



## **Programme d'étude sur l'évolution de la biodiversité en lien avec la gestion de l'eau dans le Marais poitevin**

Analyse de 5 années de données « biodiversité » acquises entre 2014 et 2018 dans 11 zones du Marais poitevin

Auteurs : Mauchamp André, Gore Olivier, Grange Marie, Bergerot Benjamin, Paillisson Jean-Marc, et Bonis Anne

**Mars 2019**

**Unité Mixte de Recherche ECOBIO CNRS-Université Rennes I & GEOLAB CNRS-Université Clermont Auvergne**



## Remerciements :

Cette étude dédiée à « l'évolution de la biodiversité en lien avec la gestion de l'eau dans le Marais poitevin » est conduite en partenariat étroit entre l'EPMP et le Parc Naturel Régional du Marais poitevin et avec les chercheurs et ingénieurs des unités de recherche ECOBIO (CNRS-Université de Rennes I) et GEOLAB (CNRS-Université Clermont Auvergne).

Les chercheurs et ingénieurs chargés de cette étude s'associent à l'EPMP pour remercier l'Agence de l'eau Loire Bretagne, principal financeur du projet. Les autres financeurs sont par ordre d'importance : l'Établissement Public du Marais Poitevin puis les deux unités de recherche impliquées.

Ils remercient également l'ensemble des partenaires impliqués dans ce travail : les propriétaires des parcelles dans lesquels les suivis se sont déroulés (communes, exploitants agricoles, Conservatoire d'Espaces Naturels, Conservatoire du littoral), les opérateurs qui ont mis en œuvre le travail de terrain (Aquascop, Cap pêche et nature, Hydroconcept, la Ligue de protection des oiseaux, l'association Obios, Ouest Aménagement, l'UNIMA), les partenaires de l'Observatoire du Patrimoine Naturel et institutionnels (syndicats de marais, syndicats mixtes), le Forum des Marais Atlantiques pour les ressources fournies (bibliographie entre autres) et tous ceux avec lesquels des discussions ont eu lieu en amont ou au cours de cette période 2014-2018.

Au sein de l'UMR ECOBIO, nous avons bénéficié de l'aide de Françoise le Moal (Ingénieur d'Études CNRS), est remerciée pour sa contribution essentielle dans la mise en place de la base de données. Guillaume Bouger (Assistant Ingénieur CNRS dans l'UMS S30 OSUR) et Olivier Jambon (Ingénieur d'Études CNRS, UMR ECOBIO) ont apporté leur soutien pour l'installation des sondes piézométriques de suivi des niveaux d'eau et la gestion des données qui en sont issues: nous les remercions également chaleureusement.

Pour citer ce rapport :

Mauchamp André, Gore Olivier, Grange Marie, Bergerot Benjamin, Paillisson Jean-Marc, et Bonis Anne. 2019. Programme d'étude sur l'évolution de la biodiversité en lien avec la gestion de l'eau dans le Marais poitevin. *Analyse de 5 années de données « biodiversité » acquises entre 2014 et 2018 dans 11 zones du Marais poitevin*. Rapport CNRS - UMR ECOBIO-UMR GEOLAB – Parc Naturel régional du Marais Poitevin, Établissement public du Marais poitevin, 84 p.

## **Table des matières**

1. Contexte et objectifs.....	4
2. Rappel et compléments sur les matériels et méthodes.....	5
Protocoles d'acquisition des données « biodiversité » : trois groupes taxonomiques.	5
Rappel et compléments sur les variables environnementales.....	9
Analyses statistiques.....	11
Descripteurs des données et analyses statistiques.....	11
3. Caractérisation des sites de suivi et analyses sur les données environnementales.....	13
4. Analyse de la végétation des canaux.....	22
Rappels méthodologiques.....	22
Comparaisons entre sites et variations au cours du temps.....	22
Relations entre les communautés et les variables environnementales.....	30
Bilan.....	38
5. Analyses communautés d'odonates.....	40
Rappels méthodologiques.....	40
Comparaisons entre sites et variations au cours du temps.....	42
Relations entre les communautés et les variables environnementales.....	48
Bilan.....	54
6. Analyse de la Végétation Prairieale.....	56
Rappels méthodologiques.....	56
Contrastes entre zones.....	57
Relations avec les variables environnementales. Modélisation.....	62
Bilan.....	71
7. Communications réalisées sur le projet.....	73
9. Références.....	74
Annexe I. Méthodologie des analyses.....	77
Annexe II : Tableaux détaillés des résultats de GLMs.....	81

# 1. Contexte et objectifs

L'objectif fixé par l'EPMP pour les suivis dans le Marais poitevin dits 'phase 2' qui font l'objet de ce rapport est d'apprécier l'« évolution de la biodiversité en lien avec les modalités de la gestion de l'eau ». Ces résultats ont été produits dans le cadre d'un « système de veille » visant à examiner l'impact du régime hydrique et en particulier d'étudier ses liens avec les niveaux d'eau (Bonis *et al.* 2013).

Dans cet objectif, deux types d'habitats (canaux et prairies inondables) et sept groupes d'espèces ou communautés (limicoles, poissons, odonates, amphibiens, écrevisses, végétation des canaux et végétation prairiale) ont été initialement choisis pour leur représentativité de la biodiversité du Marais poitevin et leur sensibilité au régime hydrique. Examiner l'impact de changements de gestion de l'eau sur ces composants de la biodiversité demande de disposer 1- de contrastes de conditions environnementales – et en particulier de contrastes de conditions liés au régime hydrique - qui puissent être mis en relation avec 2- certains états de la biodiversité et leurs contrastes éventuels. Le fil rouge de ce travail d'analyse sur désormais cinq années de données est donc la recherche de contrastes sur le plan 'biodiversité' que l'on cherche à expliquer par des contrastes de conditions environnementales, dont le régime hydrique.

A l'heure actuelle, la connaissance de la réponse de la structure de la biodiversité à des variations fines de la gestion quantitative des niveaux d'eau reste du domaine de la recherche académique aussi bien en habitat de prairies, de canaux ou de berges (Lehmann *et al.* 1997, Amoros *et al.* 2000, Riis *et al.* 2001, Baattrup-Pedersen *et al.* 2006, Haury *et al.* 2006, Paillisson *et Marion* 2006, Grinberga 2010, Bornette *et Puijalon* 2011). Ce travail vise à apporter une contribution à ce champ de connaissance. Par conséquent, un effort substantiel a été accordé dans notre travail à la caractérisation des conditions environnementales, conditions qui constituent la grille de lecture explicative privilégiée des contrastes de biodiversité mis en évidence.

L'ensemble des variables composant le régime hydrique a le potentiel d'influencer la biodiversité d'intérêt dans ce travail : en agissant sur la fréquence ou l'abondance des populations, ou sur la composition spécifique des assemblages (*i.e.* des communautés), dans les canaux comme dans les prairies. Il convient donc de décrire ces variables composant le régime hydrique, en les caractérisant si possible de façon quantitative et directe, ou *via* des indicateurs ou variables intermédiaires dits « proxies ».

L'objectif initial de l'étude consistait à mettre en évidence un éventuel effet des conditions de régime hydrique sur la biodiversité. Cet objectif ne doit pas conduire à négliger les éventuels effets d'autres variables environnementales sur la biodiversité animale et végétale des canaux et prairies. Pour en tenir compte, nous avons identifiés les variables environnementales pouvant impacter les différents groupes taxonomiques d'intérêt puis nous avons caractérisé chacune des zones en conséquence : le rapport dédié à la caractérisation environnementale des onze zones d'études (Gore *et al.* 2018) porte sur leur caractérisation en terme de régime hydrique, et également sur le plan d'autres dimensions environnementales qui peuvent présenter un effet : seule ou en interaction, avec les conditions de régime hydrique.

Les analyses mises en œuvre et présentées dans ce rapport visent deux objectifs complémentaires :

- identifier les contrastes de biodiversité entre zones de suivi,
- identifier les variables environnementales qui sont associées à ces contrastes.

**Les données de biodiversité** qui sont analysées ont été acquises sur le terrain entre 2014 et 2018. Sur la base des données brutes, différents indices ont été produits pour la décrire sous différentes facettes : listes d'espèces, richesses spécifiques, indices de diversité spécifique, indices d'équi-répartition entre espèces, composition spécifique, proportion de certaines espèces, indice de 'preferendum écologique'. Les données brutes de biodiversité et les données qui en dérivent constituent l'ensemble des 'variables à expliquer' dans les analyses. Les résultats présentés dans ce rapport portent sur les cinq années de suivi et visent deux objectifs complémentaires :

Les résultats de ces analyses ont été présentés et discutés à différentes occasions durant l'année. Elles sont détaillées dans le § 7 du présent rapport.

## 2. Rappel et compléments sur les matériels et méthodes

Les protocoles d'acquisition des données comme la stratégie d'échantillonnage sont brièvement présentés dans le rapport. De façon générale, les données brutes acquises dans le cadre de ce suivi 'biodiversité', consistent en des listes précisant les espèces répertoriées dans les différentes stations de suivi, accompagnées de leurs abondances (résultats de dénombrements ou taux de recouvrement selon les groupes), pour chacune des communautés. Ces données sont organisées en bases de données.

### *Protocoles d'acquisition des données « biodiversité » : trois groupes taxonomiques*

Chaque zone d'étude (au sein d'un secteur) comporte 10 stations dans des canaux et 10 stations dans les prairies (transects). Dans chacune des stations « canaux », 25 quadrats de 0.25 m<sup>2</sup> ont été distribués aléatoirement le long d'une ligne de 125 m de long sur lesquels ont été effectués des relevés de végétation. A proximité de 2 des 10 stations « végétation des canaux », des stations de suivis dits « trajets Odonates » ont été positionnés.

Les caractéristiques de l'échantillonnage pour les 3 groupes taxonomiques concernés par le présent rapport sont rappelés dans le tableau 1. Un exemple de distribution spatiale des stations d'échantillonnage est donné pour la zone d'étude 3 de Champagné en figure 1. Les documents cartographiques sont fournis dans leur intégralité dans l'Atlas produit en 2018 téléchargeable sur le site de l'EPMP <http://www.epmp-marais-poitevin.fr/etude-biodiversite/>.

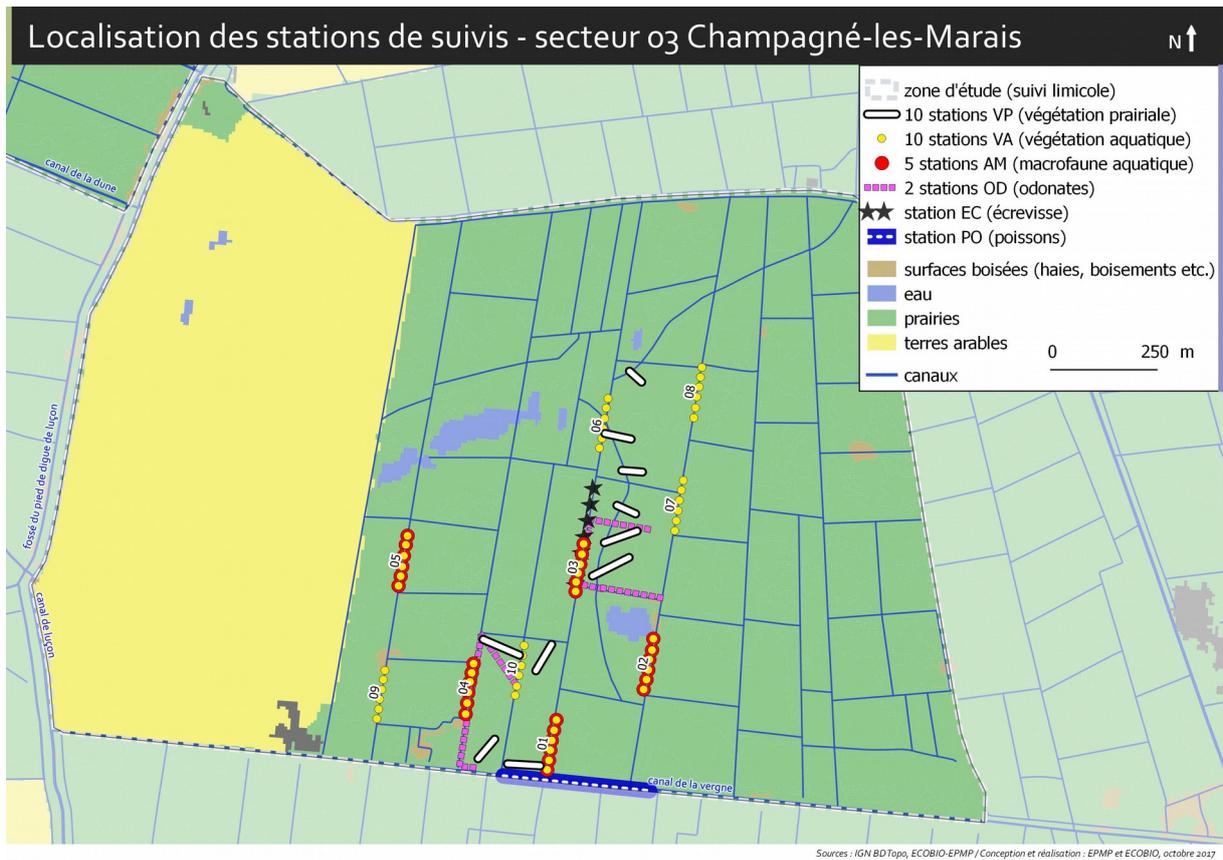
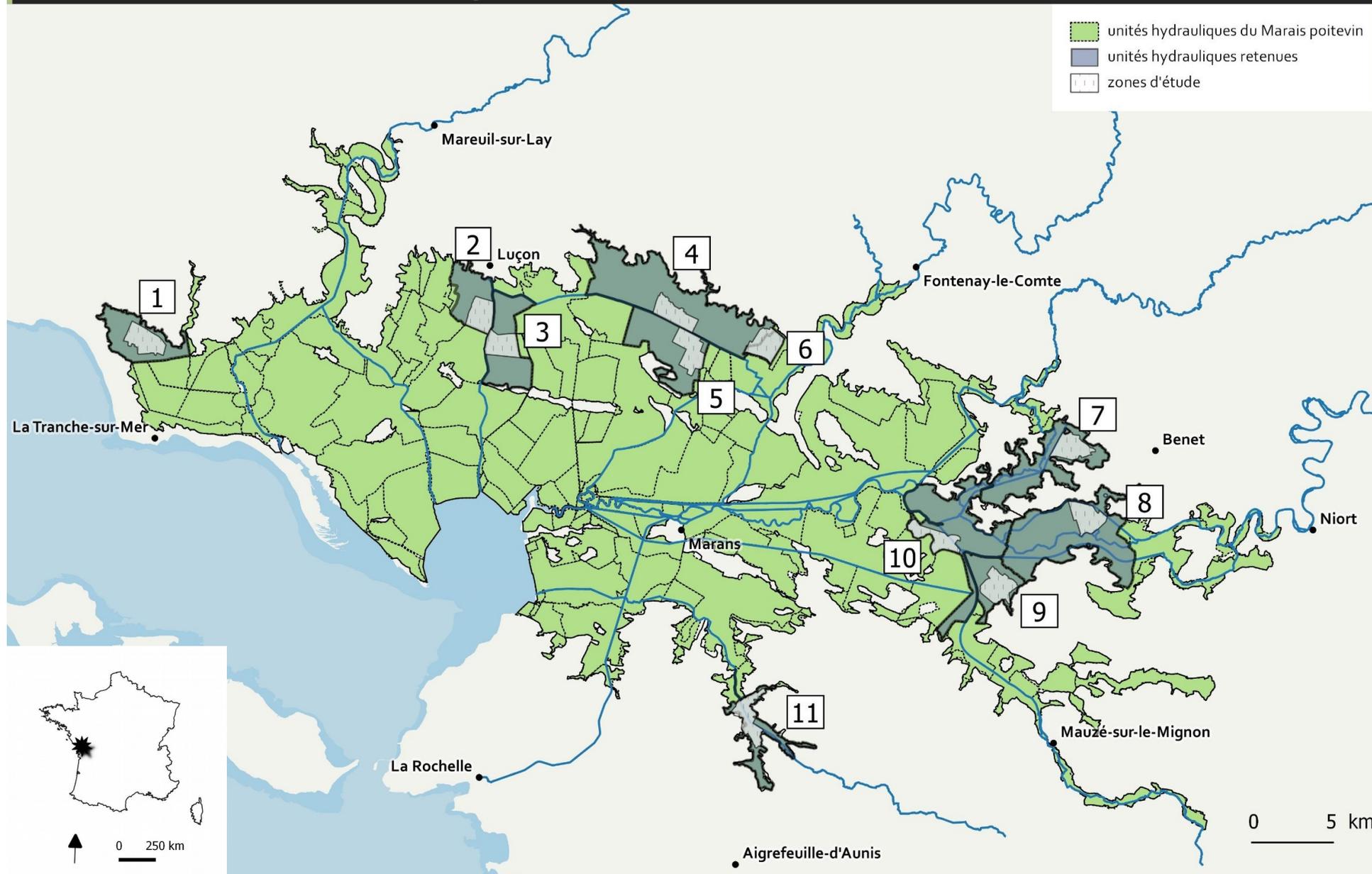


Figure 1: Localisation des stations d'échantillonnage sur la zone d'étude de Champagné.

# Localisation des unités hydrauliques retenues

## Suivi biodiversité en lien avec la gestion de l'eau



Sources : IGN® BDTopo®, EPMP / Conception et réalisation : EPMP et ECOBIO, octobre 2017

Figure 2 : Localisation des sites d'études dans le Marais poitevin.

Tableau 1: L'organisation des suivis dans les 11 zones d'études, effort d'échantillonnage et nature des données récoltées in situ.

Groupe taxonomique	Nb de stations/ zone d'étude et taille-surface de la station	Effort d'échantillonnage par station	Nature des données acquises
OD Odonates adultes	2 stations / zone Dans chaque station : un linéaire de 500 m dont 350 m le long du canal et 150 m dans la prairie	Parcours le long des 500m de linéaire, env. 1h par station. 4 relevés par an de mai à août.	Abondances des individus adultes observés et identifiés sur le terrain pour la plupart à l'espèce.
VA Végétation des canaux	10 stations par zone 1 station : 5 segments de canal de 25 m de long	25 quadrats de 50x50cm ou 30x30cm répartis sur 5 segments de canal dans chaque station. 1 relevé par an en mai.	%: recouvrements des espèces estimés sur les quadrats visuellement ou par prélèvement avec râteau (espèces immergées).
VP Végétation prairiale	10 stations / zone 1 station : 1 transect dans le sens de la plus forte pente dans une parcelle de prairies (extension : entre 20 et 80 m selon les stations et zones). Point de départ du transect dans une zone basse.	Un relevé sur chaque zone de végétation homogène le long du transect de chaque station. Les zones homogènes sont définies par l'opérateur chargé de l'acquisition des données. 1 date de relevé par an, entre mi-mai et mi-juin.	Un relevé : liste d'espèces et fréquence de chaque espèce par zone de végétation homogène. La fréquence de chaque espèce est calculée sur la base de la présence de l'espèce sur 20 quadrats de 1/16 m <sup>2</sup> par zone homogène.  Nb : pour chaque groupement homogène (relevé), un relevé de type phytosociologique est réalisé tous les 2 ans sur chaque zone homogène, avec estimation du couvert par espèce par un indice d'abondance dominance. Ces données ne sont pas utilisées ici.

## Rappel et compléments sur les variables environnementales

La réflexion concernant le choix et l'acquisition des variables environnementales est présentée dans le rapport d'étude de Bonis *et al.* (2013) et leurs méthodes d'acquisition dans le rapport de Gore *et al.* (2018).

Un effort substantiel a été accordé dans notre travail à la caractérisation des conditions environnementales, conditions qui constituent la grille de lecture explicative privilégiée des contrastes de biodiversité. Plusieurs sources d'information ont permis d'élaborer les variables environnementales disponibles pour chacune des zones d'étude: EPMP /ECOBIO, OBIOS, AQUASCOP pour les données propres à cette étude, ainsi que le PNR Marais poitevin, l'Université de Poitiers (Dudoignon *et al.* 2016), l'UNIMA (Unima 2017), l'IGN, MétéoFrance et le SIEMP (système d'information sur l'eau du Marais poitevin <http://siemp.epmp-marais-poitevin.fr/> (données mises à disposition par plusieurs fournisseurs dont IIBSN, CD 85 et SIEAGH du Curé).

Dans chaque zone d'étude, la biodiversité a été étudiée dans différentes stations de suivi. Les variables environnementales ont été calculées pour certaines à l'échelle de la zone d'étude, et/ou de la station d'échantillonnage, et/ou d'une zone tampon autour de la station, et/ou du groupement homogène de végétation prairiale. Parmi de nombreuses variables calculées, seules apparaissent dans ce rapport celles qui sont mises en évidence dans les procédures statistiques. Elles sont classées en deux groupes : les variables dites « locales » qui regroupent des informations sur la qualité de l'eau, les variables de régime hydrique et deux variables biotiques (tableau 2) et les variables dites « paysagères » (tableau 3).

*Tableau 2: Variables environnementales décrivant les conditions « locales » (station) où se trouvent les communautés et utilisées dans les modèles statistiques visant à expliquer les données de diversité de la végétation, des communautés d'odonates, et de la végétation des prairies.*

code	definition	unité	VA	OD	VP	échelle
hoXX*	Hauteur d'eau mensuelle dans le canal	m	x	x	x	zone
nvXX	Niveau de l'eau dans le canal relatif à l'altitude moyenne des prairies adjacentes	m			x	zone
dur2XX*	Nombre de jours avec plus de 2 cm d'eau de surface par mois	jour			x	groupement
plXX*	Pluviométrie mensuelle	mm			x	zone
sevXX*	Intensité mensuelle de sécheresse lorsque le niveau d'eau dans le sol passe sous un seuil fixé	jour*cm			x	groupement
no2	Nitrites	mg/l	x	x		zone
no3	Nitrates	mg/l	x	x		zone

nkj	Azote kjeldhal	mg/l	x	x	zone
nh4	Ammonium	mg/l	x	x	zone
sato2	Saturation en oxygène	%	x	x	zone
pH	pH	mg/l	x	x	zone
chla	Chlorophylle a	µg/l	x	x	zone
cmoy	Conductivité	µs/m	x	x	zone
corg	Carbone organique dissous	mg/l	x	x	zone
orthop	Orthophosphate	mg/l		x	zone
altgrz	Altitude des groupements de végétation	m			x    groupement

Variables biotiques :

ecrev	Effectif d'écrevisses pêchées		x	x	zone
cvhydro	Couverture en hydrophytes	%		x	station

\* XX : identifiant du mois ; \*\*moyenne de trois mesures mars/mai/juillet

*Tableau 3: Variables "paysagères" décrivant les alentours immédiats (entre 250 et 500 m de distance selon les cas) des stations d'étude et utilisées dans les modèles de prédiction de la diversité de la végétation, des communautés d'odonates, et de la végétation des prairies.*

code	definition	unité	VA	OD	VP	échelle mesure
cult250	Proportion de cultures	%		x		250m autour OD
bois250	Proportion de bois	%		x		250m autour OD
prai250	Proportion de prairies	%		x		250m autour OD
ter250	Linéaire de canaux tertiaires	m		x		250m autour OD
prsec250	Linéaire de canaux primaires et secondaires	m		x		250m autour OD
haie3D	Haie le long du canal (longueur*haut.*larg.)	m <sup>3</sup>		x		station OD
regcu	Proportion de cultures	%	x		x	2 km autour zone
regpra	Proportion de prairies	%	x		x	2 km autour zone
boistd	Proportion de bois	%	x			2 km autour zone
T500pra	Proportion de prairies	%			x	500m autour VP
T500cu	Proportion de cultures	%			x	500m autour VP
T500bois	Proportion de bois	%			x	500m autour VP
zfrija	Proportion de friches et de jachères	%			x	zone
zter	Linéaire de canaux tertiaires par hectare	m	x			zone
zprsec	Linéaire de canaux prim. et sec. par hectare	m	x			zone

## Analyses statistiques

### Descripteurs des données et analyses statistiques

Descripteurs des données biodiversité : pour chaque groupe taxonomique, la compilation des relevés de terrain a permis d'établir des listes d'espèces ont été établies. Des indices de diversité ont été calculés : la richesse spécifique, les indices de Shannon et de Simpson (exponentielle et inverse pour les exprimer en équivalents nombres d'espèces). Ces indices ont été comparés entre zones d'études et entre années. Enfin la structuration de la composition spécifique des communautés a été décrite par les scores sur les composantes 1 et 2 de l'Analyse en Composantes Principales (ou ACP), basées sur les abondances de toutes les espèces observées dans chaque groupe taxonomique.

Les analyses statistiques utilisées sont présentées succinctement ici. Le détail des méthodes est présenté en annexe I.

1. Des analyses multivariées (ACP avec transformation *ad hoc*) ont permis d'analyser la composition des communautés en termes d'espèces (ou taxons) et de leurs abondances respectives, entre zones et entre années. L'objectif est de savoir si des groupes de communautés se dégagent, et le cas échéant, quels sont les taxons qui différencient les groupes (espèces contribuant le plus aux ACPs). Les ACPs non normées utilisées donnent plus de poids aux espèces dominantes qu'aux espèces rares.
- 2- Une visualisation de la séparation des données le long des axes (composantes) des analyses multivariées a été ensuite entreprise en projetant les variables environnementales caractérisant chaque relevé de communauté sur les plans factoriels des ACPs.
- 3- des analyses de type GLM (generalized linear models) ont ensuite permis de rechercher les effets des variables environnementales sur les descripteurs quantitatifs des communautés : indices de biodiversité, abondance totale, description de la composition des communautés par les scores des relevés sur les deux premiers axes des ACPs, valeurs d'indicateurs écologiques tels les coefficients pondérés d'Ellenberg vis-à-vis de l'humidité du sol ou son inondation). Ces GLMs sont donc des modélisations qui permettent de tester l'importance de la variation d'une ou plusieurs variables environnementales sur la variabilité des descripteurs de biodiversité considérés.

Choix des variables environnementales: pour la végétation des canaux et les communautés d'odonates adultes, deux familles de variables environnementales ont été caractérisées : d'une part les variables « locales » décrivant les conditions dans les canaux eux-mêmes (hauteurs d'eau et qualité de l'eau, tableau 2), et d'autre part les variables « paysagères », qui caractérisent les alentours des canaux (tableau 3). En effet, la littérature scientifique montre que le contexte paysager peut impacter la biodiversité d'un site en modifiant notamment la dispersion des organismes et la surface d'habitat favorable. Dans ce travail, les modèles prenant en compte des variables paysagères montrent qu'elles peuvent parfois présenter un effet significatif sur la biodiversité mais leur effet est indissociable des variables locales : ainsi, l'occupation du sol (% prairies, ou % cultures) comme la densité de canaux sont corrélées avec les conditions locales (stationnelles) : les secteurs de marais du secteur oriental du marais sont en effet toujours caractérisés par un linéaire de canaux plutôt élevé.

Par ailleurs, les effets de ces variables paysagères qui ont été trouvés significatifs sur le plan statistique ne vont pas dans le sens de ce qui pouvait être attendu sur la base de la littérature et ils n'apportent pas d'interprétation convaincante des résultats. Leur interprétation est complexe et nous manquons de données pour comprendre les processus sous-jacents (ex. pas de données de courants, flux, dans les canaux pouvant expliquer les déplacements et flux de propagules). En outre, ces variables intégratives et leurs variations peuvent inclure et masquer les effets des variables locales. En conséquence, dans ce rapport, seule la modélisation des données biodiversité par les variables locales sera présentée.

Outre les variables environnementales abiotiques locales, deux variables biotiques ont été incluses dans les modèles : il s'agit de l'abondance d'écrevisses, comme variable explicative potentielle du couvert végétal des canaux, et cette donnée d'abondance des écrevisses et la donnée d'abondance de végétation aquatique comme variables explicatives potentielles des données 'odonates adultes'.

Sélection des variables environnementales (VE) pour conduire les analyses de données. Certaines variables environnementales ne sont pas indépendantes les unes des autres. L'analyse de données doit tenir compte de ces co-variations car elles peuvent affecter les résultats : un effet peut en masquer un autre et des corrélations trop fortes peuvent, à l'extrême, entraîner la sélection de variables qui n'ont pas de relations avec la biodiversité que l'on cherche à expliquer. Une étape de sélection des VE a permis d'identifier les variables environnementales qui co-varient fortement et n'en conserver qu'une pour l'analyse de données type GLM. Cette variable environnementale sélectionnée aura pour « rôle » de représenter les effets de l'ensemble des VE très fortement corrélées. Les co-variations identifiées seront re-mobilisées lors de l'interprétation des résultats des analyses.

Pour les jeux de données relatifs aux trois groupes taxonomiques étudiés ici (végétation des canaux, odonates adultes et végétation des canaux), la même démarche a été utilisée pour sélectionner 1- les variables environnementales pertinentes puis 2- sélectionner les variables environnementales qui ne sont pas fortement corrélées, et identifier celles qui sont fortement corrélées entre elles. Ces corrélations entre variables environnementales sont représentées par des matrices de corrélations (la corrélation entre variables prises deux à deux est d'autant plus forte que la couleur est intense) avec en bleu les relations positives et en rouge les relations négatives. Les variables environnementales pertinentes pour expliquer les contrastes de végétation dans les canaux, pour les odonates adultes et pour la végétation prairiale, sont présentées ainsi que leur corrélations dans les Figure 6, Figure 7 et Figure 8 respectivement.

Sélection des variables qui ne sont pas fortement corrélées entre elles : La procédure VIF (variance inflation factor) sélectionne automatiquement par itérations successives les variables dont les niveaux de corrélations entre eux sont inférieurs à un seuil fixé. Le seuil utilisé est de 0.7 comme généralement admis dans la littérature (Dormann *et al.* 2013). Il en résulte un pool de variables réduit pour chaque groupe taxonomique qui sera utilisé dans les modèles (voir les § 4, 5 et 6). Ce seuil n'écarte donc que les variables environnementales qui présentent les plus fortes corrélations et les modèles peuvent donc inclure des VE parfois moyennement ou faiblement corrélées entre elles. Les corrélations les plus importantes entre les variables

retenues pour les modèles et les variables écartées par le VIF seront fournies dans des tableaux associés aux résultats des modélisations.

### **3. Caractérisation des sites de suivi et analyses sur les données environnementales**

Les contrastes environnementaux et de gestion hydrique entre les 11 zones d'études forment la grille de lecture principale des contrastes de 'biodiversité'.

Cette partie a vocation de donner un aperçu des contrastes environnementaux entre zones d'études, en se focalisant sur les variables qui ont été retenues comme significatives pour expliquer un ou plusieurs descripteurs de biodiversité dans les modèles d'analyses statistiques.

La figure 3 présente, par zone d'étude et par année, cinq paramètres de qualité de l'eau, en considérant les regroupements entre zones sur ces critères de qualité de l'eau. Un premier groupe de 3 zones est constitué des marais desséchés (3-Champagné-les-Marais ; 5-Chaillé-les-Marais) ou intermédiaire (1-Longeville-sur mer : il s'agit de marais formant un paysage « ouvert », situés dans la moitié ouest du Marais poitevin. L'eau des canaux de ce groupe présente les plus fortes concentrations en chlorophylle a, les plus fortes teneurs en azote total (mesure Kjeldahl) et les moins fortes concentrations en nitrates. Ces marais ne sont pas en connexion permanente avec les flux des bassins versants et ces paramètres « qualité de l'eau » traduisent un fonctionnement trophique à fort degré de maturation (réseau trophique planctonique complexe phytoplancton - zooplancton), typique des marais avec un renouvellement faible des masses d'eau (Unima, 2017). Un autre type de marais sur la base des critères de qualité de l'eau est celui de la zone 2 (Luçon : il s'agit un marais de paysage ouvert, situé à l'ouest et classé en « marais mouillé ». L'eau de ses canaux présente un pH basique comme le premier groupe de marais, mais avec des valeurs de chlorophylle a et d'azote kjeldahl plus faibles, proches des autres secteurs de marais mouillés, situées au nord de la ceinture des hollandais (4- Nalliers et 6-Le Poiré sur Velluire) à l'est du Marais poitevin.

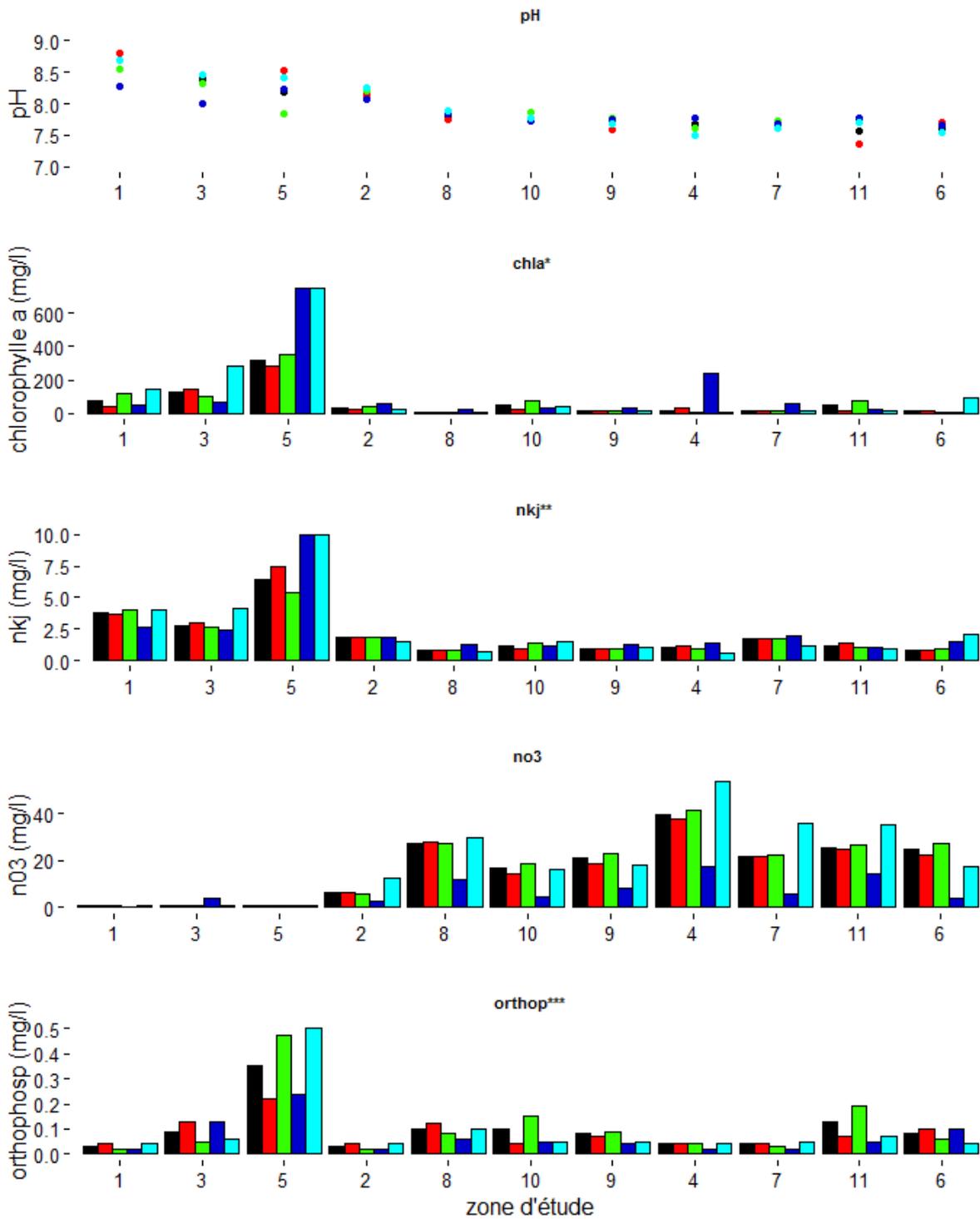


Figure 3: Valeurs de pH et évolution au cours du temps de 4 paramètres de qualité de l'eau dans les 11 zones d'étude. Les zones sont classées dans l'ordre de pH décroissante pour tous les graphiques. Données d'analyses issues du rapprt de l'Unima (2017), valeurs moyennes de 3 mesures mars – juillet.

En ce qui concerne le régime hydrique comparé entre les 11 zones, et entre ces 3 groupes de marais, il a été décrit dans ce travail par différentes paramètres : en prairie, par la durée d'inondation (nombre de jours où le sol est submergé), l'intensité du stress hydrique en été (Gowing et al. 1998) ; dans les canaux, il s'agit par exemple de la hauteur d'eau sur différentes périodes. Ces paramètres sont présentées en figure 4 pour chacune des 11 zones d'étude, accompagnés par un graphique montrant l'importance du boisement des berges (haie3d). Ces différentes informations distinguent les zones 1, 3, 4 et 6, zones d'études où les prairies sont globalement les plus longuement inondés, avec une proportion importante des prairies (ici représenté par le nombre de groupements) encore inondée en mai. L'inondation des prairies peut s'effectuer par débordement des canaux vers les prairies : c'est le cas des zones 1 et 3, et l'inondation peut donc être modifiée (dans un sens ou dans l'autre) directement par la gestion anthropique du niveau d'eau dans le casier hydraulique.

Les longues durées d'inondation des prairies des zones 4 et 6 s'expliquent par un autre type de fonctionnement hydrique : les zones basses des prairies de ces deux zones (les « baisses » et leurs abords) sont inondées par l'accumulation des eaux pluviales sur la période automne-hiver et pas par le débordement de l'eau des canaux. La durée d'inondation des points bas de ces prairies est fonction 1) de la vitesse d'évaporation de l'eau et 2) de la vitesse de son évacuation vers les exutoires en fin d'hiver-début de printemps. Cette évacuation peut être accélérée, ou au contraire retardée par des aménagements de type batardeaux. Dans ces deux zones d'étude, les batardeaux installés retiennent l'eau de pluie accumulée au cours de l'hiver jusqu'au printemps, ce qui prolonge la durée d'inondation et permet une exondation progressive des prairies. Les sept autres zones (2, 5, 7, 8, 9, 10, 11) apparaissent moins longuement inondées puisque les points de suivi encore inondé au mois de mai y sont beaucoup plus rares. Il n'y a d'ailleurs qu'en 2015 qu'un nombre important de sites avaient été inondé entre 1/3 et la moitié du mois de mai suite à une crue printanière survenue début mai.

Le stress hydrique dans les prairies (figure 4 b) rend compte de la disponibilité de l'eau dans le sol pour les racines : les résultats obtenus montrent que la durée d'inondation hivernale n'est pas reliée étroitement au niveau de stress hydrique, comme on pourrait s'y attendre en 1ere hypothèse : il peut être aussi fort dans les prairies de la zone 3 que dans la zone 10 qui sont pourtant très différents sur le plan de la durée d'inondation( figure 4 a). Le stress hydrique apparaît localement beaucoup plus fort sur la zone 11 par rapport à toutes les autres zones, et de niveau équivalent et moyen, dans les zones 3, 9 et 10. Il dépendra fortement du niveau du canal dans les zones tourbeuses où le sol est très perméable à l'eau (forte conductivité hydraulique) et dépendra partout des conditions météorologiques (valeurs d'évapotranspiration potentielle ETP).

Les hauteurs d'eau dans les canaux (figure 4 c et d, respectivement pour mars (ho03) et juillet (ho07), caractérisent les zones d'étude de façon assez différentes de la durée d'inondation dans les prairies. Les zones 3, 5 et 10 sont regroupées par leurs faibles hauteurs en mars et juillet alors que la durée d'inondation de leurs prairies en mai était très différente. Les canaux des zones 4 et 6 sont au contraire caractérisés par des niveaux d'eau plutôt élevés en mai et en juillet, et étaient déjà regroupées par leur durée d'inondation des prairies assez longues au mois de mai.

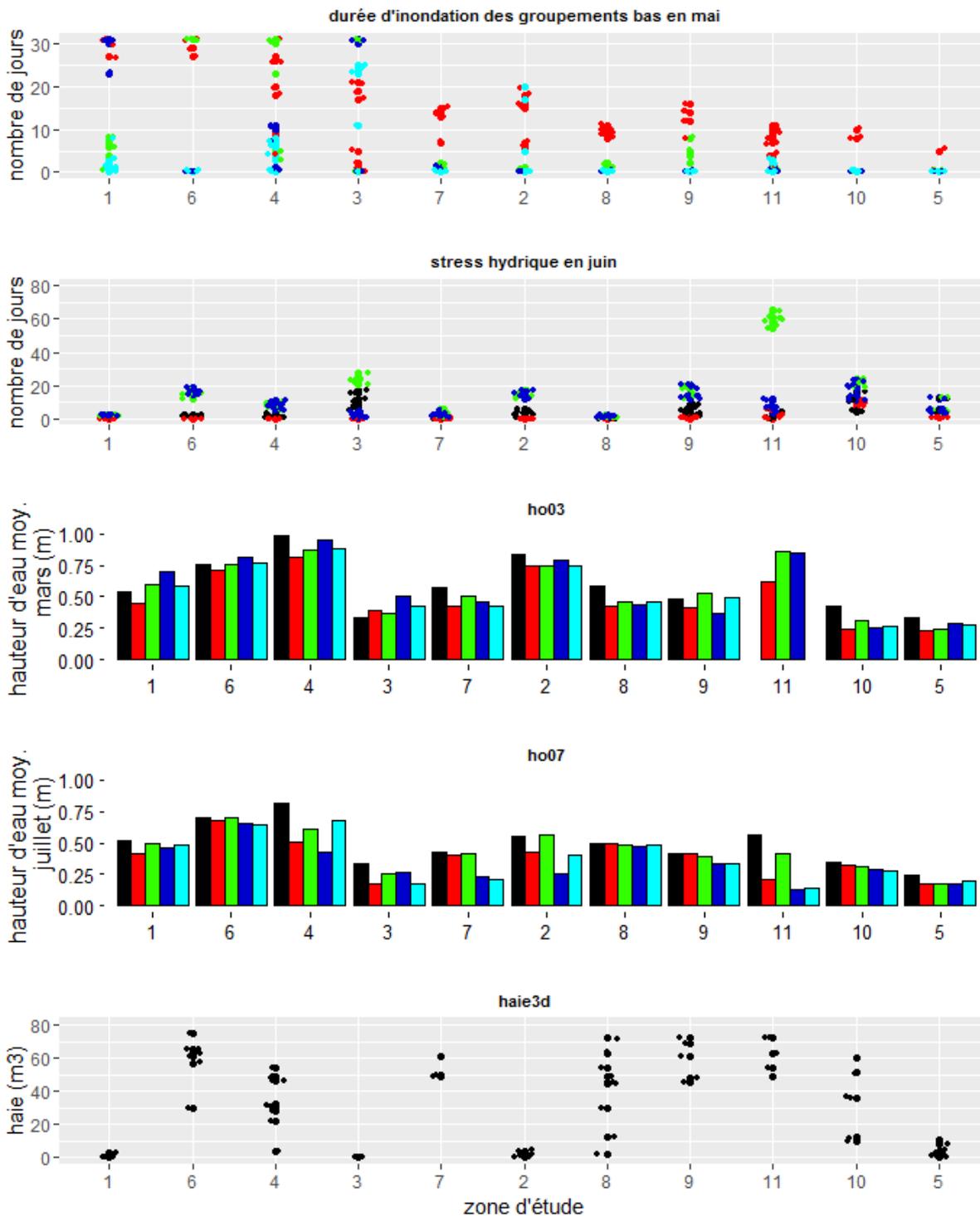


Figure 4: Variation entre années et entre les 11 zones d'étude pour 4 paramètres décrivant le niveau d'eau ainsi qu'en ce qui concerne la longueur de haies (linéaires). Les zones sont classées dans l'ordre de durée d'inondation des points bas en mai décroissante pour tous les graphiques.

On peut également caractériser le régime hydrique par l'écart de niveau d'eau des canaux entre deux périodes, une caractéristique qui peut constituer un facteur de perturbation (fort marnage) et permettre ou non la fuite des organismes aquatique selon leur mobilité et sa rapidité. En la matière, on a pu montrer (figure 4 c et d) un fort écart de niveaux d'eau entre mars et juillet dans les canaux des zones 4, 2 et 11 et au contraire, une quasi stabilité dans les canaux des zones 8 et 10.

La figure 5 présente trois paramètres paysagers (proportions de prairies, de cultures et linéaire de canaux tertiaires) et deux paramètres locaux (chlorophylle a et boisement des berges) classés par proportion de prairies décroissante. Les proportions de surfaces en prairies et en cultures sont évidemment corrélées négativement. Six zones présentent plus de 75 % de surface en prairies. Les zones 5, 3 et 10 présentent les plus grandes surfaces de culture avec respectivement 42, 33 et 25 % d'occupation du sol.

Les zones 9 et 8 présentent le linéaire de canaux tertiaires les plus grand traduisant un paysage de petites parcelles. À l'inverse, les zones 4, 6 et 11 sont peu pourvues en canaux, ce sont les zones occupées par des marais communaux, ce sont de grandes parcelles de pâturage collectif.

Les zones 1, 2, 3 et 5 ont de loin les berges les moins boisées, les ligneux sont effectivement rares le long des canaux sur la partie ouest du Marais poitevin. Les zones 7, 9 et 11 se caractérisent par des canaux tous très boisés.

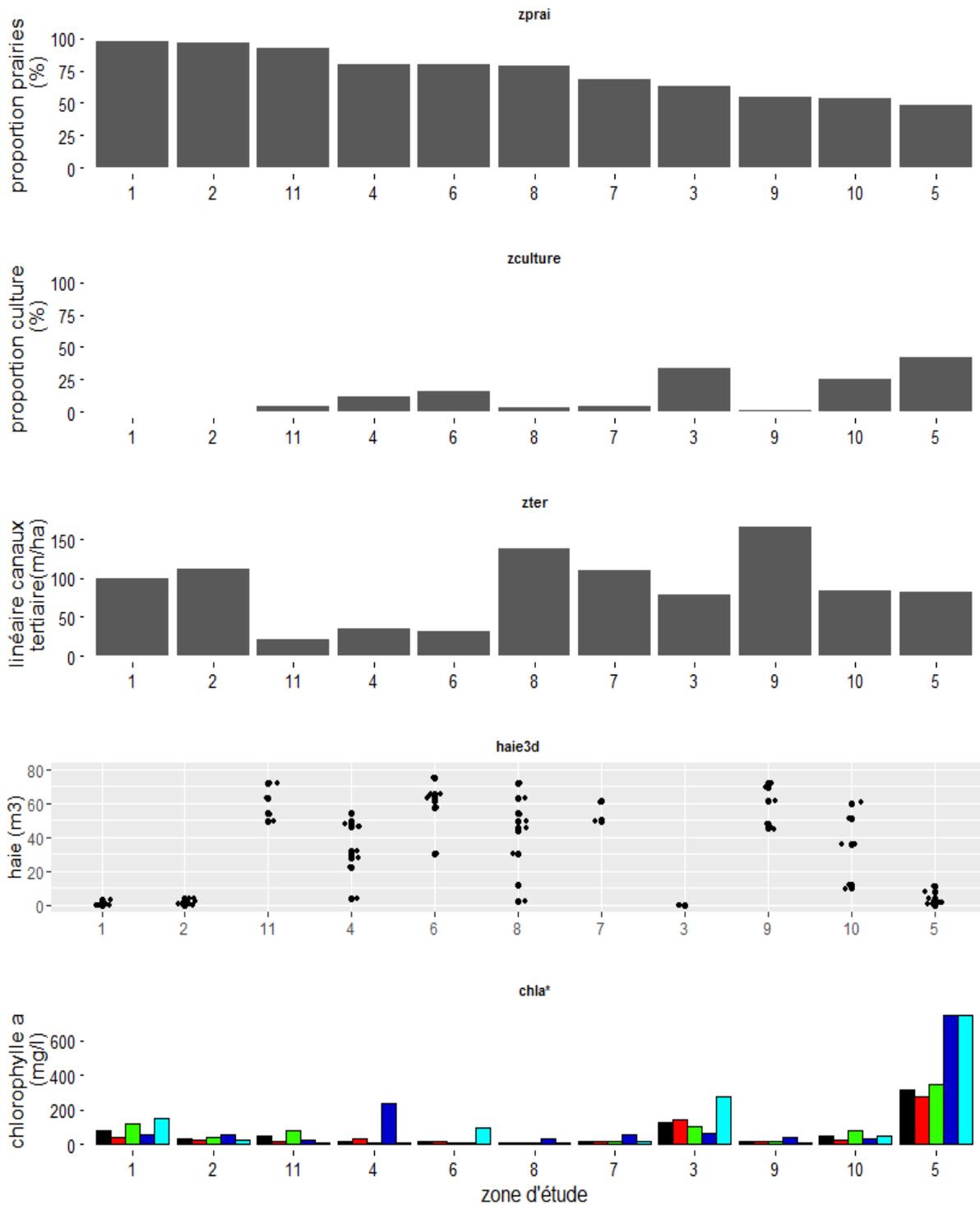


Figure 5: Valeurs de 4 paramètres paysagers dans les 11 zones d'étude. Les zones sont classées par proportion de prairies décroissante dans la zone. Les données de chlorophylle permettent des comparaisons avec la figure 3 qui classe les zones en fonction du pH.

La figure 6 présente les corrélations entre les variables environnementales dans les canaux. Elle met nettement en évidence les corrélations positives entre les hauteurs d'eau sur la période 'hiver-printemps' et les hauteurs d'eau sur la période 'été-automne'. Ces corrélations suggèrent que ces deux niveaux peuvent suffire à décrire les niveaux d'eau dans une zone donnée. Les analyses de corrélation de la figure 6 montre qu'un second bloc de variables environnementales sont corrélées positivement entre elles : il s'agit de caractéristiques de qualité de l'eau (de *pH* à azote Kjeldahl ou *nkj*). Ces variables correspondent à l'indication d'eutrophisation et de blooms d'algues. Elles ne montrent par contre aucun lien avec la teneur en phosphates (*orthop*). Les corrélations entre ces variables de qualité de l'eau et les variables paysagères d'occupation du sol sont faibles (couleurs pâles). Des liens positifs mais faibles ( $r < 0.3$  mais systématiques pour tous les mois sur la ligne *regpra*) existent entre des niveaux d'eau et la proportion de prairies. L'inverse de ce lien existe également avec la proportion de culture (ligne *regcu*,  $r < 0.2$ ).

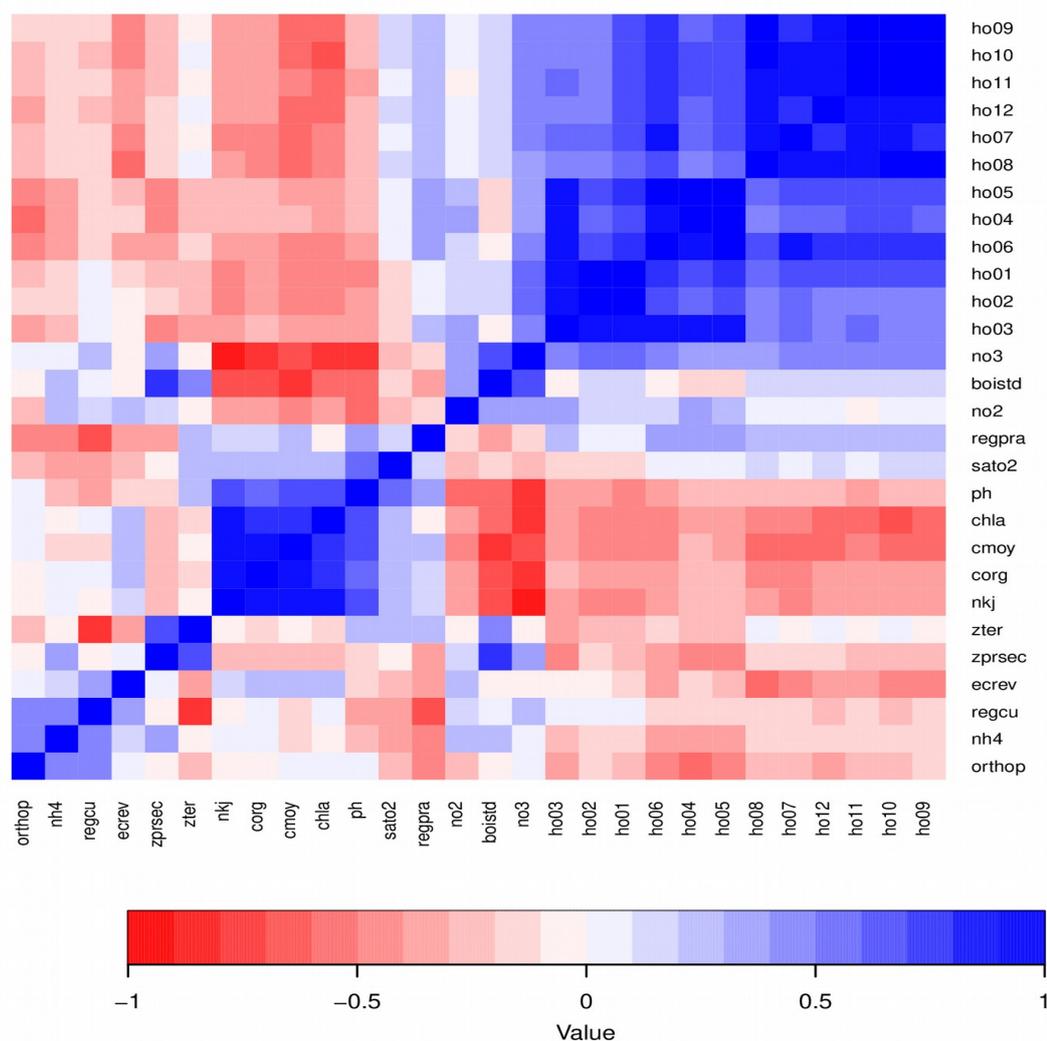


Figure 6: Représentation des corrélations entre les variables environnementales relatives aux suivis dans les canaux. Les corrélations sont d'autant plus fortes que la couleur est intense, la couleur rouge pour des corrélations négatives, la couleur bleue des corrélations positives.

Les variables environnementales qui caractérisent les stations utilisées pour le suivi des peuplements d'odonates sont calculées sur une zone tampon de 250 m autour du transect de suivi « Odonates ». Sur cette emprise, proches des variables précédentes mais pas en totalité. On retrouve néanmoins, dans la matrice de corrélation, les mêmes ensembles de variables corrélées. La même tendance, ténue, est observée pour les variables paysagères sur les stations « odonates » en considérant l'occupation du sol sur les tampons de 250 m autour des stations (figure 7).

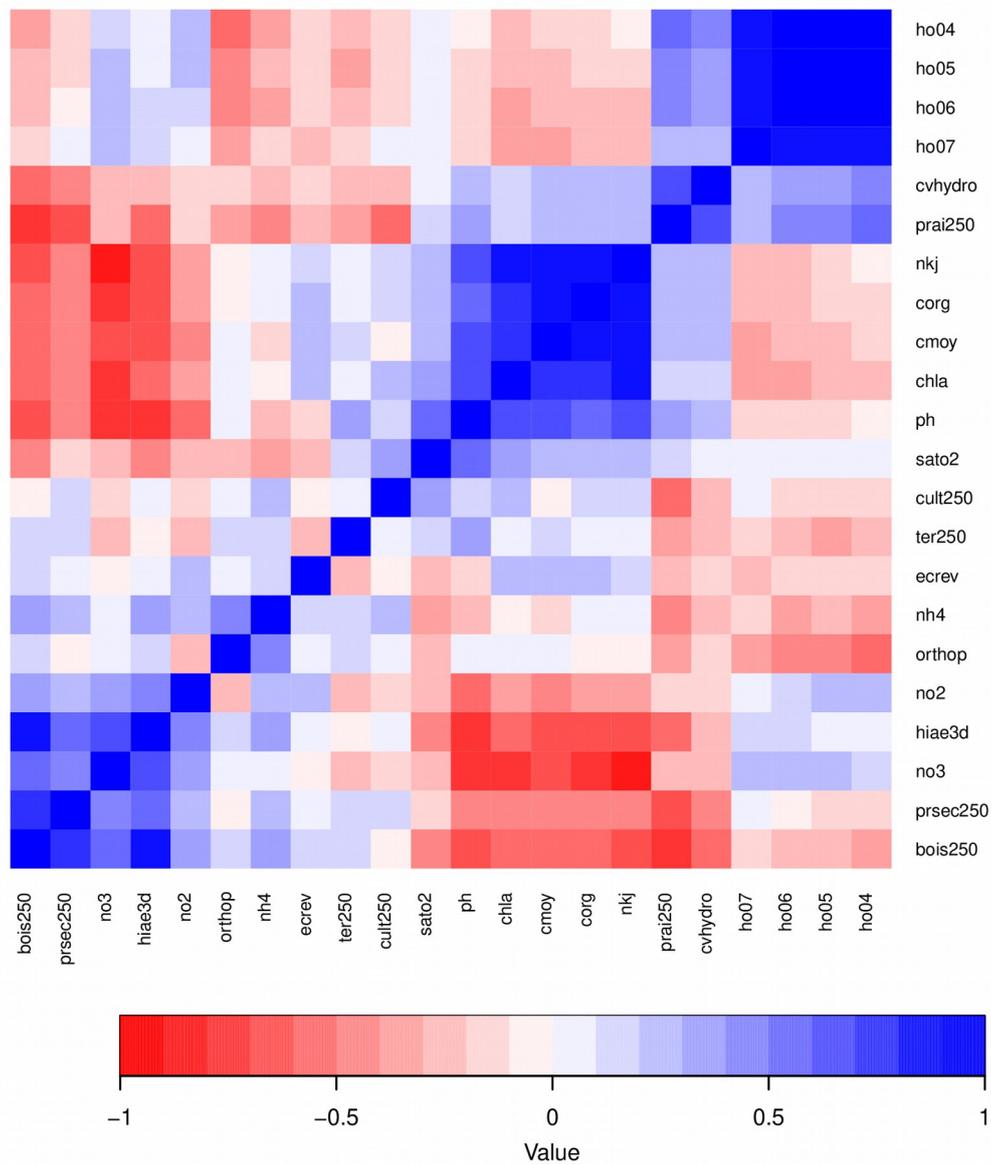


Figure 7: Représentation des corrélations entre les variables environnementales relatives aux relevés de communautés d'odonates (2 stations par zone). Les corrélations sont d'autant plus fortes que la couleur est intense, la couleur rouge pour des corrélations négatives, la couleur bleue des corrélations positives.

En ce qui concerne les données environnementales mesurées dans les différentes stations de végétation prairiale (figure 8), deux groupes de variables pertinentes s'opposent : le groupe de données relatives aux niveaux d'eau élevés et durées d'inondation longues (*dur2* mensuelles) s'opposent avec une forte corrélation négative aux données caractérisant le déficit hydrique et la sécheresse dans le sol des prairies (*sev* mensuels). Les niveaux d'eau des canaux adjacents aux prairies (*niv* mensuels) ne semblent pas corrélés ou peu corrélés aux durées d'inondation et à l'intensité de la sécheresse estivale, toutes zones considérées simultanément. On trouve par contre une nette corrélation négative entre 1) l'altitude de relevé de végétation (*altgrz*) et la durée d'inondation (*dur2*) et 2) une nette corrélation positive entre l'altitude du relevé et l'intensité du stress hydriques (*sev dry*).

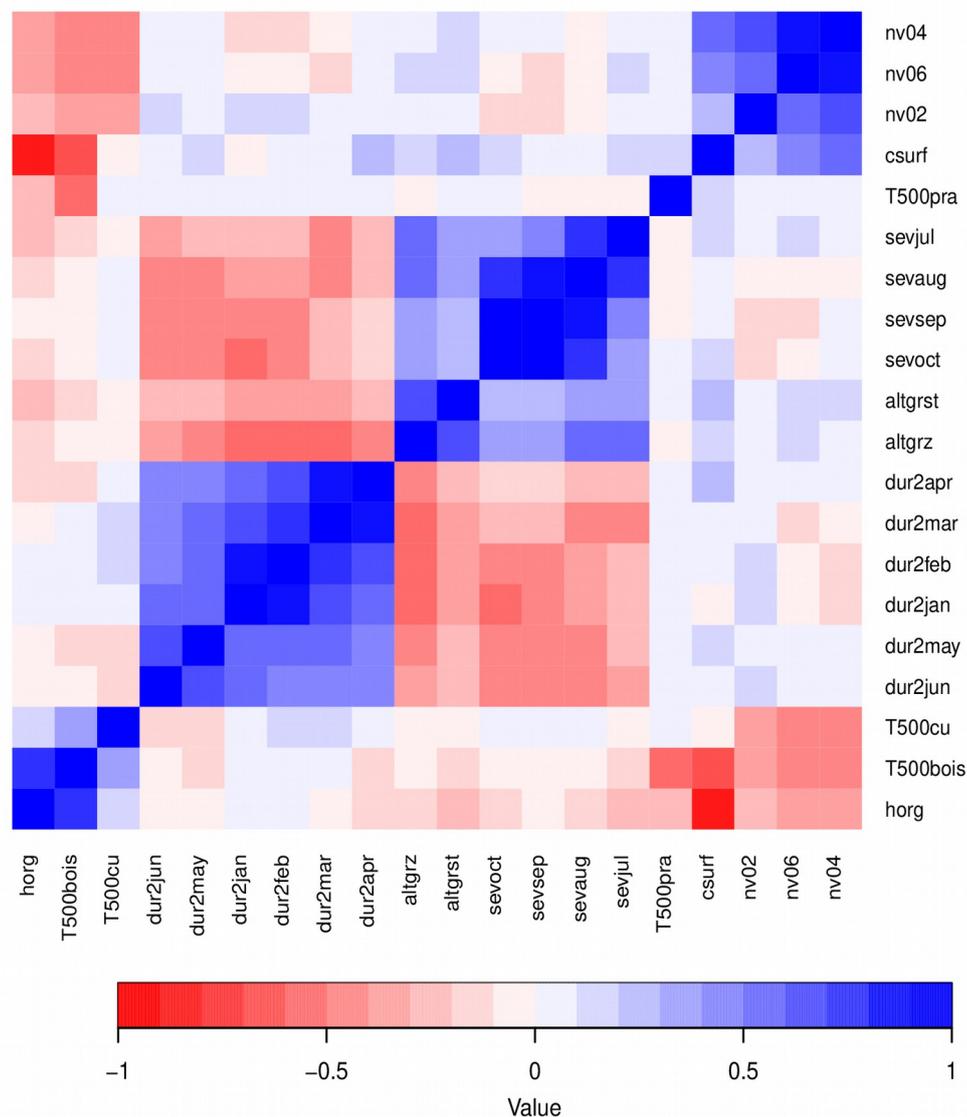


Figure 8: Représentation des corrélations entre les variables environnementales relatives à la végétation prairiale. Les corrélations sont d'autant plus fortes que la couleur est intense, en rouge les corrélations sont négatives, en bleu positives.

## 4. Analyse de la végétation des canaux

### *Rappels méthodologiques*

Chaque zone d'étude comporte 10 stations de suivi situées dans des canaux. Pour chacune de canaux, 25 quadrats de 0.25 m<sup>2</sup> répartis le long d'une ligne de 125 m de long ont été échantillonnés pour constituer les relevés de végétation des canaux. Les relevés se font chaque année, une fois, entre le 15 et le 30 mai. Les dates des relevés ont été les suivantes, 15 au 27 mai 2014, 20 au 28 mai 2015, 18 au 31 mai 2016, 15 au 24 mai 2017 et 14 au 24 mai 2018. Les espèces sont, dans la plupart des cas, identifiées à l'espèce et les recouvrements par espèce exprimés en %, sont estimés sur les quadrats visuellement ou par prélèvement avec râteau (espèces immergées).

Deux espèces d'élodée peuvent être présentes : *Elodea nutalii* et *E. canadensis*, toutes deux originaires d'Amérique du Nord. Dans ce jeu de données, elles ont été regroupées sous la dénomination « Elodées sp » en raison des difficultés de distinction sur le terrain. De même pour deux espèces de *Chara* qui n'ont été identifiées qu'en 2018. Deux groupes d'algues ont été distingués : groupe des algues filamenteuses et « autres ». Dans ce groupe « autre » des identifications plus précises ont été faites parfois mais les abondances ont été regroupées en une seule catégorie.

### *Comparaisons entre sites et variations au cours du temps*

#### **Indices de diversité et abondance totale**

En 2017, huit nouvelles espèces ont été identifiées, *Alisma plantago-aquatica*, *Carex divisa*, *Callitriche truncata*, *Glyceria fluitans*, *Polygonum amphibium*, *Ranunculus penicillatus*, *Ranunculus sceleratus* et une plante aquatique *Groenlandia densa*. En 2018, ce sont quatre nouvelles espèces, toutes terrestres ou héliophytes, faible couvert, qui ont été ajoutées, *Poa trivialis*, *Lysimachia vulgaris*, *Juncus acutiflorus*, *Carex remota*, *Alisma lanceolatum* portant ainsi le total à 92 espèces. En tenant compte des deux *Elodea* et des deux *Chara*, la richesse spécifique totale est de 94 espèces.

Les indices de diversité sont présentés dans le tableau 4. Les zones 4 et 11 restent les plus riches (tableau 4 et Figure 9). Son indice de Simpson élevé indiquant 8 espèces se partageant la dominance, fait de la zone 4 la plus diverse de toutes. Les zones 8, 9 et 10 sont les plus pauvres de façon différente suivant l'indice observé, la 10 étant la plus pauvre tous indices confondus, et la 8 ayant une équitabilité plus élevée donc plus d'espèces se partageant les positions dominantes. Au cours du temps, la diversité est globalement stable avec une légère baisse enregistrée en 2016.

Par zone, 2014-2018				
	Richesse moyenne	Richesse cumulée	Exp Shannon	Inv Simpson
1	17.0	28	5.77	4.17
2	18.4	41	4.47	2.68
3	16.4	27	4.02	2.86
<b>4</b>	<b>23.0</b>	<b>45</b>	11.8	8.07
5	13.8	29	4.52	2.68
6	14.6	24	4.74	3.64
7	16.4	33	9.23	6.89
8	12.2	29	13.8	10.5
9	11.6	27	10.6	6.82
10	11.0	24	4.92	3.59
11	<b>20.8</b>	<b>32</b>	11.1	8.16

Par an, zones confondues				
2014		60	11.98	7.2
2015		61	7.85	5.08
2016		51	10.75	7.04
2017		58	11.65	7.18
2018		60	18.3	11.2

Toutes années et zones confondues				
		92	15.0	8.5

Tableau 4: Indices de diversité par zone et totales sur la période 2014-2018. Les moyennes sont les valeurs attendues sur une année, les autres indices sont calculés sur le cumul des 5 années. Les indices sont légèrement sous estimés par le regroupement des *Elodea* et *Chara*.

Les hydrophytes (indices F de Ellenberg de 11 et 12) sont au nombre de 31 espèces en comptant la jussie, avec deux *Chara* regroupées et deux *Elodea* également regroupées (soit 33 espèces). La contribution des espèces hydrophytes au total de la richesse varie entre 25 et 70 %, et en moyenne nettement plus basse pour les zones 7 à 11 (tableau 5). Les zones 1, 3, 4 et 6 sont les plus riches en espèces aquatiques.

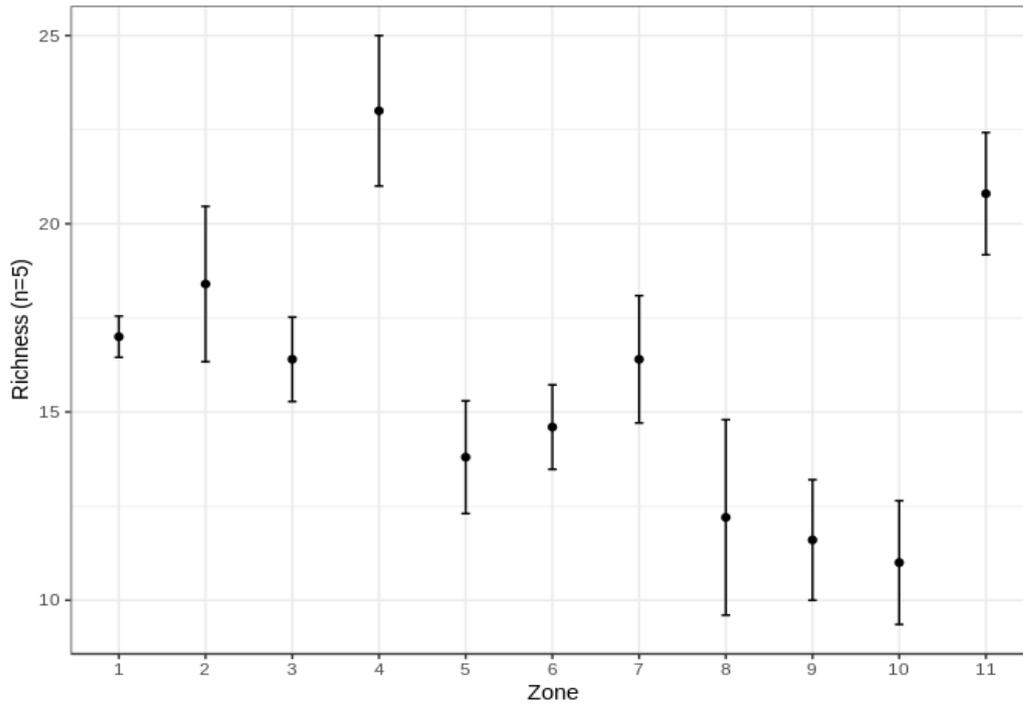


Figure 9: Richesse spécifique moyenne annuelle (et écart type de la variation entre année) de la végétation des canaux dans les 11 zones d'étude et pour la période 2014 - 2018.

Zones	2014	2015	2016	2017	2018	cumul	ratio
1	14	11	11	11	14	19	0.68
2	6	3	6	8	8	12	0.29
3	10	10	10	11	6	16	0.59
4	11	8	11	14	10	18	0.40
5	5	6	8	7	6	12	0.41
6	10	12	12	9	9	17	0.71
7	2	5	6	3	2	9	0.27
8	3	3	9	3	7	10	0.34
9	2	0	3	4	4	8	0.30
10	2	3	2	4	3	6	0.25
11	4	5	7	8	8	10	0.31

Tableau 5: Nombres d'espèces hydrophytes par an et par zone ainsi que totaux cumulés et contributions à la richesse totale.

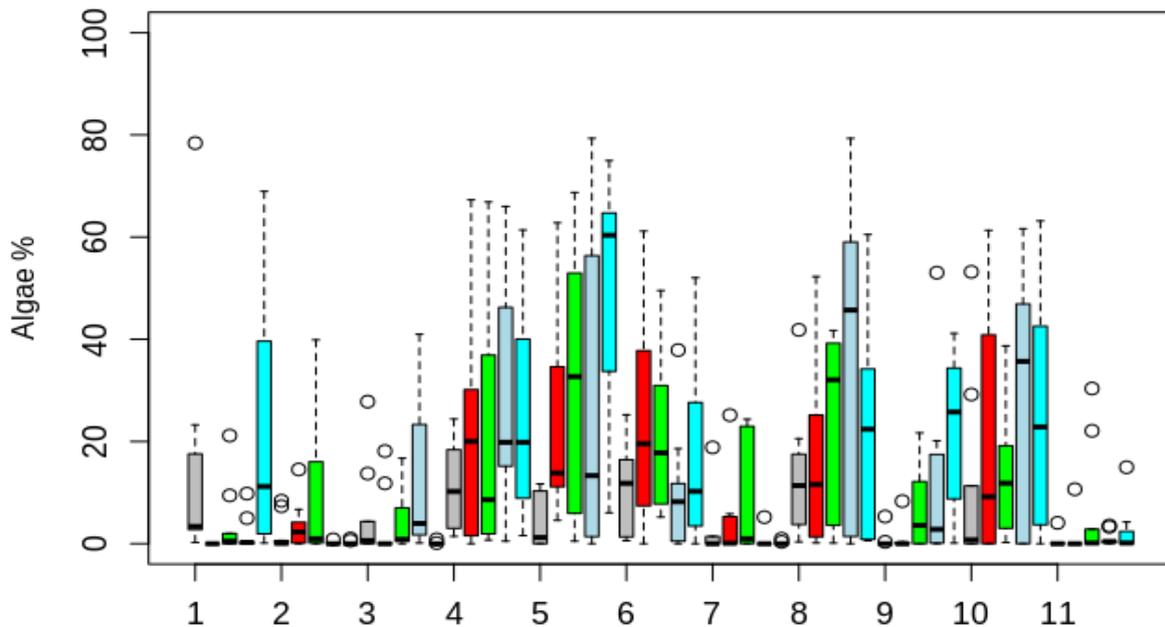


Figure 10: Couvert d'algues filamenteuses et autres dans les 11 zones au cours du temps. Chaque barre est construite à partir des 10 stations, médiane, quartiles et point extrêmes. Les barres successives sont les cinq années (noir 2014, rouge 2015, vert 2016, bleu 2017 et turquoise 2018).

Les couverts d'algues sont très variables entre les zones avec quelques changements entre années. Les canaux étudiés dans les zones 2, 3, 7 et 11 restent relativement dénuées d'algues (figure 10). En 2018, on observe une abondance d'algues record pour la zone 5 et des couverts importants sur six stations de la zone 1, comme en 2014, alors que peu étaient affectées entre 2015 et 2017. Les charophytes sont présentes chaque année dans une seule des 10 stations de la zone 1, avec des couverts atteignant localement 25 à 50 %. C'est l'unique station où ce genre est répertorié sur les 110 stations prospectés. En 2018, les charophytes ont été identifiées au niveau de l'espèce et deux espèces reconnues : *Chara contraria* et *C. globularis*.

Le couvert total de la végétation des canaux, hors algues, reste assez stable entre années. le contraste majeur intervient entre les zones 7, 8, 9, 10 qui présentent majoritairement du sédiment non végétalisé et donc très peu de végétation, et les canaux des zones 1, 2, 3, 4, 5 et 6 qui présentent un couvert végétal substantiel (figure 11). Les couverts étant essentiellement constitués par les espèces hydrophytes, leur patron de variation global est le même que le patron total avec encore moins de couvert en hydrophytes que pour le total dans les canaux des zones 7 à 10.

En ce qui concerne la tendance entre années, on note une baisse du couvert végétal en 2018, en particulier dans les zones 3 et 6. Au contraire, dans la zone 11, le couvert végétal augmente nettement entre 2014 et 2018, avec une augmentation du couvert des callitriches sur

quelques stations (3 à 4) entre 2014 et 2017, et une augmentation du couvert en héliophytes en 2018 (*Phragmites australis* et *Phalaris arundinacea*).

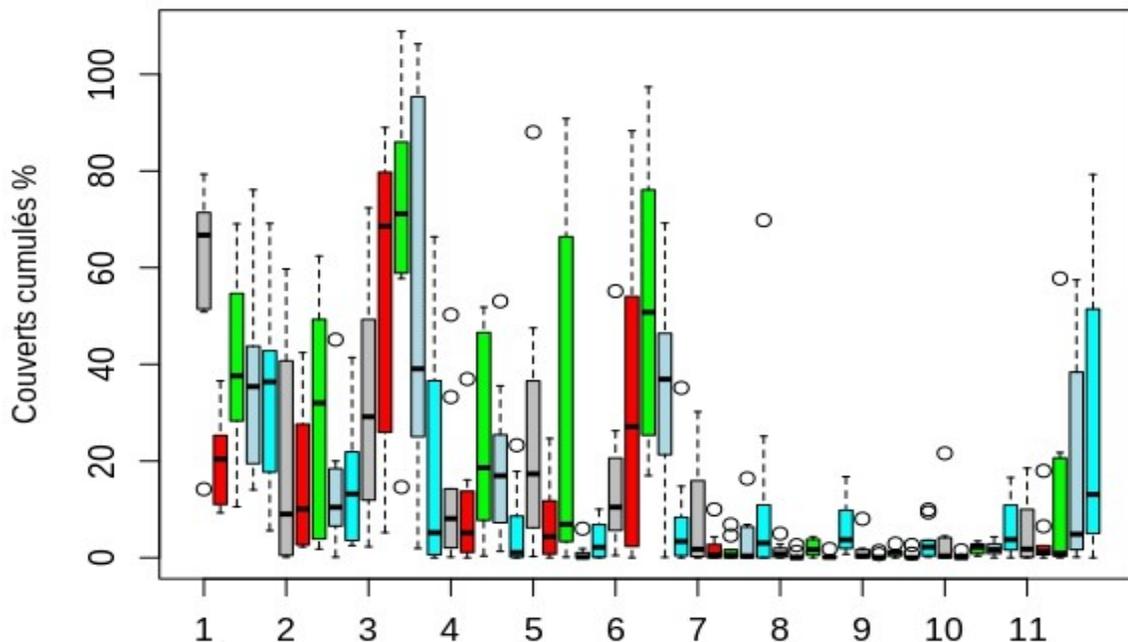


Figure 11: Couvert total hors algues dans les 11 zones au cours du temps. Chaque barre est construite à partir des 10 stations, médiane, quartiles et points extrêmes. Les barres successives sont les cinq années (noir 2014, rouge 2015, vert 2016, bleu 2017 et turquoise 2018).

### Structure des communautés

Les ACPs soulignent le rôle prépondérant de 13 espèces dans la structuration des communautés végétales des canaux : ce sont des espèces qui présentent un poids supérieur à 10% sur l'axe 1. Sur le second axe de cette ACP, ce sont les callitriches et *Azolla* qui sont structurantes. Au total, une quinzaine d'espèces différencient les communautés (figure 12). L'axe 1 sépare les zones en deux grands ensembles, d'une part de les zones 1, 2, 3 à 4 et 6, et d'autre part les zones de 7 à 11. Cette séparation entre zones effectuée sur la base de la composition spécifique est similaire à celle effectuée sur le critère du couvert total (figure 11). L'axe 2 contribue surtout à séparer les communautés des zones du premier ensemble (un point par année) en fonction de leurs espèces dominantes, des valeurs positives vers les valeurs négatives avec *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Elodea* puis *Stuckenia*.

La distribution des zones sur le plan des composantes 1 et 2 de l'ACP change peu entre années, en ce qui concerne en particulier les espèces dominantes dans chaque zone (figure 12). On constate cependant des modifications notables dans certaines zones : dans la zone 5, *Azolla* qui était une espèce structurante les premières années disparaît ensuite ; en conséquence, les relevés de la zone 5 sur le plan factoriel changent de position tout en revenant en 2018 à une position proche de celle de 2014. La zone 8 qui avait changé entre 2014 et 2016, semble confirmer son ancrage dans le groupe des zones 7-11. La végétation des

canaux de la zone 2 se modifie avec la disparition du cératophylle en 2017. Ces fluctuations interannuelle (figure 13) ne modifient pas le patron global entre zones.

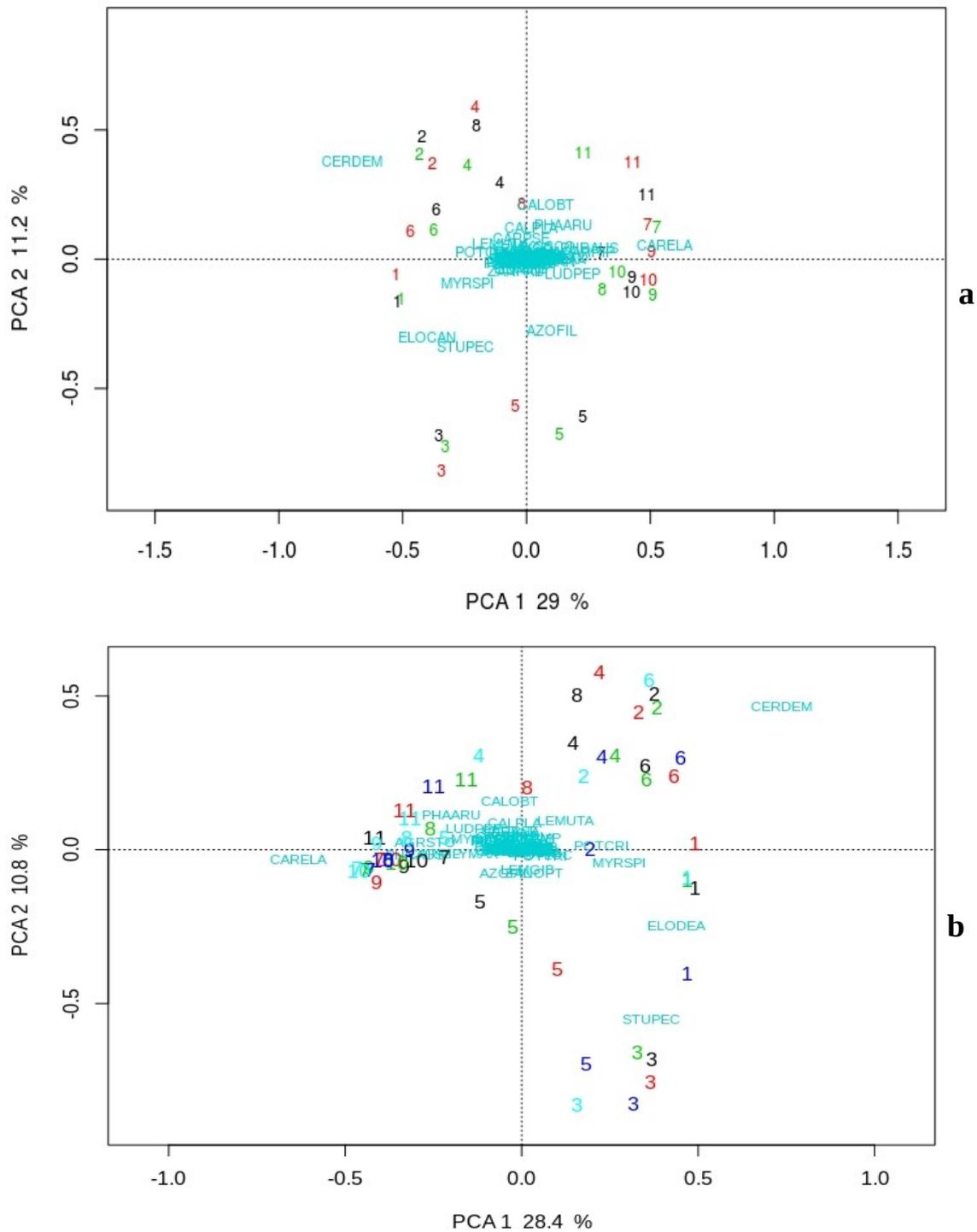


Figure 12: Comparaison des deux ACP avec a) 3 ans de données 2014-2016 et b) 5 ans de données 2014-2018. Les zones et les espèces sont placées sur le plan des 2 premières composantes de chaque ACP. Les couleurs distinguent les années (noir, rouge, vert, bleu et turquoise pour 2014 à 2018).

Les fluctuations interannuelles des espèces dominantes sont illustrées sur la Figure 13. *Azolla filiculoides*, abondante en 2014 et 2016 sur la zone 5, disparaît en 2017 et n'a plus été observée en 2018. *Ceratophyllum demersum* disparaît de la zone 2 en 2017-2018. *Elodea* qui avait fortement augmenté entre 2014 et 2016 dans les canaux de la zone 3, a nettement diminué en 2017 et disparu en 2018 sans être remplacée. Il en résulte un couvert total en 2018 de 50 % inférieur à celui de 2014. Cela explique un rôle moindre des *Elodea* sp. par rapport à *Stuckenia* dans les ACPs des 5 ans (figure 12b).

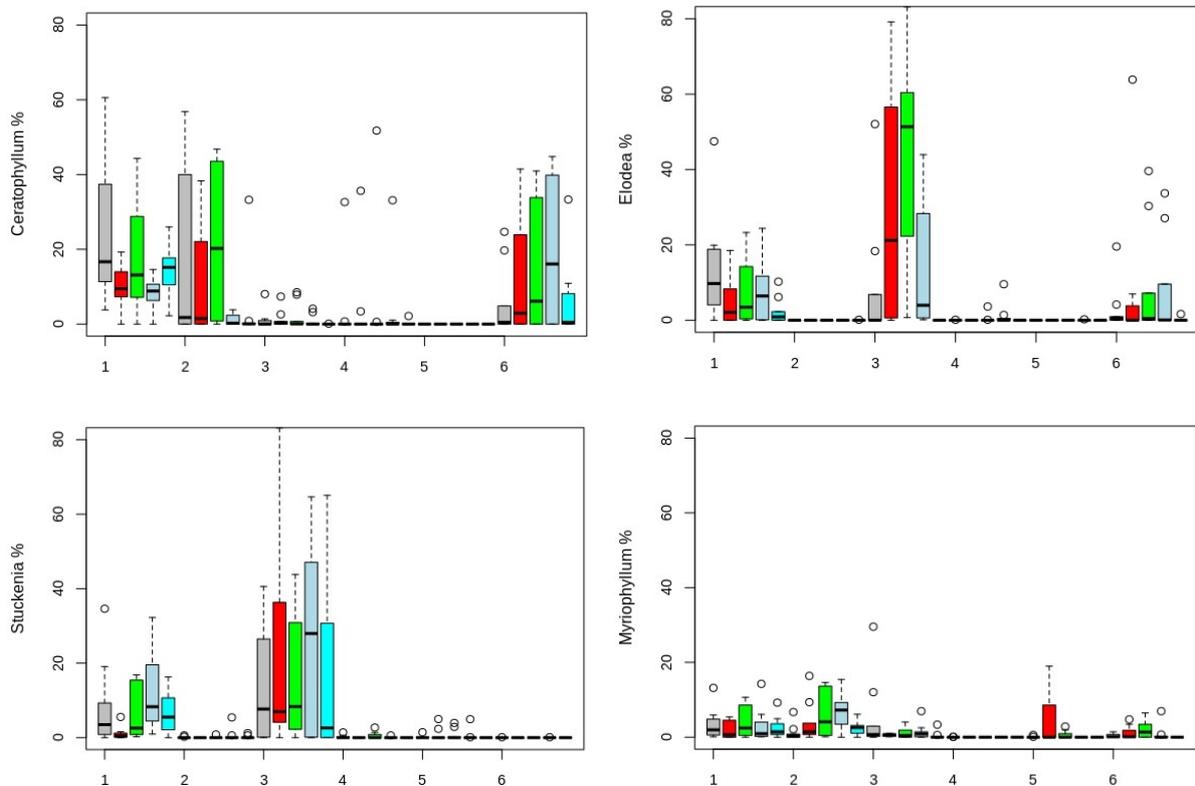


Figure 13: Recouvrements des 4 espèces dominantes de la végétation des canaux (*Ceratophyllum demersum*, *Elodea* sp., *Stuckenia pectinata* et *Myriophyllum spicatum*, médianes, quartiles et extrêmes, basés sur 10 stations par zone) pour les zones 1 à 6. Les barres successives sont pour les cinq années (noir 2014, rouge 2015, vert 2016, bleu 2017 et turquoise 2018). Les couverts de ces 4 espèces sont comparativement négligeables pour les zones 7 à 11 et ne sont pas présentés.

Les jussies gardent des couverts faibles et décroissants en 2017 (14 relevés avec jussie en 2017 contre 83 en 2016) dans les mêmes sites (surtout zone 4 station 10, 2 stations /10 contre 8/10 avant en zone 5). Leur abondance remonte nettement en 2018 par rapport à 2017 mais les couverts, qui sont largement corrélés aux fréquences montrées au tableau 6, restent modérés, toujours sur les zones 4 et 5, et en légère augmentation sur la zone 8. Sur les zones 2, 6, 7, 9 et 10, la jussie est présente mais reste ponctuelle. Sa vitesse de croissance et sa capacité d'envahissement fait qu'elle reste cependant une menace partout où elle est présente.

*Tableau 6: Fréquences de jussie sur l'ensemble des zones d'étude où l'espèce est présente au cours des 5 années de suivi. Chaque donnée est le nombre de quadrats de présence sur 20 pour une station.*

Zones d'étude	stations	2014	2015	2016	2017	2018
02	02VA10			1		
04	04VA08			2	1	
	04VA09				2	1
	04VA10	19	17	14	7	14
05	05VA02	16	3	4		2
	05VA03		1	5		1
	05VA04	20	5	8		7
	05VA05	2	1	1	1	1
	05VA06	9	3	11		5
	05VA07	11	3	5		3
	05VA08	6	5	8		10
	05VA10	5	1	5	1	5
06	06VA01		2	6		
	06VA02		1	1		1
	06VA03	1	5	1	1	
	06VA04	1	3	1		
	06VA07	2		4		
	06VA08			1		
07	07VA10		1			
08	08VA04	1	1			
	08VA08		1	1		9
	08VA10					1
09	09VA05					1
	09VA08	3		1		
10	10VA02	9	3	2		1
	10VA08			1	1	
<b>Total</b>		<b>105</b>	<b>56</b>	<b>83</b>	<b>14</b>	<b>62</b>

## Relations entre les communautés et les variables environnementales

### Choix et projection des variables

La projection de ces variables sur le plan factoriel de l'ACP permet de visualiser les relations entre les communautés et ces variables (figure 14). Ces relations seront ensuite testées et quantifiées par les modèles linéaires généralisés.

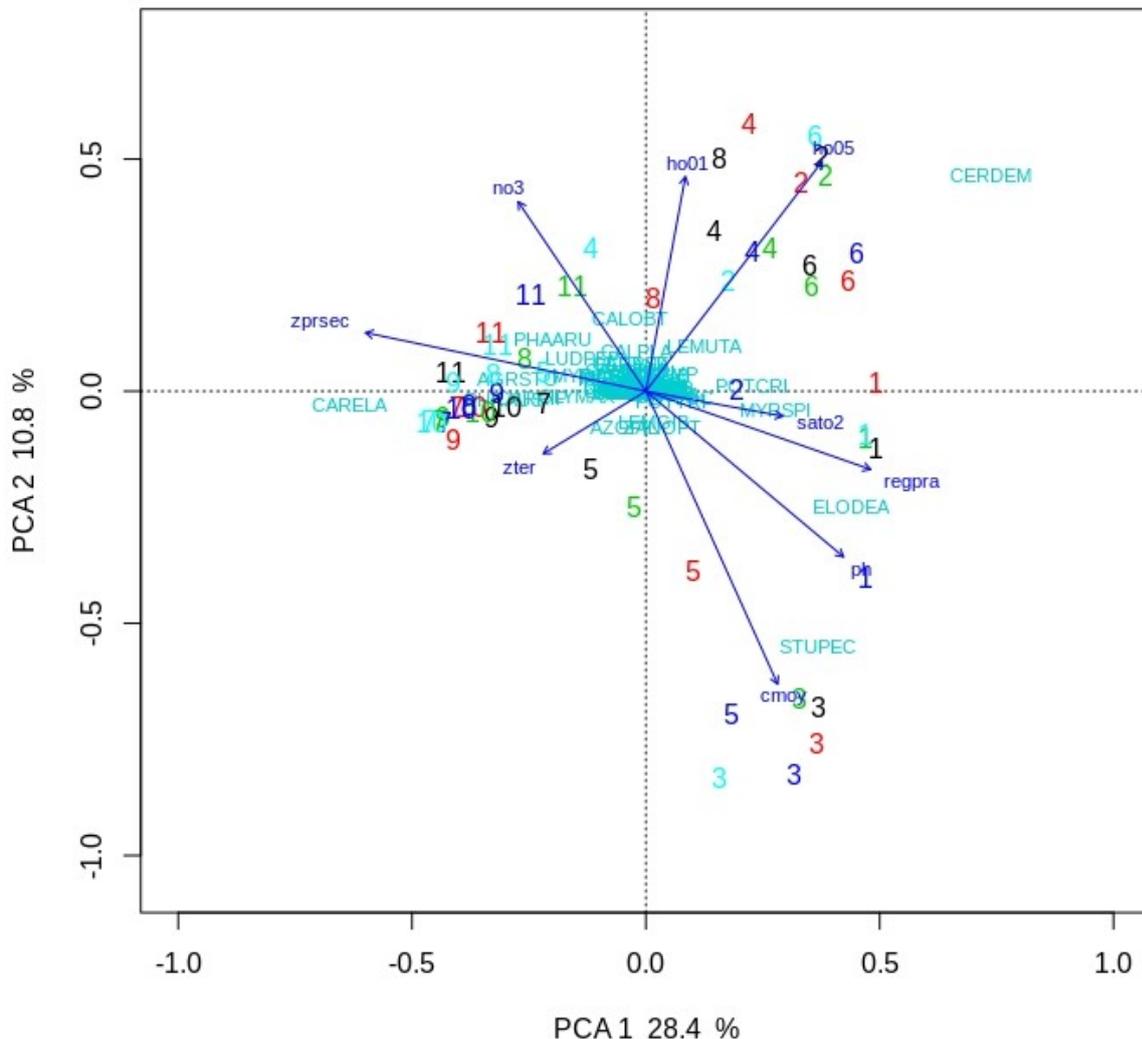


Figure 14: Projection des variables environnementales sélectionnées par la procédure VIF sur le plan factoriel 1x2 de l'ACP des 5 années de données.

En raison de l'impact des écrevisses sur la végétation des canaux généralement observé sur le terrain, leur abondance mesurée par un protocole spécifique a été considérée comme variable explicative potentielle et ajoutée au modèle. L'abondance d'écrevisses s'avère peu corrélée aux autres variables environnementales (corrélations négatives maximales de 0.40 à 0.50 avec *ho08* et *ho09*, -0.35 avec les prairies *regpra*, positives maximales de 0.25 avec *Chla* et *no2*, 0.23 avec *cmoy*). Elle n'est pas exclue par la procédure VIF.

Les variables retenues pour la construction des modèles linéaires généralisés sont sélectionnées de façon à être peu corrélées entre elles ; en revanche, elles présentent fréquemment des corrélations avec des variables ‘explicatives potentielles’ non intégrées dans les modèles qui devront être prises en considération pour l’interprétation des résultats des GLMs (tableau 7).

*Tableau 7: Corrélations entre les variables retenues par les VIF et intégrées dans les GLM et les autres variables environnementales. Par défaut, les corrélations présentées dans ce tableau ont une valeur de r minimale de 0.7 mais certaines corrélations moins fortes sont précisées. Le signe + ou - indique le sens des corrélations entre variables.*

Variables sélectionnées Abréviation - nom	Variables non retenues corrélées
ho01 niveau d’eau janvier	ho02 et ho03 en +
ho05 niveau d’eau mai	ho 03, 04, 06, 07 en +
cmoy conductivité moyenne	r max +0.6 avec pH
chla	corg, nkj et orthop en +
nh4	r max +0.59 avec orthoP
no2	aucune corrélation
no3	pH en -
satO2	r max +0.62 avec pH
pH	no3 et corg avec r=+0.64
regpra % de prairies dans la zone	% de cultures r=-0.77
prsec densité de canaux primaires et secondaires	boisements r=+0.78
ter densité de canaux tertiaires	Cultures r=-0.68, boisements r=+0.64

### *Modèles linéaires généralisés*

La structure générale des modèles appliqués à divers descripteurs des communautés de végétation des canaux est la suivante

```
global <- glmer(formula = datase[,which(colnames(datase)==name)] ~ (ho01+ho05+
+cvrnv02+cvrnv05+cvrnv07 +cmoy+chla+no2+no3+sato2+ph + ecrev) +(1|annee), family =
xxx, data = datase)
```

Ce modèle général utilise toutes les variables environnementales (+ écrevisses) sélectionnées de façon à être i) pertinentes pour la biodiversité considérée et ii) non corrélées entre elles à un seuil supérieur à r=0.7.

Les résultats détaillés des modèles avec l'analyse initiale de l'influence des variables paysagères sont présentés en annexe II. Les figures 15 et 17 à 22, fournissent les résultats des modélisations ainsi que le tableau 8 avec les meilleurs modèles obtenus (AICc les plus bas et plus parcimonieux). Les valeurs des coefficients de corrélations  $r^2$  marginaux (effets des variables seules) et totaux (incluant l'effet aléatoire année) sont presque identiques, confirmant le peu d'effet temporel sur les relations étudiées.

La richesse spécifique totale est prédite par des variables de niveau d'eau ( $r^2 = 0.45$ , Figure 15). Le niveau d'eau du canal du printemps (mai) a un effet positif sur la richesse spécifique, celui de juillet un effet négatif : ce résultat indique l'effet favorable d'un niveau d'eau élevé au printemps sur la gamme observée (20 à 90 cm) et que le fait de conserver un niveau d'eau élevé dans les canaux en été est délétère pour la richesse en espèces (voir Figure 16). Il s'agit donc d'un effet positif de la variation de niveau d'eau entre le printemps et l'été confirmé par un effet positif modéré ( $r=0.5$ ) d'un haut coefficient de variation pour juillet sur la richesse en espèce de la végétation (effet positif de *cvrnv07* sur la figure 15).

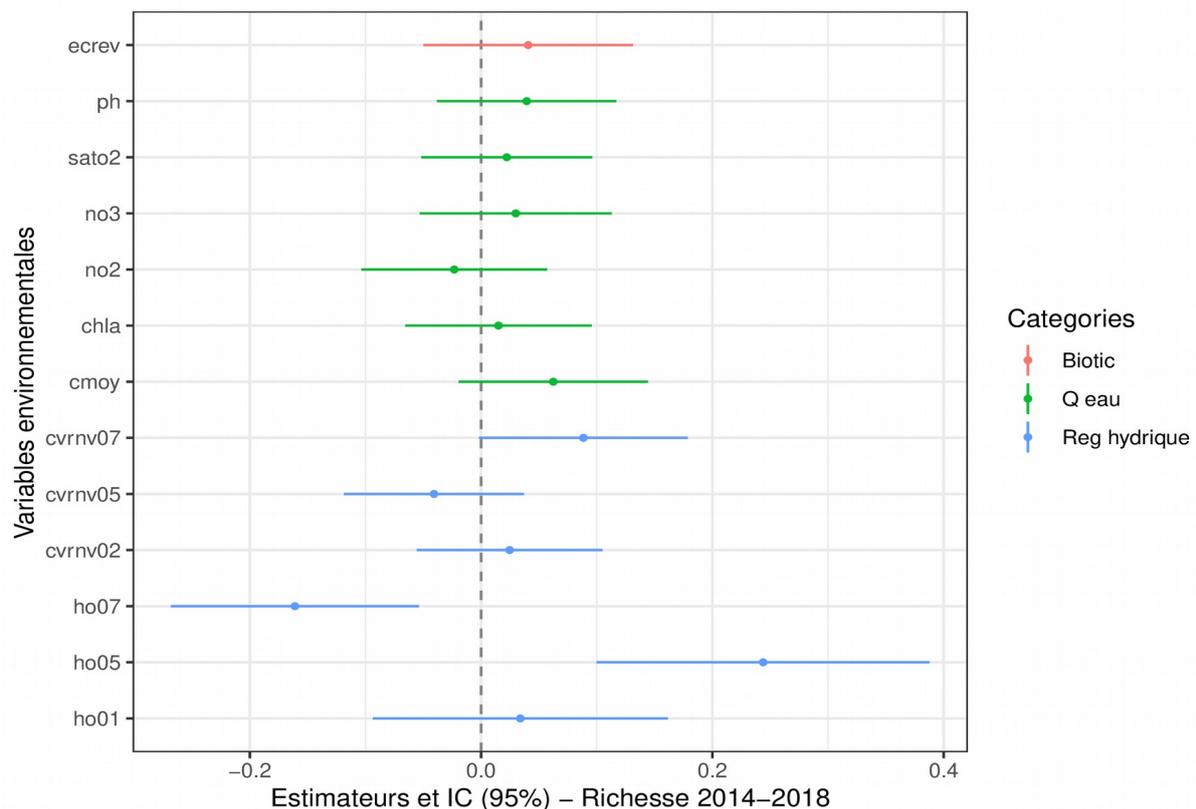


Figure 15: Intervalles de confiance des estimateurs des pentes des relations entre la richesse de la végétation des canaux et chaque variable environnementale. Seules celles dont l'IC n'inclus pas la valeur 0 ont un effet sur la biodiversité qui peut être interprété sans ambiguïté, ie dans un seul sens (+ ou -). Lorsque l'estimateur est positif dans certains modèles et négatif dans d'autre, la variable est considérée comme sans effet global.

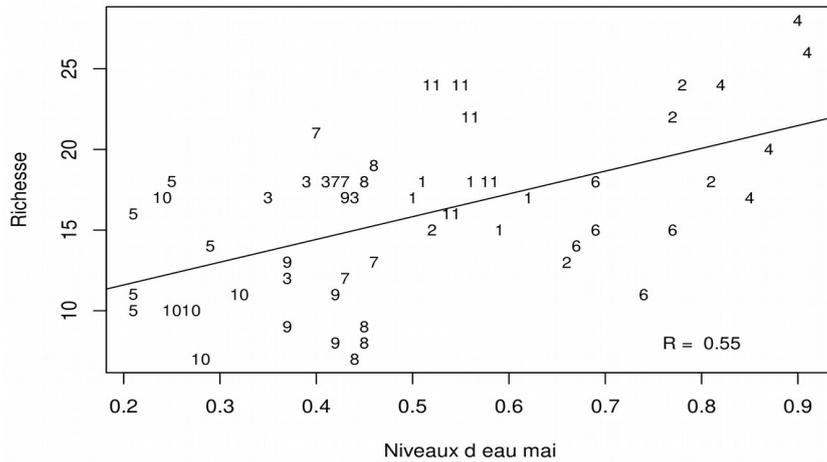


Figure 16: Relation entre la richesse spécifique de la végétation des canaux et la hauteur d'eau en mai. Chaque point est une zone (chiffre indiqué) x année.

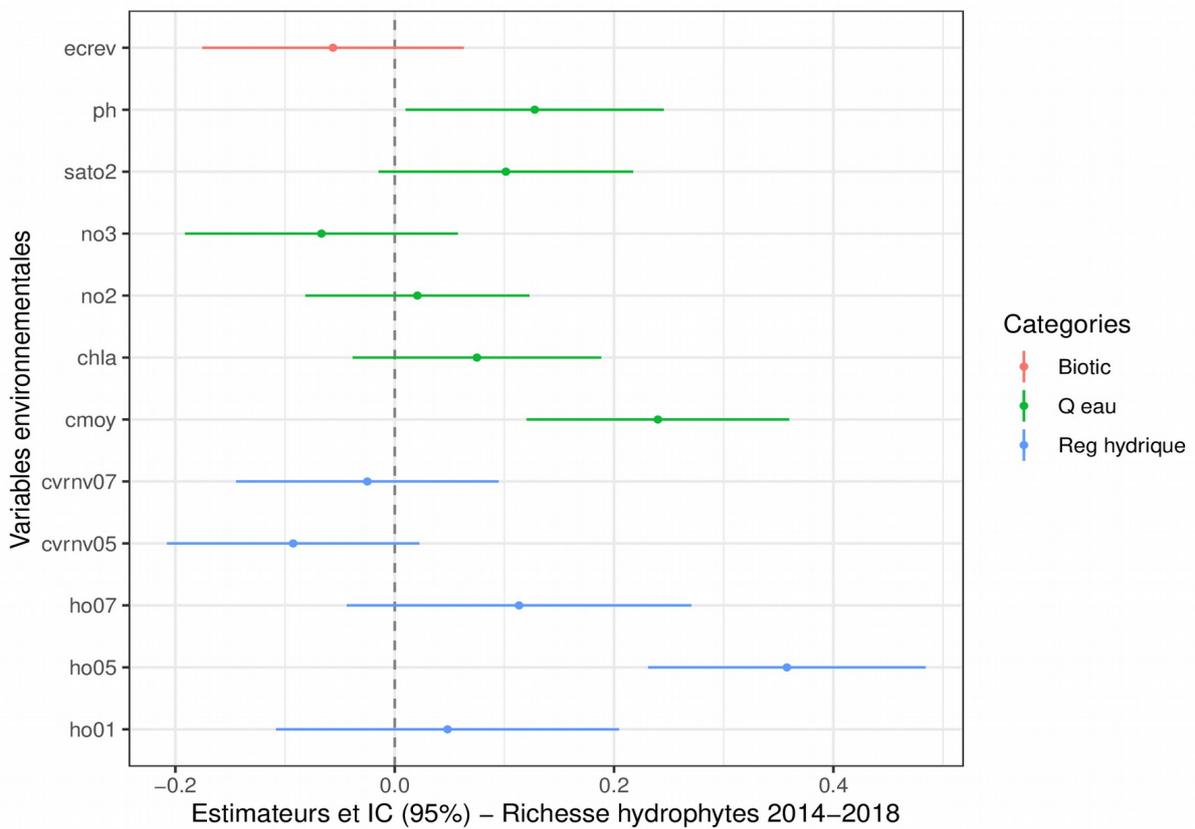


Figure 17: Intervalles de confiance des estimateurs des pentes des relations entre la richesse en hydrophytes des canaux et chaque variable environnementale. Seules celles dont l'IC n'inclus pas la valeur 0 ont un effet sur la biodiversité qui peut être interprété sans ambiguïté, ie dans un seul sens (+ ou -). Lorsque l'estimateur est positif dans certains modèles et négatif dans d'autre, la variable est considérée comme sans effet global.

Le modèle testé pour la richesse en hydrophytes, c'est-à-dire le nombre d'espèces aquatiques dans le canal, inclut à la fois des variables de niveau d'eau (mai) et de qualité de l'eau (figure 17). L'effet des niveaux d'eau de mai est positif comme pour la richesse toutes espèces prises en compte, avec deux variables de qualité de l'eau également explicatives, la conductivité de l'eau (*cmoy*) et son pH. Le pH est positivement corrélé au carbone organique et négativement à la teneur en nitrates (tableau 7), et la relation pourrait être une relation positive avec un certain niveau d'eutrophisation. L'effet de ces paramètres de qualité de l'eau pourrait aussi rendre compte moins d'un effet direct sur les communautés végétales des canaux que d'un contraste entre d'une part les marais de l'ouest du marais, dont l'eau plus basique et d'autre part les marais de l'est, plus tourbeux et acides. L'examen de la relation entre la richesse en hydrophytes et la conductivité montre qu'elle est assez faible et ne repose que sur deux zones de valeurs plus élevées qu'ailleurs (zones 3 et 5, Figure 18).

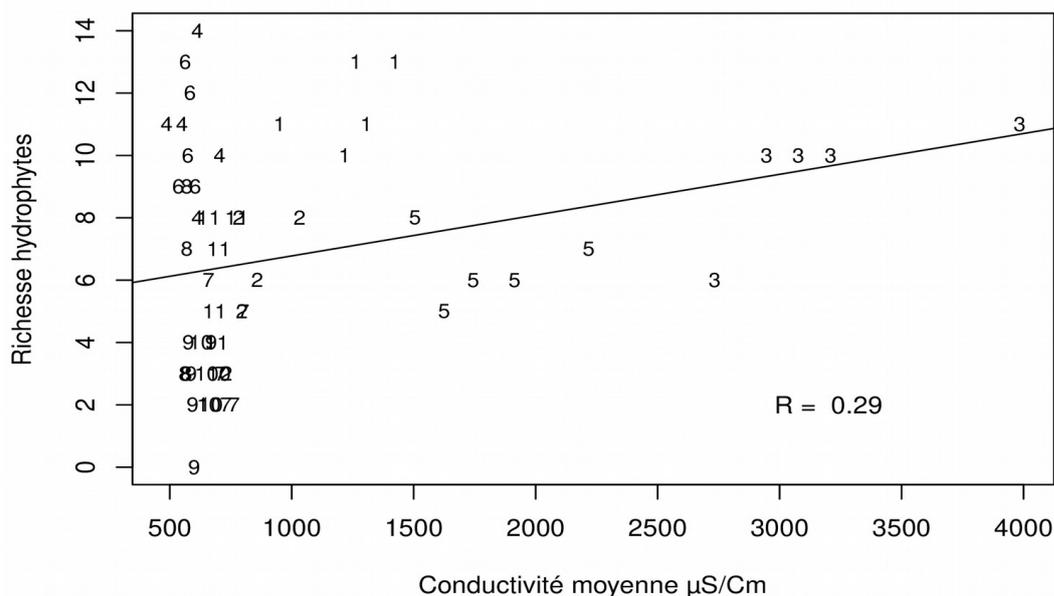


Figure 18: Relation entre la richesse en hydrophytes des canaux et la conductivité de la zone. Chaque point est une zone (chiffre indiqué) pour une année.

Des variables locales de qualité de l'eau influencent l'indice de Shannon sans qu'il soit simple de dégager une causalité (figure 19). Les relations avec le pH peuvent être soit directes soit résulter d'effets de corrélations, les zones de l'ensemble 1 à 6 étant plus riches mais aussi étant plus basiques (sols calcaires).

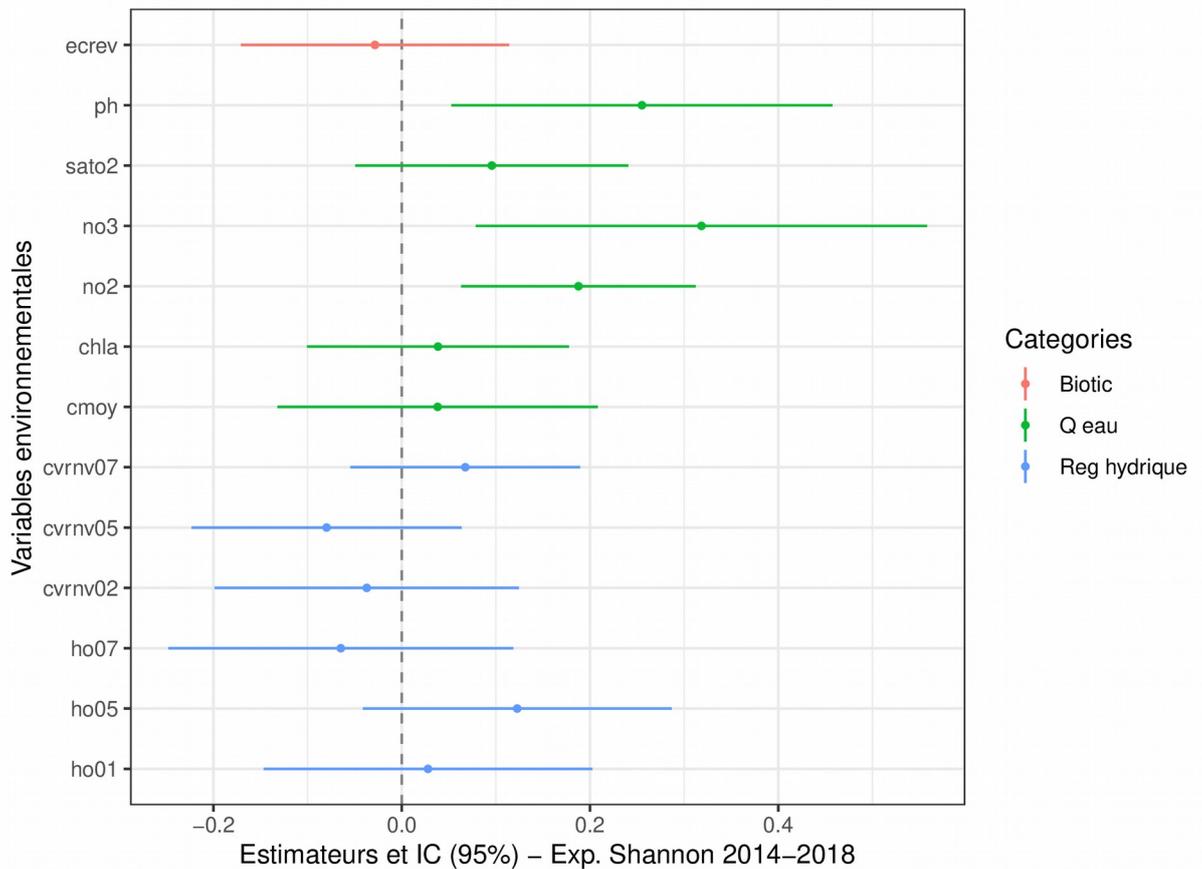


Figure 19: Intervalles de confiance des estimateurs des pentes des relations entre la diversité de la végétation des canaux mesurée par l'exponentielle de l'indice de Shannon et chaque variables environnementales. Seules celles dont l'IC n'inclus pas la valeur 0 ont un effet sur la biodiversité qui peut être interprété sans ambiguïté, ie dans un seul sens (+ ou -). Lorsque l'estimateur est positif dans certains modèles et négatif dans d'autre, la variable est considérée comme sans effet global.

En ce qui concerne le couvert total de la végétation dans les canaux, les variables environnementales disponibles ne permettent pas de construire un modèle permettant d'expliquer les variations observées (entre 0.3 et 60 % de couvert total voir Figure 11). Il est possible que la très forte différence de couvert de végétation dans les canaux qui est observée entre les zones ne soit pas expliquée par des variables environnementales actuelles. Dans ce cas, des événements passés (perturbations, gestion, pollutions, crues) pourraient être responsables de cet état des couverts, sans lien avec les conditions environnementales actuelles.

La structuration des communautés, c'est-à-dire leur composition spécifique (liste d'espèces et leurs abondances relatives), est approchée par les scores des relevés de chaque zone d'étude sur les deux premières composantes de l'ACP (ACP1 et ACP2, voir Figure 12). Le modèle analysant l'effet des conditions environnementales sur ACP1 et ACP2 montre que ce sont à la fois des variables de niveaux d'eau dans les canaux et de qualité de l'eau qui

expliquent plus de 70% de la variance (tableau 8). Les niveaux d'eau et leur variabilité contribuent également à la structuration des communautés selon le premier axe ( $r^2 = 0.78$ , figure 20). Des niveaux d'eau élevés correspondent aux scores élevés (à droite de l'axe 1 zones 1 à 4 et 6, figure 12), vers des communautés avec des abondances importantes d'hydrophytes (voir figure 14). Aux scores élevés correspondent aussi pH et conductivité élevés, typiques des zones de l'Ouest du marais plutôt basique et légèrement saumâtre. Par contre, une forte variabilité estivale des niveaux d'eau, une teneur en  $\text{NO}_3$  élevée et une forte abondance en écrevisses caractérise à des scores bas typiques de la végétation des canaux des zones 7 à 10 : ces canaux sont très pauvres en hydrophytes, plutôt caractérisées par des héliophytes. Dans la fourchette 0 – 400 individus capturés lors de l'étude, la relation avec les scores ACP1 est la seule détectée pour les abondances d'écrevisses. Elle est relativement faible ( $r = -0.32$ ) et largement liée à la zone 11 mais elle contribue à séparer les canaux des deux grands ensembles (1-6 d'une part et 7-11 d'autre part, figure 21).

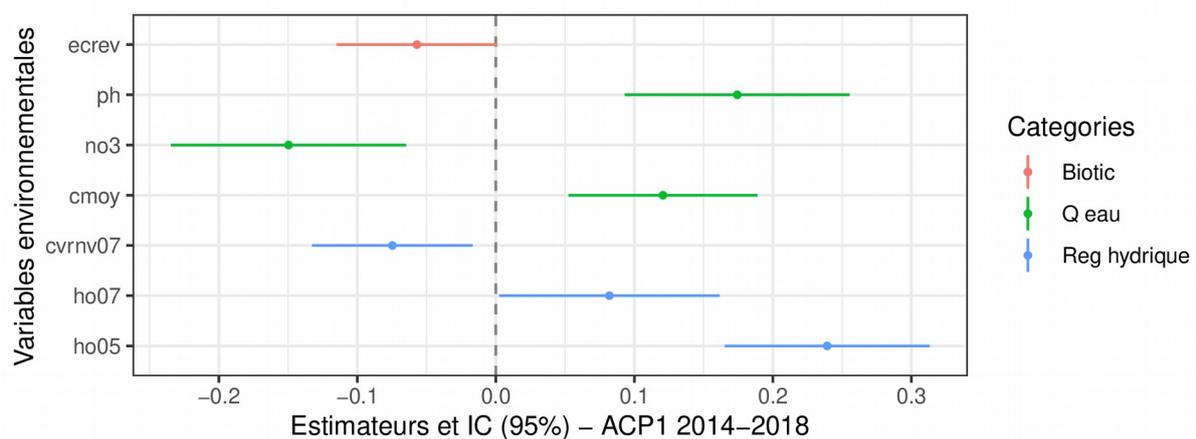


Figure 20: Intervalles de confiance des estimateurs des pentes des relations entre les scores des relevés sur l'axe 1 de l'ACP de la végétation des canaux et chaque variable environnementale retenue par le modèle. Seules celles dont l'IC n'inclus pas la valeur 0 ont un effet sur la biodiversité qui peut être interprété sans ambiguïté, ie dans un seul sens (+ ou -). Lorsque l'estimateur est positif dans certains modèles et négatif dans d'autre, la variable est considérée comme sans effet global.



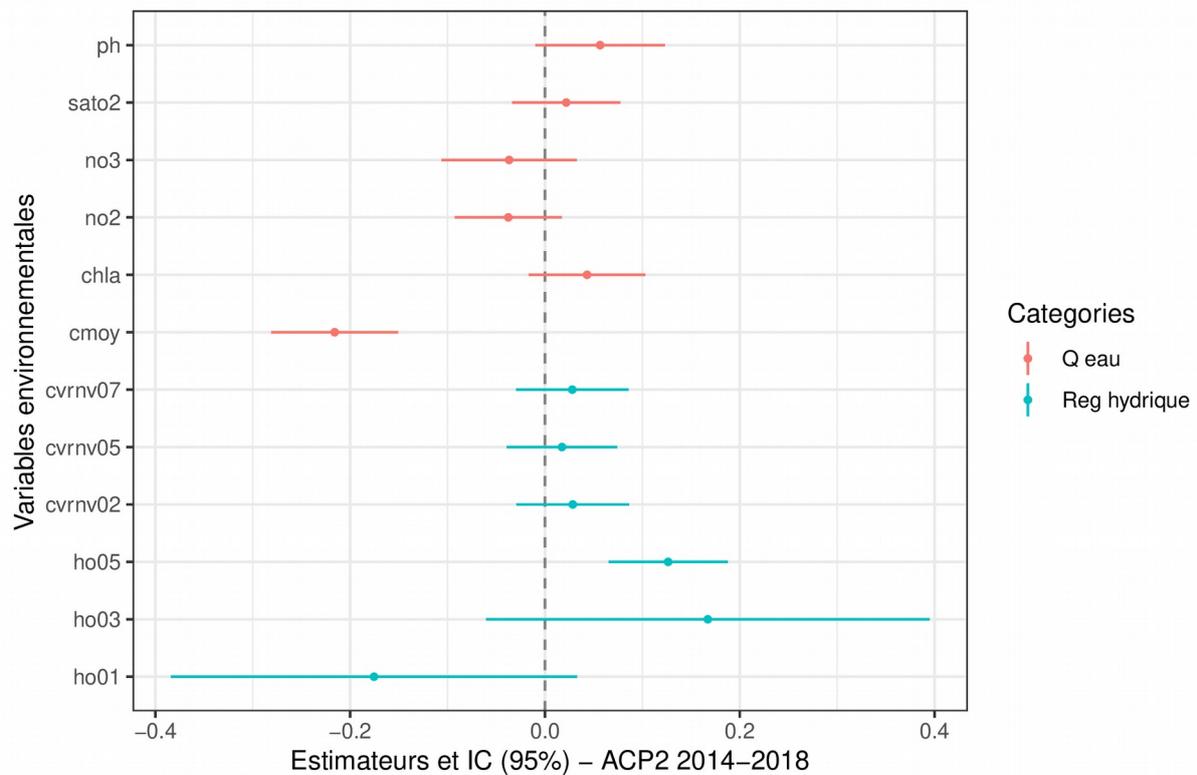


Figure 22: Intervals de confiance des estimateurs des pentes des relations entre les scores des relevés sur l'axe 2 de l'ACP de la végétation des canaux et chaque variable environnementale. Seules celles dont l'IC n'inclus pas la valeur 0 ont un effet sur la biodiversité qui peut être interprété sans ambiguïté, ie dans un seul sens (+ ou -). Lorsque l'estimateur est positif dans certains modèles et négatif dans d'autre, la variable est considérée comme sans effet global.

## Bilan

Le principal contraste identifié lors de l'analyse des données 2014-2018 persiste en considérant 5 années de données : les canaux des zones de l'Ouest du marais sont caractérisés par une abondante végétation aquatique, et les canaux de l'Est par une faible couverture végétale et une proportion importante d'espèces héliophytes ou amphibies- terrestres. Une synthèse des meilleurs modèles obtenus avec les variables environnementales est présentée dans le tableau 8). Les niveaux d'eau printaniers (mai corrélés positivement à mars à juin) ont dans l'ensemble un effet positif sur la richesse et jouent un rôle important dans la structuration des communautés. Cet effet est similaire à celui de la variable paysagère « proportions de prairies » observée lorsque les variables d'occupation du sol sont prises en considération.

Les prédictions obtenues avec les seules variables locales sont presque aussi bonnes que lorsque les variables paysagères sont prises en compte, ces dernières intégrant certaines composantes des variables locales.

On remarquera que les variables directement liées au niveau d'eutrophisation de l'eau (taux de carbone organique, chlorophylle a, satO2) ne sont pas sélectionnés par les modèles : ce ne sont donc pas les variables les plus explicatives de la végétation des canaux. L'ensemble des canaux est caractérisé par des eaux plutôt eutrophes, il est possible que la gamme rencontrée soit trop limitée pour que l'effet du niveau de trophie de l'eau soit détectable dans le jeu de données.

Enfin, malgré l'impact reconnu des écrevisses sur la végétation aquatique dans la littérature, celles ci ne semblent que partiellement responsables des contrastes de végétation aquatique entre zones observées.

*Tableau 8: Variables retenues dans les modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM, effet année aléatoire) appliqués à divers descripteurs des communautés végétales dans les canaux, accompagnées des valeurs des estimateurs moyens associés. Modèles avec variables « locales », caractéristiques des canaux, niveaux d'eau et qualité de l'eau), et abondances des écrevisses, r<sup>2</sup> des effets fixes/r<sup>2</sup> fixes + aléatoire (année). La signification des abréviations des variables environnementales est indiquée dans le tableau 2*

<b>Descripteurs des communautés</b>	<b>Variables sélectionnées</b>	<b>Estimateurs</b>	<b>r<sup>2</sup></b>
<b>Richesse</b>	ho05	0.24	0.45/0.45
	ho07	-0.16	
<b>Exp Shannon</b>	no3	0.13	0.33/0.33
	no2	0.20	
	pH	0.25	
<b>Richesse en hydrophytes</b>	cmoy	0.24	0.57/0.57
	ho05	0.35	
	pH	0.13	
<b>Couvert total</b>	Pas de convergence des modèles		
<b>acp1</b>	cmoy	0.12	0.78/0.78
	ho05	0.24	
	pH	0.17	
	no3	-0.15	
	cv07	-0.07	
	ho07	0.08	
	ecrev	-0.06	
<b>acp2</b>	cmoy	-0.22	0.66/0.75
	ho05	0.13	

- 94 taxons ont été identifiés,
- la richesse par zone varie de 24 à 45 espèces, soit au maximum 48 % du total,
- 3 à 10 taxons dominants sur une zone donnée et les algues sont dans certaines zones les végétaux les plus abondants (surtout zones 4 à 6 et 8 et 10),
- des 4 espèces sont dominantes *Ceratophyllum demersum*, *Elodea* sp., *Stuckenia pectinata* et *Myriophyllum spicatum*, l'élodée et le cératophylle ont beaucoup diminué en 2018,
- le patron en deux grands ensembles se maintient, l'un, les zones 1, 2, 3, 4 et 6, avec de forts couverts et surtout des hydrophytes, l'autre, 7, 9, 10 et 11, avec peu de couvert et plutôt des héliophytes. Les zones 5 et 8 ont des positions intermédiaires.
- l'hétérogénéité est grande entre les zones 1-6, avec des différences de dominance des différentes espèces d'hydrophytes,
- les couverts d'hydrophytes sont très faibles à nuls dans les zones 7 à 11,
- les distributions d'écrevisses n'expliquent que partiellement les contrastes entre zones.

## 5. Analyses communautés d'odonates

### *Rappels méthodologiques*

Dans chaque zone d'étude, à proximité de 2 des 10 stations de végétation des canaux, l'étude des odonates adultes a été conduite sous la forme de « trajets Odonates ». Les données ont été acquises sur 2 stations de suivi par zone, toutes deux à proximité d'une station de la végétation des canaux (tableau 1). Ces trajets odonates décrivent les odonates adultes qui sont vus à partir d'un parcours le long d'un transect de 500 m de long. Le transect est formé de deux ou trois segments : deux segments le long de la berge du canal dont un si possible longeant une haie, et un segment de 150 m traversant une prairie. Le protocole d'observation comporte 4 passages (4 dates de lectures du transect), un par mois répartis entre mai et août chaque année.

Nous présentons une courte discussion de l'effet des dates de passage et de chacun des segments du transect (bord de berge, centre prairie), puis analysons les données globalement.

Toutes zones confondues, les observations des passages 1 à 4 représentent respectivement 12, 33, 38 et 15 % du total pour les 5 années cumulées. Les effectifs lors des passages 2 et 3 (juin et juillet) sont relativement indépendants ( $r^2 = 0.22$  pour les abondances totales sur 5 ans des 13 espèces dominantes,  $r^2 = 0.13$  pour l'abondance de *Ischnura elegans* exprimée en % du total de l'espèce). Les principales espèces suivent un patron similaire correspondant aux courbes centrales de la figure 23. Les exceptions sont les *Calopteryx* et *Libellula depressa* qui

sont abondantes dès le 1<sup>er</sup> passage et atteignant 80 % du total au second. A l'opposé, *Crocothemis erythraea* et *Sympetrum sanguineum* sont quasi absentes au début puis restent abondantes aux passages suivants. Ces dynamiques d'abondances qui se reflètent dans les courbes d'effectifs cumulés présentés sur la figure 23 soulignent la dynamique temporelle des communautés au cours de la saison. Pour l'analyse qui suit, nous regrouperons les données des 4 passages et utiliserons les effectifs cumulés comme un descripteur des communautés. Des analyses plus fines des variations d'abondances au cours du temps peuvent néanmoins être envisagées à l'avenir pour certaines espèces.

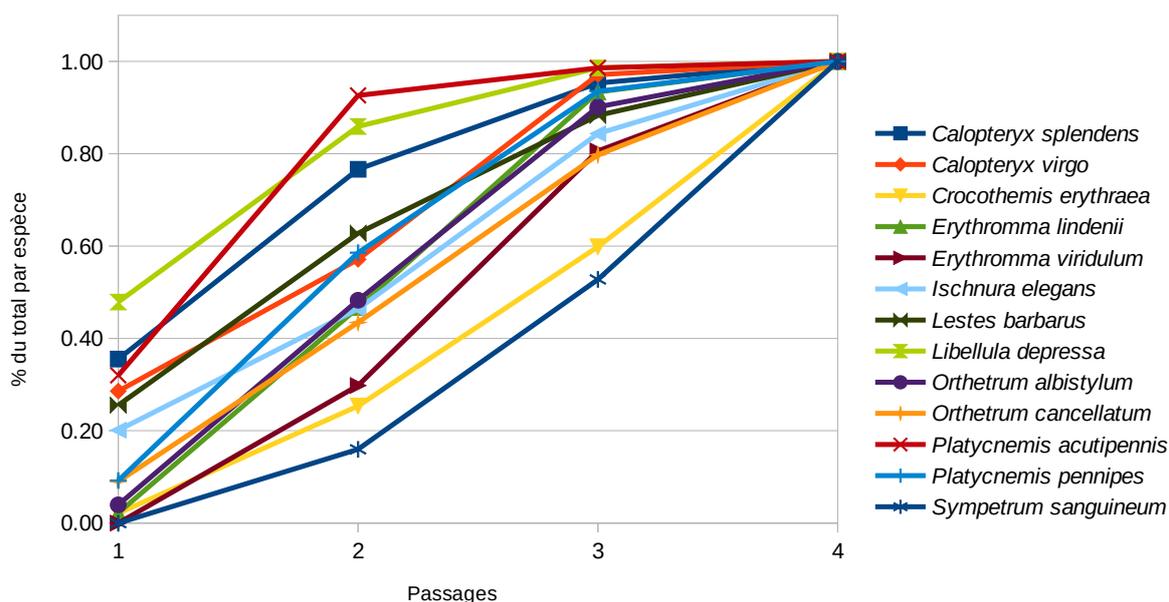


Figure 23: Effectifs cumulés des espèces dominantes d'odonates au stade adulte répertoriés sur les 4 dates (passages) de suivi. Ces données sont des cumuls des 5 années d'échantillonnage.

Trois habitats sont traversés par le transect d'environ 500 m (bord de canal, bord de canal avec haie si il y a lieu, prairie). Sur l'effectif total cumulé (toutes zones et stations), l'habitat de prairie représente 8 % (en 2016) à 13 % (en 2015 et 2018) des observations sur la totalité du transect, donc moins qu'attendu *au prorata* des longueurs parcourues (150 m sur 500 soit 30 %). Par contre, on remarque que pour certaines espèces et à certaines dates, la prairie abrite plus que cette modeste fraction moyenne des individus. Par exemple 20 % des *Ischnura elegans* sont dans la prairie en 2018, 24 % de *Platycnemis pennipes* en 2017, pour les espèces dominantes. Pour quelques espèces moins communes, les prairies peuvent être des milieux plus importants. Ainsi *Lestes barbarus*, qui présente un total de 94 observations, se trouve à 40 % en prairie ; plus extrême encore, *Ischnura pumilio* et *Lestes dryas* ont été très majoritairement observées en prairies en 2018, avec 75 et 80 % de leurs effectifs respectivement. Ces observations peuvent néanmoins être fortement influencées par les probabilités de détections des individus qui dépendent des espèces mais aussi de l'habitat.

Cette faible proportion des observations en prairies peut être en partie accentuée par la dispersion des adultes sur de grandes surfaces de prairies diminuant ainsi fortement la probabilité de détection. Ceci ne signifie donc pas que les prairies n'ont pas d'importance pour le cycle de vie des odonates. En l'absence de données fines permettant d'évaluer ces probabilités de détection, les 3 segments seront regroupés dans la suite des analyses et les variations d'effectifs seront essentiellement analysées en fonction des conditions environnementales dans les canaux où la majorité des adultes ont été comptés.

## Comparaisons entre sites et variations au cours du temps

### *Richesse et abondance totale*

En dehors de trois observations de *Aeschna* et deux de *Onychogomphus*, tous les individus ont été identifiés à l'espèce (plus de 12300 observations en 5 ans dont seulement 9,8 % d'anisoptères). Une nouvelle espèce d'anisoptère a été observée en 2018, *Somatochlora flavomaculata*, trois en 2017 : *Anax ephippiger*, *Erythromma najas* et *Lestes dryas*, ces 2 dernières revues et confirmées en 2018. Par contre 4 espèces n'ont été observées que les trois premières années : il s'agit de *Aeshna cyanea*, *Libellula fulva*, *Libellula quadrimaculata*, et une espèce non identifié du genre *Onychogomphus*. La richesse totale atteint 41 espèces, à comparer aux 53 espèces maximum répertoriés dans le Marais poitevin dans le cadre de l'Observatoire du patrimoine Naturel (Doré *et al.* 2012) et aux 50 espèces sur 30 sites des études de Doré *et al.* (2012 et 2018) qui recouvrent une plus large gamme d'habitats aquatiques que ceux concernés par le présent travail (en particulier plus d'habitats lotiques).

Deux espèces présentent un intérêt patrimonial particulier : *Oxygastra curtisii* et *Coenagrion mercuriale* d'après Doré *et al.* (2018) dans le Marais poitevin et seule la première est présente dans les relevés effectués dans ce suivi sur les zones 9 et/ou 10.

Des différences de richesse spécifique de ces communautés d'odonates adultes de forte ampleur (d'un facteur 2) ont été mesurées entre les zones (gamme de 13 à 26). Les zones les plus riches sont les zones 1 et 10. La zone 1 présente 26 espèces en cumul interannuel et 12.2 espèce en moyenne par an. La zone 10 présente moins d'espèces au total mais plus d'espèces chaque année. Par ailleurs, la zone 6 est moins riche en total cumulé mais présente chaque année un nombre relativement élevé d'espèces (moins de remplacements entre années). Ces petites différences sont largement dues à des espèces accidentelles notées souvent une seule fois. Le peuplement de la zone 10 est en outre le plus équilibré avec la plus forte équitabilité (valeur de 10.5). Cette équitabilité élevée est observée chaque année, avec 6 ou 7 espèces dominantes (incluant toujours au moins deux espèces de *Platycnemis*, *Orthetrum cancelatum* et *Ischnura elegans*). La plus faible richesse spécifique est notée dans les zones 7, 8 et 11, avec 13 et 14 espèces (tableau 9). La richesse spécifique des odonates adultes change peu entre années (28 à 33 espèces par an) mais des remplacements d'espèces sont relevés.

Il existe une relation générale positive entre la richesse spécifique et l'abondance totale en individus d'odonates adulte, qui est surtout forte dans la zone 1. Pour les 10 autres zones, la richesse est peu liée à l'abondance et les deux zones les plus riches (après la 1), les zones 9 et 10, présentent des abondances en odonates adultes qui sont modérées (voir tableau 9 et Figure 25).

Tableau 9: Richesses spécifiques et indices de diversité des odonates adultes sur les 5 ans pour les 11 zones. Les zones les plus riches sont en gras et les plus pauvres en italique.

	Par zone, cinq ans cumulés			Moyenne/an
	Richesse	Exp Shannon	Inv Simpson	Richesse
<b>1</b>	<b>26</b>	<b>3.2</b>	<b>2.3</b>	<b>12.2</b>
2	21	3.8	2.7	10.4
3	21	2.9	2.3	10.4
4	19	5.2	3.1	11.2
5	15	4.3	3.3	7.6
6	20	6.7	4.2	<b>12.2</b>
7	<i>14</i>	<i>5.2</i>	<i>3.0</i>	<i>6.6</i>
8	<i>14</i>	<i>5.2</i>	<i>3.7</i>	<i>6.4</i>
<b>9</b>	<b>24</b>	<b>4.2</b>	<b>2.2</b>	10.4
<b>10</b>	<b>24</b>	<b>10.5</b>	<b>8.0</b>	<b>15</b>
<i>11</i>	<i>13</i>	<i>7.4</i>	<i>5.5</i>	<i>7.4</i>

Par an, zones cumulées			
2014	32	7.2	4.5
2015	28	7.6	4.1
2016	29	5.7	3.7
2017	31	6.4	4.0
2018	33	6.4	3.9

Tous ans et zones cumulées			
	41	7.03	4.2

Les abondances totales sont très hétérogènes entre zones, avec une fourchette de 180 (zone 7) à 3700 individus (zone 1) observés en 5 ans. Les années 2017 et 2018 présentent le même patron (44 vs 760 et 7 vs 1588 respectivement). L'année 2018 a été marquée par une nette augmentation des effectifs observés, 20 % de plus qu'en 2017 qui était déjà l'année de plus forte abondance (figure 24). Cette augmentation est cependant essentiellement le fait de deux zones : la zone 1 et la zone 2 alors que la zone 3, après un maximum en 2017, a vu son effectif chuter en 2018 (figure 25). Les autres ont des effectifs stables ou fluctuants sans tendance marquée. Les différences d'abondances totales entre zones sont nettes chaque année. Les effectifs les plus élevés sont observés sur les sites 1 à 3, puis 4 et 6, enfin les zones 5 et 7 à 11 (figure 25). Les quatre espèces les plus communes sont *Ischnura elegans* (38 % des observations), *Erythromma viridulum* (28 %), *Platycnemis pennipes* (8 %) et *Platycnemis acutipennis* (8 %), toutes des zygoptères comme entre 2014 et 2016. Plusieurs sont au contraire assez rares, 18 des 41 espèces comptent moins de 20 individus par espèce observés sur les 5 années et représentent 1 % de l'effectif total.

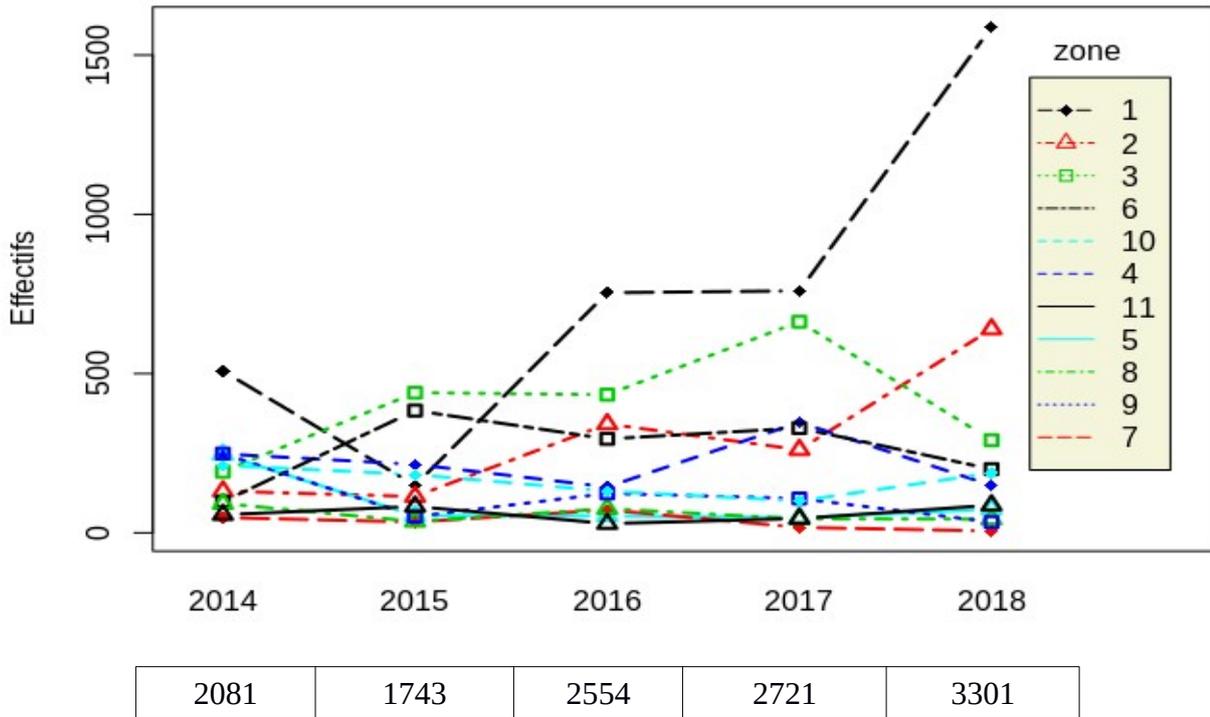


Figure 24: Effectifs par année et par zone toutes espèces confondues. Les totaux annuels sont donnés sous la figure.

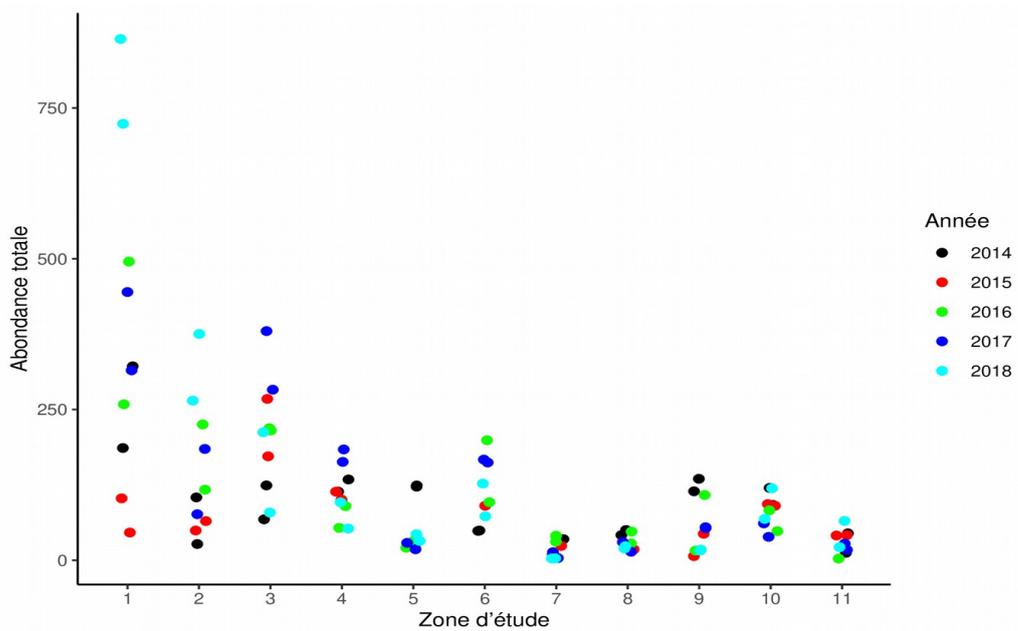


Figure 25: Abondances par zone, toutes espèces confondues. Deux points de la même couleur sont les 2 stations de la même zone/année.

## Composition des communautés

Les peuplements sont dominés par *Ischnura elegans* pour les zones 1 à 6, *Erythromma viridulum* pour 1, 2, 3, et 6, et *Platycnemis pennipes* pour les zones 7, 8, 9 et, de manière moins prononcée, la zone 5 (figure 26). Ces fortes dominances correspondent à des indices inv. Simpson inférieurs à 3.5. Les effectifs de *Ischnura elegans* et *Erythromma viridulum* ont doublé dans la zone 1 entre 2017 et 2018, augmentant encore leur dominance. Par contre, la zone 10 (La Ronde) présente des communautés dont les effectifs sont beaucoup plus équilibrés entre espèces, avec l'indice inv. Simpson le plus élevé de 8, c'est à dire 8 espèces relativement abondantes. Les seules espèces d'anisoptères communes sont du genre *Orthetrum* (espèce *O. cancellatum*), la 5ème espèce en abondance globale, soit 184 observations dans les zones 1, 9 et 10 (avec 91 observations), et *O. albistylum*, 106 observations surtout notées pour les zones 8 et 10.

Le positionnement des données « odonates » des 11 zones sur le plan factoriel 1-2 de l'ACP rend compte de 51 % de l'inertie totale. L'analyse ACP met en évidence la séparation des données en deux grands ensembles : d'une part les relevés odonates des zones 1-4 et d'autre part les relevés odonates des zones 7-10. Les zones 5 et 6 sont intermédiaires et variables au cours du temps quant à leur positionnement entre les 3 groupes, et la zone 11, assez isolée sur le plan de l'ACP, peut être considérée comme une communauté particulière (figure 27).

Ces grands ensembles de communautés d'odonates se distinguent principalement par leurs espèces dominantes qui structurent les axes de l'ACP: *Ischnura elegans* et *Erythromma viridulum* pour les zones situées à droite de la composante 1 de l'ACP (ouest du marais), et *Platycnemis pennipes* à gauche (Est du marais). *Platycnemis accutipennis*, les *Calopteryx* et *Sympetrum sanguineum* sont les principales espèces qui déterminent l'agencement des zones sur la composante 2. L'isolement de la communauté de la zone 11 sur le plan 1-2 de l'analyse multivariée est lié à la présence de deux espèces du genre *Calopteryx*, (*C. splendens* et *C. virgo* en 2014-2016), et de l'anisoptère *Sympetrum sanguineum*, qui ne sont relativement abondantes que dans cette zone 11 (figure 27). Les *Calopteryx* disparaissant en 2017 et 2018, les poids relatifs de ce genre et de *Sympetrum sanguineum* s'inversent alors sur l'ACP (l'espèce la plus abondante en zone 11 en 2018 est *Sympetrum sanguineum*). La zone 5 est dans une position intermédiaire suivant la première composante (ACP1) et la zone 6 change de position après 2014 mais sa position est stable entre 2015 et 2018.

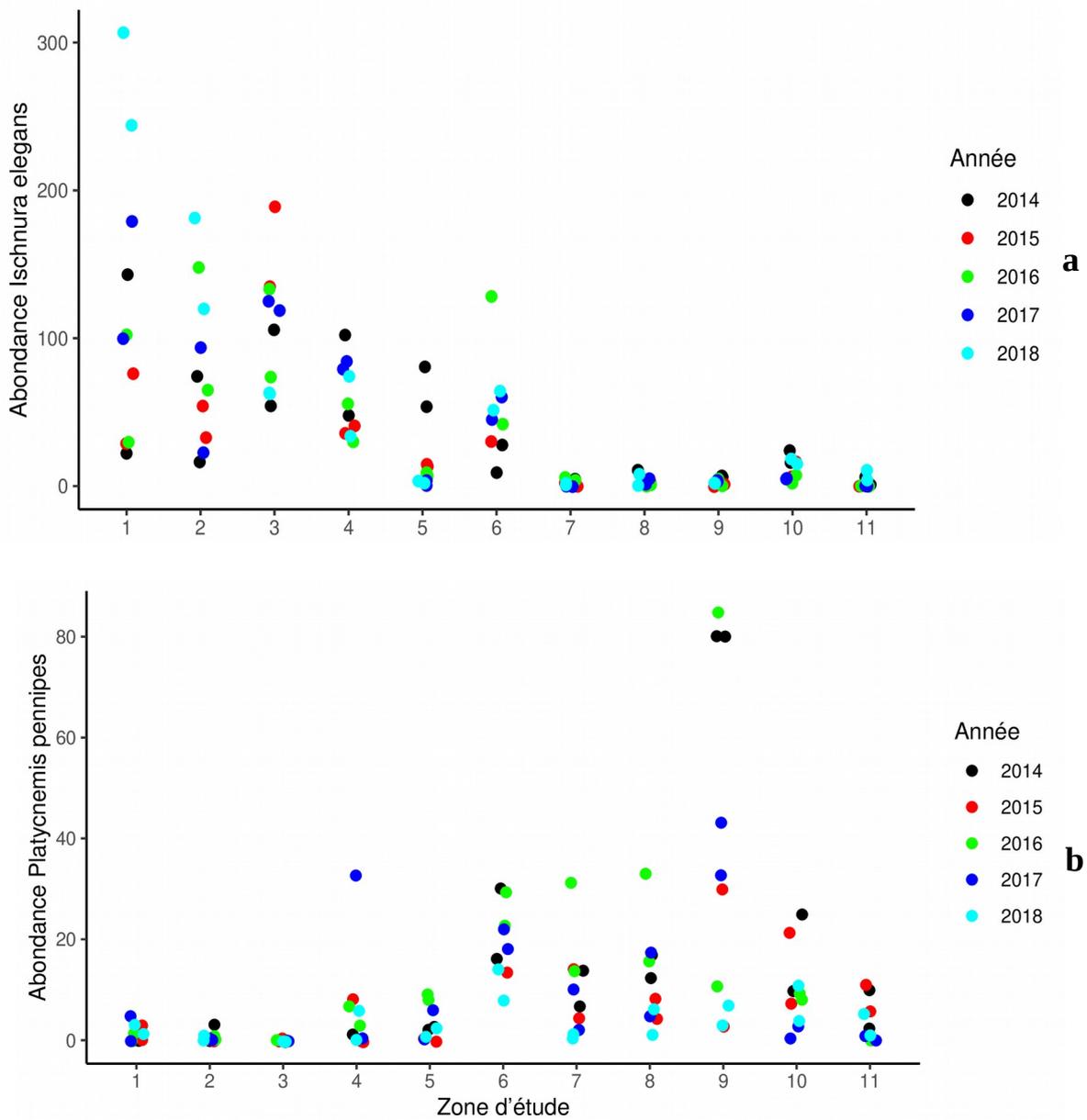


Figure 26: Effectifs observés de deux des espèces d'odonates dominantes a) *Ischnura elegans* et b) *Platycnemis pennipes*, dans les 11 zones, 4 passages cumulés. On notera la différence d'échelle entre les deux graphiques.

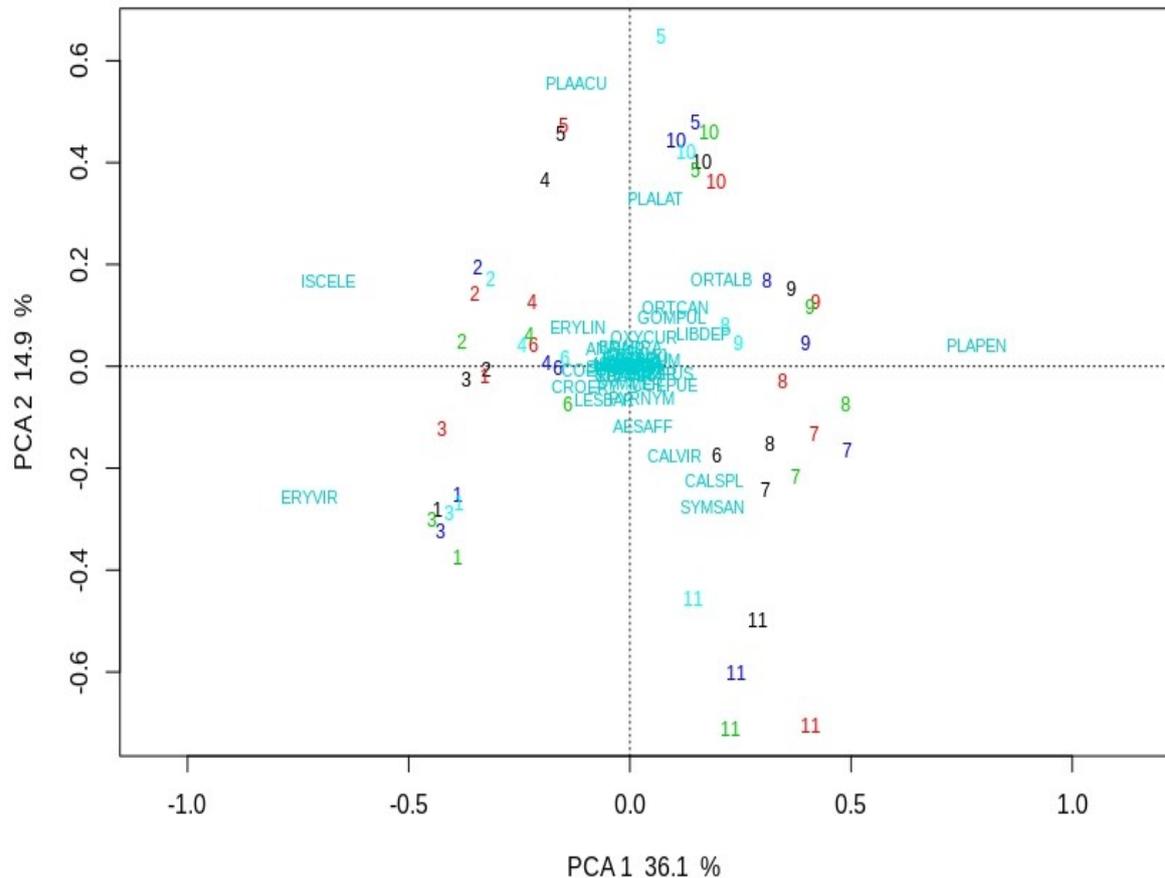


Figure 27: Positionnement des relevés odonates adultes des 11 zones et des espèces sur le plan des 2 premières composantes d'une ACP utilisant les 5 ans de données. Les couleurs distinguent les années (noir, rouge, vert, bleu et turquoise pour 2014 à 2018).

Chaque zone comporte 2 stations qui parfois sont éloignées l'une de l'autre (voir Atlas). Une ACP réalisée en séparant les 2 stations de chaque zone donne le même résultat d'ensemble que lorsqu'elles sont regroupées, mais avec une plus grande dispersion. Cette dispersion ne semble pas liée simplement à la distance géographique. Par exemple dans la zone 2 (Luçon), les 2 stations sont proches dans l'espace mais les relevés d'odonates adultes sont espacés sur l'ACP. Cette dispersion suit cependant la composante 2 de l'ACP qui ne représente que 14 % de la variance. Les 2 stations des zones 9 et 10 sont assez distantes géographiquement mais i) les relevés odonates de la zone 9 sont bien groupés sur l'ACP tandis que ii) ils sont bien séparés dans la zone 10. Les positions des espèces sur le plan factoriel sont par contre inchangées quelle que soit la station considérée à l'intérieur d'une zone. La distinction des données entre deux stations de chaque zone sera donc conservée pour les analyses effectuées sur les relations entre les communautés d'odonates et les caractéristiques de l'habitat.

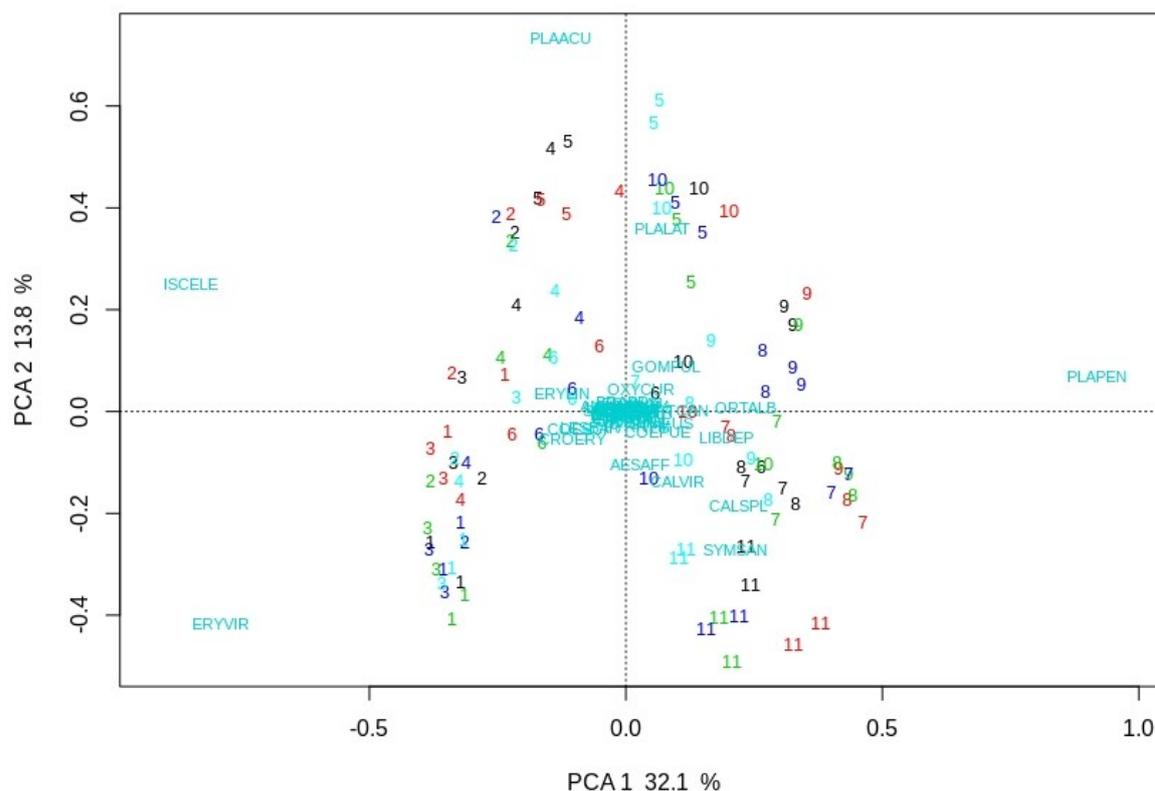


Figure 28: Positionnement des zones en séparant les 2 stations d'une zone, et des espèces sur le plan des 2 premières composantes d'une ACP utilisant les 5 ans de données. Les couleurs distinguent les années (noir, rouge, vert, bleu et turquoise pour 2014 à 2018).

## Relations entre les communautés et les variables environnementales

### Choix et projection des variables

Les variables environnementales caractérisent soit l'environnement du canal dans lequel se déroule le développement larvaire, soit celui des parcelles adjacentes.

Les variables de qualité de l'eau des canaux sont disponibles à l'échelle globale du casier hydraulique et sont donc identiques pour les 2 stations. Un éventuel effet de la qualité de l'eau du canal sur les communautés d'odonates adultes doit logiquement opérer via son effet sur les conditions de reproduction aquatique de ce groupe. S'agissant surtout d'une influence sur le stade larvaire, nous pouvons faire l'hypothèse que la moyenne des niveaux d'eau sur la période mars – juillet caractérise bien les conditions environnementales dans chaque canal. Par ailleurs, nous avons montrés que les niveaux d'eau mensuels sur la période février-juin leur sont très bien corrélés, ce qui permet de penser qu'une seule valeur puisse être suffisante pour caractériser les niveaux d'eau de cette période, avril par exemple, juste avant le début des relevés. La corrélation est plus faible par contre entre les niveaux d'eau au printemps et ceux de l'été, d'où la nécessité de prendre en compte une seconde valeur (juillet-août). En outre, deux variables biotiques, les abondances d'écrevisses (*ecrev*) estimées à partir d'un protocole d'échantillonnage spécifique, et les couverts de plantes aquatiques *cvhydro* (voir le §4 sur la végétation des canaux), ont été utilisées dans les modèles d'analyses des données odonates adultes. En effet, des effets directs par prédation ou modifications de l'habitat

peuvent influencer l'abondance de larves d'odonates et éventuellement celui des adultes après émergence<sup>1</sup>. Le facteur 'écrevisses' est indépendant des autres (voir Figure 7) et le couvert d'hydrophytes *cvhydro* n'est corrélé positivement qu'aux surfaces de prairies *prai250*.

La procédure VIF « variance inflation factor » a été utilisée pour écarter les variables trop corrélées entre elles et éviter des distorsions des résultats des modèles. A partir des variables locales présentées sur la figure 7, neuf sont été sélectionnées avec une corrélation inférieure à 0.70. Les projections de ces variables (hors écrevisses et couvert hydrophytes) sur le plan de l'ACP des données 'Odonates adultes' sont présentés en figure 29. Certaines sont nettement associées à la première composante : il s'agit de la conductivité *cmoy*, du niveau d'eau *ho04* et des densités de canaux primaires, secondaires et tertiaires *prsec250* et *ter250* en particulier. La seconde composante de l'ACP est surtout liée à la proportion de culture *cult250* et au niveau d'eutrophisation mesuré par la chlorophylle *chla* et le phosphate *orthop*.

Les variables environnementales sélectionnées pour la construction des modèles d'analyse sont corrélées avec certaines variables non retenues (tableau 10). On remarquera que les variables paysagères (qui ne seront pas incluses dans les modèles en raison de leur caractère intégratif et des difficultés d'interprétation en termes de mécanismes) sont peu corrélées aux variables locales (tableau 10 et Figure 7).

Tableau 10: Corrélations entre les variables retenues par les VIF et les autres variables environnementales. Le seuil de 0.7 utilisé dans les VIF a été conservé ici sont indiquées également les corrélations de *r* inférieur lorsque aucune ne dépasse 0.7.

Variables sélectionnées	Variables non retenues corrélées
<i>ho04</i> niveau d'eau avril	Tous niveaux d'eau à +0.6
<i>pl</i> pluie de mai à aout	aucune corrélation
<i>cmoy</i> conductivité moyenne	<i>r</i> max +0.60 avec <i>pH</i>
<i>chla</i>	<i>corg</i> , <i>nkj</i> et <i>orthop</i> en +
<i>no2</i>	aucune corrélation
<i>no3</i>	<i>pH</i>
<i>satO2</i>	<i>r</i> max +0.62 avec <i>pH</i>
<i>orthop</i>	<i>no3</i> et <i>corg</i> avec <i>r</i> = +0.64
<i>cult250</i> prairies dans le tampon de 250 m	<i>r</i> max -0.60 avec prairies
<i>prsec250</i> densité de canaux primaires et secondaires tampon de 250 m	boisements <i>r</i> = +0.69
<i>ter250</i> densité de canaux tertiaires	Cultures -0.45, boisements +0.49

1 Des larves d'odonates ont été récoltées et identifiées dans le cadre du protocole « Amphibiens – Macrofaune aquatique » mais de façon non quantitative. Les relevés ne peuvent donc être utilisés ici

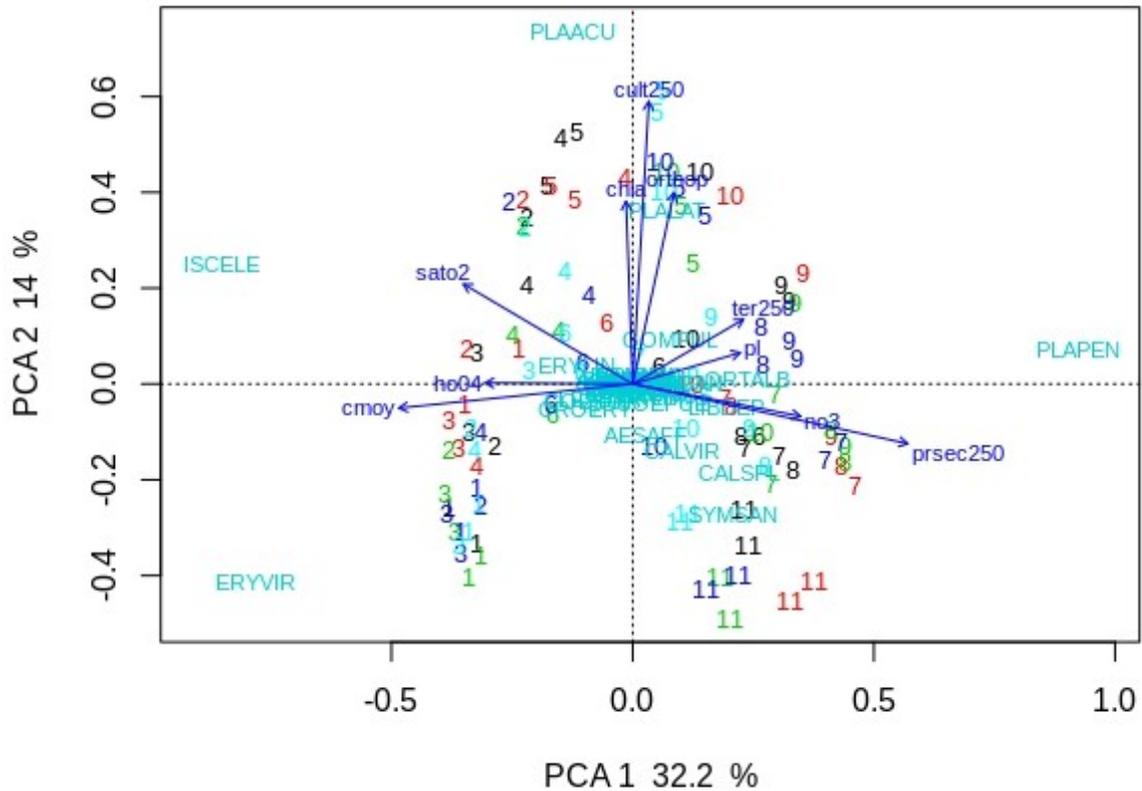


Figure 29: Projection des principales variables environnementales utilisées pour les GLMs sur le plan des deux premières composantes d'une ACP des abondances d'odonates.

### Modèles linéaires généralisés

La structure générale des modèles appliqués à divers descripteurs des communautés d'odonates adultes est la suivante,

```
global <- glmer(formula = datast[,which(colnames(datast)== »descripteur «)] ~
(ho04+ + cmoy+chla+no2+no3+orthop+sato2+ ecrev+cvhydro) +(1|annee), famille = xxx ,
data = datast)
```

Les résultats détaillés des modèles avec l'analyse initiale de l'influence des variables paysagères sont présentés en annexe II. Les résultats des modèles avec variables locales sont présentés sur les figures 30, 31, 32 et 34, et le tableau 11 donne les meilleurs modèles obtenus, ie ceux qui présentent les valeurs d'AICc les plus bas et sont les plus parcimonieux. Les valeurs des coefficients de corrélations  $r^2$  marginaux (effets des variables seules) et totaux (incluant l'effet aléatoire « année ») sont presque identiques, confirmant le peu d'effet temporel sur les relations étudiées.

Une modeste proportion de la variance de la richesse spécifique (21 % pour les effets fixes) est expliquée par le modèle construit avec les variables environnementales prises en compte (figure 30). Le % de saturation en oxygène *satO2* est corrélé à la richesse en odonates ( $r = 0.20$  sur une gamme de 50 à 100%), suggérant que la richesse en adultes est liée à la communauté des larves des canaux et elle-même serait impactée par l'oxygénation de l'eau.

Cependant, aucune des autres variables associées à la qualité de l'eau et son niveau d'eutrophisation en particulier (carbone organique, chlorophylle a) n'est sélectionnée par la modélisation ce qui ne soutient pas cette interprétation. La présence des écrevisses diminue la richesse ( $r = -0.17$  dans la gamme observée entre 0 et 400 individus capturés), un effet qui pourrait être mis en relation avec la prédation possible des écrevisses sur les larves aquatiques des odonates.

La diversité en odonates adultes, décrit par l'exponentiel de l'indice de Shannon, est liée négativement à la conductivité moyenne de l'eau et au niveau d'eau d'avril. Une forte conductivité est sans aucun doute un facteur de stress sur la plupart des organismes et réduit le nombre d'espèces qui les supporte. L'effet négatif de niveaux d'eau élevé sur cette diversité ne peut être interprété sur le plan écologique. Il repose sans doute sur une corrélation entre cette variable niveau d'eau et une autre condition défavorable.

Aucun modèle ne permet d'expliquer l'abondance totale en individus d'odonates adultes, qui est formée pour 66% par 2 espèces très abondantes, *Erythromma viridulum* et *Ischnura elegans*. Il est possible que des paramètres comme les conditions météorologiques (le vent en particulier), ou des variations de probabilités de détection des odonates, modifient beaucoup les abondances détectées et ne permettent pas de détecter l'effet des variables environnementales d'intérêt. Il est également possible que les effectifs varient en fonction de paramètres qui se situent hors des zones d'études, du fait de la dispersion relativement importante de ces organismes, ou antérieurement. Le travail devra se poursuivre en cherchant à détecter des effets à d'autres échelles spatiales, et en tenant compte des dynamiques d'effectifs éventuellement connues sur des tendances pluri-annuelles.

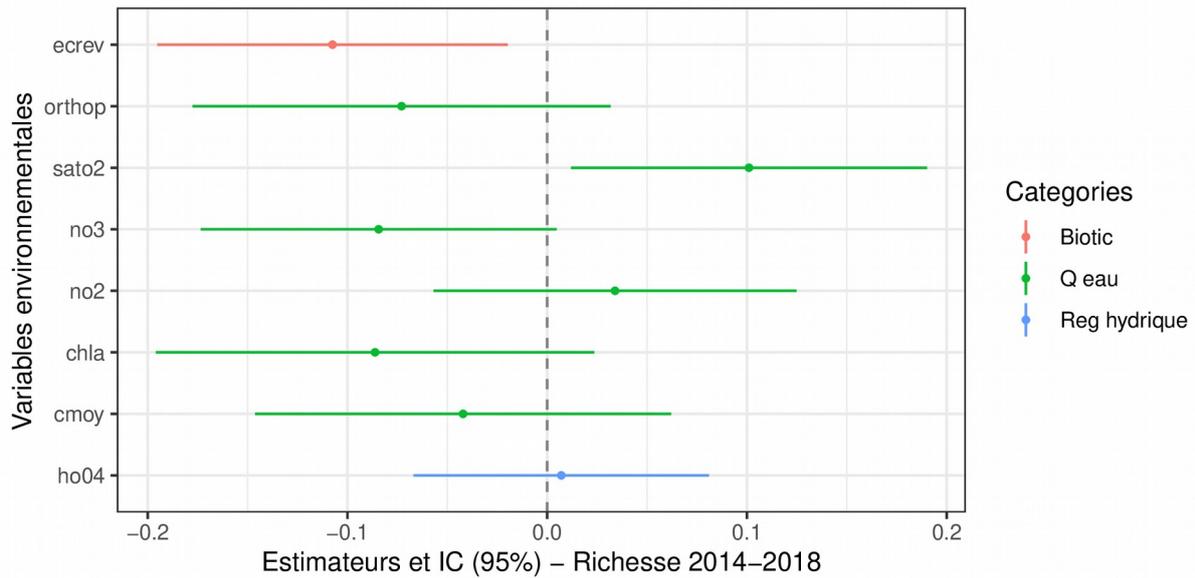


Figure 30: Intervalles de confiance des estimateurs des pentes des relations entre la richesse spécifique des communautés d'odonates adultes et les variables environnementales. Seules celles dont l'IC n'inclus pas la valeur 0 ont un effet sur la biodiversité qui peut être interprété sans ambiguïté, ie dans un seul sens (+ ou -). Lorsque l'estimateur est positif dans certains modèles et négatif dans d'autre, la variable est considérée comme sans effet global.

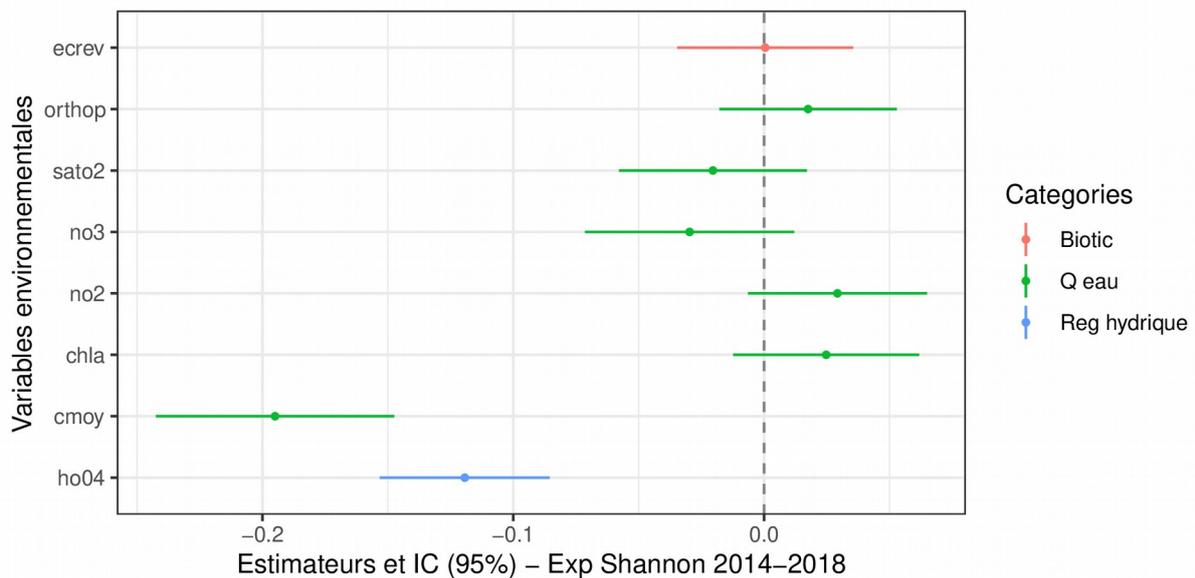


Figure 31: Intervalles de confiance des estimateurs des pentes des relations entre la diversité des communautés d'odonates adultes mesurée par l'exponentielle de l'indice de Shannon et chaque variable environnementale. Seules celles dont l'IC n'inclus pas la valeur 0 ont un effet sur la biodiversité qui peut être interprété sans ambiguïté, ie dans un seul sens (+ ou -). Lorsque l'estimateur est positif dans certains modèles et négatif dans d'autre, la variable est considérée comme sans effet global.

La composition des communautés locales en odonates adultes approchée par les scores des relevés sur les deux premiers axes de l'ACP peut être assez bien modélisée par des combinaisons de variables locales (Figures 32 et 33). Une conductivité de l'eau plus élevée, un fort taux d'oxygène (voir Figure 33) et un haut niveau d'eau au printemps sont associés aux scores les plus bas (corrélation négative), c'est à dire aux communautés d'odonates des zones 1 à 5. Ces relations sont parallèles à une moindre densité d'écrevisses dans les canaux (relation positive) et à un plus fort couvert végétal. Ces cinq variables, trois abiotiques et deux biotiques, expliquent 55 à 60 % de la variance de ce score ACP1 et donc de la séparation entre les deux ensembles de zones 1-5 et 7-11 (voir l'ACP Figure 28).

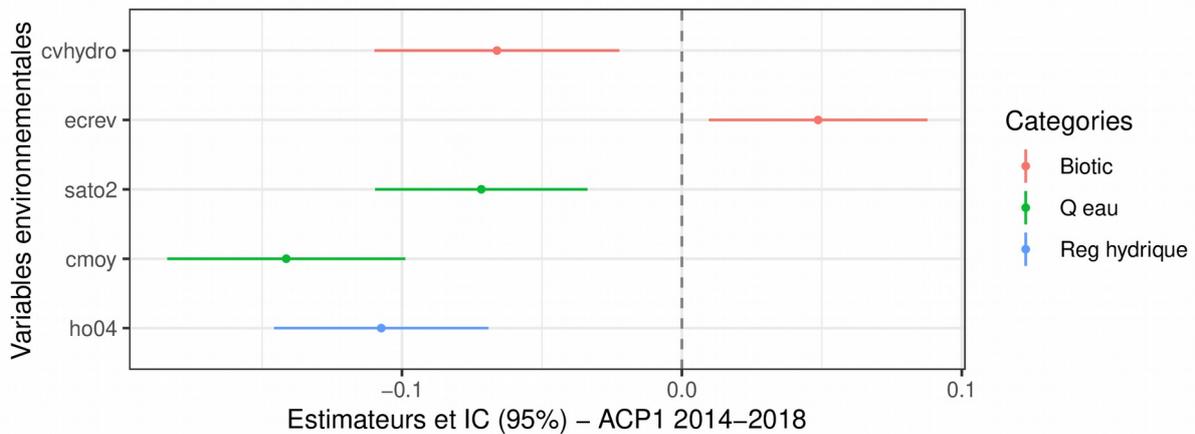


Figure 32: Intervalles de confiance des estimateurs des pentes des relations entre les scores des relevés sur l'axe 1 de l'ACP construite à partir des abondances des odonates adultes et chaque variable environnementale. Seules celles dont l'IC n'inclus pas la valeur 0 sont considérées "significatives".

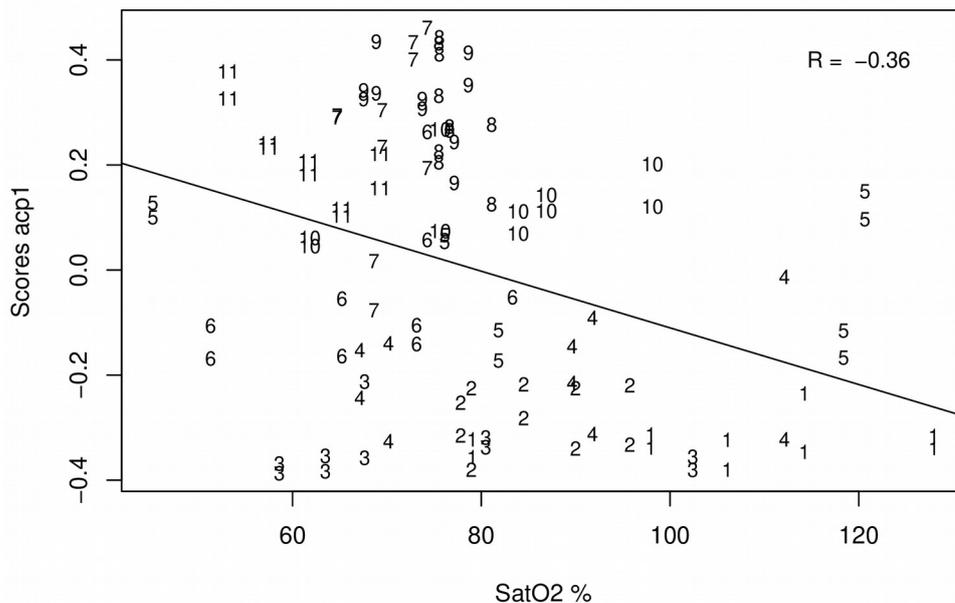


Figure 33: Relation entre les score sur l'axe 1 de l'ACP des communautés d'odonates adultes et la saturation en oxygène. Chaque point est une zone (chiffre indiqué) x année.

La dimension 2 de l'ACP est également expliquée par un modèle qui prend en compte une combinaison de variables de qualité de l'eau et biotiques, le couvert d'hydrophytes et l'abondance d'écrevisses (figure 34 et tableau 11) mais pour une fraction de 36 % de la variance des scores.

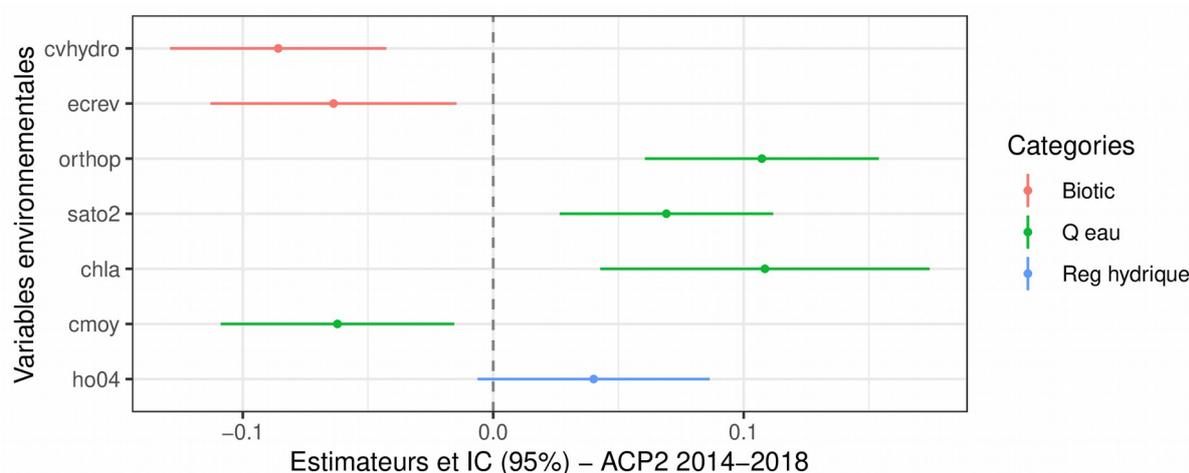


Figure 34: Intervalles de confiance des estimateurs des pentes des relations entre les scores des relevés sur l'axe 2 de l'ACP construite à partir des abondances des odonates adultes et chaque variable environnementale. Seules celles dont l'IC n'inclut pas la valeur 0 sont considérées "significatives".

## Bilan

La richesse spécifique en odonates adultes est relativement stable dans le jeu de données analysé qui couvre 5 années pour les 11 zones d'étude. Les indices de diversité varient en raison de la labilité des espèces rares et des estimations d'abondances. Les patrons déterminés par les espèces dominantes sont stables et caractérisés par deux grands ensembles. Ces ensembles sont caractérisés d'une part les grandes prairies ouvertes du marais argileux éventuellement légèrement saumâtre, les zones 1 à 6, et d'autre part par les zones situées dans le marais plus tourbeux, avec un paysage de prairies et boisements et des flux d'eau plus constants, les zones 7 à 10.

Les descripteurs des communautés sont dans l'ensemble assez bien décrits par des modèles prenant en compte les variables locales des canaux. Ceci montre soit que les communautés adultes sont fortement déterminées par les conditions favorables au développement larvaire, soit que les variables locales utilisées prédisent la disponibilité alimentaire qui elle-même détermine la localisation des adultes. Les données dont nous disposons sur les larves sont trop incomplètes pour pouvoir trancher. Nous rappellerons néanmoins que les effectifs de larves de zygoptères échantillonnés dans le cadre du protocole Macrofaune aquatique étaient, pour 2014-2016, les plus élevés sur les zones 1 à 3, là où ont été observés les effectifs d'adultes les plus grands (figure 25) (voir rapport Mauchamp et al. de Mars 2018).

Aucun des modèles testés ne permet de bien expliquer les variations d'effectifs totaux. Ces effectifs pourraient être fortement sensibles aux conditions météorologiques, une variable connue pour être importante mais non spécifique des zones d'étude et dont l'effet est donc impossible à apprécier. On notera néanmoins que le protocole de suivi de ce groupe demande d'éviter les conditions météorologiques à priori défavorables à l'observation des odonates adultes.

Tableau 11: Variables retenues dans les modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM, effet année aléatoire) appliqués à divers descripteurs des communautés d'odonates adultes (2 stations par zone), accompagnées des valeurs des estimateurs moyens associés (procédure de "model averaging"). Modèles avec variables « locales », caractéristiques des canaux, niveaux d'eau et qualité de l'eau, couverts de plantes hydrophytes et abondances des écrevisses,  $r^2$  des effets fixes/ $r^2$  fixes + aléatoire (année). La signification des abréviations des variables environnementales est indiquée dans le tableau 2

Descripteurs	Variables sélectionnées	Estimateurs	$r^2$
<b>Richesse</b>	ecrev	-0.12	0.21/0.36
	satO2	0.10	
<b>exp. Shannon</b>	cmoy	-0.19	0.61/0.65
	ho04	-0.12	
<b>Abondance totale</b>	Pas de modèle convergent		
<b>acp1</b>	cmoy	0.14	0.54/0.59
	ho04	-0.11	
	satO2	-0.07	
	cvhydro	-0.06	
	ecrev	0.05	
<b>acp2</b>	cvhydro	-0.08	0.36/0.36
	orthop	0.10	
	satO2	0.07	
	chla	0.11	
	ecrev	-0.06	
	cmoy	-0.06	

- 41 espèces recensées, 5 de plus qu'en 2016
- de 13 à 26 espèces par zone,
- des niveaux de dominances variables au niveau des zones avec 2 à 8 espèces relativement abondantes,
- sur l'ensemble des onze zones, 4 espèces sont très dominantes : *Ischnura elegans*, *Erythromma viridulum*, *Platycnemis pennipes* et *P. acutipennis*, qui sont toutes des zygoptères,

- une division en 2 grands groupes est liée aux espèces de zygoptères dominantes, 1 à 4 pour l'Ouest et 7 à 10 pour l'Est, avec les zones 5 et 6 dont les peuplements apparaissent intermédiaires,
- les peuplements d'odonates adultes de la zone 11 se différencient de tous les autres du fait de la présence des deux espèces *Calopteryx*. Ces deux espèces ne sont plus observées en 2017 ni en 2018,
- 25 % de la variance de la richesse et 65 % de celle de l'indice de Shannon sont prédits par des variables environnementales locales, relatives aux canaux
- les variations d'abondance totale sont grandes entre zones et ne sont pas expliquées par les variables locales,
- les variables biotiques (densité d'écrevisse et couvert végétal dans le canal) contribuent à structurer significativement les communautés d'odonates, soulignant l'importance du couvert de végétation aquatique, et les conséquences possibles d'une augmentation des effectifs d'écrevisses.

## 6. Analyse de la Végétation Prairieale

### Rappels méthodologiques

La biodiversité végétale des prairies de chaque zone d'étude est décrite par 10 stations. Pour chacune des stations, les relevés sont réalisés le long d'un transect partant du point le plus bas (baisse) et allant vers les prairies mésophiles. Ce transect est marqué de façon permanente. Dans la mesure où le suivi est principalement conçu pour détecter l'effet des conditions d'inondation, les zones basses sont toujours entièrement incluses dans le transect alors qu'il peut arriver que les transects n'incluent pas la partie supérieure de la gamme d'altitude (figure 35). Certaines communautés correspondant aux positions topographiques les plus hautes peuvent donc manquer dans l'étude qui ne décrit pas de façon exhaustive toutes les communautés de prairies présentes dans le Marais poitevin.

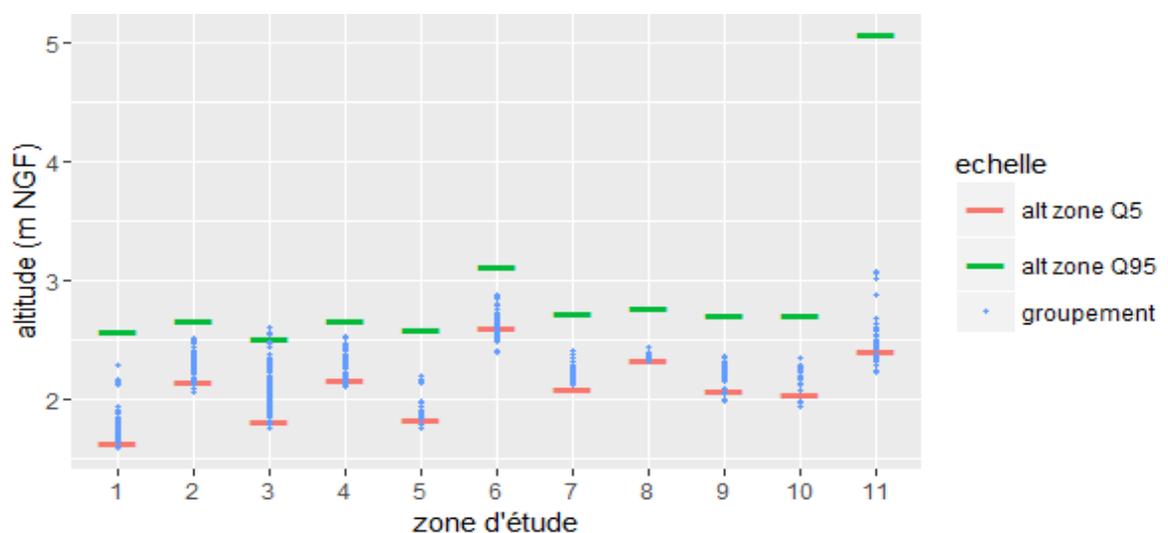


Figure 35: Altitudes des relevés de végétation prairieale (points bleus) au sein de chaque zone dont les gammes d'altitudes sont indiquées par les quantiles 5 et 95 % (90 % des points de la zone se situent entre les marques rouge et verte).

Sur le plan de la gestion agro-pastorale, toutes les prairies faisant l'objet de ce suivi sont gérées en pâturage comme mode de gestion dominante.

Les groupements homogènes de végétation ont été définis chaque année le long du transect de chaque station. La composition est décrite ensuite pour chaque groupement homogène, par une liste d'espèces et la fréquence de chaque espèce. La fréquence spécifique est calculée à partir du relevé de présence-absence de chaque espèce sur 20 quadrats placés au hasard sur le groupement homogène. Ce sont ces données qui sont l'objet de la présente analyse. Tous les deux ans, des relevés phytosociologiques sont également réalisés, avec des estimations de recouvrements : ils ne sont pas analysés ici.

Les identifications des plantes sont en grande majorité faites au niveau des espèces, mais 1.35 % des observations concernant 43 genres, n'ont pu être identifiées à l'espèce et n'ont pas été utilisées. Seulement deux genres sont relativement abondants parmi ces observations, *Lolium* et *Bromus*, mais plusieurs espèces identifiées existant dans chacun des deux, ces observations ne sont pas attribuables.

Quelques ajustements ont été faits pour les analyses:

- tous les *Taraxacum* ont été combinés sous une seule espèce *T. officinale*
- une espèce non identifiée a été ajoutée pour les genres *Erigeron*, *Cardamine*, *Malva*, et *Matricaria*, pour lesquels aucune autre espèce n'avait été identifiée,
- *Fraxinus* a été fondu en une seule espèce (malgré la présence de *F. excelsior* et *F. angustifolia*). Des hybrides existent et la différenciation est délicate sur le terrain.

Les analyses suivent la même démarche que pour les autres groupes taxonomiques (voir §2). Pour la végétation prairiale, des valeurs d'indicateurs écologiques (coefficients pondérés d'Ellenberg) ont pu être utilisés. Ces indices sont disponibles pour presque toutes les espèces et indiquent leurs tolérance/exigence par rapport à certains facteurs du milieu, en particulier l'inondation (indice F) et la salinité (indice S). Ces valeurs sont à manipuler avec précautions puisqu'ils résultent de généralisations à partir d'une base de données européenne, qui n'est pas toujours pertinente pour des espèces à large spectre ; en gardant en tête ces limites, ils fournissent des indications précieuses sur le positionnement écologique des espèces et des communautés végétales (Hill et al. 1999). Ces indices ont été pondérés par les abondances des espèces pour en déduire des indices caractérisant chaque communauté ou groupement homogène.

### **Contrastes entre zones**

Pour la période 2014-2018, 152088 observations d'espèces ont été cumulées pour 1205 relevés. Au total 294 espèces ont été identifiées auxquelles il faudrait donc ajouter quelques espèces rares (263 pour les 3 premières années 2014-2016).

Les prairies les plus riches en espèces sont situées dans les zones 1, 2 et 9 avec plus de 80 espèces pour une année donnée. Elles ont une diversité deux fois supérieure aux prairies les plus pauvres, situées dans les zones 8 et 11 (tableau 12). Les indices de Simpson indiquent qu'entre 21 et 23 espèces pour les prairies les plus riches, et 14-15 pour les plus pauvres, constituent le pool d'espèces dominantes pour une prairie donnée.

Les différences de végétation prairiale entre zones sont relativement stables entre années (figure 36). Les tendances globales sont d'une augmentation de richesse entre 2014 et 2015, suivie d'une diminution en 2016 et 2017, et d'une ré-augmentation en 2018. Au final, la majorité des zones ont une richesse en 2018 très proche de celle de 2014.

zone	richesse	se	exp Shannon	se	inv Simpson	
<b>1</b>	<b>85</b>	<b>5.4</b>	<b>33</b>	<b>1.33</b>	<b>23</b>	<b>1.3</b>
<b>2</b>	<b>87</b>	<b>4.6</b>	<b>32</b>	<b>0.82</b>	<b>21</b>	<b>0.7</b>
3	75	6.9	26	0.51	18	0.2
4	57	2.9	27	0.81	20	0.9
5	76	2.8	30	1.31	22	1.0
6	65	1.7	24	0.86	17	1.2
7	63	3.1	23	0.62	17	0.5
8	38	2.1	17	0.62	14	0.4
<b>9</b>	<b>82</b>	<b>5.2</b>	<b>31</b>	<b>1.29</b>	<b>21</b>	<b>1.0</b>
10	53	4.7	22	0.99	15	0.8
11	46	2.0	19	1.07	14	0.9

Tableau 12: Richesse spécifique et diversité mesurée par l'exponentielle de l'indice de Shannon et l'inverse de l'indice de Simpson en moyenne sur 5 années (et erreur standard : se) pour les 11 zones d'étude (n = 5, cumul des 10 stations).

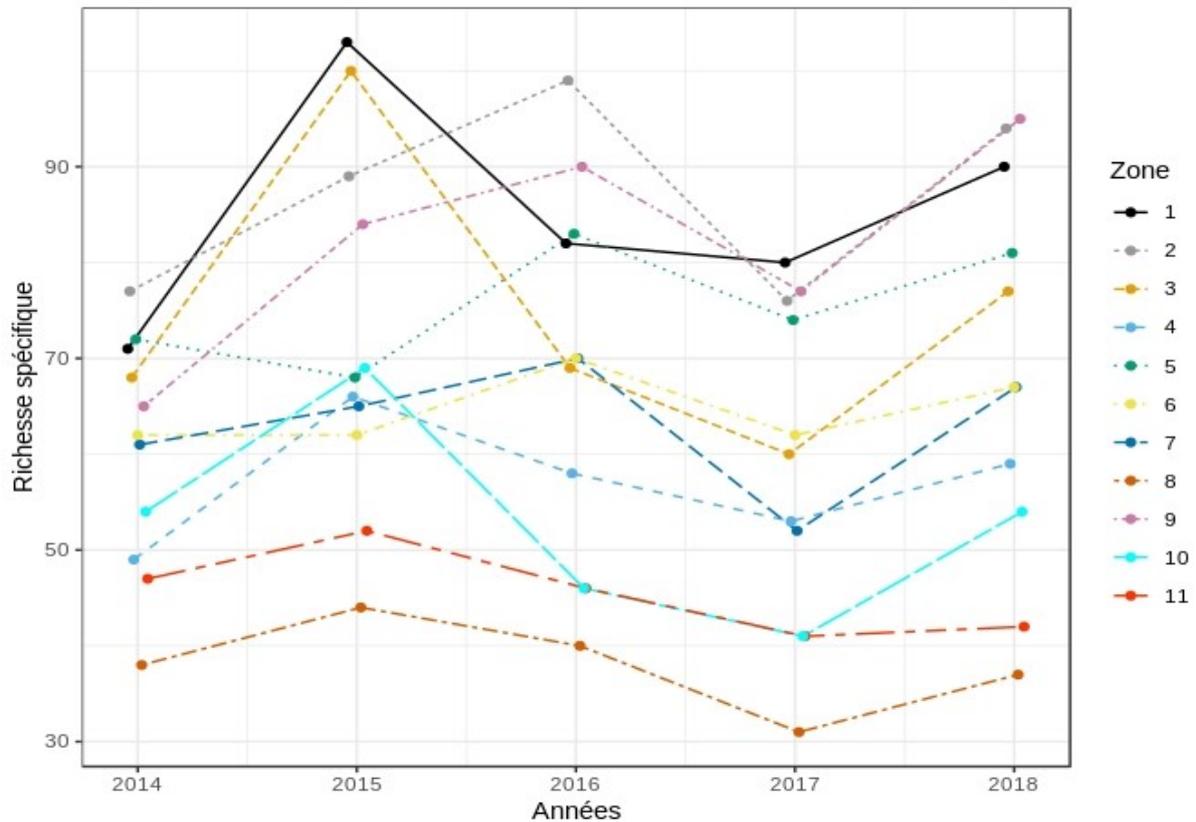


Figure 36: Richesses spécifiques des groupements de végétation homogènes au cours des 5 années du suivi pour les 11 zones d'étude.

Une ACP non normée, qui donne un poids important aux espèces dominantes, aboutit au même résultat pour les deux dernières années 2017-2018 que pour les 3 années antérieures sur les mêmes stations (figure 37). Le plan des composantes 1 et 2 de l'ACP rend compte de 34 % de l'inertie totale, ce qui est important compte tenu du nombre d'espèces. Les positionnements des espèces sur le plan factoriel comme des relevés s'organisent globalement le long des deux gradients orthogonaux. Un premier gradient est presque parallèle à l'axe 1 de l'ACP et traduit un gradient de tolérance au sel avec *Juncus gerardi* et *Alopecurus bulbosus*, espèces sub-halophiles ou halotolérantes pour des coordonnées négatives. D'autre part le gradient d'hygrophilie qui est proche de l'axe 2, avec des espèces très tolérantes à l'inondation vers les coordonnées les plus négatives (*Oenanthe fistulosa*, *Eleocharis palustris*, *Glyceria fluitans*) et des espèces mésophiles à l'opposé, *Hordeum secalinum*, *Gaudinia fragilis*, *Poa trivialis*, *Bromus racemosus*, *Trifolium repens* (figure 37).

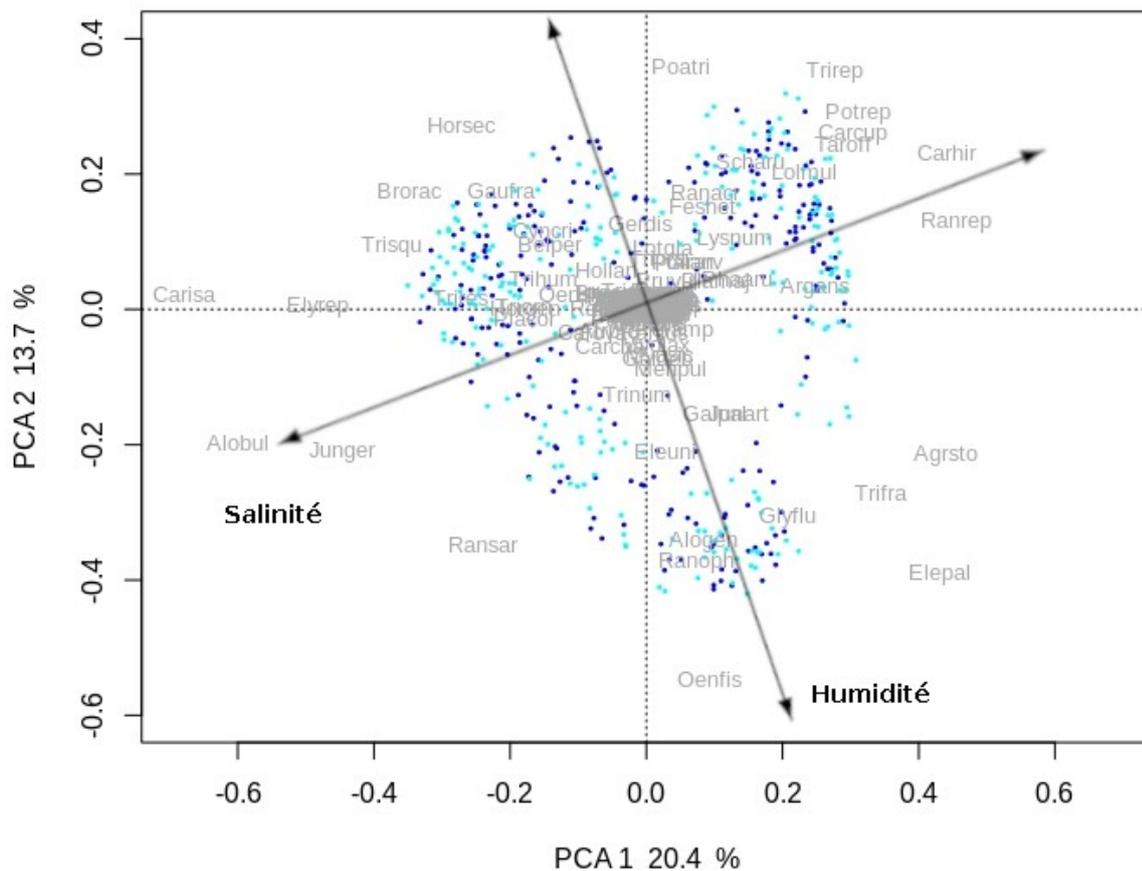


Figure 37: Distributions des 489 relevés de végétation prairiale des deux dernières années sur le plan des deux premières composantes d'une ACP réalisée sur les données décrivant la végétation pour chaque groupement homogène. Les couleurs distinguent les années (2017 bleu turquoise et 2018 bleu foncé). Les taxons sont reportés (codes de 6 lettres genre-espèce) en fonction de leurs contributions aux composantes de l'ACP. Les % indiqués correspondent aux contributions des composantes 1 et 2 de l'ACP à l'inertie totale du jeu de données.

Pour les analyses ultérieures, qui croisent les données de végétation avec des variables caractérisant l'environnement, seules les 4 années 2015 à 2018 seront utilisées car les variables environnementales n'étant disponibles qu'à partir de 2015. Une ACP a été réalisée avec les 4 années de données 2015-2018 et les coordonnées des relevés sur les composantes 1 et 2 (axes x et y de la figure 38) ont été utilisées pour décrire la structuration des communautés. Les distributions des points et des espèces sur cette ACP globale sont présentées en figure 38. Nous pouvons constater que les distributions d'ensemble des points et des espèces sont remarquablement stables au cours du temps. Les nuages de points changent peu quelles que soient les années considérées (voir pour 2014-2016 dans le rapport de mars 2018, ou les figures 37 et 38 présentées ici).

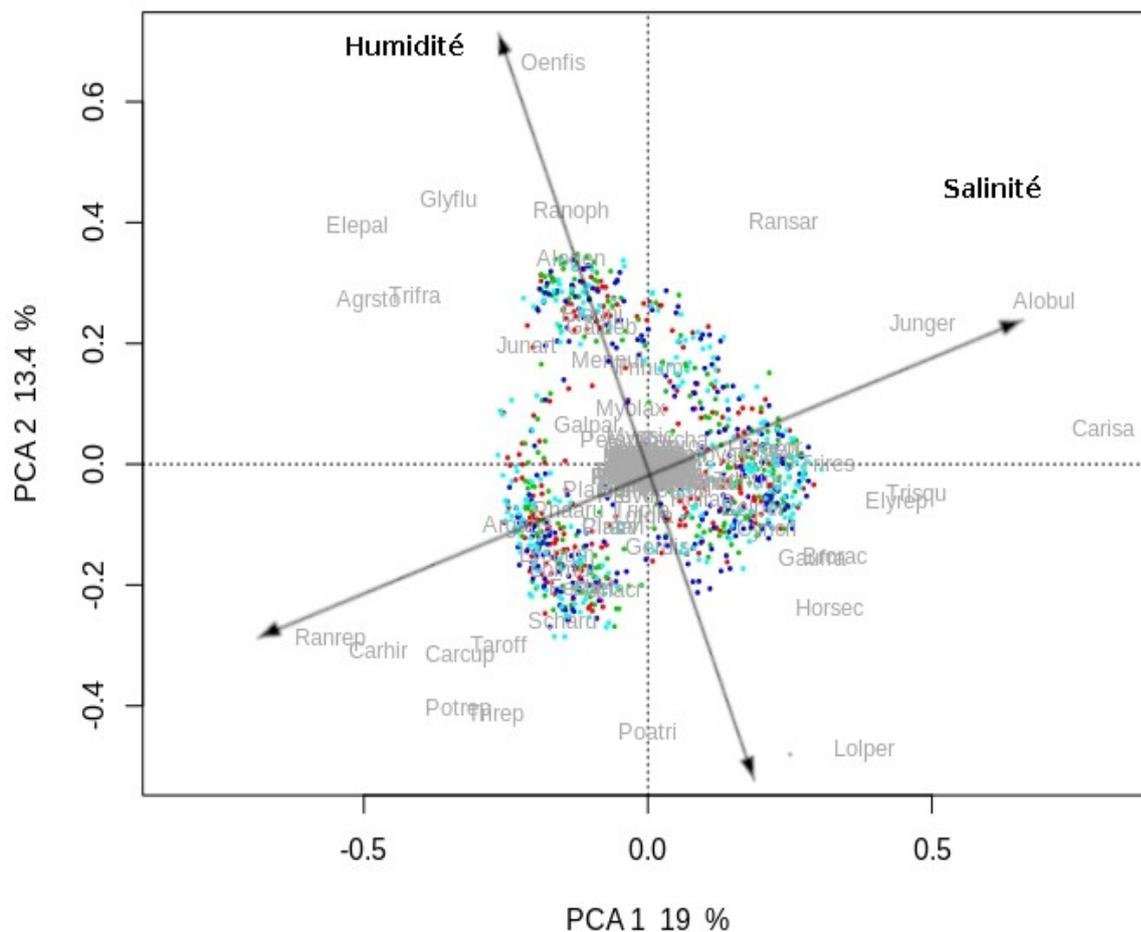


Figure 38: Distributions des 966 relevés de végétation prairiale des 4 années 2015-2018 sur le plan des deux premières composantes d'une ACP réalisée sur les données décrivant la végétation pour chaque groupement homogène. Les couleurs distinguent les années (rouge, vert, bleu et turquoise pour 2015 à 2018). Les taxons sont reportés (codes de 6 lettres genre-espèce) en fonction de leurs contributions aux composantes de l'ACP. Les % indiqués correspondent aux contributions des composantes 1 et 2 de l'ACP à l'inertie totale du jeu de données.

Une observation fine des distributions des groupements d'une zone donnée montre que généralement on ne détecte pas de modification globale des types de groupements d'une année à l'autre (cas des zones 1 à 4 et 6 et 7). En zone 10, on observe un resserrement en faveur des communautés moins hydrophiles en 2016 et 2017 (vert et bleu sur la figure 39). Ceci reflète la fragilité de certains types de communautés et une possible diminution au moins temporaire du caractère humide de certaines prairies. Dans cet exemple, des relevés plus hygrophiles réapparaissent en 2018. Cet exemple montre le caractère dynamique de ces végétations et l'intérêt des suivis pluri-annuels pour obtenir des résultats robustes et fiables.

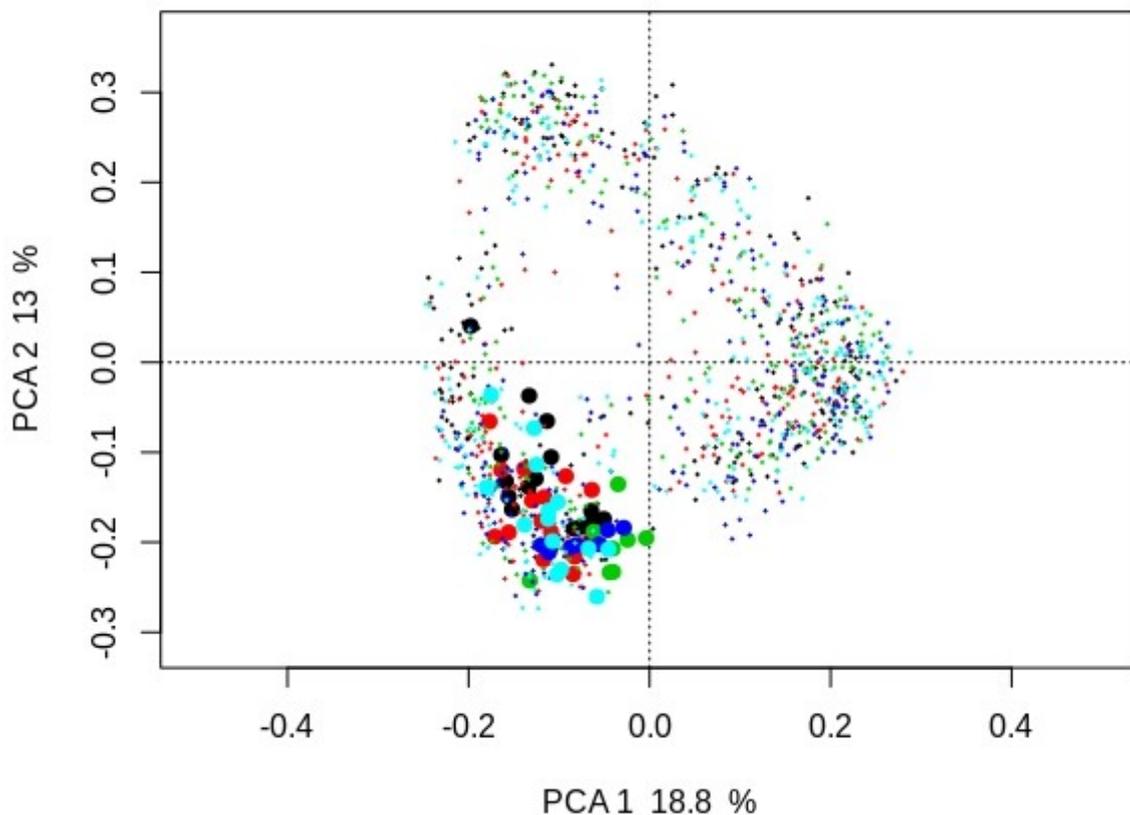


Figure 39: Distributions des relevés de végétation prairiale des 4 années 2015-2018 sur le plan des deux premières composantes d'une ACP réalisée sur les données décrivant la végétation pour chaque groupement homogène, les points de la zone 10 sont surlignés. Les couleurs distinguent les années (noir, rouge, vert, bleu et turquoise pour 2014 à 2018).

### Relations avec les variables environnementales. Modélisation.

La végétation prairiale est décrite à l'échelle des groupements, eux mêmes localisés sur des transects à des altitudes relatives croissantes à partir des points bas. Les variables environnementales prises en compte sont les suivantes :

- pour chaque groupement de végétation homogène
  - la durée d'inondation de chaque relevé pendant laquelle le sol est recouvert par une certaine hauteur d'eau (ici 2 cm) : *dur2 mois*,
  - le stress hydrique durant les mois d'été et l'automne précédent le relevé (*sev mois*),
  - l'altitude de chaque point, exprimée par rapport point le plus bas de la zone *altgrz*,
- pour chaque station (chaque transect)
  - la caractérisation paysagère aux alentours proches décrits par l'occupation du sol (prairies, boisements, cultures et friches) et la densité en canaux dans un tampon de 500 autour de la station. Ces données paysagères sont identiques pour tous les groupements de la station. Elles peuvent influencer la disponibilité des propagules au niveau des points des relevés,
- pour chaque zone

- le niveau moyen mensuel du canal adjacent à la prairie (*nvxx*) qui représente la variable par laquelle la durée d'inondation des prairies peut être modifiée par la gestion du niveau d'eau dans les canaux,
  - les précipitations mensuelle *pl mois*,
  - un indicateur de la salinité du sol : la conductivité moyenne de la nappe superficielle *csurf*,
  - une caractéristique du type de sol approché par l'épaisseur de l'horizon organique *horg* (différencie les sites argileux des sites tourbeux).
- Ces quatre dernières variables sont répliquées pour tous les relevés de la zone.

Parmi les variables présentant des corrélations fortes, supérieures à  $r=0.7$  entre elles (en couleurs plus foncées sur la figure 8), la procédure VIF n'en conservera qu'une seule. Au final, 13 variables sont retenues pour le seuil de  $r = 0.7$  (1ère colonne du tableau 13). Une variable complémentaire permet d'approcher la salinité des sols, la salinité de la nappe de surface. Elle n'est corrélée à aucune autre variable au seuil de 0.7. Les corrélations entre les variables retenues et les autres variables sont présentées dans le tableau 13). La projection des variables environnementales sur le plan factoriel de l'ACP des relevés de végétation (figure 40) met clairement en évidence les corrélations et l'orientation des effets sur la structuration des communautés que l'on retrouvera dans les résultats des GLMs.

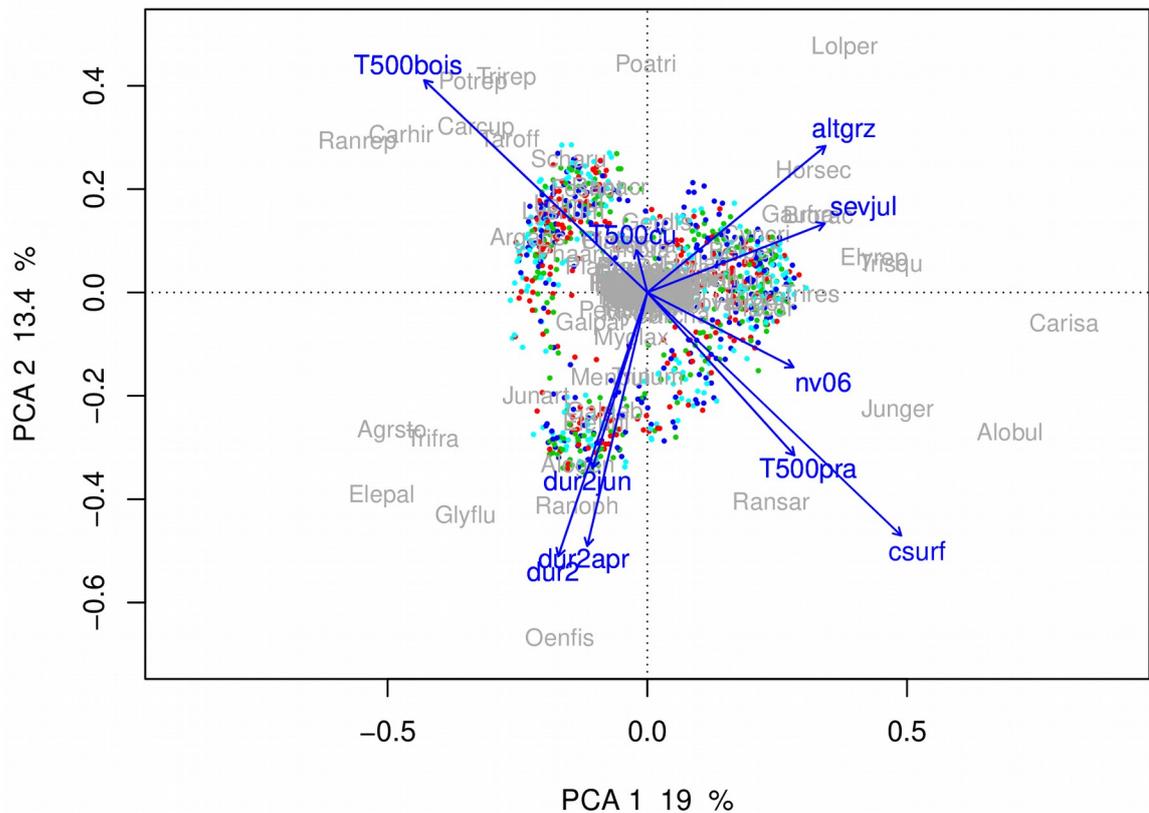


Figure 40: Projection des variables environnementales sélectionnées par les GLM pour les descripteurs scores ACP 1 et 2 et indice F Ellenberg moyen pondéré.

Tableau 13: Corrélations entre les variables retenues par les VIF et les autres variables environnementales. Le seuil de 0.7 utilisé dans les VIF a été conservé ici, sont indiquées également les corrélations de  $r$  inférieur lorsque aucune ne dépasse 0.7.

Variables retenues	Corrélées avec
altgrz altitude relative zones	altgrst (relative stations)
dur2dec	r max de +0.63 avec dur2jan
dur2avr	dur2mar et r = +0.63 avec dur2feb
dur2jun	r max de +0.63 avec dur2mai
sevjul (stress hydrique juillet)	sevaug
pl3 à pl6 (pluies mai - aout)	rien et non corrélées entre elles.
nv06 (niveau d'eau canal juin)	tous les autres nv mensuels
T500pra prairies 500m autour de la station	-0.92 avec T500 bois (idem regbois)
T500cu (idem cultures)	r max de -0.62 avec regpra
csurf (salinité nappe superficielle)	-0.67 avec horg

La structure du modèle utilisé est la suivante :

```
global <- glmer(formula = datare[,which(colnames(datare)==name)] ~ (altgrz + dur2dec+dur2apr+dur2jun+sevjul +nv02 +nv06 + T500pra+T500cu +csurf)+(1|annee), family = xxx, data = datare)
```

Les résultats des modélisations sont présentés dans le tableau 14. Des modèles combinant les différents types de variables ne permettent de prédire que 15 à 25 % des indices de biodiversité (richesse spécifique et diversité approchée par l'exponentielle de l'indice de Shannon ; inverse de l'indice de Simpson). Ces modèles sont très proches les uns des autres, et sont identiques pour la richesse spécifique et la diversité exprimée par l'exponentielle de l'indice de Shannon.

Les modèles analysant l'effet des variables environnementales sur la composition des groupements de végétation, via l'analyse des scores des relevés sur l'ACP des abondances expliquent entre 60 et 75 % de la variance. Le modèle pour analyser les scores des relevés sur l'axe 1 retient la conductivité des nappes de surface comme effet significatif principal. Ce résultat confirme ainsi la nature de cet axe identifié d'après la projection des espèces sur le plan factoriel (figure 38). Deux variables hydrologiques sont ensuite retenues, l'inondation printanière (*acp1* a une relation négative avec *dur2apr*) et le stress hydrique estival (*acp1* a une relation positive avec *sevjul*) ce qui correspond à l'axe « humidité-durée d'inondation » matérialisé sur la figure 38. Le modèle retient également la proportion de prairies autour de la station d'étude, indiquant que les relevés de la droite de l'ACP (relevés des prairies argileux) sont plutôt au sein de grandes prairies avec peu de boisements et de cultures.

Le modèle pour expliquer la position des relevés sur l'axe 2 retient d'abord l'altitude du relevé (en négatif, points hauts vers le bas de l'ACP). La salinité de la nappe de surface *csurf* et la durée d'inondation *dur2apr* expliquent donc significativement à la fois les positions des relevés sur l'axe 2 et sur l'axe 1 (*acp1*), confirmant l'interprétation des axes en termes de ressources/contraintes « humidité » et « salinité ». On notera que chacun des deux composantes de l'ACP comprend une part de salinité et une part d'humidité.

Les niveaux d'eau dans le canal adjacent ne sont pas retenus dans les modèles des scores *acp1* et *acp2*. Ce résultat peut provenir du fait que les durées d'inondation ne sont pas seulement reliées aux niveaux dans les canaux avec des connectivités hydrauliques variables et des cas d'inondation par la pluie.

Le degré d'hygrophilie des communautés, mesurée par l'indice pondéré Ellmoy, s'explique par un modèle très similaire à celui de *acp2*, ce qui confirme le gradient d'hygrophilie presque parallèle à cet axe.

Tableau 14: Variables retenues dans les modèles linéaires généralisés (GLM) appliqués à divers descripteurs des communautés végétales des prairies à l'échelle des groupements homogènes, accompagnées des valeurs des estimateurs moyens associés (procédure de "model averaging"). Les  $r^2$  des effets fixes et  $r^2$  fixes + aléatoire (année) sont fournis en dernière colonne. La signification des abréviations des variables environnementales est indiquée dans le tableau 2

Descripteur	Sélectionnées	estimateurs	$r^2$
<b>richesse</b>	dur2apr	-0.10	0.20/0.23
	T500pra	-0.04	
	T500cu	0.02	
	altgrz	-0.017	
<b>exp Shannon</b>	idem que richesse		0.15/0.18
<b>inv Simpson</b>	altgrz	-0.03	0.12/0.15
	dur2apr	-0.10	
	T500pra	0.04	
	T500cu	0.02	
<b>acp1</b>	csurf	0.09	0.58/0.62
	dur2apr	-0.04	
	sevjul	0.06	
	T500pra	0.03	
<b>acp2</b>	altgrz	-0.05	0.67/0.68
	csurf	0.07	
	dur2apr	0.04	
<b>Ellmoy</b>	altgrz	-0.35	0.47/0.48
	csurf	0.12	
	dur2apr	0.17	
	dur2dec	0.15	

En complément de la modélisation par GLMs, nous avons utilisé des analyses permettant la partition de variance (package hier.part) afin d'évaluer les proportions de la variance d'un descripteur donné qui est expliquées par chacune des variables environnementales du modèle. La part de variance s'applique à la variance expliquée est égale à la valeur du  $r^2$  du tableau 14 (soit une variance expliquée à hauteur de 20% pour un  $r^2$  de 0,2).

L'analyse de partition de variance a été appliquée aux 2 modèles concernant les scores des relevés sur les composantes de l'ACP (*acp1* et *acp2*) qui donnent des prédictions satisfaisantes avec les variables environnementales retenues (tableau 14) ainsi qu'à l'indice pondéré Ellmoy qui approche le degré d'hygrophilie des relevés de végétation. Pour ces trois descripteurs, les modèles (GLMs) ont pu expliquer, respectivement 60, 67 et 47 % de leurs variances, ratios auxquels s'applique la partition.

Les résultats de l'analyse de partition de variance sont présentés en figure 41. Pour les scores ACP des relevés, l'indicateur de salinité des sols (*csurf*) explique plus de 50% de la variance des scores *acp1* et *acp2*. La variance d'*acp1* est ensuite expliquée pour 25% par la sévérité du stress hydrique estival (figure 41a). Les variations de *acp2* s'expliquent aussi pour près de 40% par la durée d'inondation du groupement en avril (*dur2apr*, Figure 41b). La

hauteur d'eau dans les canaux, variable modifiable par le gestionnaire, ne compte que pour une fraction faible de la variance (variable par ailleurs non sélectionnée par le GLM, voir tableau 14). Sur la part expliquée de 47 % du caractère hygrophile de la végétation mesuré par l'indice F moyen pondéré, près de 50 % est liée au niveau d'altitude du relevé, le reste à la durée d'inondation (figure 41c). Des tests complémentaires utilisant la pluie et la durée d'inondation cumulée du printemps mars à mai montrent que cette dernière est équivalente à dur2 de avril et que le rôle de la pluie est minimal.

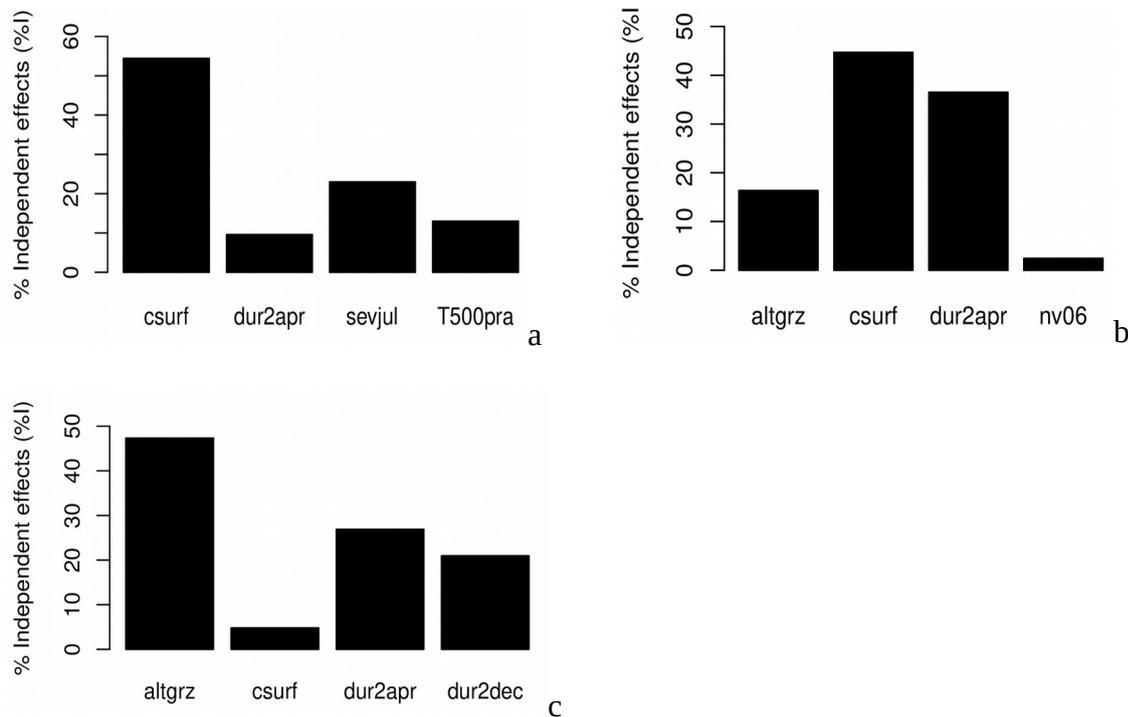


Figure 41: Partitions de variances des descripteurs a) *acp1*, b) *acp2*, c) *Ellmoy* indice *F* Ellenberg moyen pondéré par groupement, suivant les variables retenues par les GLMs.

La partition de variance de la valeur de *F* (figure 41c) montre que cet indice d'hygrophilie de la végétation n'est pas seulement dépendant de l'altitude relative du relevé, mais qu'un effet de la durée d'inondation existe au-delà de sa variation liée à l'altitude. La part du caractère plus ou moins hygrophile expliquée par les durées d'inondation hors l'effet de l'altitude peut être due à la gestion ou aux patrons de circulation de l'eau qui est elle-même en partie contrôlée par la gestion par la rétention de l'eau dans les baises via des les batardeaux (voir exemple des zones 4 et 6), la pluie ne jouant en effet qu'un rôle faible.

Les durées d'inondation printanières présentées sur la figure 42 mettent en évidence une forte variabilité entre années, avec une interaction entre les effets année et zone, les plus fortes durées d'inondation n'ayant pas lieu les mêmes années pour toutes les zones. Les zones 1, 3 et 4 présentent des durées d'inondation élevées dans les zones basses, jusqu'à 120-130 jours en 4 mois de printemps, ce qui explique que ces zones présentent les communautés les plus

hygrophiles. L'inondation n'atteint pas de tels niveaux en zone 2 (figure 42) et dans les zones 5 et 7 à 11, l'inondation dépasse rarement 50 jours.

La topographie présente un effet prépondérant sur l'indice F de Ellenberg des relevés (figure 43) mais ce degré d'hygrophilie ne varie pas linéairement et de façon régulière avec l'altitude. En moyenne, l'indice F des relevés varie fortement entre 0 et 30 cm d'altitude relative passant d'un caractère très hygrophile ( $F > 8$ ) entre 0 et 10 cm à un caractère mésophile (avec un indice F de l'ordre de 6). Au-delà de +30 cm en altitude relative, l'indice de Ellenberg moyen n'est plus affecté par la topographie. Les patrons peuvent cependant être variables dans le temps et dans l'espace. Par exemple la zone 6 en 2016 présente des groupements très hygrophiles à des altitudes supérieures à 20 cm en parallèle à une plus longue durée d'inondation observée sur cette zone cette année là (figure 42). Dans le cas des zones 8 à 11, les groupements hygrophiles manquent aux altitudes les plus basses, indiquant que l'inondation est de courte durée même pour les points bas. Cette faible durée d'inondation est liée au niveau de l'eau dans les canaux, ou à des obstacles à la circulation de l'eau comme des bourrelets de curage ou la topographie propre interne à la parcelle comme d'anciens chenaux ou une ancien parcellaire. A l'inverse, des groupements hygrophiles ( $F$  moyen  $> 8$ ) peuvent être trouvés à des altitudes relatives assez élevées, de l'ordre de 20 cm, dans des prairies où des limitations à l'écoulement peut maintenir l'eau après des pluies ou des inondations (baisses perchées ou bourrelets en zones 4).

Cet écart de 20/30 cm d'altitude entre la végétation à caractère hygrophile et mésophile est cohérente avec ce qui a été montré par Rapinel et al. (2015) sur une seule grande prairie communale fonctionnant pour partie en 'pluvial' et avec des connexions localisées entre baisses et canaux.

La confrontation entre les figures 42 et 43 montre ainsi que l'altitude relative d'un relevé n'est pas suffisante pour prédire le caractère plus ou moins hygrophile de la végétation, la présence des groupements franchement hygrophiles ( $F$  moyen pondéré  $> 8$ ) seulement dans les zones 1 à 3, 4 et 6 et ponctuellement dans la zone 7 alors que les zones 5, 8, 9, 10, 11 ne présentent aucun groupement nettement hygrophile. L'effet de l'altitude absolue (exprimée en NGF) est encore moins probante pour prédire la durée d'inondation (données non montrées, et travaux Rapinel et al. 2015).

La zone 5 présente un cas de figure particulier : elle présente un gradient d'altitude très réduit et une l'absence de végétation hygrophile avec une très faible durée d'inondation y compris sur ses points les plus bas, en dépit d'une altitude (NGF) parmi les plus basses. En outre, elle ne présente qu'un groupement sub-halophile appauvri en espèces typiques qui pouvaient être attendues. L'hypothèse d'une période de mise en culture ancienne pourrait expliquer le caractère « incomplet » des communautés végétales de cette zone,

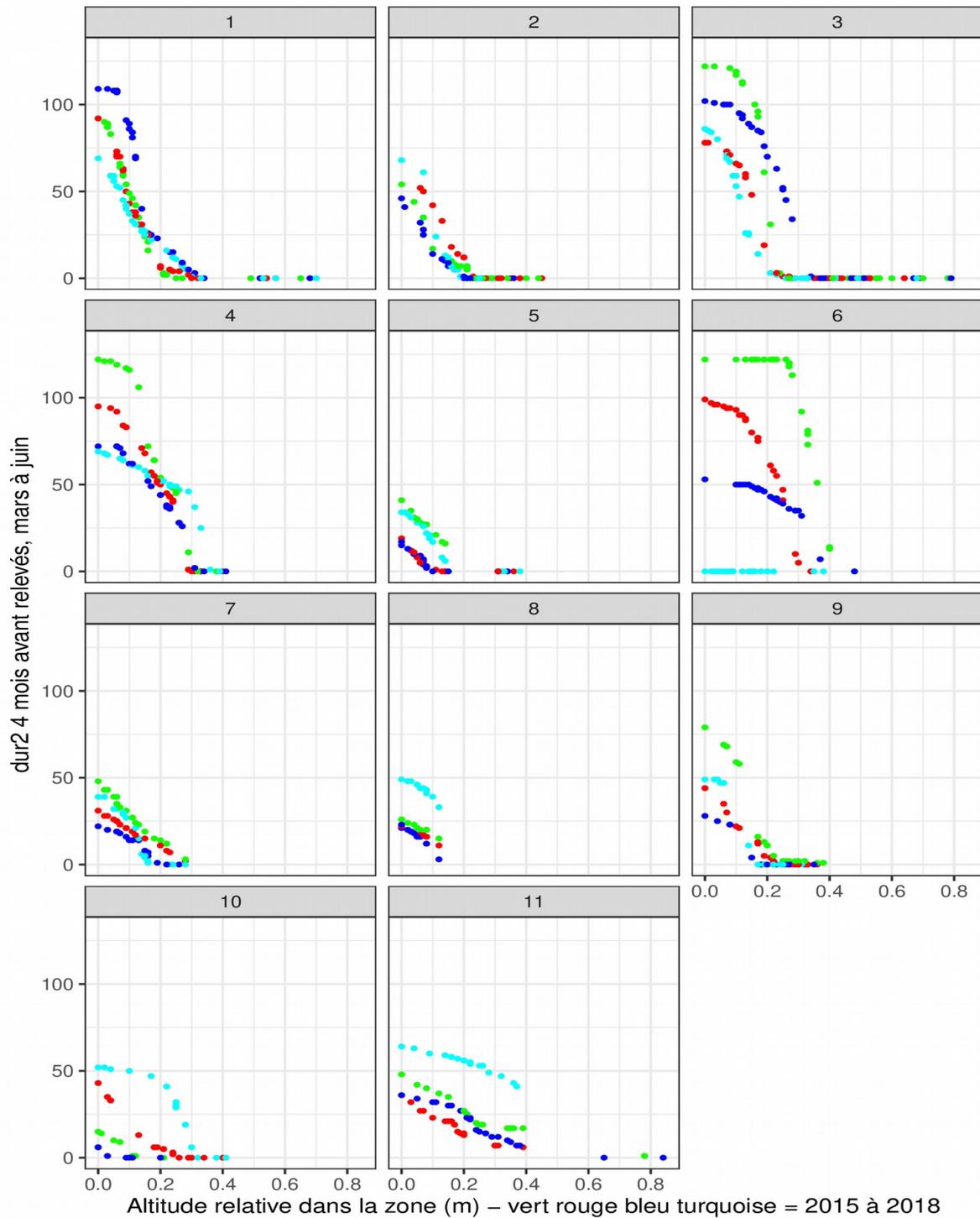


Figure 42: Durée d'inondation exprimée par le nombre de jours avec plus de 2 cm d'eau au dessus de la surface du sol (estimée par l'altitude du relevé et le niveau piézométrique au point bas) au cours des 4 mois de printemps pour les 11 zones. Une couleur pour les données de chaque année (vert, rouge, bleu, turquoise pour 2015 à 2018).

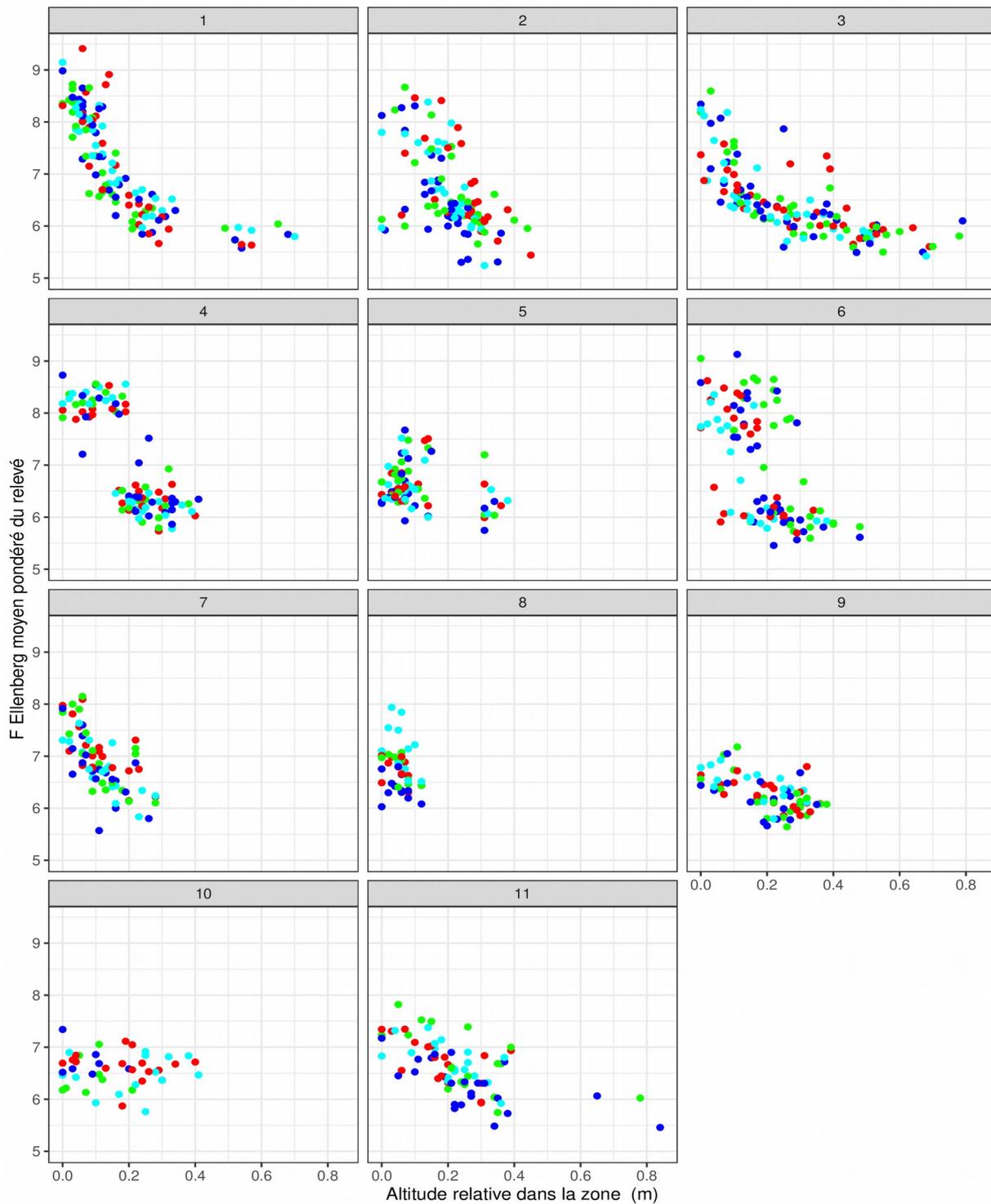


Figure 43: Relations entre l'hygrophilie mesurée par l'indice de Ellenberg F moyen pondéré et l'altitude des relevés. Les couleurs sont les années (vert, rouge, bleu, turquoise pour 2015 à 2018).

## Bilan

Le choix des zones et des stations a permis d'échantillonner une part importante des prairies du Marais poitevin, à l'exception peut être de certaines des communautés les plus mésophiles du haut du profil topographique et certaines prairies de fond de vallée. La diversité observée reflète i) les contrastes entre les marais calcaires sur sol de bris, qui présentent en outre localement des sols salés, et les marais plus acides à sol tourbeux, et ii) l'effet des gradients topographiques que se traduisent par des contrastes de durées d'inondation et de salinité du sol en marais argileux, et par une gamme d'intensité de stress hydrique estival.

La diversité des communautés végétales des prairies étudiées se situe donc à plusieurs échelles. La 1ère échelle est celle des deux grands ensembles de marais au sein du Marais poitevin, qui distingue les sites de l'Ouest et de l'Est du marais, avec des différences de sols et de gamme de durées d'inondations liées à des gradients topographiques longs à l'ouest et courts à l'est. Une seconde échelle concerne les contrastes de végétation qui interviennent entre zones au sein de chacun des deux grands ensembles et qui est liée au régime hydrique (durée d'inondation) : celui-ci est dépendant de l'altitude absolue et relative de la prairie mais relativement peu de la gestion de l'eau dans les canaux (voir figure 42). Et enfin l'échelle intra-prairie, liée à l'ampleur du gradient topographique et qui lorsque le gradient est fort, pilote des contrastes très importants avec des végétations de type mésophiles sur des sols qui ne sont jamais recouvert d'eau (mais peuvent être anoxiques) et jusqu'à des communautés nettement hygrophiles inondées de 5 à 6 mois par an : ces larges amplitudes écologiques s'observent dans les marais à toposéquence marquée, dans le secteur ouest du Marais poitevin. Des aménagements type 'batardeau ou la microtopographie peuvent, localement, modifier fortement les dynamiques d'inondation et influencer les patrons d'hygromorphie.

L'amplitude de la toposéquence et le caractère plus ou moins hygrophile de la végétation prairiale varie aussi entre les zones d'un même secteur de marais (Ouest ou Est). Dans les zones situées à l'Ouest du marais : on peut distinguer les zones 1, 4 et 6 qui présentent une proportion significative (>10%) de relevés hygrophiles ( $F >$  ou  $=$  à 8) tandis que les autres zones de l'ouest (2, 3, 5) présentent une végétation prairiale peu hygrophile ou seulement de façon très ponctuelle. La fréquence avec laquelle chaque classe de valeur  $F$  a été notée dans les différentes zones complète et rend plus quantitatif ce caractère marqueur de la végétation pour les conditions d'humidité et d'inondation (figure 44).

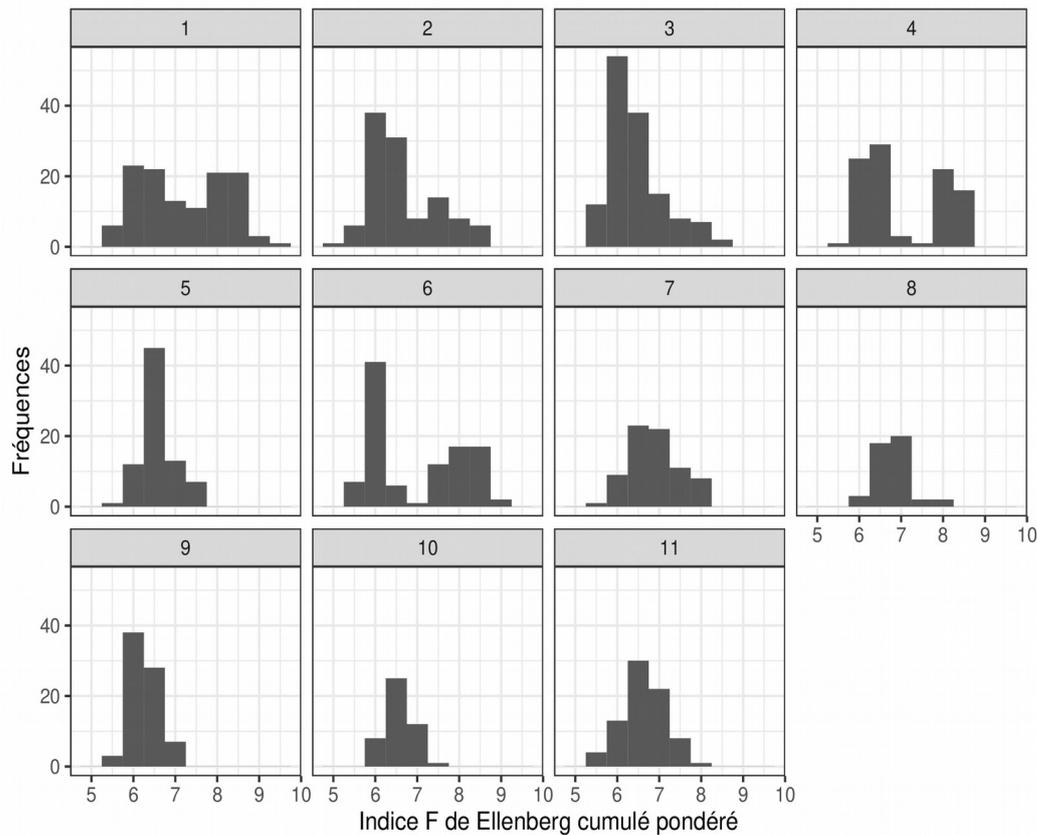


Figure 44: Distributions de fréquences des relevés en fonction de leur indice moyen pondéré d'Ellenberg F pour les 11 zones du suivi.

Les contrastes des conditions écologiques au sein des prairies et des zones, en particulier ceux relatif à la durée d'inondation et de salinité du sol, apparaissent positifs tant pour la richesse phytocoenotique (nombre de classes ou de groupes de végétation), que pour la richesse et diversité spécifique. La taille de ces contrastes écologiques varie aussi bien entre zones, entre groupes de zones et au sein de chaque zone d'étude.

Ces contrastes d'altitude à l'échelle dite « bêta » ou « paysagère » sont donc positifs pour la diversité végétale. Ce type de résultats a été montré dans les mêmes prairies de marais pour une hétérogénéité de la pression de pâturage superposée aux contrastes de durée d'inondation (Loucougaray et al 2004, Marion et al 2010). Les contrastes de végétation prairiale au sein du groupe des marais de l'Est (7 à 11) et au sein de chaque zone sont beaucoup plus réduits, en particulier pour les zones 8, 9 et 10. En intra-zone, la variation du nombre de jours d'inondation le long de la toposéquence montre que dans ce groupe, les points inondés ou engorgés plus de 100 jours sont peu nombreux.

- Au total 294 espèces,
- 2 espèces très dominantes présentes partout (*Agrostis stolonifera* et *Poa trivialis*)
- un patron Est – Ouest lié à la salinité des nappes et/ou aux caractéristiques des sols,
- une structuration des communautés nettement liée aux durées d'inondation mais aussi à une salinité localement forte sur les pentes de certaines prairies du secteur Ouest
- dans l'ensemble Ouest, un gradient d'humidité ou d'inondation du sol avec, au sein d'une même prairie, des communautés hygrophiles, méso-hygrophiles et mésophiles,
- dans l'ensemble Est, un faible gradient altitudinal et pas de végétation vraiment hygrophile liée à des durées maximales d'inondation plus faibles que dans les zones du secteur Ouest,
- 20-25 % de la variance des communautés végétales des prairies est un effet de la gestion de l'eau et des patrons de circulation.

## 7. Communications réalisées sur le projet

Présentations réalisées dans le Marais poitevin

1. Présentation des résultats des analyses obtenus aux opérateurs et aux chefs de file et responsables de l'OPN, les 12 & 13 février 2018, Luçon
2. Présentation de la démarche suivie et des résultats en cours à un large auditoire convié par l'EPMP (administrations, associations, syndicats de marais, OPN, partenaires locaux et régionaux), le 19 juillet 2018, Luçon
3. Présentation lors de la réunion annuelle de l'Observatoire du Patrimoine Naturel, le 5 février 2019 à Luçon

Présentations réalisées lors du colloque annuel de la Société Française d'Ecologie & Evolution ECOLOGIE 2018 :

4. Bonis, A., Mauchamp A., Gore O., Paillisson J-M, Bergerot B. 2018. How and how much does vegetation in drainage ditches depend on current environmental conditions ? SFEE meeting, Rennes 22\_25/10/2018 (présentation orale)
5. Grange, M., Bonis A., Mauchamp A., Gore O., Paillisson JM & Bergerot B. Taking into account a diversity of environmental drivers for the analysis of biodiversity patterns: a methodological challenge (présentation affichée)

Rapport de stage élève ingénieur AgroParisTech :

6. Grange Marie, 2018. Quels déterminants des patrons de végétation prairiale en zone de marais ? Analyse de données in situ par un panel de variables environnementales. Mémoire de dominante d'approfondissement - Gestion des Milieux Naturels, AgroParisTech, Paris-Nancy

## 9. Références

- Amoros, C., G. Bornette et C.P. Henry 2000. A vegetation-based method for ecological diagnosis of riverine wetlands. *Environmental Management* 25:211-227.
- Baatrup-Pedersen, A., K. Szoszkiewicz, R. Nijboer, M. O'Hare et T. Ferreira 2006. Macrophyte communities in unimpacted European streams: variability in assemblage patterns, abundance and diversity. *Hydrobiologia* 566:179-196.
- Bartoń, K. 2016. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. R package version 1.15.6.. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., et S. Walker (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. [doi:10.18637/jss.v067.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01).
- Bonis, A., B. Marion, C. Membrey et J.-M. Paillisson 2013. Propositions pour le suivi de la biodiversité dans le Marais Poitevin : suivi global et suivi en lien avec l'évolution de la gestion de l'eau. Université de Rennes 1- Établissement public du Marais Poitevin. 154 p.
- Bornette, G. et S. Puijalon 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences* 73:1-14.
- Burnham, K. et D. Anderson, 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. Springer.
- Delignette-Muller, M.L. et C. Dutang 2015. fitdistrplus: An R Package for Fitting Distributions. *Journal of Statistical Software* 64:1-34.
- Doré, F., F. Mercier, M. Moncomble, L. Tullié, J. Sudraud, P. Trotignon, N. Cotrel et A. Texier 2012. Mise en place d'un suivi des communautés d'odonates du Marais poitevin. Parc Interrégional du Marais Poitevin, Coulon.
- Dormann, C.F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J.R.G. Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P.J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P.E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A.K. Skidmore, D. Zurell et S. Lautenbach 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36:27-46.
- Dudoignon, P., L. Caner, R. Radimy et C. Boissard 2016. Caractérisation et évolution temporelle des structures des sols argileux à tourbeux des 11 sites témoins utilisés pour le suivi de la biodiversité du Marais Poitevin. ENSI, Université de Poitiers. 144 p.
- Gore, O., A. Mauchamp, J.-M. Paillisson, B. Bergerot et A. Bonis 2018. Rapport complémentaire au rapport d'analyse des données « biodiversité » acquises sur trois années (2014-2015-2016) par l'EPMP et confrontation aux données environnementales. UMR ECOBIO CNRS - Université Rennes I – EPMP.

- Gowing, D., E. Youngs, J. Gilbert et G. Spoor 1998. Predicting the effect of change in water regime on plant communities. *In Hydrology in a Changing Environment* vol. I (ed H Wheater & C Kirby). Pp. 473–483. John Wiley.
- Grinberga, L. 2010. Environmental factors influencing the species diversity of macrophytes in middle-sized streams in Latvia. *Hydrobiologia* 656:233-241.
- Harrell, F.E. 2018. Harrell Miscellaneous. <http://cran.r-project.org/web/packages/Hmisc>
- Haury, J., M.C. Peltre, M. Trémolières, J. Barbe, G. Thiébaud, I. Bernez, H. Daniel, P. Chatenet, G. Haan-Archipof, S. Muller, A. Dutartre, C. Laplace-Treyture, A. Cazaubon et E. Lambert-Servien 2006. A new method to assess water trophy and organic pollution -- the Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR): its application to different types of river and pollution. *Hydrobiologia* 570:153-158.
- Hill, M. 1973. The intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal of Ecology* 61:225-235.
- Hill, M., J. Mountford, D. Roy et R. Bunce, 1999. Ellenberg's indicator values for British plants. ECOFACT. Volume 2, Technical Annex. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113:363-375.
- Legendre, P. et E. Gallagher 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271-280.
- Lehmann, A., E. Castella et J.-B. Lachavanne 1997. Morphological traits and spatial heterogeneity of aquatic plants along sediment and depth gradients, Lake Geneva, Switzerland. *Aquatic Botany* 55:281-299.
- Marion, B., A. Bonis et J.-B. Bouzillé 2010. How much does grazing-induced heterogeneity impact plant diversity in wet grasslands?. *Ecoscience* 17:229-239.
- Naimi, B. 2015. usdm: Uncertainty Analysis for Species Distribution Models. R package version 1.1-15.. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=usdm>
- Oksanen, J., F.G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlenn, P.R. Minchin, R.B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H.H. Stevens, E. Szoecs et H. Wagner 2017. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-3.. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Paillisson, J.-M. et L. Marion 2006. Can small water level fluctuations affect the biomass of *Nymphaea alba* in large lakes?. *Aquatic Botany* 84:259 - 266.
- Rapinel, S., A. Bonis, J. Oszwald, F. Taureau, J. Mansons et J.-B. Bouzillé 2015b. Cartographie des végétations herbacées des marais littoraux à partir de données topographiques LiDAR. *Revue Française de Photogrammétrie et de Télédétection* 210:17-21.
- Rényi, A. 1961. On measures of entropy and information. *In Proceedings of the Fourth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, Volume 1: Contributions to the Theory of Statistics* (ed ). Pp. 547-561. University of California Press.

Riis, T., K. Sand-Jensen et S.E. Larsen 2001. Plant distribution and abundance in relation to physical conditions and location within Danish stream systems. *Hydrobiologia* 448:217-228.

R Development Core Team 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. .. URL: <http://www.R-project.org>

UNIMA et Forum des Marais Atlantiques 2017. Élaboration d'un indicateur de fonctionnement trophique du compartiment aquatique des zones humides de l'arc atlantique - Bilan d'activité 2014-2017. 96 p.

Walsh, C. et R. Mac Nally, 2013. Hierarchical Partitioning.  
<https://cran.r-project.org/web/packages/hier.part>

## Annexe I. Méthodologie des analyses

La présente annexe détaille les procédures statistiques utilisées lors de ce travail. L'ensemble des analyses a été réalisé à l'aide du logiciel libre R (R Development Core Team 2016). Les méthodes et les librairies ou "packages" de R sont présentés dans le tableau 15 en fin d'annexe incluant les références correspondantes. Dans la plupart des cas, les graphiques ont été ceux proposés par défaut dans les librairies correspondant aux analyses, sinon les graphiques de base de R et ggplot2 ont été utilisés.

Les **indices de diversité** utilisés sont les nombres de Hill d'ordre 0, 1 et 2, c'est à dire la richesse spécifique, l'exponentielle de l'indice de Shannon, et l'inverse de l'indice de Simpson respectivement (Rényi 1961, Hill 1973). Ainsi transformés (exponentielle et inverse), les 2 indices de Shannon et Simpson sont exprimés en "équivalent nombres d'espèces" (Jost 2006). La station la plus diverse sera celle qui aura la plus grande richesse spécifique et le plus grand indice inv.Simpson. Les 3 nombres de Hill donnent un poids croissant aux espèces communes. Le poids des espèces rares est plus important pour la richesse spécifique (chaque taxon vaut 1), celui des espèces communes l'est le plus pour l'inverse Simpson qui, en tenant compte des abondances, représente le nombre d'espèces communes au sein de la liste complète. Ces indices ont été calculés à partir des matrices d'abondances et pour la végétation des canaux à partir des moyennes des couverts par relevé. Les taxons sont en général des espèces, sauf pour la macrofaune aquatique pour laquelle il s'agit de mélanges de taxons de différents niveaux taxonomiques, de l'espèce aux sous-classes.

Pour la végétation prairiale, une analyse complémentaire a été conduite en caractérisant les communautés par leur préférendum écologique au regard de l'inondation et de la conductivité. Nous avons utilisé les **indices d'Ellenberg** (Hill *et al.* 1999) qui varient entre 1 et 12 et caractérisent les exigences/tolérances de chaque espèce pour l'humidité du sol (indice F pour flooding) et pour la salinité (indice S). Ces indices fournissent une clé d'interprétation des classifications des communautés. En préalable à l'analyse complète des relations entre biodiversité et variables environnementales, nous les avons utilisés pour approcher les relations entre les communautés et ces 2 variables humidité du sol et salinité.

Les indices F d'Ellenberg des espèces varient de 3 (forte tolérance à la sécheresse, *Trifolium arvense* et *T. subterraneum*, *Vulpia myuros*) à 12 (espèce hygrophile tolérante à la submersion *Ranunculus trichophyllus*). Les espèces avec des indices F entre 3 et 5.5 sont considérées comme mésophiles, 5.5 à 7.5 méso-hygrophiles, et > 7.5 hydrophiles. Ces indices permettent de calculer un indice moyen pour chaque relevé en pondérant les indices des espèces par leurs fréquences dans le relevé, et ainsi de caractériser les assemblages par leur plus ou moins grande hygrophilie. Les indices F moyens pondérés des 716 relevés de végétation prairiale obtenus dans le cadre de ce suivi varient entre 5 et 9. L'indice C de tolérance à la conductivité C varie de 0 pour aucune tolérance à 7-8 pour *Juncus gerardi* et *Triglochin maritimum*.

## *Les Analyses en Composantes Principales*

Les ACP permettent d'obtenir une représentation simplifiée de la répartition des variables dans un plan orthogonal à 2 dimensions, appelé plan factoriel, chaque dimension étant nommée une composante. L'ACP fournit la proportion de l'inertie totale portée par chaque composante, les coordonnées de chaque échantillon/site et les coordonnées de chaque variable dans le nouveau plan factoriel (composantes 1 x 2, 1 x 3, etc.). Ces coordonnées permettent de construire les graphiques de positionnement des relevés et variables dans ce plan. Les ACPs permettent en outre d'identifier les variables – taxons, ayant les plus fortes contributions sur les composantes, et sont donc susceptibles d'expliquer les patrons de variation observés. Elles sont utilisées dans la suite pour construire des modèles des relations entre ces variables (les coordonnées des points sur les composantes) et les variables environnementales explicatives. Dans les ACPs, les données ont été transformées par la transformation de **Hellinger**, une des méthodes permettant de respecter au mieux les distances entre les échantillons (Legendre et Gallagher 2001), qui permet ensuite de calculer les distances euclidiennes.

Les ACPs fournissent la proportion de l'inertie totale portée par chaque composante, les projections des sites et des espèces dans le plan factoriel. Pour les espèces, des codes de 6 lettres genre-espèce sont utilisés.

Les graphiques de ce rapport comportent les codes des zones (n=55, 11 par an, avec le même code couleurs 2014 noir, 2015 rouge, 2016 vert, 2017 bleu et 2018 turquoise), ou les stations repérées seulement par le numéro du zone auquel elles appartiennent avec les mêmes codes couleurs par an. Sont ajoutées en bleu les positions des variables qui contribuent aux composantes des ACPs. Les variables numériques continues sont projetées sous forme de vecteurs indiquant, par rapport au nuage de points de l'ACP, la direction dans laquelle la variable augmente, la longueur du vecteur dépendant de la force de l'effet. Pour les variables catégorielles, chaque modalité est projetée au niveau du barycentre des relevés concernés.

### *Sélection des variables explicatives non corrélées*

Les variables environnementales qui seront intégrées dans les modèles explicatifs des données biodiversité (Generalized Linear Models, GLM) doivent être peu ou non corrélées entre elles. La procédure pour les identifier les corrélations consiste à élaborer des **matrices de corrélations** dans lesquelles sont calculés leurs coefficients de corrélation entre paires de variables explicatives. Ces matrices de corrélations ont été calculées pour chacune des catégories de variables (niveaux d'eau, qualité de l'eau et variables paysagères). Comme précédemment mentionné, ces matrices permettent en outre de visualiser les relations entre variables et aident à l'interprétation des résultats des analyses de biodiversité.

« Corrélation n'est pas raison » !

Des analyses, même quantitatives, qui permettent de mettre en évidence une variation simultanée de la biodiversité et de certains facteurs environnementaux ne peuvent être tenues pour une preuve du déterminisme de l'un par l'autre, en particulier lorsque ce travail est effectué sur des données récoltées sur le terrain. En effet les variations peuvent résulter de

l'action d'un ou plusieurs facteurs non pris en compte (car non identifiés comme important, ou non mesurés ou non mesurables) mais qui sont étroitement corrélés avec celui qui a été mis en évidence. Seules des approches expérimentales, répétées, et avec un parfait contrôle des conditions expérimentales permet d'établir des démonstrations convaincantes et obtenir des résultats ayant valeur de preuve. Les situations de terrain, très complexes, ne sont pas réductibles à des expérimentations où l'effet d'un seul facteur est étudié. Idéalement, il faudrait conduire des expérimentations *in situ* où la complexité du terrain est conservée mais dans lequel un facteur d'intérêt est contrôlé et varie : une telle situation quasi idéale correspond par exemple aux situations de contrat de marais. La littérature peut venir conforter ou moduler des hypothèses formulées sur la base des analyse de données de terrain.

L'utilisation de la procédure « **VIF (variance inflation factors)** » permet d'identifier les variables fortement corrélées aux autres. La procédure VIF évalue à quel point la corrélation entre deux variables explicatives candidates risque d'influencer les coefficients de corrélation linéaires entre les variables à expliquer (données de biodiversité) et les variables explicatives, environnementales dans le GLM. Une variable caractérisée par un VIF supérieur ou égal à une corrélation de 0.7 signale un niveau de corrélation global élevé avec les autres variables (Dormann et al. 2013) et doit donc être écartée. La procédure vifcor écarte pas à pas les variables dont le VIF est supérieur au seuil fixé de 0.7.

#### *Generalized Linear Model (GLM)*

Des modèles ont été utilisés pour mettre en relation les descripteurs de la biodiversité et les variables environnementales non corrélées sélectionnées (Burnham et Anderson 2002). La distribution des données des descripteurs de la biodiversité à expliquer est préalablement explorée en comparant leur degré d'ajustements à différentes lois de distribution (Poisson, Binomiale négative, Normale, log Normale). De là découle, le choix des modèles linéarisés à utiliser. Nous utiliserons ainsi les fonctions `glm` ou `glm.nb` selon la distribution des données. Ensuite, un premier modèle est construit. Il comporte l'ensemble des variables explicatives présélectionnées (voir la sous partie portant sur la procédure de sélection des variables non fortement corrélées). Il s'agit d'un point de départ à l'identification des variables les plus prédictives. La fonction `dredge` évalue, pour tous les modèles construits dans un second temps, l'indice AICc de Akaike (Akaike Information Criteria, indice de qualité d'un modèle basé sur la théorie de l'information). Ici, l'indice est corrigé pour les petits effectifs. Tous les modèles explorés correspondent aux différentes combinaisons de variables candidates jusqu'à un maximum de 3 ou 4 variables selon les cas. Nous nous sommes limités à 3 variables pour les analyses conduites à l'échelle des zones (11 zones x 3 ans = 33 lignes), mais à 4 variables pour les relevés de végétation prairiale beaucoup plus nombreux. Nous avons pris le parti de fixer ces seuils (3-4 variables) afin de limiter la complexité des modèles à interpréter. Par ailleurs, les interactions entre variables candidates n'ont pas été testées puisque non justifiées par d'éventuelles hypothèses écologiques préalablement définies. Enfin, deux procédures différentes ont été retenues pour sélectionner les meilleurs modèles et les variables explicatives les plus souvent retenues. Le « model averaging » calcule l'estimateur moyen (et son intervalle de confiance) des variables explicatives retenues dans une série de modèles

(poids cumulés atteignant 95 %). Les variables candidates sont significatives si l'intervalle de confiance de l'estimateur n'inclut pas 0 (pente non nulle). Cette procédure est largement justifiée lorsque le classement des modèles selon l'AICc ne permet pas d'identifier très précisément un meilleur modèle. La seconde approche est de ne garder que les modèles dont l'écart de l'AICc au meilleur modèle (Delta AIC ou  $\Delta AICc$ ), c'est-à-dire celui avec le plus petit AICc, est inférieur à 2. Les variables retenues dans un ou plusieurs modèles de la seconde approche sont en général les mêmes que celles retenues par la première approche. Cette seconde approche contribue à évaluer la qualité des modèles.

Tableau 15: Résumé des fonctions et des bibliothèques utilisés sous R pour les analyses du présent rapport.

Analyses	Méthode	Librairie de R
Richesse, Shannon, Simpson	<b>renyi</b>	Vegan <sup>1</sup>
Transformation de Hellinger	<b>decostand</b> (méthode hellinger)	Vegan <sup>1</sup>
ACP	<b>rda</b> et <b>ordiplot</b>	Vegan <sup>1</sup>
Variables environnementales et ACP	<b>envfit</b>	vegan <sup>1</sup>
Matrices de corrélations	<b>matcorr</b> et <b>heatmap.2</b>	Hmisc et gplot <sup>2</sup>
VIF	<b>vifcor</b>	usdm <sup>3</sup>
GLM	<b>glm</b>	R base
Modèles mixtes	<b>glmer</b>	lme4 <sup>4</sup>
Ajustement de distributions	<b>fitdist</b>	fitdistrplus <sup>5</sup>
Sélection de modèles	<b>dredge</b> , sélection par <b>subset(..,delta&lt;2)</b> , et <b>model.avg</b>	MuMIn <sup>6</sup>
Calculs de r2 pour modèles mixtes	<b>r.squaredGLMM</b>	MuMIn <sup>6</sup>
Partition de variance	<b>hier.part</b>	hier.part <sup>7</sup>

1 Oksanen *et al.* (2017), 2 Harrell (2018), 3 (Naimi 2015), 4 Bates *et al.* (2015), 5 Delignette-Muller *et Dutang* (2015), 6 Bartoń (2016), 7 Walsh *et Mac Nally* (2013)

## Annexe II : Tableaux détaillés des résultats de GLMs

Les deux tableaux suivants présentent le détail des résultats des modèles testés initialement avec les variables locales (conditions du canal lui-même), des variables paysagères, et la combinaison des deux pour d'une part la végétation des canaux, et d'autre part les communautés d'odonates adultes.

*Tableau 16: Variables retenues dans les modèles linéaires généralisés (GLM) appliqués à divers descripteurs des communautés végétales des canaux, accompagnées des valeurs des estimateurs moyens associés (procédure de "model averaging"). Modèles avec variables « locales » (caractéristiques des canaux, niveaux d'eau et qualité de l'eau), modèle global avec en plus les variables paysagères densités de canaux et occupation du sol (avec option écrevisses), et un modèle avec les variables paysagères seules. Le  $r^2$  du meilleur modèle (AICc minimal) et la valeur du AICc permettent de comparer les modèles pour un même descripteur.*

Descripteur	Modèle	Variables sélectionnées	Estimateurs	$r^2$	AICc
<b>richesse</b>	Local	ho05 ho07	0.25 -0.15	0.44/0.44	309
	Global*	ho05 ho07 cv07	0.25 -0.16 0.08	0.46/0.46	309
	Paysage	prairies ter	0.15 -0.24	0.36/0.38	320
<b>Richydro</b>	Local	cmoy ho05	0.26 0.35	0.55/0.55	268
	Global	no3 sato02 prsec ho05 ho07	1.09 1.17 -2.56 0.97 0.87	0.61/0.61	252
	+ écrevisses	ecrev pH ter ho05 prsec sato2	-0.22 0.25 -0.41 0.16 -0.36 0.14	0.64/0.64	251
	Paysage	prairies prsec	0.22 -0.28	0.55/0.55	260
	<b>Exp Shannon</b>	Local	no3 no2 ph	0.18 0.31 0.25	0.30/0.30
	Global*	idem local			
	Paysage	-	-	-	-

<b>couvert total</b>	Local	chla	-1.6	0.51	480
		cmoy	0.32		
		no3	-2.8		
	Global*	ne converge pas			
	Paysage	-	-	-	-
<b>acp1</b>	Local	cmoy	0.13	0.77/0.77	6.2
		ho05	0.27		
		no3	-0.16		
	Global	prairies	0.10	0.84/0.87	-12
		satO2	0.10		
		prsec	-0.23		
		ho07	0.08		
		cv07	-0.10		
		ho05	0.10		
	+ecrev	ecrev	-0.09	0.86/0.89	-13
		sato2	0.10		
		prsec	-0.24		
		prairies	0.09		
		ho07	0.08		
		cv07	-0.10		
		ho05	0.11		
	Paysage	prairies	0.12	0.70/0.71	-4.2
		prsec	-0.22		
<b>acp2</b>	Local	cmoy	-0.22	0.66/0.74	2.8
		ho05	0.13		
	Global*	idem local			
	Paysage	-	-	-	-

\* L'ajout des écrevisses n'améliore pas le modèle global

Tableau 17: Variables retenues dans les modèles linéaires généralisés (GLM) appliqués à divers descripteurs des communautés d'odonates adultes des bordures de canaux et des prairies à l'échelle des zones d'étude (2 stations par zone), accompagnées des valeurs des estimateurs moyens associés (procédure de "model averaging"). Le R2 du meilleur modèle (AICc minimal) et la valeur du AICc permettent de comparer les modèles pour un même descripteur.

Descripteur	Modèle	Sélectionnées	estimateurs	r2	AICc
<b>richesse</b>	Local EV	chla satO2	-0.10 0.12	0.16/0.28	555
	Global	chla cult250 satO2 no3 orthop ter250	-0.11 -0.09 0.12 -0.10 -0.12 -0.9	0.23/0.32	554
	Paysage	-	-	-	-
	Ecrevisses et hydro	-	-	-	-
<b>expsha</b>	Local	cmoy ho04	-0.19 -0.14	0.21	392
	Global	cmoy cult250 ho04 ter250	-0.21 0.14 -0.10 -0.08	0.32	374
	Paysage	cult250 prsec250 ter250	0.15 0.09 -0.14	0.27	383
	Ecrevisses et hydro	-	-	-	-
<b>abtot</b>	Pas de modèle convergent				
<b>acp1</b>	Local EV*	cmoy ho04 satO2	-0.14 -0.10 -0.07	0.54/0.65	-15
	Global	cmoy ho04 prsec250	-0.11 -0.10 0.11	0.66/0.72	-30
	Paysage	prsec250	0.15	0.35/0.35	-4.6
	Ecrevisses et hydro	cvhydro	-0.13	0.25/0.28	-2.1
<b>acp2</b>	Local EV	orthop satO2 cmoy chla	0.12 0.07 -0.06 0.09	0.28/0.28	-6.8
	Global	cult250 ho04	0.16 0.05	0.5/0.5	-7.3

	orthop	0.06		
	chla	0.05		
	pluie	0.04		
Paysage	cult250	0.16	0.38/0.38	-7.2
Ecrevisses et hydro	-	-	-	-

\* Pas d'amélioration du modèle par l'ajout des écrevisses et du couvert d'hydrophytes.