculus fluitans Lam. et *Myriophyllum spicatum* L.

Ranunculus fluitans Lam.¹

Renoncule flottante

- **Classification :**

Embranchement : Spermatophytes

Sous-embranchement : Angiospermes

Classe : Dicotylédones

Famille : Ranunculaceae

- **Morphologie**

Hydrophyte fixée, submergée qui peut atteindre 6 m de long. Ses feuilles capillaires mesurent généralement plus de 8 cm et sont fortement ramifiées. Espèce à grande plasticité morphologique.

Les fleurs blanches de diamètre environ 2cm, s'épanouissent au-dessus de l'eau de mai à août et donnant des akènes à bec court.

- **Mode de propagation** : la reproduction sexuée reste limitée. On observe une grande faculté de bouturage qui constitue le principal moyen de multiplication.

- **Écologie**

Espèce typique des eaux courantes à très courantes. Elle peut en effet supporter des vitesses de 2 m.s^{-1} mais son préférendum se situe autour de $0,30 \text{ m.s}^{-1}$. Sa profondeur d'implantation est variable de 0,2 m jusqu'à 3m. La température semble jouer un rôle important. *R. fluitans* se développe dans les eaux de forte conductivité. Héliophile, cette espèce affectionne les eaux claires. Elle est tolérante à la pollution mais disparaît dès que les eaux deviennent turbides. On la trouve dans des eaux neutres à basiques, méso à eutrophes. Sa distribution est souvent contrôlée par la recherche d'un substrat stable, grossier. La floraison correspond au maximum de la biomasse végétale. Pérenne, elle passe l'hiver sous forme de patches compacts ancrés dans le substrat grâce aux racines abondantes développées au niveau des nœuds.

- **Particularité**

Absence de feuilles flottantes : cependant durant l'été 2004 sur la Dordogne, de rares formes prostrées semi-émergées dans les zones marginales et avec des feuilles légèrement différenciées, ont été observées (photo ci-contre).



Myriophyllum spicatum L.¹

Myriophylle en épis

- **Classification :**

Embranchement : Phanérogames

Sous-embranchement :

Angiospermes

Classe : Dicotylédones

Famille : Haloragaceae



- **Morphologie**

Hydrophyte fixée, glabre et rhizomateuse, elle est submergée, excepté l'inflorescence. Elle mesure de 20 à 80 cm de long (jusqu'à 150 cm) présentant un enracinement relativement superficiel. Sa tige peut atteindre plus de 3 mètres de long. Les feuilles capillaires sont disposées en verticilles, par 4, en général. Chacune est ensuite divisée en fine lanière comprenant de 13 à 35 segments. Les fleurs sont verticillées en épi (fleurs aux pétales rougeâtres) et apparaissent de juin à août.

- **Mode de propagation :** multiplication végétative par fragmentation de tiges très compétitive, et production de bourgeons axillaires, plus rarement, reproduction sexuée par graine.

- **Écologie**

Espèce subcosmopolite assez commune en France aussi bien en rivières, qu'en canaux ou en plans d'eau. Elle se développe dans des eaux neutres à basiques, souvent calcaires, méso-eutrophes à eutrophes. On la trouve dans des profondeurs de 0,5 à 3 m de profondeur est très dépendante de l'éclairement et possède une vaste amplitude thermique (eurytherme) de développement. Elle est présente dans les milieux courants ou stagnants, affectionnant les substrats sablo-graveleux plutôt qu'argilo-limoneux. Elle supporte bien les eaux polluées. C'est une espèce compétitive qui tolère généralement bien les perturbations. Pérenne, elle est souvent réduite à son système hypogé (racinaire et rhizome) en hiver

¹ Sources :

COOK D.K., 1990. *Aquatic plant book*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, 228 p.

DE LANGHE J.E., DELVOSALLE L., DUVIGNEAUD J., LAMBINON J., VANDEN BERGHEN C., 1983. *Nouvelle flore de la Belgique du Gand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines*. Editions du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, 1016 p.

FARE A., DUTARTRE A., REBILLARD J.P., 2001. *Les principaux végétaux aquatiques du Sud-Ouest de la France*. Agence de l'Eau Adour-Garonne, 189 p.

PRESTON C.D., CROFT J.M., 1997. *Aquatic plants in Britain and Ireland*. Harley Books, Colchester, 365 p.

TUTIN E.D., HEYWOOD V.H., BURGES N.A., VALENTINE D.H., WALTERS S.M., WEBB D.A. (Eds.), 1964. Lycopodiaceae to Platanaceae. *Flora Europea*. 5vol, 1, Cambridge, England, Cambridge University Press 464 p.

TUTIN E.D., HEYWOOD V.H., BURGES N.A., VALENTINE D.H., WALTERS S.M., WEBB D.A. (Eds.), 1968. Rosaceae to Umbelliferae. *Flora Europea*. 5Vol, 2, Cambridge, England, Cambridge University Press 469 p.

Annexe 6 :

Reconstitution des débits naturels

Source : ALBERT M.B., BREIL P., BREUGNOT E., DUTARTRE A., GOB F., HÉROUIN E., PAQUIER A., 2007. *Relations entre la répartition des macrophytes aquatiques en grands cours d'eau et la variabilité des conditions hydrauliques et hydrologiques*. Rapport d'étude Cemagref. Bordeaux-Lyon. 81 p.

Détection d'influence anthropique sur le régime des eaux

Les influences anthropiques en rivière peuvent affecter une grande étendue de débit, depuis l'altération ponctuelle via des bâchées ou éclusées pour la production hydroélectrique, l'altération saisonnière dans le cas de l'influence des pompes pour l'irrigation en basses eaux et le décalage saisonnier des écoulements dans le cas des grands barrages. La vocation de ces derniers pouvant être multiple, plusieurs types d'influences peuvent être combinés.

La reconnaissance visuelle depuis les chroniques de débit est un premier indice qui peut aider à choisir une méthode de quantification. Il est aussi intéressant de se concentrer sur les périodes à débit naturel plus ou moins stabilisé comme les queues de crue ou l'étiage car en période de montée de crue les signaux naturels peuvent être complexes. Il faut aussi noter que l'amplitude des altérations peut augmenter avec celle des débits de manière volontaire ou involontaire. On reconnaîtra a priori les types suivants d'altération :

les bâchées (périodes de rétention des eaux puis de turbinage) se manifestent par une baisse suivie d'une montée rapides des débits car il s'agit d'ouvrages au fil de l'eau. Il s'agit d'un phénomène cyclique en période d'exploitation mais dont l'effet reste très local sur le cours d'eau. Les bâchées ne sont pas autorisées en deçà du débit réservé de la rivière.

les éclusées (lâchers brutaux d'eau retenue dans des biefs pour le turbinage) se surimposent le plus souvent aux écoulements « naturels ». Elles se manifestent par des montées rapides et cycliques en période d'exploitation, c'est à dire essentiellement en hiver.

les rejets urbains de temps de pluie se manifestent par une montée rapide des débits en lien avec des temps de transfert court du ruissellement sur les surfaces imperméabilisées. L'identification est aisée en période de basses eaux dans la rivière quand le bassin versant ne répond pas aux pluies.

le décalage saisonnier des écoulements par les barrages de stockage peut être plus ou moins bien apprécié selon l'importance du barrage.

Les trois premiers types d'altération se manifestent par des variations brutales de débit. Il est alors intéressant d'évaluer la dynamique naturelle des variations de débit d'un bassin pour détecter les anomalies d'origine anthropiques.

On peut aussi avoir recours à la réponse du bassin aux pluies pour identifier les fluctuations de débit sans origine pluvieuse. Cela reste valable pour des bassins de quelques centaines de km² au plus car au-delà, il devient difficile de comparer la réalité des montées de débit à des pluies dont l'étendue spatiale est incertaine.

Analyse des chroniques de l'étude

A partir des chroniques d'origine, les débits cycliques observés en basses eaux ont été analysés. Le temps de base moyen des anomalies a été calculé pour chaque chronique le cas échéant. Les quatre stations hydrométriques de l'étude (Gardonne et Mouleydier sur la Dordogne, Lamagistère et Castelsarrasin sur la Garonne) correspondent à des bassins versants de plus de 10000 km². Dans ce cas, les variations naturelles petites à moyennes ne peuvent fluctuer avec un pas de temps inférieur à la journée. Après plusieurs essais, le temps de base retenu a été de 6 jours pour Lamagistère, Gardonne et Mouleydier et 12 jours pour Bergerac.

La méthode retenue a donc consisté à transformer les chroniques à pas de temps variable en chroniques de débits moyens journaliers. Ensuite, un calcul de minimum glissant sur la durée de temps de base a permis de générer une chronique dite du « débit de base naturel ». Par différence avec la chronique d'origine on en obtient une troisième dite de « débit artificiel ». La représentation sous forme d'histogramme de fréquence est alors très pratique : la faible dispersion des histogrammes associés aux débits artificiels révèle la stabilité de l'amplitude et de la forme de ces derniers. La comparaison des moyennes et des aires des histogrammes des débits artificiels et totaux permet de juger du rapport d'amplitude et du pourcentage de temps des débits artificiels (Figures 1, 2, 3 et 4). A noter que les débits nuls de la chronique des débits artificiels ne sont pas comptabilisés puisque cela indique qu'il n'y en a pas à ce moment là. Les débits sont portés en m³.s⁻¹ sur les abscisses des figures et les fréquences absolues en ordonnées.

Toutes les stations sont clairement influencées par des débits artificiels. Les hydrogrammes des stations de Lamagistère et Castelsarrasin, d'une part, et de Gardonne et Mouleydier, d'autre part, sont de fait très semblables vu leur proximité amont-aval respectivement sur la Garonne et la Dordogne. Les formes non progressives et en bosse des histogrammes de débit totaux dans les forts débits révèlent aussi une altération du régime des crues naturelles et peut être une « dé-saisonnalisation » des gros volumes correspondant. Cela est net pour Lamagistère et Castelsarrasin.

Il s'avère que les débits potentiellement influencés sont inférieurs à $550 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Ces débits sont inférieurs à ceux qui peuvent avoir une action sur la végétation aquatique. Les modifications artificielles des débits (dont les barrages) n'auront donc que très peu d'influence sur la dynamique des végétaux aquatiques.

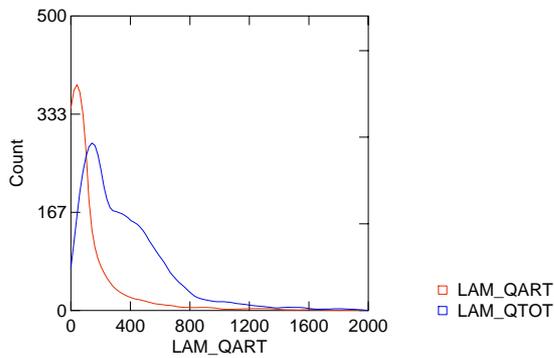


Figure1 : Fréquences des débits artificiels (Qart) et totaux (Qtot) à Lamagistère

Qmoy artificialisé : 143.96
 Qmoy total : 381.975
 Ratio Qmoy: 37%
 Ratio Vol : 24%

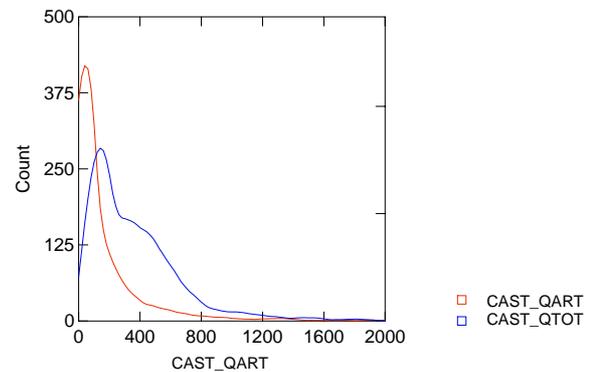


Figure2 : Fréquences des débits artificiels (Qart) et totaux (Qtot) à Castelsarrasin

Qmoy artificialisé : 165.339
 Qmoy total : 381.963
 Ratio Qmoy: 43%
 Ratio Vol : 34%

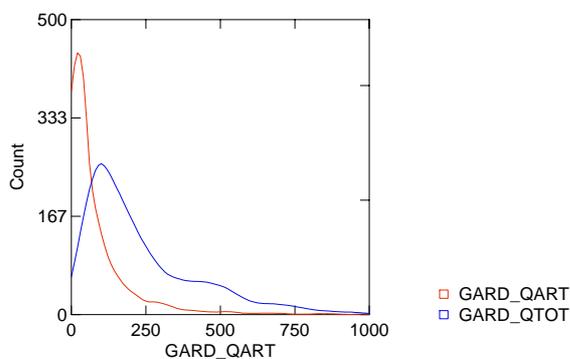


Figure3 : Fréquences des débits artificiels (Qart) et totaux (Qtot) à Gardonne

Qmoy artificialisé : 79.908
 Qmoy total : 251.829
 Ratio Qmoy: 30%
 Ratio Vol : 23%

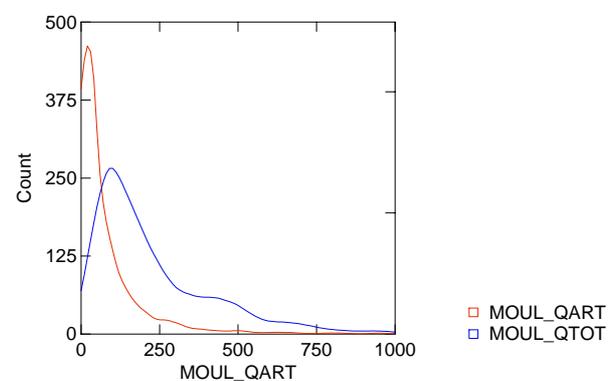


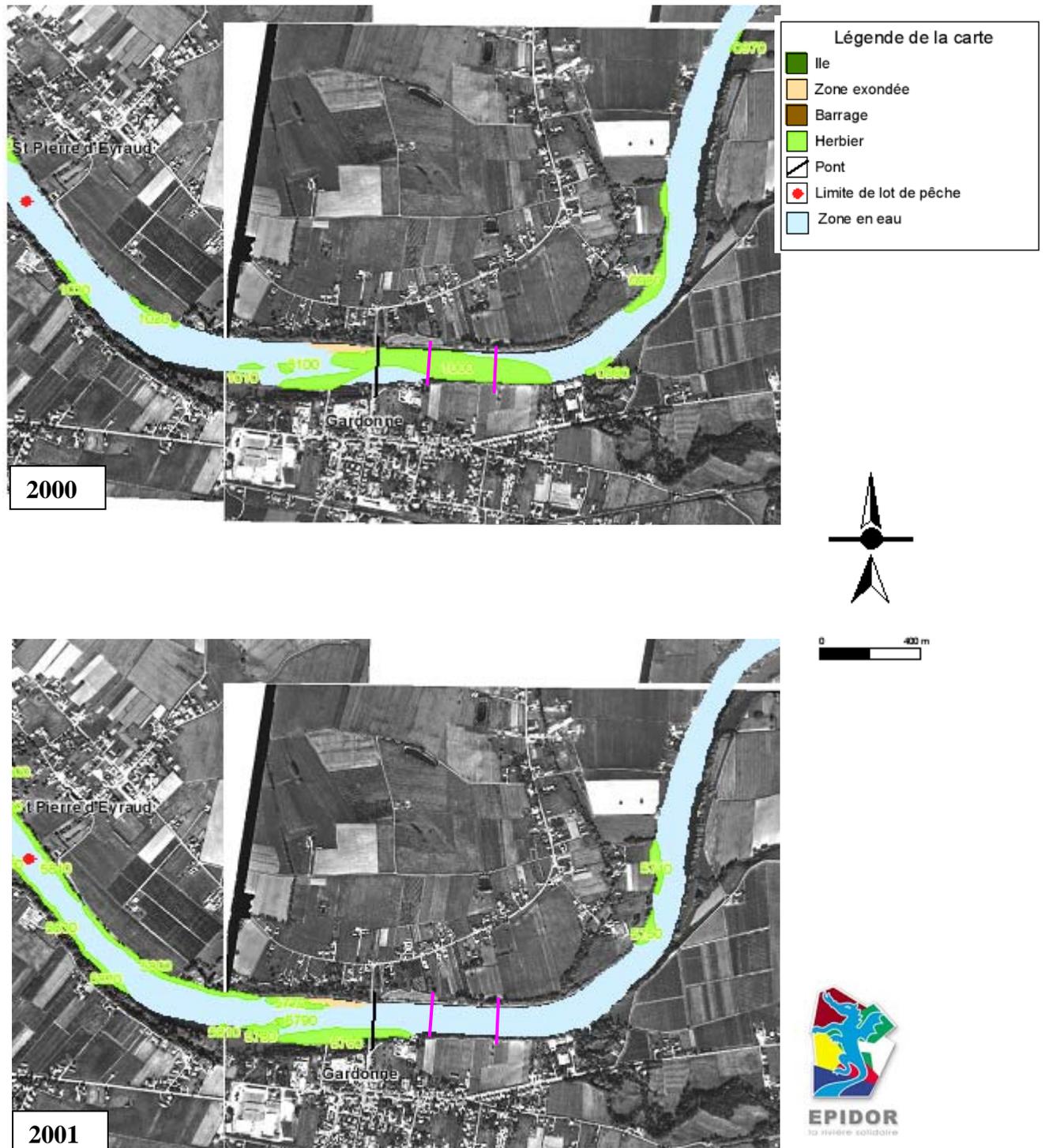
Figure4 : Fréquences des débits artificiels (Qart) et totaux (Qtot) à Mouleydier

Qmoy artificialisé : 76.192
 Qmoy total : 239.991
 Ratio Qmoy: 37%
 Ratio Vol : 23%

Annexe 7 :

Evolution des herbiers de la Dordogne avant et après la
crue du printemps 2001

Source : GUERRI O., GENSOU D., MACE S., MOINOT F., 2003. Evolution des herbiers de la rivière Dordogne entre le barrage du Sablier et Castillon-la-Bataille. EPIDOR - Etablissement Public Territorial du Bassin de la Dordogne, Etudes et rapports, 19p.

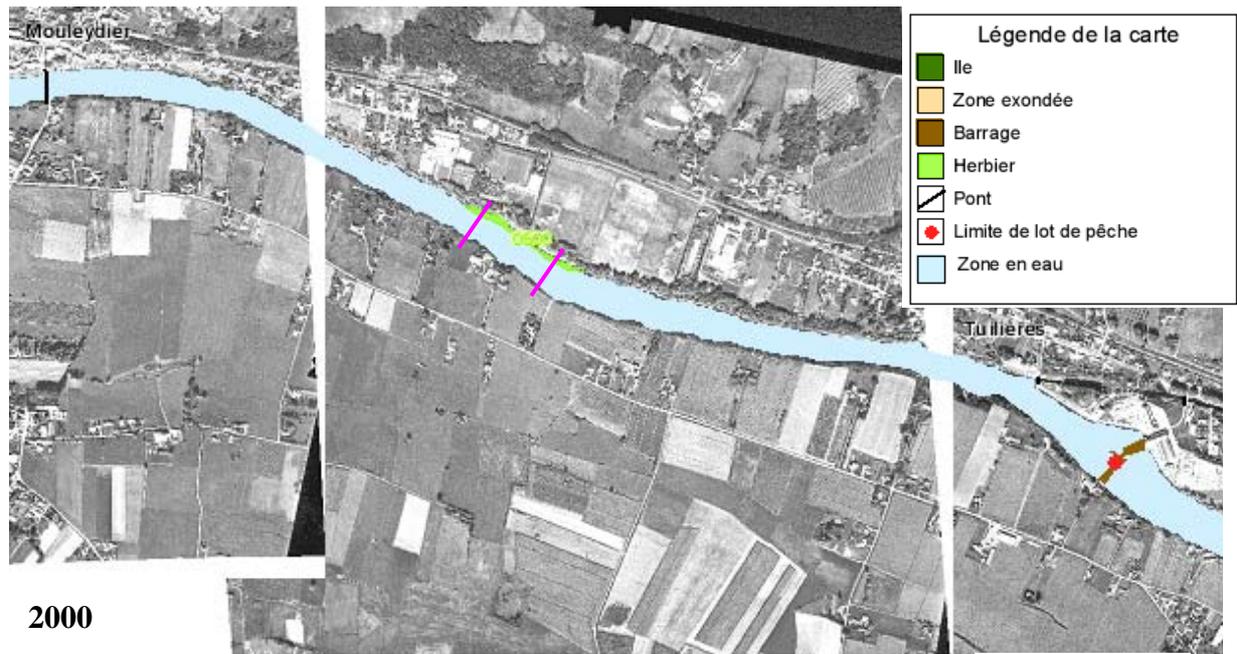


Sources : EPIDOR (2000) "carto herbiers", (1996) "carto éco", (1995) "photos aé."

Document produit par EPIDOR, mission Poissons Migrateurs et Milieux Naturels

Cartographie des herbiers de macrophytes à Gardonne réalisé par EPIDOR en juillet 2000 et en août 2001 après les crues du printemps 2001.

Les traits roses représentent les limites de nos stations d'étude.

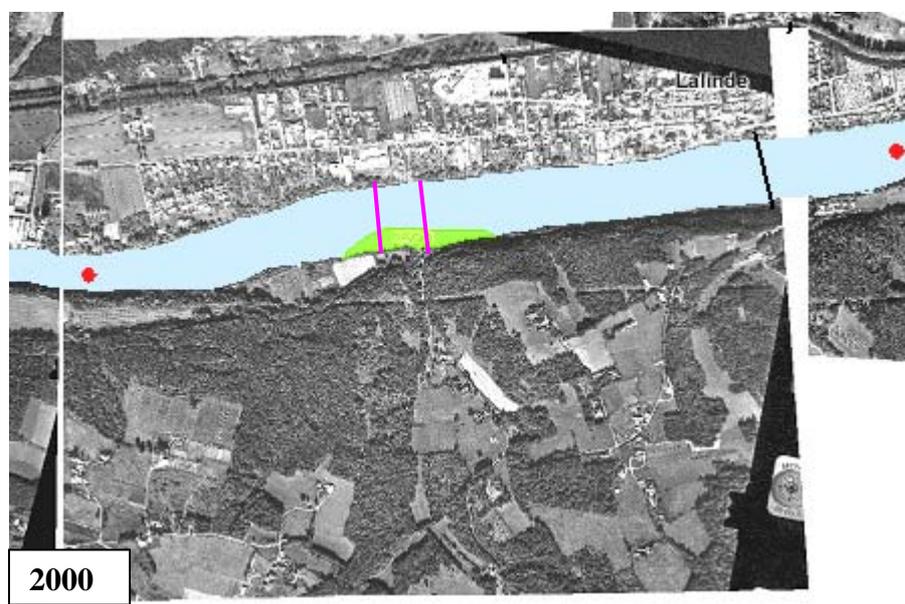
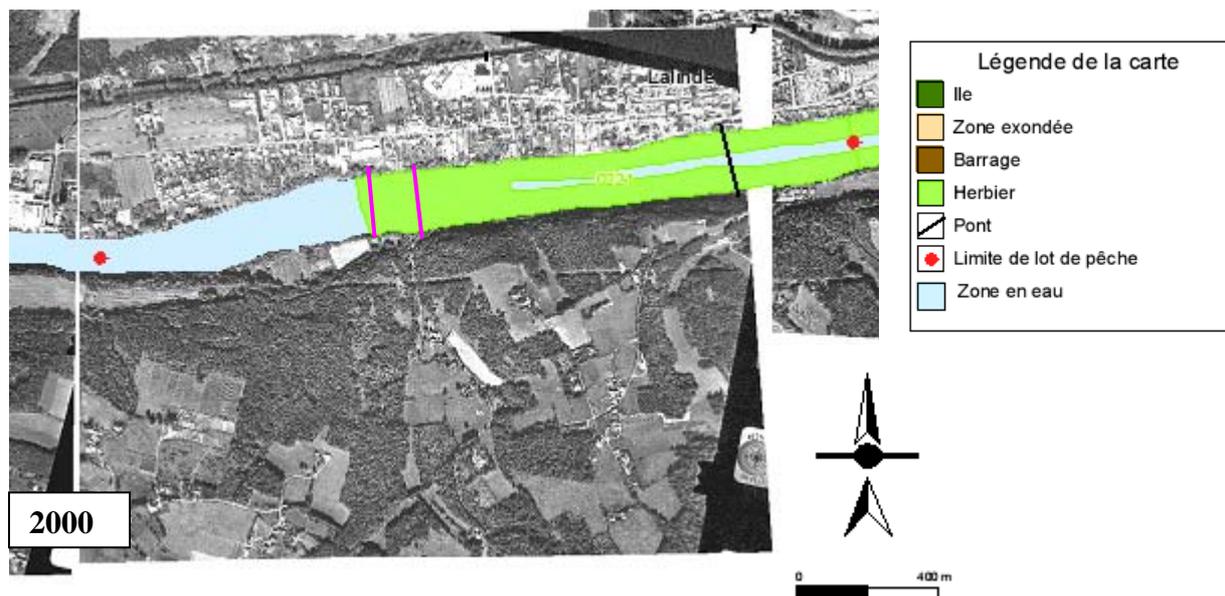


Sources : EPIDOR (2000) "carto herbiers", (1996) "carto éco", (1995) "photos aé."

Document produit par EPIDOR, mission Poissons Migrateurs et Milieux Naturels



Cartographie des herbiers de macrophytes à Mouleydier réalisé par EPIDOR en juillet 2000 et en août 2001 après les crues du printemps 2001.
Les traits roses représentent les limites de nos stations d'étude.



Sources : EPIDOR (2000) "carto herbiers", (1996) "carto éco", (1995) "photos aér."

Document produit par EPIDOR, mission Poissons Migrateurs et Milieux Naturels



Cartographie des herbiers de macrophytes à Lalinde réalisé par EPIDOR en juillet 2000 et en août 2001 après les crues du printemps 2001.
Les traits roses représentent les limites de nos stations d'étude.

Annexe 8 :
Bilan des valorisations scientifiques et techniques

Article dans des revues, rapports et actes de colloques

BREUGNOT E., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., HAURY J., Macrophyte local distribution and consequences on sampling methods in large river. *Hydrobiologia*. (Soumis)

ALBERT M.B., BREIL P., BREUGNOT E., DUTARTRE A., GOB F., HÉROUIN E., PAQUIER A., 2007. *Relations entre la répartition des macrophytes aquatiques en grands cours d'eau et la variabilité des conditions hydrauliques et hydrologiques*. Rapport d'étude Cemagref. Bordeaux-Lyon. 81 p.

BREIL P., BREUGNOT E., GOB F., PAQUIER A., HÉROUIN E., ALBERT M.B., DUTARTRE A., 2007. Interactions between aquatic vegetation and flow conditions in a large alluvial stream In "6th International Symposium on Ecohydraulics, IAHR Congress Proceedings, February 18-23, 2007, Christchurch, New Zealand.

BREUGNOT E., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., DELMAS F., 2005 - Fragmentation de l'habitat et dynamique des peuplements de macrophytes en grandes rivières. In : *Programmes de Recherche ECOBAG : Cahier Technique N°4 : « La Garonne dans son bassin »*, Agence de l'Eau Adour-Garonne Editions, 14 p.

BREUGNOT E., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., HAURY J., 2004. Impacts of discontinuities on macrophyte dynamics in large rivers. Application to Adour-Garonne watershed (South West of France). p. 1135-1140. In "5th International Symposium on Ecohydraulics- Aquatic Habitats: Analysis & Restoration, IAHR Congress Proceedings, September 12-17, 2004, Madrid Spain, 1453 p.

BREUGNOT E., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., HAURY J., 2004. Variabilité des peuplements de macrophytes aquatiques en grands cours d'eau : premiers résultats sur l'hydrosystème Adour-Garonne. *Ingénieries*, n°37, mars 2004, p.37-50.

BREUGNOT E., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., HAURY J., 2003. Impact des discontinuités sur la dynamique des peuplements de macrophytes en grands cours d'eau. Application à l'hydrosystème Adour-Garonne. p.229-249. In "Barrages et développement durable en France", Actes du colloque technique organisé par le Comité Français des Grands Barrages et le Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, Paris, 18 novembre 2003, Cemagref Editions, 317 p.

Participations à des colloques ou séminaires (communications orales)

BREIL P., BREUGNOT E., GOB F., PAQUIER A., HÉROUIN E., ALBERT M.B., DUTARTRE A., 2007. Interactions between aquatic vegetation and flow conditions in a large alluvial stream. *6th International Symposium on Ecohydraulics*. Christchurch, New Zealand, 18-23 feb. 2007.

CHAUVIN C., HAURY J., PELTRE M.C., LAPLACE-TREYTURE C., BREUGNOT E., DUTARTRE A. 2006. Evaluer la qualité de l'hydrosystème par la végétation aquatique. De l'approche fonctionnelle à l'Indice Biologique Macrophytique en Rivière et son application en grands cours d'eau. *Journée CETMEF-MEDD Suivi environnemental des aménagements et travaux maritimes et fluviaux*. Paris, mai 2006.

GERINO M., ABRIL G., ANSCHUTZ P., AUBERT D., BERTRIN V., BEUFFE H., BREUGNOT E., COYNEL A., DALGER D., DAUBA F., DAUTA A., DELMAS F., DELMOTTE S., DEVAULT D., DRUILE J.L., DUBERNET J.F., DURBE G., DUTARTRE A., ETCHEBER H., JULIEN F., LAPLACE C., LARRUE B., LIM P., MAMOUDOU M., MECHIN B., MERLINA G., MUR C., MUylaert K., OTHONIEL C., PROBST A., PROBST J.L., RODRIGUEZ F., SANCHEZ PEREZ J.M., SAUVAGE S.,

TACKX M., THEBAULT J., TORRE M., VERVIER P.. 2006 Bilan et dynamique de la matière organique et des contaminants au sein d'une discontinuité ex de la retenue de Malause. *Restitution des travaux scientifiques du projet de recherche Ecobag P2 "Circulation de l'eau des matières et des espèces au sein du bassin Adour-Garonne- Relation amont aval et rôle des discontinuités"*. Bordeaux, 28 Mars 2006.

BREUGNOT E., DUTARTRE A., 2004. Continuité/Discontinuité des cours d'eau au sein du bassin de la Garonne. Relations discontinuités et peuplements de macrophytes. *Restitution finale du Programme P1 « Hydro-écologie de la Garonne »*. Toulouse, 29 septembre 2004.

BREUGNOT E., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., HAURY J., 2004. Impacts of discontinuities on macrophyte dynamics in large rivers. Application to Adour-Garonne watershed (South West of France). *Vth International Symposium on Ecohydraulics*. Madrid, Spain, 12-17 sept 2004.

BREUGNOT E., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., HAURY J., 2004. Impacts des discontinuités et de la variabilité des régimes sur la dynamique des peuplements de macrophytes aquatiques en grands cours d'eau. Application à l'hydrosystème Adour-Garonne. *VIèmes Journées de l'Ecologie Fonctionnelles - Rennes*, 10-12 mars 2004.

Participations à des colloques ou séminaires (communications affichées)

BREUGNOT E., LAPLACE-TREYTURE C., DUTARTRE A., HAURY J., 2007 Les assemblages macrophytiques de grands cours d'eau à renoncules : caractérisation et déterminisme. *Colloque Écologie des Communautés Végétales 3* – Bordeaux, 14-16 mars 2007.

BREUGNOT E., LAPLACE-TREYTURE C., DUTARTRE A., HAURY J., 2005. Répartition des macrophytes aquatiques en grands cours d'eau. Application à la Dordogne et à la Garonne. *6^{ème} Conférence Internationale des Limnologues et Océanographes* – Lyon, 4-7 juillet 2005.

BREUGNOT E., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., HAURY J., 2003. Impact des discontinuités sur la dynamique des peuplements de macrophytes en grands cours d'eau. Application à l'hydrosystème Adour-Garonne. *Colloque technique Barrages et Développement Durable en France - PARIS*, 18 novembre 2003.

Annexe 9 :

BREUGNOT E., DUTARTRE A., LAPLACE-TREYTURE C., HAURY J., Macrophyte local distribution and consequences on sampling methods in large river. *Hydrobiologia*. (Soumis)

Macrophyte local distribution and consequences on sampling methods in large river.

E. Breugnot¹, A. Dutartre¹, C. Laplace-Treyture¹, J. Haury²

¹ Cemagref, Unité de Recherche Réseaux, Epuration et Qualité des Eaux, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas, France. E-mails: emilie.breugnot@bordeaux.cemagref.fr, alain.dutartre@bordeaux.cemagref.fr, christophe.laplace@bordeaux.cemagref.fr.

² UMR INRA-Agrocampus Rennes, Ecobiologie et Qualité des Hydrosystèmes continentaux, 65, rue de Saint Briec – CS84215 F35042 Rennes Cedex, France. E-mail: Jacques.Haury@rennes.inra.fr

Keywords: macrophytes, transversal distribution, physical parameters, IBMR

This paper has not been submitted elsewhere in identical or similar form, nor will it be during the first three months after its submission to Hydrobiologia.

Abstract

During the years 2003 and 2004, the distribution of macrophytes has been studied at eight sites in two large rivers of the south west of France (the river Dordogne and the river Garonne), paying particular attention to the site with the most vegetation. Using a pin-point method, we obtained 7083 observations and recorded physical parameters like depth, distance from the bank, water velocity and substrate type. With a logistic regression, we showed that these factors and especially depth influence significantly the distribution of macrophytes. This enabled us to highlight patterns of transversal distribution. The helophyte spermatophyta, the free floating taxa and most of the non-anchored algae were characteristic of the shallow areas located near the banks. On the contrary the deepest areas were characterised by lower species richness with a majority of submerged spermatophytes bearing high velocity, anchored algae and bryophytes. These results can be used to implement the Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR) to large rivers.

Introduction

Many reference papers list important parameters for river macrophyte growth and distribution such as light, temperature, depth, substrate, velocity, pH, nutrient availability... (Arber, 1920, Haslam, 1978, Hynes, 1970, Sculthorpe, 1967). Most of these studies only deal with small rivers. In large rivers –Strahler (1957) rank above 6- channel dimensions and hydrodynamic constraints (flow velocity, discharge) are especially important. With these environmental conditions field investigations are strongly complicated. As a consequence, only a few studies deal with aquatic macrophyte communities in large rivers (Janauer, 1999, Janauer & Wychera, 1999).

Community composition and the extent of cover of macrophytes are largely determined by trophic elements in upstream reaches of the watersheds. We hypothesized that in large downstream sections the particular abiotic conditions (depth, velocity, etc) have more influence on macrophyte growth and dynamics than water quality.

As they are able to integrate these environmental physical and chemical conditions (Grasmück et al., 1995, Haury et al., 1996), macrophytes are used in the Water Framework Directive (Parlement Européen, 2000). Furthermore, a Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR) has been standardized (NF T90-395, Association Française de NORmalisation (AFNOR), 2003) to determine the river trophic status, but could be used to monitor macrophytes too. Involving a macrophyte survey in a river stretch, the protocol leads to identify taxa and to estimate vegetation cover. Then the IBMR is calculated considering the ratio between two products of sums (i) Csi: plant score (value from 0, poor trophic status, to 20, very good trophic status), Ki: class of cover (from 1 to 5) and Ei: ecological amplitude coefficient (from 1 to 3), and (ii) class of cover and ecological amplitude.

$$IBMR = \frac{\sum_i^n E_i \times K_i \times C_{Si}}{\sum_i^n E_i \times K_i} \quad (1)$$

However, the application of this standard in large rivers and especially in the deep areas still needs field research. To calculate the IBMR, the cover of macrophyte taxa must be estimated. In small rivers, the river bed can usually be explored by

wading and almost all macrophytes are visible. On the contrary, a direct observation of the macrophytes in large rivers is often impossible because of the water depth and velocity. Our research on macrophyte distribution should point out whether it is important to investigate the deepest parts of the river or if it is acceptable to skip them, and whether the sampling method we used (pin-point method) is efficient or not to evaluate macrophyte cover.

By monitoring macrophyte populations at eight sites, we attempted to determine which patterns of transversal distribution can be observed in large rivers and what their variability is both in time and space. In this study we also tried to determine which physical parameters mainly influence their distribution, considering depth, distance from the bank, water velocity and substratum. Finally we tried to evaluate the implication of these results for surveying and sampling macrophytes in large rivers especially when applying the IBMR standard.

Materials and Methods

Study sites

The study was carried out at 8 sites located in the south west of France (Figure 1) on two large rivers of Strahler rank 6 and 7, the river Dordogne (3 sites) and the river Garonne (5 sites). These 100 m long sites present similar habitats facies and bed substrate (always with parent rock outcrops).

We paid particularly attention to the site of Gardonne on the River Dordogne. Studied since the year 2000, this site also belongs to the French National Basin Network, which provides additional water flow values and chemical data. The characteristics of the eight sites are summarized in Table 1.

Sampling

Different sampling methods for macrophytes already exist but are mostly adapted to small rivers (Wright et al., 1981). In large rivers, constraints of depth (down to 4 m), water velocity and turbidity require adapted techniques. In the deepest areas, we applied the pin-point method ordinarily used in meadow ecosystems (Daget & Poissonet, 1971) and adapted to deep aquatic environment (Dutartre et al., 1999) as follows. On three transversal lines (profiles) spaced out approximately 50 m and located by GPS (Trimble), points were regularly sampled (every 2.5 m) from a boat.

A rake with a graduated handle was used to pull off the plants and to assess the depth and the nature of the substrate. For each sample, we noted the species (if any) and its relative abundance from 1 (very scarce) to 5 (very abundant taxon, covering the entire rake). We tested the efficiency of this method at Gardonne site, where high water transparency allowed visual observation. We sampled different species (*Ranunculus fluitans*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton nodosus*, *Sparganium emersum*) and different abundance (from 1 to 5) with the rake. Then the macrophyte abundance estimated with the rake (pin-point method) and the real macrophyte abundance were compared.

Observations were made directly by wading in the shallow margin areas to complete the inventory of the flora, which allows us (i) to verify that species recorded in the channel were also present in the marginal areas, and (ii) to increase the species record with small species as well as macrophytes restricted to shallow waters. Vegetation cover was also estimated visually as recommended in the IBMR standard for shallow waters. During the years 2003 and 2004, the sites were sampled 3 times mainly during spring and summer (from May to September) when the macrophyte growth is optimal and the discharge low enough to allow sampling.

Physical parameters

For each point we recorded the depth, the distance from the bank and the water velocity, measured with an Acoustic Doppler Current Profiler (ADCP, RD Instruments). We also assessed the substrate type at each point. The substrates were divided into 4 classes: M, the fine and light sediments (mud, silt), S, the mobile substrates (sand, gravels), P, the medium substrate (stones, pebbles) and B, the non-mobile substrate (boulders, parent rock outcrops). We also recorded the associations of two different substrates (SM, PM, BM, PS, BS, BP).

Water quality

Physico-chemical analyses were carried out at each site on each date: temperature, pH, dissolved oxygen, and conductivity were measured once in the middle of the river. One water sample was collected in the middle of the river for the determination of the major nutrients (different nitrogen and phosphorus forms, Table 1).

Data analysis

A logistic regression was performed using SAS 8.02. We used this multivariate analysis to identify the relationships between physical parameters such as depth, distance from the bank, water velocity, substrate type and presence (1) or absence (0) of macrophytes. The logistic regression using a logit link is classically used to predict presence/absence of fauna (like fishes) or macrophytes (Riis & Biggs, 2001).

We tested the presence/absence of vegetation (all species combined), of different taxonomical groups (spermatophytes and algae) and of the dominant species (*Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus fluitans*).

The presence of macrophytes is analysed following the model (2):

$$g(p) = \log(p/(1-p)) = \beta_0 + \beta_1 \text{distancebank} + \beta_2 \text{depth} + \beta_3 \text{velocity} + \beta_4 \text{substrateM} + \beta_5 \text{substrateS} + \beta_6 \text{substrateP} + \beta_7 \text{substrateB} + \beta_8 \text{substrateSM} + \beta_9 \text{substratePM} + \beta_{10} \text{substratePS} + \beta_{11} \text{substrateBS} + \beta_{12} \text{substrateBP} \quad (2)$$

We used a non parametric Kruskal-Wallis test to point out if there were differences

- among sites characteristics (Table 1) due to the site. When the site appeared to be a significant parameter ($p < 0.001$), a T-test for small samples was performed between each pair of sites.
- among occurrence of colonized points due to the depth (Fig.2).

Using a paired T-test we compared two methods of assessing the cover of macrophytes at our sites. This T-test was performed to estimate if there was a significant difference between the visual method (used in the IBMR standard) and an estimate of the cover obtained from the pin-point method. We used data from Gardonne where important water transparency allowed us to estimate species cover visually at 8 different periods. The cover (C) assessed from the pin-point method represented the frequency weighted by the abundance:

$$C = 100 * (N(5)*1 + N(4)*0.75 + N(3)*0.5 + N(2)*0.25 + N(1)*0.05) / NT$$

With C: macrophyte cover (%)

NT: total Number of points

N(i): Number of points with an abundance of i (from 1 to 5)

Abundance of 1 corresponded to a cover rate of the rake less than 5%, abundance of 2 corresponded to a cover rate between 5 and 25 %, abundance of 3 corresponded to a cover rate between 25 and 50 %, abundance of 4 corresponded to a cover rate between 50 and 75 %, abundance of 5 corresponded to a cover rate between 75 and 100 %.

Results

Pin-point method efficiency

For all species tested with a abundance at the sample point greater than or equal to 2, more than 80 % of plants were sampled with the rake. However small or not abundant species are less sampled (only 31 %). No differences were observed among species, although they present different morphology.

General characteristics of the sites

There were no significant difference among sites concerning depth except between Roques (with only 0.8 m deep) and the other sites. Looking at the width, Lalinde, Portet and Lamagistère (important width) were significantly different from other stations. We found higher velocities in downstream sites like Gardonne, Mouleydier and Boé. However, these differences were not significant. Velocity as well as depth and width also highly depended on the flow discharge during the sample campaign. Concerning substratum, Lalinde and Castelsarrasin differed significantly from the other sites because of high boulder percentage. Chemical analyses showed significant enrichment in NO₃ in downstream sites (Boé and Gardonne) and in NO₂ in Garonne downstream sites (Boé, Lamagistère and Castelsarrasin) but no differences among the sites for NH₄, total P, pH and Conductivity.

Species richness

During the years 2003 and 2004, 7083 points were recorded at the 8 sites, including 1343 observations for Gardonne. Using these points and extra sampling from the banks, we found 35 spermatophyte taxa (24 for Gardonne) including 18 hydrophytes (14 for Gardonne) and 17 helophytes (10 for Gardonne), 17 taxa of algae (15 for Gardonne), 6 taxa of bryophytes (4 for Gardonne) and 1 taxon of fern

(1 for Gardonne) (see Appendix). Among these sites, we found the highest species richness at the site of Gardonne.

Macrophyte distribution depending on abiotic parameters

The logistic regressions were performed on two data sets: the first one considered only Gardonne, and the second one with all sites. These regressions was followed by a chi square test and showed that the presence of vegetation at Gardonne, but also at the seven other study sites was highly determined by the depth ($p < 0.0001$). The distance from the bank and the water velocity were also significant but less important parameters to predict the presence of macrophytes ($p < 0.0001$). Separate analyses of the algae and of the spermatophytes gave the same results. Similar analyses for *Ranunculus fluitans* and *Myriophyllum spicatum* showed significant influence of all these parameters ($p < 0.001$), except the distance from the bank for *M. spicatum* ($p = 0.1312$).

With Gardonne data set, we modeled the probability that macrophytes are present. We obtained a negative coefficient for depth, velocity and distance from the bank: when the value of these variables increased, the probability of finding macrophytes decreased. Considering the substrate, there was more vegetation on fine elements (S) or on coarse substrate associated with fine elements (PS, BS). These substrates were found close to the bank in shallow areas where the velocity was also lower. The water velocities measured were between 0 and 180 cm.s⁻¹. Between 0 and 10 cm.s⁻¹, 50 % of pin-points were colonized by vegetation. This percentage decreased steadily as the velocity increased, and reached 0 % between 150 and 180 cm.s⁻¹. As depth and distance from the bank are correlated, the vegetation frequency followed roughly the same variations considering both these parameters.

The distribution of vegetation depending on the depth

The macrophyte occurrence decreased as the depth increased (Figure 2a). Overall, at all sites, more than 90 % of the vegetation grew in areas less than 1.5 m deep. However, only few sites presented significant differences in the macrophyte occurrence due to the depth.

Vegetation was generally more developed near the bank and decreased rapidly from the second depth range (0.5 – 1 m deep). In the 0-0.5 m depth range, the macrophyte frequency reached 55 % at Castelsarrasin site and 53 % at Portet, as it

was mainly constituted of filamentous algae growing on stones in the calmer and warmer shallow waters. Nevertheless, at the site of Gardonne (Fig. 2b), the highest percentage of colonized points did not occur in the shallowest area but in the areas that were 0.5-1 m deep, with 39 % of such points. Even the deepest area (more than 2 m deep) presented a high rate of points with vegetation (14.5 %) as compared to the average (5.3 %). Among the seven other sites, only the site of Lalinde (Fig. 2d) presented the same pattern of macrophyte distribution. This could be explained by the dominance of *Ranunculus fluitans* in both sites.

The proportions of points with macrophytes varied during the seasons. At Gardonne (Figure 3), between April and June, the greatest increase was seen close to the bank for the depth range 0.5-1 m (from 21 to 61 %). Between April and June the proportions among the different depth zones remained approximately similar. However, in August we had almost the same percentage of points with vegetation in all depth ranges (between 79 and 91 %). This result could represent a progressive colonization of the riverbed.

Abundance of macrophyte species in relation to depth

As depth was the main limiting factor for macrophyte colonisation, we compared the presence of plant groups and, within each group, of the taxa, between the shallow areas (less than 1.5 m deep) and the deep areas (more than 1.5 m deep), using the example of Gardonne.

Considering the species richness of both areas using the point method, we found 12 taxa in the deep areas and 36 in the shallow (Table 2). This difference was essentially due to algae (15 taxa in water less than 1.5 m deep and 3 at more than 1.5 m deep), to helophytes (no helophytes in the deeper part of the river), and to floating taxa (*Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*, *Azolla filiculoides*, which were only present at a depth of less than 1.5 m). Although the deepest areas had lower species richness, all the species found in these areas were also present in the shallow parts of the river bed. These species were mainly spermatophytes and especially *Ranunculus fluitans* and *Myriophyllum spicatum*. Among the few algae present in deeper parts of the river bed, the commonest taxon was *Thorea ramossissima*. The bryophytes were the best represented group in the deep parts compared with the shallow parts.

Considering the cover, all the taxa found in the deep parts had lower cover than in the shallow areas, except *Sparganium emersum*.

Comparison of two methods for assessing macrophytes cover

We used a paired-T-test on the two data lists of macrophyte cover. At each site on each date, we assessed the macrophyte cover visually, and using the weighted formula described in the methods (eq. (3)). The percentages of cover obtained with the pin-point method were always significantly ($p < 0.001$) lower (on average 3 times lower) than the ones assessed visually. This could be due to a tendency to overestimate the cover visually or to underestimate the cover by the pin-point method. The rake did not sample 100 % of the macrophytes present and there was a possibility of losing plant material when pulling it up.

Discussion

Transversal distribution of macrophytes and the gradient of physical parameters

The gradient of the macrophytes distribution followed the gradients of the environmental parameters, and especially the physical parameters (depth, water velocity). A combination of these parameters can create favourable habitats for the establishment of macrophytes. Macrophytes were mostly present in shallow areas close to the banks where water velocity was reduced and light levels and temperatures were high.

Many studies carried out on smaller rivers showed the effects of these physical parameters. High water velocity is well known to affect ability of macrophytes to establish and grow (Chambers *et al.*, 1991, Madsen *et al.*, 2001).

The substrate type is also considered as a significant parameter to predict the presence of macrophytes (Baattrup-Pedersen & Riis, 1999). We found macrophytes especially associated with fine substrates. The granulometry was correlated with the water velocity, and these fine substrates were mostly located close to the banks where macrophytes found favourable growth conditions. Vegetation can also be associated with such fine substrata because it creates its environment, trapping sediments (Sand-Jensen, 1998).

Barendregt & Bio (2003) concluded that there is no single predominant variable governing macrophyte communities in small rivers, but different preferences for each individual species. In large rivers, we found that depth seemed to be the most

important factor to determine the colonization whatever taxon we consider (even if the importance of depth varied according to the species). Depth appeared to be an integrative parameter gathering especially effects of decreasing light and increasing velocity.

The pin-point method is an efficient and relatively rapid method. However, we showed that small or scarce species are less sampled, what was also indicated by Bernez (1999). Although only few species should be concerned, our estimate of species richness in deep area could be underestimated.

Distribution of macrophytes and species traits

Using ecological and morphological traits of the macrophytes, we can define different vegetation patterns. We found similar results as in the study of Riis et al. (2001).

The bank vegetation was mainly composed of helophytes able to grow in potentially emerged areas, of free floating hydrophytes trapped in rooted macrophytes (spermatophytes: *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*, pteridophytes: *Azolla filiculoides*, or algae: *Cladophora* sp., *Oedogonium* sp., *Rhizoclonium* sp.) and of fragile macrophytes rooting in fine sediments (*Najas marina*). The helophyte taxa, located in a fine strip on the river bank, are not usually sampled with the pin-point method, but found by observations in the shallow margin areas. The highest number of helophytes was also found at Gardonne and Mouleydier, certainly because both sites were sampled during early spring. The water level increased and the submerged bank vegetation was mostly composed of amphibious species.

On the contrary, the vegetation of deep reaches in the centre of the river was mainly composed of submerged spermatophytes such as *Ranunculus fluitans* and *Myriophyllum spicatum*. These species are able to bend with increasing flow velocity and have resistant roots able to curve and to attach to coarse substrates. In Willby's classification (2000) these spermatophytes also belong to the same groups characterised by capillary leaves, high body flexibility and are associated with deep water and high velocity. Algae can also grow in these deep parts, when they are fixed (*Hildenbrandia rivularis*, *Lemanea gr. fluviatilis*) or long enough and ramified to be trapped in macrophytes or in rough rocks (e.g. *Thorea ramossissima*). Bryophytes, which were very scarce at the sites, were found in shallow waters as well as in deep areas fixed onto coarse substrates (big stones, boulders).

In the middle parts of the river, depth and flow velocity vary quickly with floods, thus these areas can be considered as disturbed areas compared with riparian zones. Barrat-Segretain & Amoros (1996) have demonstrated that aquatic vegetation quickly recolonized disturbed areas, especially by border effect (peripheric propagation from the adjacent vegetation). Our results at Gardonne confirm the progressive colonization of the deeper parts of the riverbed during summer (less or no flood, higher temperature). Margin zones could be seen as a shelter for macrophytes. And only species with biological traits corresponding to pioneer strategies (vegetative reproduction, high tolerance to fast flow, growth on various substrates) could colonize the disturbed or more stressing areas (Henry & Amoros, 1996, Henry *et al.*, 1996). However, in some large rivers, environmental conditions are so constraining that no vegetation is found in the middle of the riverbed as in studies on the river Danube (Janauer, 2003).

Implications for sampling macrophyte vegetation in large rivers and applications for the IBMR

As a result of this study, we can conclude that in large river systems, the deepest parts do not provide useful information on the species richness at a site but they are nevertheless important to correctly evaluate macrophyte cover at the whole site. All the taxa present in the deep reaches are also present in the shallow reaches but with a lower cover.

To assess water quality, the Macrophyte Biological Index for Rivers needs to estimate the percentage cover of different taxa able to integrate the environmental quality. The cover are partly assessed visually. The methodology guide advises the use of the pin-point method in deep areas where the operator cannot go by wading. However we pointed out that cover estimated visually is generally higher than the cover calculated from the pin-point method, which could be a problem due to visual estimation in large systems.

Conclusion

This study enabled us to define the overall pattern of the local distribution of macrophytes in large rivers. Distribution and colonization mechanisms are closely related to species traits. In the shallow areas (down to 1.5 m deep) located near the banks, we found taxa adapted to the low hydrodynamic constraint and high levels of light: helophytes spermatophytes, free-floating taxa (*Lemna minor*, *Spirodela*

polyrhiza, *Azolla filiculoides*) and most of the non-anchored algae. In the deepest areas (more than 1.5 m deep) we found low species richness with a majority of submerged spermatophytes resistant to high water velocity (like *Ranunculus fluitans*), anchored algae (*Hildenbrandia rivularis*, *Lemanea gr. fluviatilis*) and bryophytes. As all the taxa present in the deep zones were also found in the shallow areas but with different temporal dynamics, it is necessary to evaluate these deep areas for the application of the IBMR. It also shows that riparian areas are shelters for macrophytes, which are able to colonize the centre of the river after disturbances.

However, to obtain a finer description of the determinism of distribution, it would be interesting to work on the local availability of nutrients. Unless nutrient availability was neglected in this study by comparison with physical parameters, this could also explain a part of the local variability of the macrophyte distribution. Finally, in this study we used single water velocity measurement, but the flow variations could be important to highlight the distribution differences between the sites.

Acknowledgements

We would like to thank H. Hache, P. Bruneau and N. Denuel who worked and helped with macrophyte survey; V. Bertrin, M. Torre, F. Pellote and A. Lechene, for their participation in the data acquisition. We thank the Adour-Garonne Water Agency and EPIDOR for their contribution and information on the Dordogne and the Garonne. And we also thank J. Woodley for correcting English of this paper.

References

- Arber, A. R., 1920. Water plants: a study of aquatic angiosperms. Cambridge University Press, Cambridge.
- Association Française de Normalisation (AFNOR), 2003. Détermination de l'indice biologique macrophytique en rivière (IBMR). Qualité de l'eau, Association Française de Normalisation.
- Baatrup-Pedersen, A. & T. Riis, 1999. Macrophyte diversity and composition in relation to substratum characteristics in regulated and unregulated Danish streams. *Freshwater Biology* 42: 375-385.
- Barendregt, A. & A. M. F. Bio, 2003. Relevant variables to predict macrophyte communities in running waters. *Ecological Modelling* 160: 205-217.
- Barrat-Segretain, M. H. & C. Amoros, 1996. Recolonization of cleared riverine macrophyte patches: Importance of the border effect. *Journal of Vegetation Science* 7: 769-776.
- Berneux, I., 1999. Végétation macrophytique des cours d'eau régulés - Impacts des aménagements hydroélectriques dans le Massif armoricain -. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, These de Doctorat
- Chambers, P. A., E. E. Prepas, H. R. Hamilton & M. L. Bothwell, 1991. Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. *Ecological Applications* 1: 249-257.
- Daget, P. & J. Poissonet, 1971. Une méthode d'analyse phytologique des prairies. Critères d'application. *Annales Agronomiques* 22: 5-41.
- Dutartre, A., J. Hauray & A. Jigorel, 1999. Integrated management of *Egeria densa* in a drinking water reservoir in Morbihan (France). *Hydrobiologia* 415: 243-247.
- Grasmück, N., J. Hauray, L. Léglize & S. Muller, 1995. Assessment of the bio-indicator capacity of aquatic macrophytes using multivariate analysis. *Hydrobiologia* 300-301: 115-122.
- Haslam, S. M., 1978. River Plants: The macrophytic vegetation of watercourses. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hauray, J., M. C. Peltre, S. Muller, M. Trémolières, J. Barbe, A. Dutartre & M. Guerlesquin, 1996. Des indices macrophytiques pour estimer la qualité des cours d'eau français : premières propositions. *Ecologie* 27: 79-90.
- Henry, C. P. & C. Amoros, 1996. Are the banks a source of recolonization after disturbance: an experiment on aquatic vegetation in a former channel of the Rhône River. *Hydrobiologia* 330: 151-162.
- Henry, C. P., C. Amoros & G. Bornette, 1996. Species traits and recolonization processes after flood disturbances in riverine macrophytes. *Vegetatio* 122: 13-27.
- Hynes, H. B. N., 1970. The Ecology of Running Waters. Liverpool University Press, Liverpool.
- Janauer, G. A., 1999. Macrophytes of the River Danube: a diversity study of the Austrian stretch. *Archiv für Hydrobiologie* 11: 399-412.
- Janauer, G. A., 2003. Methods. *Archiv für Hydrobiologie Supplementband - Large Rivers* 14: 9-16.
- Janauer, G. A. & U. Wychera, 1999. Aquatic plants in the New Danube - biodiversity, habitat structure and nutrients trap. *Perspektiven* 3: 37-42.
- Madsen, J. D., P. A. Chambers, W. F. James, E. W. Koch & D. F. Westlake, 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 444: 71-84.
- Parlement Européen, 2000. Directive 2000/60/CE du Parlement européen et du conseil du 23 octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau.
- Riis, T. & B. J. F. Biggs, 2001. Distribution of macrophytes in New Zealand streams and lakes in relation to disturbance frequency and resource supply - A synthesis and conceptual model. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 255-267.
- Riis, T., K. Sand-Jensen & S. E. Larsen, 2001. Plant distribution and abundance in relation to physical conditions and location within Danish stream systems. *Hydrobiologia* 448: 217-228.
- Sand-Jensen, K., 1998. Influence of submerged macrophytes on sediment composition and nearbed flow in lowland streams. *Freshwater Biology* 39: 663-679.
- Sculthorpe, C. D., 1967. The Biology of Aquatic Vascular Plants. Edward Arnold, London.
- Strahler, A. N., 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union* 38: 913-920.
- Willby, 2000. Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. *Freshwater Biology* 43: 43-74.
- Wright, J. F., P. D. Hiley, S. F. Ham & A. D. Berrie, 1981. Comparison of three mapping procedures developed for river macrophytes. *Freshwater Biology* 11: 369-379.

Table 1: General characteristics (physical and chemical) of the eight sites. This table is obtained using a pool of data from the sampling dates between June and October 2003 and 2004. (The other data, especially from Spring on the Dordogne are not used because of the particularly high discharge)

G: Gardonne; M: Mouleydier; Lal: Lalinde; B: Boé; Lam: Lamagistère; C: Castelsarrasin; P: Portet; R: Roques.

± : standard deviation

	G	M	Lal	B	Lam	C	P	R
Depth (m)								
Mean	1.1 ± 0.6	1.4 ± 0.8	1.9 ± 1.2	1.5 ± 0.7	1.6 ± 0.8	1.3 ± 0.5	1.3 ± 0.6	0.8 ± 0.4
Max	2.6	3.2	4.2	3.5	3.5	2.8	4	1.9
Velocity (cm.s⁻¹)								
Mean	72.9 ± 40.4	72.8 ± 26.6	44.1 ± 17.4	66.8 ± 34.7	48.9 ± 27.4	49.6 ± 27.8	55.3 ± 20.7	49.6 ± 26.1
Max	165.6	145.6	84.3	179.9	136.1	137.2	138.5	161.3
Width (m)	92 ± 15	82 ± 13	174 ± 18	86 ± 10	127 ± 17	110 ± 12	174 ± 22	106 ± 14
% Silt (M)	0	0.2	0.2	0.3	0.5	0.3	1.2	0
% Sand (S)	9.9	2.8	0.6	7.9	7.7	1.2	5.4	18.6
% Stone (P)	38.1	28.2	0.7	25.1	39.6	9.7	21.9	53.6
% Boulder (B)	52.0	68.8	98.5	66.0	52.2	88.8	71.5	27.8
NO₃ mg.l⁻¹	7.0 ± 2.4	4.9 ± 2.2	4.8 ± 2.3	6.4 ± 1.6	5.6 ± 1.4	6.8 ± 1.9	3.2 ± 0.6	2.3 ± 0.3
NO₂ mg.l⁻¹	0.07 ± 0.03	0.05 ± 0.02	0.04 ± 0.02	0.10 ± 0.04	0.12 ± 0.03	0.19 ± 0.14	0.05 ± 0.01	0.04 ± 0.01
NH₄ mg.l⁻¹	0.06 ± 0.05	0.08 ± 0.04	0.06 ± 0.04	0.08 ± 0.03	0.11 ± 0.06	0.07 ± 0.03	0.05 ± 0.02	0.05 ± 0.02
Total P mg.l⁻¹	0.06 ± 0.02	0.07 ± 0.05	0.05 ± 0.01	0.1 ± 0.03	0.12 ± 0.06	0.11 ± 0.03	0.06 ± 0.02	0.04 ± 0.01
pH	7.7 ± 0.2	7.8 ± 0.4	8.1 ± 0.3	7.9 ± 0.2	8.2 ± 0.2	8.1 ± 0.4	8.3 ± 0.4	8.4 ± 0.2
Conductivity (µS.cm⁻¹)	192.5 ± 74.0	216.9 ± 36.3	200.9 ± 35.8	291. ± 9.0	277.7 ± 49.5	266.2 ± 52.0	221.1 ± 40.0	229.4 ± 38.6

Table 2: List of taxa. Species found in Gardonne in shallow (< 1.5 m) and in deep areas (> 2.5 m). S: Shallow area (< 1.5 m), D: Deep area (> 1.5 m).

Plant types	Species	S	D	Plant types	Species	S	D
Algae	<i>Cladophora</i> sp. Kützing	X		Spermatophytes Hydrophytes	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	X	X
	<i>Diatoma</i> sp. Bory de St Vincent	X			<i>Egeria densa</i> Planch	X	
	<i>Hildenbrandia rivularis</i> Nardo	X	X		<i>Elodea canadensis</i> Michx	X	
	<i>Hydrodictyon reticulatum</i> Roth	X			<i>Lemna minor</i> L.	X	
	<i>Lemanea gr. fluviatilis</i> Bory de St Vincent	X	X		<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	X	X
	<i>Melosira</i> sp. C. Agardh	X	X		<i>Najas marina</i> L.	X	
	<i>Mougeotia</i> sp. C. Agardh	X			<i>Potamogeton crispus</i> L.	X	
	<i>Oedogonium</i> sp. Link	X			<i>Potamogeton gramineus</i> L.	X	
	<i>Oscillatoria</i> sp. Vaucher	X			<i>Potamogeton nodosus</i> Poiret	X	X
	<i>Rhizoclonium</i> sp. Kützing	X			<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	X	X
	<i>Spirogyra</i> sp. Link	X			<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	X	
	<i>Stigeoclonium</i> sp. Link	X			<i>Ranunculus fluitans</i> Lam.	X	X
Bryophytes	<i>Thorea ramosissima</i> Bory de St Vincent	X	X	<i>Sparganium emersum</i> Rehman	X	X	
	<i>Ulothrix</i> sp. Kützing	X		<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleiden	X		
	<i>Vaucheria</i> sp. C. Agardh	X		Number of hydrophyte species	14	6	
	Number of algae species	15	4	Spermatophytes Helophytes	<i>Carex</i> sp.	X	
<i>Amblystegium riparium</i> Hedw.	X		<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Schwartz		X		
<i>Cinclidotus</i> sp. P. Beauv.	X		<i>Lycopus europaeus</i> L.		X		
<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw	X	X	<i>Lythrum salicaria</i> L.		X		
<i>Octodiceras fontanum</i> (B Pyl.) Lindb.	X	X	<i>Nasturtium officinale</i> sl R. Br.		X		
Number of bryophyte species	4	2	<i>Phalaris arundinacea</i> L.		X		
Pteridophytes	<i>Azolla filiculoides</i> lam.	X			<i>Polygonum hydropiper</i> L. fo. Aq.	X	
	Number of pteridophyte species	1	0		<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser	X	
					<i>Scirpus lacustris</i> L.	X	
					<i>Sparganium erectum</i> L.	X	
					Number of helophyte species	10	0
					Total number of species	44	12

Figure legends

Figure 1: Localisation of the study sites

- Adour-Garonne basin
- Hydrographic network
- Study sites

Figure 2: Occurrence of colonized points compared with the total number of points in each depth zone.

Graph a. Average was obtained by averaging the values of the eight sites

(- appearing instead of a depth class means that there was no observation in this depth class)

Error bars: standard deviation,

Significant differences of the Kruskal-Wallis test: ** ($p < 0.01$) * ($p < 0.05$).

Figure 3: Occurrence of colonized points sampled at 3 different sampling dates in Gardonne:

- May 2003
- June 2003
- August 2003

These percentages are calculated for 4 classes of depth (0-0.5 m, 0.5-1 m, 1-1.5 m, >1.5 m).

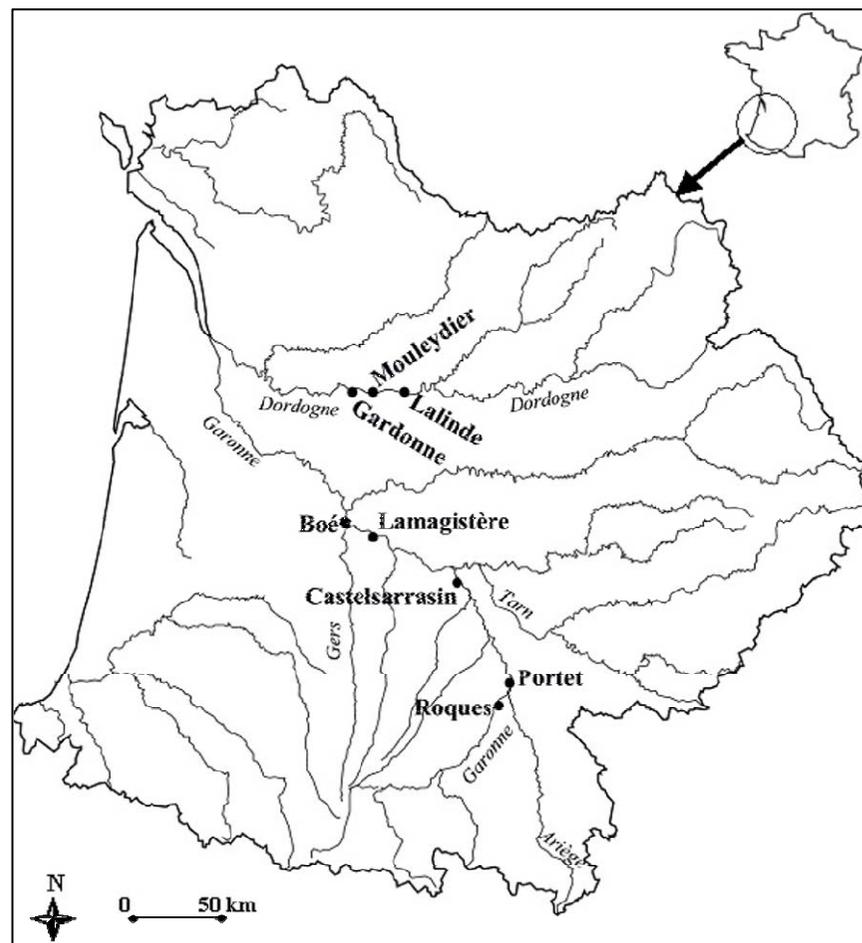


Fig.1

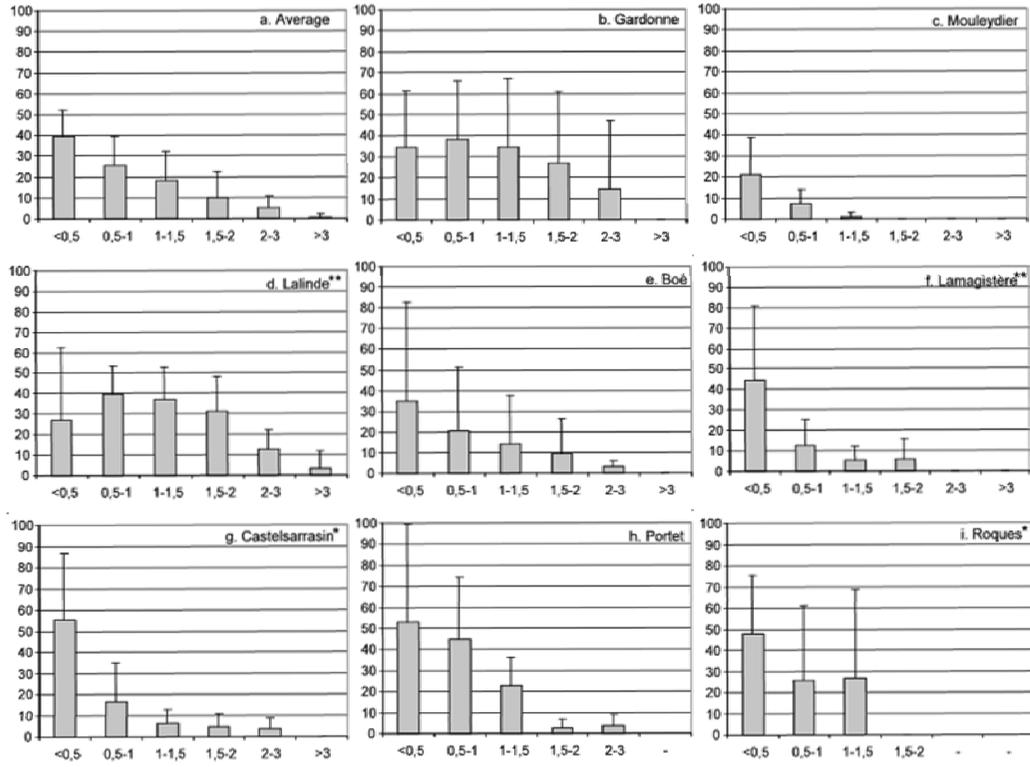


Fig.2

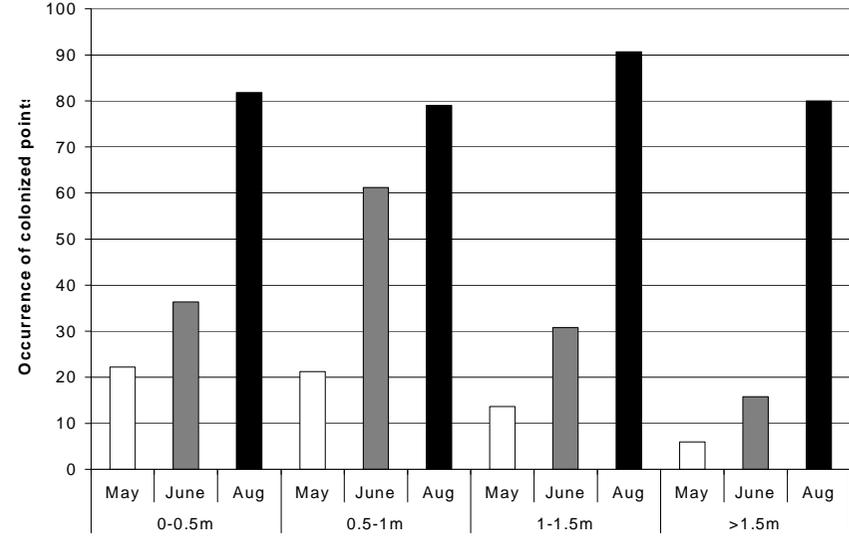


Fig.3

Appendix: List of taxa. Species found in the eight sampled sites. G: Gardonne; M: Mouleydier; Lal: Lalinde; B: Boé; Lam: Lamagistère; C: Castelsarrasin; P: Portet; R: Roques.

	Species	G	M	Lal	B	Lam	C	P	R
Algae	<i>Cladophora</i> sp. Kützing	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Diatoma</i> sp. Bory de St Vincent	X	X		X	X	X		X
	<i>Hildenbrandia rivularis</i> Nardo	X	X		X	X	X	X	X
	<i>Hydrodictyon reticulatum</i> Roth	X		X	X	X	X	X	X
	<i>Lemanea gr. fluviatilis</i> Bory de St Vincent	X	X	X				X	X
	<i>Lyngbia</i> sp. C. Agardh				X	X			
	<i>Melosira</i> sp. C. Agardh	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Mougeotia</i> sp. C. Agardh	X	X	X				X	
	<i>Oedogonium</i> sp. Link	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Oscillatoria</i> sp. Vaucher	X	X		X	X	X	X	X
	<i>Rhizoclonium</i> sp. Kützing	X	X	X	X	X	X		X
	<i>Spirogyra</i> sp. Link	X	X		X	X	X	X	X
	<i>Stigeoclonium</i> sp. Link	X	X			X	X		X
	<i>Thorea ramossissima</i> Bory de St Vincent	X			X	X			
	<i>Tribonema</i> sp. Derbès & Solier					X			
	<i>Ulothrix</i> sp. Kützing	X	X	X		X	X		X
	<i>Vaucheria</i> sp. C. Agardh	X			X	X	X		X
Number of algae species	15	12	8	12	15	12	9	13	
Bryophytes	<i>Amblystegium riparium</i> Hedw.	X	X	X					X
	<i>Cinclidotus</i> sp. P. Beauv.	X				X	X		X
	<i>Fissidens</i> sp. Hedw.		X						
	<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	X	X	X		X	X		
	<i>Octodiceras fontanum</i> (B Pyl.) Lindb.	X	X	X		X	X		X
<i>Rhynchostegium riparioides</i> (Hedw.) Card.								X	
Number of bryophyte species	4	4	3	0	3	3	0	4	
Pteridophytes	<i>Azolla filiculoides</i> lam.	X		X		X	X		
	Number of pteridophyte species	1	0	1	0	1	1	0	0
Spermatophytes Hydrophytes	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	X	X	X	X	X	X		X
	<i>Egeria densa</i> Planch	X							
	<i>Elodea canadensis</i> Michx	X	X						
	<i>Lemna gibba</i> L.						X		X
<i>Lemna minor</i> L.	X		X	X	X	X	X		

	Species	G	M	Lal	B	Lam	C	P	R
Spermatophytes Hydrophytes	<i>Ludwigia peploides</i> Kunth					X	X		
	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	X	X	X	X	X	X	X	X
	<i>Najas marina</i> L.	X	X	X	X		X		
	<i>Potamogeton crispus</i> L.	X	X				X		X
	<i>Potamogeton gramineus</i> L.	X	X						
	<i>Potamogeton nodosus</i> Poirlet	X	X		X	X	X	X	X
	<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	X	X			X	X	X	X
	<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	X		X					
	<i>Ranunculus fluitans</i> Lam.	X	X	X		X	X	X	X
	<i>Sparganium emersum</i> Rehman	X	X						
	<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleiden	X		X		X	X		
	<i>Vallisneria spiralis</i> L.				X	X	X		X
<i>Zannichellia palustris</i> L.				X					
Number of hydrophyte species	14	10	7	7	9	12	5	13	
Spermatophytes Helophytes	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.		X						
	<i>Carex</i> sp.	X	X						
	<i>Cyperus</i> sp.		X						
	<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roemer & Schultes		X						
	<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Schwartz	X	X						
	<i>Lycopus europaeus</i> L.	X							
	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.		X						
	<i>Lythrum salicaria</i> L.	X	X						
	<i>Nasturtium officinale</i> sl R. Br.	X							
	<i>Phalaris arundinacea</i> L.	X	X				X		
	<i>Polygonum hydropiper</i> L. fo. Aq.	X					X		
	<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser	X	X						
<i>Rorippa islandica</i> (Oeder) Borbas		X							
<i>Scirpus lacustris</i> L.	X	X		X					
<i>Solanum dulcamara</i> L.		X							
<i>Sparganium erectum</i> L.	X	X		X					
<i>Typha latifolia</i> L.		X							
Number of helophyte species	10	14	0	2	0	2	0	0	

Déterminisme spatio-temporel des peuplements macrophytiques en grands cours d'eau Application à la Garonne et à la Dordogne

Résumé : Les macrophytes aquatiques représentent un compartiment fonctionnel des hydrosystèmes, aux rôles écologiques multiples. Néanmoins, les grands cours d'eau, écosystèmes souvent très impactés et aux fortes contraintes physiques, n'ont été que peu étudiés. L'objectif de ce travail est donc d'établir le déterminisme à différentes échelles de temps et d'espace des peuplements végétaux, à partir de l'étude de huit sites sur la Dordogne et la Garonne.

Les communautés à *Ranunculus fluitans* des deux cours d'eau sont relativement semblables et caractéristiques de milieux méso-eutrophes courants. Les contraintes physiques apparaissent prépondérantes pour la composition floristique et la répartition des macrophytes, à l'échelle du tronçon comme à l'échelle locale. En comparaison avec de petits systèmes, la trophie du cours d'eau ne joue un rôle que très secondaire.

Les facteurs hydrologiques s'avèrent également déterminants aux différentes échelles de temps considérées. Les crues représentent la source principale de perturbations avec des répercussions pluri-annuelles.

Il existe des interactions plantes-écoulements complexes. Les plantes aquatiques agissent en particulier sur les écoulements, en modifiant les hauteurs d'eau et les vitesses de courant.

Enfin, l'utilisation d'un modèle biologique simple associé aux contraintes physiques du milieu, a permis de poser les bases d'un modèle dynamique de croissance des macrophytes aquatiques en grand cours d'eau.

En améliorant les connaissances sur le fonctionnement des phytocénoses en grands cours d'eau, ces résultats ouvrent également des perspectives en termes d'application de l'Indice Biologique Macrophytique en Rivière dans ces milieux.

Mot-clés : macrophytes aquatiques, grand cours d'eau, déterminisme, paramètres physiques, hydrologie, étude multi-échelle, crue, perturbations, stress, stratégies adaptatives

Spatio-temporal determinism of aquatic macrophytes in large rivers Application to the rivers Garonne and Dordogne

Abstract : Aquatic macrophytes are a functional group of hydrosystems with numerous ecological rules. Large rivers are ecosystems often impacted by human activity and present strong physical constraints. However, large rivers have been little studied. The principal aim of this study is to analyse the determinism of the macrophytes communities with a multi-scale approach (different space and time scales) in eight sites on the rivers Dordogne and Garonne.

Ranunculus fluitans communities are similar in the two rivers and are characteristic of meso-eutrophic and running waters. Physical parameters (depth, substratum, water velocity) represent the principal factors affecting the floristic composition and the abundance of the macrophytes at the station scale as well as at the local scale. Compared with small rivers, chemical parameters only have little influence.

The hydrological factors are especially structuring at the different temporal scales. Floods are the major source of disturbances and their impacts are often observed during several years.

We showed the complex interactions between plants and flow. The macrophytes especially modify the water heights and velocities.

Using a biological growth model (Gompertz model) associated with the hydrological constraints we proposed the bases of a dynamic model of growth for the aquatic macrophyte communities in large river.

This thesis allowed us to improve knowledge on the functioning of plant communities in large rivers and to evaluate the implication of these results for surveying and sampling macrophytes in large rivers especially when applying the Macrophyte Biological Index for Rivers.

Keywords : aquatic macrophytes, large river, determinism, physical parameters, hydrology, multi-scale approach, flood, disturbance, stress, adaptative strategies.