

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

Résultats des analyses de données réalisées

Par

Paillisson Jean-Marc, Crabot Julie, Leclerc Camille, Mauchamp  
André, Gore Olivier, Bergerot Benjamin & Bonis Anne

Décembre 2024

Unité Mixte de Recherche ECOBIO CNRS-Université de Rennes &  
Unité Mixte de Recherche 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 ce travail.

Nous remercions les personnels de l'UMR ECOBIO et de l'OSUR qui ont apporté leur concours pour la mise en place de dispositifs de sondes piézométriques (Guillaume Bouger et Olivier Jambon) et pour la structuration de la base de données (Françoise Le Moal).

## Table des matières

### A. Préambule

### B. Démarche et méthodes : principes généraux

### C. Analyses statistiques des données et clés pour l'interprétation des résultats produits

1. Analyses de l'importance des conditions environnementales sur la structuration des communautés de poissons.....	17
1.1 Etat de l'art, dont l'intérêt de considérer les stratégies d'histoire de vie .....	17
1.2 Co-structure entre les communautés piscicoles et l'environnement.....	19
1.3 Bilan .....	21
1.4 Références .....	24
2. Dynamique des populations d'écrevisses de Louisiane et influence des conditions environnementales .....	26
2.1 Problématique .....	26
2.2 Échantillonnage des écrevisses.....	28
2.3 Variations d'abondances des écrevisses au fil du temps et liens aux variables environnementales .....	29
2.4 Bilan .....	31
2.5 Conclusions et recommandations de gestion.....	34
2.6 Annexe .....	35
2.7 Références .....	36
3. De la macrofaune aquatique à la reconstruction des réseaux trophiques des fossés de drainage : quel(s) rôle(s) de l'environnement ?.....	40
3.1 Cadre général.....	40
3.2 Du recueil de données de la macrofaune à la reconstruction des réseaux trophiques des fossés.....	41
3.3 Attendus, réseaux trophiques observés et liens aux conditions environnementales.....	43
3.4 Bilan .....	46
3.5 Annexes.....	46
3.5.1 Annexe 1 – Variations de la structure des réseaux trophiques entre secteurs (« casiers hydrauliques ») et fossés (inscrits dans les secteurs) .....	46
3.5.2 Annexe 2 – Liens hypothétiques et modélisés entre les variables environnementales et les descripteurs des réseaux trophiques.....	47

3.6	Références .....	48
4.	Influence des conditions de l'habitat sur la distribution du chevalier gambette et du vanneau huppé en zones de marais, en période de reproduction .....	51
4.1	Etat de l'art.....	51
4.2	Effet de l'habitat sur la distribution des limicoles dans le Marais poitevin .....	53
4.3	Annexe – Cartographie des principaux prédicteurs environnementaux.....	57
4.4	Références .....	58
5.	Analyse de la végétation des prairies humides et liens avec les conditions environnementales	59
5.1	Introduction .....	59
5.2	Les sites, l'échantillonnage des communautés végétales et les conditions environnementales	61
5.3	Composition des communautés végétales et influence du régime hydrique .....	62
5.4	Discussion.....	67
5.4.1	Rôle prépondérant de la durée des inondations et de la sécheresse du sol.....	67
5.4.2	Implications pour la gestion de l'eau dans les prairies humides .....	68
5.5	Annexes.....	70
5.5.1	Annexe 1 – Les gammes du régime hydrique dans les prairies et les sources de contrastes.....	70
5.5.2	Annexe 2 – Des végétations actuelles à caractère hygrophile pourraient-elles refléter les conditions hydriques du passé ?.....	71
5.5.3	Annexe 3 – Fréquence moyenne des espèces dominantes dans chaque marais .....	74
5.6	Références .....	75
6.	Analyse des communautés d'odonates adultes le long des canaux et prairies : liens avec les conditions environnementales.....	79
6.1	Richesse et abondance .....	79
6.2	Comparaisons entre sites d'étude et entre années.....	81
6.3	Relations entre les communautés et les variables environnementales .....	84
6.4	Traits fonctionnels .....	87
6.5	Bilan .....	90
6.5.1	Influence de la structure du paysage.....	91
6.5.2	Influence mineure des autres variables environnementales locales .....	93
6.5.3	Conclusion.....	93
6.6	Références .....	94
7.	Analyse de la végétation des canaux et de ses liens avec les conditions environnementales ...	96
7.1	Connaissances disponibles dans la littérature .....	96
7.2	Rappel succinct du protocole d'acquisition des données.....	97
7.3	Résultats obtenus .....	99
7.3.1	Conditions environnementales dans les sites d'étude .....	99

7.3.2	Description des communautés végétales.....	100
7.3.3	Relations entre les variables environnementales et les caractéristiques des communautés végétales .....	103
7.4	Commentaires des résultats .....	105
7.5	Références citées .....	108
8.	Comment exprimer les données du régime hydrique des canaux pour les comparer aux fuseaux de gestion de l'eau ?.....	110
8.1	Généralités et objectifs.....	110
8.2	La gestion de l'eau et les préconisations mises en avant par les documents de planification	111
8.2.1	Les principes de gestion.....	111
8.2.2	Les fuseaux de gestion.....	112
8.3	Proposition de variables régime hydrique « orientées gestion » .....	113
8.3.1	Les données brutes disponibles.....	113
8.3.2	De la variable « régime hydrique terrain » à la variable « régime hydrique gestion »	113
8.3.3	Les variables retenues .....	115
8.4	Caractérisation des sites de suivi biodiversité sur le plan des caractéristiques du régime hydrique 'orientées gestion' .....	117
8.4.1	Les variables du levier « marnage ».....	117
8.4.2	Les variables du levier Inondation .....	119
8.5	Les différences de gestion entre années au regard de ces variables orientées gestion .....	122
8.5.1	Contrat de marais : Site 1 - Longeville .....	123
8.5.2	Contrat de marais : Site 3 - Champagné les marais.....	125
8.5.3	Contrat de marais : Site 7 - Sainte-Christine.....	126
8.5.4	Protocole de gestion : Site 4 - Nalliers.....	126
8.5.5	Protocole de gestion : Site 6 - Le poiré.....	128
8.6	Résumé des changements observés .....	129
9.	Sites avec des contrats de marais : analyse des données de biodiversité et des conditions environnementales connues .....	130
9.1	Introduction .....	130
9.2	Régime hydrique et biodiversité dans les sites avec contrats de marais 2014-2021 : site par site	130
9.2.1	Site de Longeville .....	131
9.2.2	Site de Champagné .....	135
9.2.3	Sainte Christine.....	140
9.2.4	Site de Nalliers .....	144
9.2.5	Le Poiré .....	146

9.3	Sites complémentaires sous contrats de marais suivis de 2020 à 2022. Diagnostic de l'état initial	147
9.3.1	Végétation des canaux.....	148
9.3.2	Végétation prairiale .....	150
9.4	Valeurs fourragères de la végétation prairiale dans cinq sites (sites 13 à 17) .....	157
9.5	Analyse des données de valeur fourragères dans les sites soumis à contrat de marais .....	158
10.	Evaluer l'état de conservation des habitats naturels et de la biodiversité : généralités .....	160
10.1	Principes généraux.....	160
10.2	Résultats préliminaires de la démarche d'évaluation de l'état de conservation de la végétation aquatique des canaux : .....	162
10.3	Evolution de la biodiversité en lien avec la gestion de l'eau dans le Marais poitevin et évaluation de l'état de conservation : la nécessité d'une revue de la littérature scientifique.....	163
10.4	Références .....	163
11.	Médiation et production scientifiques.....	165

## A. Préambule

Ce rapport vise à rendre compte du travail d'analyse des données relatives aux communautés biologiques (ou groupes taxonomiques) suivies dans le cadre de l'étude sur **l'évolution de la biodiversité en lien avec la gestion de l'eau dans le Marais poitevin**, engagée depuis 2014. Ces analyses ont pour objectif principal d'identifier l'importance des conditions environnementales sur les variations de la biodiversité (structure du paysage, régime hydrique, caractéristiques du sol, de l'eau...), en identifiant préalablement les variables environnementales pertinentes pour chaque groupe taxonomique ou type de communauté. Les variations de biodiversité analysées portent aussi bien sur des dimensions de compositions en espèces, de diversité spécifique, de réseau trophique, ou encore de son profil sur le plan fonctionnel. L'approche 'fonctionnelle' a été mobilisée chaque fois qu'elle est apparue pertinente pour éclairer la réponse des espèces ou celles des assemblages locaux (communautés d'espèces) aux conditions environnementales. Il s'agit en particulier de prendre en compte certaines caractéristiques morphologiques, de cycle de vie, phénologiques, de niche écologique, ou parfois les liens de consommation (mangeurs/mangés).

Une diversité d'analyses a été mise en œuvre, i) sur le plan des comparaisons conduites : entre sites d'étude, dans le temps (entre années de suivi) mais aussi au sein d'un même site d'étude lorsque la stratégie d'échantillonnage l'a prévu (le cas des transects de végétation prairiale intra-site en particulier), et, ii) sur le plan des méthodes statistiques (analyses multivariées, modèles linéaires généralisés, partitions de variance) pour tenir compte des contraintes liées aux données et s'assurer de la robustesse des résultats.

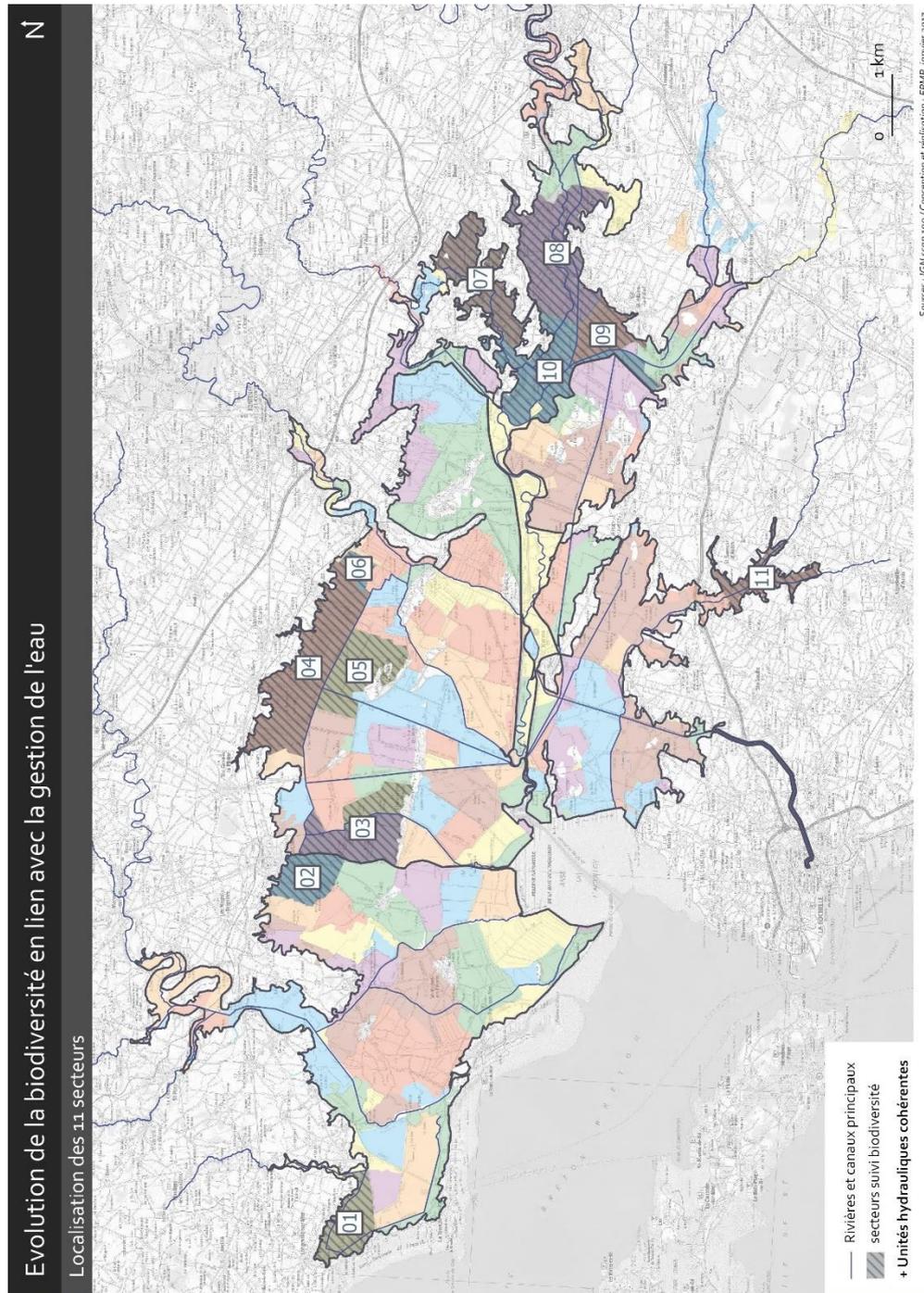
Ce rapport fait état de résultats finalisés pour l'analyse des jeux de données portant sur les poissons, l'écrevisse de Louisiane, la macrofaune des canaux, la végétation des prairies, la végétation des canaux et les communautés d'odonates adultes. Comme prévu dans la convention de recherche, un travail de valorisation académique a été réalisé et plus largement de communication et de diffusion des résultats (OPN, EPMP). D'autres résultats restent encore en cours d'interprétation et ne sont donc pas encore publiés, tel le travail sur les limicoles. Un travail a été avancé sur les liens entre les métriques de régime hydrique mesurées sur le terrain et celles utilisées par l'EPMP pour les scénarios de gestion des niveaux d'eau mais il reste encore à finaliser : nous remercions par avance le lecteur de les considérer comme telles. Le lien entre la biodiversité et la gestion environnementale dans le cadre des contrats de marais est traité dans la section 9. Enfin une réflexion a été engagée sur la question d'indicateurs de l'état de conservation des habitats et de la biodiversité qu'ils accueillent (section 10) ; elle sera poursuivie et partagée en 2025.

La logique de la démarche et des méthodes mises en œuvre est rappelée ci-dessous.

## B. Démarche et Méthodes : principes généraux

Nous présentons ici un bref rappel de la méthodologie d'échantillonnage de la biodiversité, de la logique des analyses statistiques et des clés de leur interprétation. Pour des informations plus détaillées, le lecteur pourra se rapporter à certains rapports antérieurs tels Bonis *et al.* 2013, Gore *et al.* 2015, et Gore *et al.* 2018.

### Périmètre de l'étude



Carte A : localisation des casiers hydrauliques étudiés incluant chacun une zone d'étude numéroté de 1 à 11 (sauf exception voir figure 20).

Pour plus de détails, voir l'atlas cartographique associé :

[https://www.epmp-marais-poitevin.fr/wordpress/wp-content/uploads/2018-03\\_atlas\\_carto\\_suivi\\_biodiv.pdf](https://www.epmp-marais-poitevin.fr/wordpress/wp-content/uploads/2018-03_atlas_carto_suivi_biodiv.pdf)

**Objectif et principe général pour l'atteindre :** L'objectif fixé par l'EPMP pour ce travail 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 de changements du régime hydrique sur la biodiversité de la zone humide du Marais poitevin, et en particulier d'étudier ses liens avec les niveaux d'eau. Sept groupes d'espèces ou communautés (limicoles, poissons, odonates, amphibiens, écrevisses, végétation aquatique, végétation prairiale) ont été suivis dans l'un ou l'autre des types d'habitats étudiés : les canaux et les prairies inondables. Ces groupes sont susceptibles de répondre à des contrastes de régime hydrique. Ils sont par ailleurs suffisamment fréquents et abondants pour pouvoir donner lieu à des analyses de données robustes. Le cas limite est la communauté de limicoles nicheurs, dont les effectifs restent très réduits.

Pour être en mesure d'examiner l'impact de contrastes de gestion de l'eau sur les composants de la biodiversité que sont ces différentes communautés d'espèces, il est nécessaire de disposer de données de biodiversité acquises dans des conditions de régime hydriques contrastées. Des contrastes d'autres types de conditions environnementales peuvent accompagner les différences de régime hydrique, et il convient également de les prendre en compte. Dans cet objectif, un effort substantiel a été accordé à la caractérisation des conditions environnementales, avec un effort particulier apporté à la caractérisation du régime hydrique. Nous avons identifié les variables environnementales pouvant impacter les différents groupes taxonomiques d'intérêt puis nous avons caractérisé chacun des sites sur ces dimensions. La caractérisation environnementale des onze sites d'études a donc porté à la fois sur différentes dimensions du régime hydrique, et sur d'autres contrastes environnementaux : qualité physico-chimique de l'eau, épaisseur de vase, berges, présence et ampleur des haies autour des canaux, occupations du sol aux alentours, type et conductivité du sol des prairies ... qui peuvent présenter un effet direct sur la biodiversité, et des effets en interaction avec les conditions de régime hydrique.

**Principes méthodologiques pour l'acquisition des données :** Le tableau A précise les caractéristiques de l'effort d'échantillonnage réalisé et la nature des données récoltées pour les 7 groupes taxonomiques étudiés. Les données ont été acquises dans onze unités hydrauliques, sélectionnées par l'EPMP comme pouvant refléter la gamme de contrastes dans la gestion de l'eau de l'ensemble du Marais poitevin. La nécessité de travailler sur des zones de taille la plus homogène possible pour le suivi des communautés de limicoles nicheur a conduit à définir des sites d'études de 300 à 365 ha, où tous les suivis de biodiversité ont été conduits, au sein des unités hydrauliques dont la surface varie fortement (de 260 à 3300 ha). Ces sites ont été choisis de façon à inclure systématiquement une portion notable de zones de basse altitude, et à présenter des caractéristiques paysagères (assolement, densité de canaux, végétalisation des berges etc.) les plus homogènes entre eux.

*Tableau A : Principes de l'échantillonnage des données biodiversité dans les 11 sites d'études, par groupe taxonomique, effort d'échantillonnage et nature des données récoltées*

	Stations/ site d'étude et taille ou surface de la station	Effort d'échantillonnage annuel	Nature des données
Amphibiens et Macro-invertébrés aquatiques	5 stations/site, Une station : un segment de canal de 100 m	10 coups de filet troubleau à trois périodes : mars, avril, mai.	Liste d'organismes identifiés <i>in situ</i> à des niveaux taxonomiques variables, et abondances
Odonates adultes	2 transects /site 1 station = trajet de 500 m dont 350 le long de canaux et 150 dans la prairie	Parcours (env. 1h par station) 4 relevés par an, de mai à août.	Liste d'espèces et abondances des individus adultes par espèce et leur comportement
Poissons	1 segment de canal profond de 300 m/ site	30 points de pêche électrique, proches des berges. Fin juin	Liste d'espèces et effectif par espèce.
Écrevisses	1 station par site, parmi les 5 stations amphibiens et macro-invertébrés, 1 station : segment de 250 m de canal	25 nasses (25 échantillons) mises en place pour 24h sans appât. 1 date par an, en juin	Comptage et détermination de la longueur (âge) et sexe.
Végétation des canaux	10 stations par site. Une station : 5 segments de canal de 25 m	25 quadrats de 50x50cm sur 5 segments de canal, en mai	Liste d'espèces et % de recouvrement de chaque espèce
Végétation prairiale	10 stations / site. Une station : un transect de 20 à 80 m dans le sens de la plus forte pente	Délimitation des différentes communautés homogènes le long de chaque transect. Relevé d'espèces sur X quadrats de 50 cm <sup>2</sup> et fréquence ainsi qu'un relevé de type phytosociologique par communauté homogène, entre mi-mai et mi-juin.	Nombre de communautés par transect, extension de chaque communauté le long du transect. Pour chaque communauté: liste d'espèces et leur fréquence ou recouvrement relatif
Limicoles	Station = zone de 300 à 365 ha au sein d'un site	Inventaire sur chaque site à 5 dates, de mi-mars à mi-juillet.	Nombre d'individus par espèce et comportement nicheur (oui/non/probable)

### **Caractérisation des conditions 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 les résultats de la caractérisation se trouvent dans le rapport Gore *et al.* 2018. Le tableau B précise les types de variables environnementales permettant de caractériser l'environnement, le nombre de variables mesurées et leur échelle. Les variables environnementales sont classées en 5 grands types : variables relatives au paysage, variables relatives à la gestion agricole, variables décrivant la qualité de l'eau des canaux, variables décrivant la topographie et variables relatives à la quantité d'eau. Plusieurs variables peuvent être utilisées pour caractériser une catégorie donnée, dans un site de suivi donné.

Dans la littérature, il existe peu de protocoles standards pour caractériser les variables environnementales. L'environnement peut en outre être décrit pour une diversité de périodes ou

dates de référence, de sources de données ou de modes de calculs, qui peuvent tous modifier substantiellement le résultat. Il est donc essentiel de bien préciser dans le détail le mode de mesure conduisant aux données relatives à l'environnement.

Les variables environnementales (Tableau B) ont été acquises aux mêmes échelles spatiales que les données de biodiversité. Les données servant à calculer les variables ont été acquises soit lors de l'état initial de 2014, soit au cours des suivis annuel, avec différentes fréquences d'actualisation. Le calcul des variables présentant une dimension temporelle peut être réalisé sur différentes périodes (une valeur tous les ans ou une valeur tous les deux mois, calcul bimestriel). Le tableau B présente les types de variables considérées dans ce travail d'analyse.

*Tableau B : Types de variables environnementales, nombre et type, échelle spatiale de leur mesure.*

Catégorie	Type de variable	Nb de variables	Source	Échelle spatiale
Gestion agricole	Pratiques agricole	1	EPMP	Site
Paysage	Densité de réseau de canaux	9	IGN	Site
	Gabarit canal	3	EPMP	Station
	Occupation du sol	13	EPMP/ECOBIO	Site et station
	Présence et importance des haies	1	EPMP/ECOBIO	Station
	Salinité des nappes superficielles	1	EPMP / Univ Poitiers	Site
	Type de canal	1	EPMP / IGN	Station
	Type de sol	1	EPMP/ Univ Poitiers	Site
Qualité de l'eau	Teneur en carbone organique dissous	1	UNIMA	Site
	Teneur en Chlorophylle a	1	UNIMA	Site
	Caractéristiques globales via analyses ACP	2	UNIMA	Site
	Teneur en composés azotés	3	UNIMA	Site
	Conductivité	4	UNIMA / EPMP	Site et station
	Teneur en O2	1	UNIMA	Site
	Teneur en phosphates	1	UNIMA	Site
	Turbidité	1	EPMP/OBIOS	Station
Topographie	Altitude des groupements homogènes	1	EPMP / IGN	Groupement homogène végétation
	Altitude moyenne du site	1	EPMP / IGN	Site
Quantité eau	Durée d'inondation	30	EPMP / IGN	Groupement végétation
	Hauteur d'eau dans les canaux	13	EPMP	Station
	Niveau d'eau global par site	12	EPMP / IGN	Site
	Pluviométrie	8	Météo France	Site
	Probabilité d'assèchement des canaux	1	EPMP	Station

## C. Analyses statistiques des données et clés pour l'interprétation des résultats produits

Pour chaque groupe taxonomique, la compilation des relevés de terrain a permis d'établir des listes d'espèces, précisant l'abondance de chaque espèce. Sur la base de ces données brutes, trois indices de diversité ont été calculés : richesse spécifique, indices de Shannon et de Simpson. La structure 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.

Deux types d'analyses statistiques ont été généralement utilisées pour tous les jeux de données :

- 1- Des analyses multivariées (type ACP, avec les transformations *ad hoc*) ont permis d'analyser la composition des communautés en termes d'espèces (ou taxons) et de leurs abondances respectives, entre sites 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- Des analyses de type GLM (generalized linear models) ont permis de rechercher les effets des variables environnementales sur les descripteurs des communautés biologiques (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 constituent 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.

D'autres types d'analyses ont été utilisés spécifiquement pour certains jeux de données (pour une information complète, se rapporter aux articles publiés ou soumis).

### Exemples de résultats et leur interprétation

Les analyses statistiques ont été choisies puis mises en œuvre avec soin, pour garantir leur bonne qualité méthodologique. Les choix ont été faits de façon à extraire le plus d'information possible des jeux de données disponibles. Cet objectif de qualité et de puissance des analyses a nécessité un travail important, régulièrement réévalué, pour la mise au point des outils statistiques, et leur ajustement à chaque jeu et sous-jeu de données analysés.

Quelles que soient les méthodes statistiques mises en œuvre, des précautions sont à respecter pour leur interprétation. Dans ce paragraphe, nous donnons un résumé des résultats relatifs aux effets significatifs des conditions de l'environnement sur la biodiversité (tableaux C, D, E et F pour les communautés végétales des canaux, des prairies humides, les communautés de poissons et d'odonates). Puis nous présentons les clés et précautions d'interprétation des résultats.

Résumé des résultats :

Pour la **végétation des canaux** (tableau C) : Les paramètres environnementaux expliquent ensemble une proportion des variations observées de communautés végétales. Cette proportion varie selon les descripteurs des communautés : 45% de la variance de la richesse spécifique est expliquée par les conditions environnementales, 61% de la variance de la richesse en hydrophytes, 49% de la variance de la composition spécifique. On note que les métriques du régime hydrique qui contribuent à expliquer la variation des communautés peuvent varier d'un descripteur des communautés à l'autre.

*Tableau C. Paramètres environnementaux (colonne 2 et 3) présentant un effet significatif sur un ou plusieurs descripteurs de la communauté végétale (colonne 1) dans les canaux/fossés des 11 sites d'étude.*

Descripteurs de la communauté végétale dans les canaux	Paramètres environnementaux avec effet significatif	Précisions sur les paramètres de régime hydrique avec effet significatif
Richesse spécifique totale	<b>Régime hydrique</b>	Effet + de la hauteur d'eau en juin, de la durée des assecs et de la variation des hauteurs d'eau en hiver
Richesse en espèces aquatiques strictes	<b>Régime hydrique</b> + conductivité + épaisseur vase + % boisements	Régime hydrique = hauteur eau juin
Composition spécifique	<b>Régime hydrique</b> + conductivité eau + % boisements + indice haies + épaisseur vase	Régime hydrique = hauteur eau juin

**Pour les poissons** (tableau D) : Les paramètres environnementaux figurant dans la colonne 2 expliquent ensemble 54% des contrastes de composition spécifique des communautés. Une seule dimension du régime hydrique (la variabilité hivernale de la hauteur d'eau) présente un effet significatif. Dans ce jeu de données, la richesse en espèces n'est pas significativement expliquée par les conditions environnementales.

*Tableau D. Paramètres environnementaux (colonne 2) présentant un effet significatif sur un ou plusieurs descripteurs (colonne 1) de la communauté des poissons dans les canaux des 11 sites d'étude. La colonne 3 précise la ou les métrique(s) de régime hydrique présentant un effet.*

Descripteurs de la communauté des poissons	Paramètres environnementaux avec effet significatif	Précisions sur les paramètres de régime hydrique avec effet significatif
Composition spécifique	Régime hydrique + Largeur du canal, conductivité, Turbidité de l'eau, présence de racines d'arbres dans les rives/berges	Coefficient de variation de la hauteur d'eau du canal en avril

**Pour la végétation des prairies** (tableau E a & b) : Les paramètres environnementaux expliquent ensemble une proportion des variations observées de communautés végétales, proportion qui varie selon les descripteurs : 8 et 21% de la richesse spécifique des communautés végétales des prairies sur tourbe et sur bri respectivement, 47% et 22% de la variance de la composition spécifique pour les sites de Venise verte, et 53 et 39% pour les prairies sur bri, tandis que 57% et 52% de la variance du caractère hygrophile est expliquée par les conditions environnementales pour, respectivement, les prairies sur tourbe et sur bri.

*Tableau E (a et b) : Paramètres environnementaux (colonne 2) avec un effet significatif sur un ou plusieurs descripteurs de la communauté végétale des prairies (colonne 1) des 10 sites d'étude (le site 5 a été exclu des analyses car l'effet probable d'un sur-semis ancien contrôle encore sa composition en espèces). La colonne 3 précise la ou les métrique(s) de régime hydrique présentant un effet. a. : sites sur bri, b. : sites sur tourbe.*

*a. Végétation prairiale sur tourbe (Est du Marais poitevin).*

<b>Descripteurs des communautés végétales prairiales</b>	<b>Paramètres environnementaux avec effet significatif</b>	<b>Précisions sur les paramètres de régime hydrique avec effet significatif</b>
Diversité	<b>Régime hydrique</b>	Durée d'inondation (dur10)
Composition spécifique (scores 1 & 2 ACP)	<b>Régime hydrique</b>	Durée d'inondation + durée & intensité anoxie du sol (SEVaer) + manque d'eau (SEVdry)
Caractère hygrophile	<b>Régime hydrique</b>	dur10 + SEVaer

*b. Végétation prairiale sur bri (Ouest du Marais poitevin)*

<b>Descripteurs des communautés végétales prairiale</b>	<b>Paramètres environnementaux avec effet significatif</b>	<b>Précisions sur les paramètres de régime hydrique avec effet significatif</b>
Diversité	<b>Régime hydrique</b> + salinité du sol	Dur10
Composition (scores ordination)	<b>Régime hydrique</b>	Dur10 + SEVaer+ SEVdry + salinité du sol pour score axe1 Dur10 + salinité du sol pour score axe 2
Hygrophilie (CWM <sub>F</sub> Ellenberg)	<b>Régime hydrique</b>	Dur10 + SEVaer] + SEVdry

**Pour les odonates** (tableau F) : La diversité bêta approche les contrastes de composition spécifique entre sites, la diversité alpha approche la diversité au sein de chaque site. Les paramètres environnementaux figurant dans les colonnes 2 expliquent ensemble une proportion des variations observées des communautés d'odonates, proportion qui varie selon les descripteurs : richesse spécifique : de 46 à 48% pour toutes espèces, et 40% pour les Zygoptères, contrastes de composition spécifique entre sites : 22%, 19%, 10% (pour toute espèces, zygoptères, anisoptères)

Tableau F. Paramètres environnementaux présentant un effet significatif sur un ou plusieurs descripteurs de la communauté des odonates. Les deux sous ordres (zygoptères et anisoptères) sont distingués car ils présentent des patrons différents de réponses à l'environnement.

Descripteurs de la communauté des odonates	Paramètres environnementaux avec effet significatif		Précisions sur les paramètres de régime hydrique avec effet significatif
	Zygotères	Anisoptères	
Diversité alpha (richesse spécifique locale)	Régime hydrique + Boisements, % cultures, prairies, densité canaux	Pas d'effet	Durée des assecs et hauteur eau juillet (effets positifs)
Diversité bêta (contraste de composition spécifique entre sites)	Régime hydrique + index haies	Nitrites de l'eau & végétation ht berge	Durée assec

#### Commentaires sur l'interprétation de ces résultats et les précautions qui s'imposent :

Les résultats produits montrent que **les dimensions de l'environnement qui impactent les communautés peuvent varier selon le descripteur des communautés** (richesse spécifique, composition spécifique, diversité...) : ainsi la richesse spécifique de la végétation des canaux varie avec l'effet combiné de la hauteur d'eau + durée de l'assec et la variation des hauteurs d'eau en hiver *tandis* que la composition en espèces varie avec l'effet combiné principalement de la hauteur d'eau , de la conductivité de l'eau, du % haies et % boisements et de l'épaisseur de vase.

Les analyses conduites montrent également que les communautés varient fréquemment avec **la combinaison de plusieurs variables environnementales** (voir colonne 2 des tableaux C à F). Le régime hydrique n'est que rarement la seule dimension de l'environnement qui influence les descripteurs des communautés. Les communautés de végétation prairiale sont particulières sur ce point puisque leur stratégie d'échantillonnage a été conçue de façon à minimiser les autres sources de variation, en particulier en homogénéisant la gestion agro-pastorale entre les stations et sites d'étude. L'ensemble des résultats obtenus **reflètent l'effet d'une diversité de dimensions environnementales**. La diversité des variables environnementales qui ont été trouvées significatives pour la plupart des descripteurs des communautés valide le choix de ne pas se limiter aux paramètres du régime hydrique, choix effectué dès la conception de ces suivis. Il n'y a en effet aucune raison de penser que, sur le terrain, l'effet du régime hydrique soit le seul à impacter les communautés biologiques dans les zones humides et milieux aquatiques. Certains descripteurs de communautés peuvent néanmoins n'être relié qu'à un type de variable de l'environnement : c'est le cas de la diversité spécifique de la végétation des prairies sur tourbe de la partie orientale du marais, dont les contrastes sont -faiblement- expliqués par la seule durée d'inondation.

Certaines **conditions environnementales** ne sont pas incluses, volontairement, dans les modèles d'analyse des données car elles sont **fortement corrélées avec d'autres variables environnementales**. En effet, les analyses de données requièrent d'éliminer les variables potentiellement explicatives qui peuvent porter la même part d'explication, et ceci a été détecté dans nos analyses par des corrélations  $\geq 0,7$ . Lors de l'interprétation des résultats, il est important de (re)prendre en compte les variables qui n'ont pas été incluses dans l'analyse mais qui sont corrélées aux variables trouvées avec un effet significatif sur la biodiversité (voir tableau G pour un exemple avec les variables environnementales considérées pour l'analyse de la végétation des canaux).

*Tableau G: Corrélations entre les variables intégrées dans les modèles (colonne 1) et certaines autres variables environnementales non intégrées dans les modèles car fortement corrélées aux premières (colonne 2). La valeur de la corrélation est au moins égale à  $r=0,7$ .*

<b>Variables sélectionnées pour les modèles</b>	<b>Variables environnementales corrélées à une variable au moins sélectionnées pour les modèles (colonne 1)</b>
Niveau d'eau en janvier	Niveau d'eau en février et mars
Niveau d'eau mai	Niveau d'eau en mars, avril, juin, juillet
Conductivité moyenne	pH
Teneur en Chlorophylle a	Teneurs en Corg, N(kj) et P (orthoP)
Teneur en NH4+	Teneur en orthoP
Teneur en nitrates (NO3-)	pH
Taux de saturation en O2	pH
pH	Teneurs en NO3 et Corg
% de prairies dans le site	% cultures
densité de canaux I et II	% boisements
densité de canaux III	% cultures et % boisements

Au-delà d'un effet global du régime hydrique, ces données et analyses précisent les dimensions du régime hydrique qui impactent les différentes communautés. Grâce à la précision des données environnementales acquises, les résultats produits permettent d'analyser et **préciser les effets du régime hydrique** sur des composants de la biodiversité du Marais poitevin ; et de préciser **la ou les dimensions du régime hydrique** qui sont source de variation des communautés, et les caractéristiques des communautés qui sont concernées par ces effets (voir colonne 3 des tableaux C à F).

En ce qui concerne la **puissance explicative des conditions environnementales mises en évidence** sur les communautés animales et végétales: les résultats produits montrent **qu'une part importante** de certains contrastes des communautés biologiques entre zones peuvent être expliquées par les conditions environnementales prises en compte (par exemple près de 50% de la variance de la composition spécifique des prairies est expliquée par les conditions environnementales) tandis que d'autres contrastes ne sont **que très faiblement expliqués** par les contrastes environnementaux. Ainsi, les conditions du régime hydrique au regard des trois variables suivantes : durée inondation + SEV dry

+ SEV Aer, expliquent 57% du caractère hygrophile de la végétation prairiale sur bri et pour 52% pour les communautés végétales des prairies sur tourbe. Pour d'autres dimensions des communautés, comme la richesse spécifique végétale en prairie, les conditions environnementales (dans ce cas, la durée d'inondation) n'expliquent que de 8% (sur tourbe) à 21% (sur bri) de la variation observée. De même, la composition en espèces des anisoptères, avec 10% de variance expliquée par l'environnement.

**Le pouvoir explicatif limité de l'environnement sur certaines dimensions de la biodiversité peut parfois surprendre, en particulier lorsqu'il s'agit de facteurs connus pour être de forte influence en général.** Ces résultats sont néanmoins en accord avec la littérature en matière d'écologie des communautés, qui montre qu'il est fréquent que les conditions environnementales mesurées sur le terrain n'expliquent que (très) partiellement les caractéristiques des communautés biologiques sur le terrain. Plusieurs pistes d'explications, discutées et étayées par la littérature, permettent de **comprendre ce lien parfois limité entre la variance des communautés et celles des conditions environnementales**, et elles sont largement complémentaires :

- En dépit de l'attention donnée à la caractérisation environnementale des sites, on ne peut exclure que certaines dimensions environnementales importantes pourraient ne pas avoir été mesurées. Dans ces travaux basés sur des données acquises sur le terrain, et non pas expérimentalement, il reste toujours une part difficilement accessible des conditions environnementales. Non identifiées, ou connues mais non mesurées voire non mesurables, notamment à la bonne échelle spatiale et temporelle pour la composante de biodiversité considérée.
- Une autre raison possible de la portée explicative limitée des conditions environnementales est qu'une part importante des contrastes entre communautés ne reflètent pas seulement l'effet des conditions environnementales mais aussi de l'effet d'interactions entre espèces (interactions biotiques *sensu lato*), de phénomènes démographiques, et qu'en outre une part de variabilité des communautés décrites sur le terrain présente un caractère stochastique et échappe à toute explication liée de façon suffisamment directe avec l'environnement pour être détectée. Ces effets peuvent rendre plus difficile la mise en évidence des effets des conditions environnementales, sauf à intégrer un recul suffisant sur leurs patrons, via des jeux de données acquis sur le long terme.
- Quand bien même la variable environnementale présente un effet sur le composant de biodiversité considéré, la part de variance expliquée par les conditions environnementales peut être limitée du fait de contrastes faibles de ce paramètre de l'environnement dans le jeu de données analysé, c'est à dire entre les sites d'étude. C'est le cas par exemple de la qualité de l'eau des canaux. Elle varie seulement de façon très limitée entre les 11 sites, ce qui rend beaucoup moins probable un contraste de biodiversité qui lui soit liée. Simultanément, les contrastes environnementaux qui induisent des changements dans les communautés végétales et animales sur le terrain restent encore très mal connus.
- Une limite à la détection d'éventuels faibles effets de l'environnement est la quantité de données acquises. Le jeu de données réunis dans ce projet de suivi est très significatif, mais faisabilité oblige, reste limité en ce qui concerne le nombre de stations (en particulier pour les communautés de poissons (une seule station par site d'étude), et d'odonates (2 stations/site) et également en termes de sites d'études (11 pour l'ensemble du Marais poitevin).

# 1. Analyses de l'importance des conditions environnementales sur la structuration des communautés de poissons

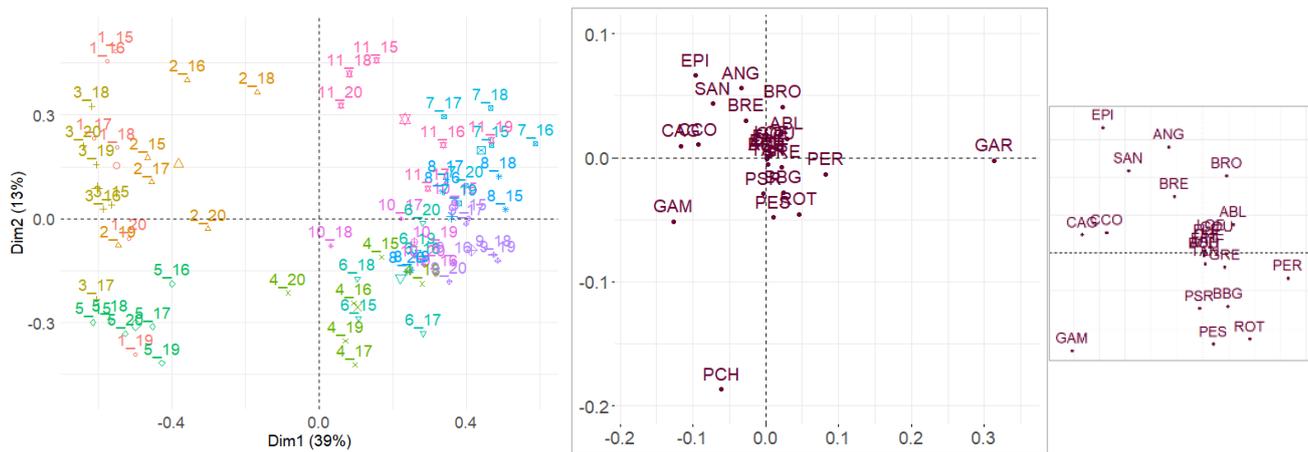
Ce travail a fait l'objet d'une publication dans un journal académique international à comité de lecture :

Crabot J. *et al.* 2023. Do highly anthropized hydrological conditions in marshes influence fish communities according to their life-history strategies, *River Res Applic.* 2023;1–27. DOI: 10.1002/rra.4150

## 1.1 Etat de l'art, dont l'intérêt de considérer les stratégies d'histoire de vie

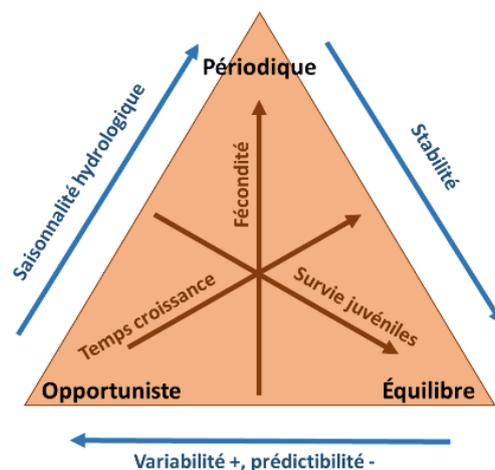
La littérature sur les communautés de poissons en milieu lentique est beaucoup moins abondante que celle en milieux lotiques, et elle se fait particulièrement rare sur les réseaux de canaux en marais. Ainsi, si les conséquences de l'altération du régime hydrique ont déjà été assez bien étudiées en rivière (Bunn & Arthington, 2002; Poff & Allan, 1995; Poff & Zimmerman, 2010) , par contraste les effets de variation du régime hydrique en marais sont très peu renseignés. Pourtant, bien que les communautés poissons des marais présentent des espèces moins rhéophiles que les espèces de rivière, elles comportent quand même des espèces avec des traits d'histoire de vie contrastés. L'hypothèse émise ici est que les espèces avec des traits d'histoire de vie différents étaient susceptibles de se comporter différemment le long de gradients hydrologiques dans le marais (ex : hauteurs d'eau, variations saisonnières de hauteurs d'eau, durées d'inondation des prairies). Cela signifie, sous cette hypothèse, que des différences de régime hydrique entre secteurs du Marais se répercutent sur les communautés de poissons.

Dans cette étude, les poissons ont été échantillonnés dans un canal par secteur, sur un tronçon de 300 mètres, avec 30 points de capture espacés d'environ 10 mètres. Cet échantillonnage a été établi en vue d'obtenir une image représentative de la composition spécifique des communautés de poissons des différents secteurs. Une analyse en composantes principales (ACP) menée sur les communautés de poissons observées aux différents sites et les différentes années est présentée en Figure 1. Elle illustre notamment que chaque site présentait une composition spécifique très semblable entre les différentes années, suggérant que l'échantillonnage est bien parvenu à capturer une image fidèle de la communauté des poissons de chaque secteur. Le premier axe de l'ACP a notamment distingué les secteurs les plus représentatifs du marais argileux (sites 1, 2, 3 à gauche) caractérisés par des abondances plus fortes de gambusies, de carassins et de carpes, et ceux de la Venise Verte (sites 7 à 9), caractérisés par de plus fortes abondances de gardons, et de perches dans une moindre mesure. Le deuxième axe a en partie capturé des différences interannuelles sur les différents sites.



**Figure 1.** Analyse en composante principale conduite sur les communautés de poissons. Gauche : score des échantillons, avec un point par site et par année (le code indique le numéro du site entre 1 et 11, suivi des derniers chiffres de l'année, entre 2015 et 2020). Les échantillons d'un même site sont représentés d'une même couleur. Droite : score des espèces de poissons, avec un zoom sur la partie centrale tout à droite. Les codes de la figure correspondent aux espèces suivantes : Anguille (ANG), ablette (ABL), achigan à grande bouche (BBG), brèmes (BRE), brochet (BRO), carassin (CAG), carpe (CCO), épinouche (EPI), gambusie (GAM), gardon (GAR), grémille (GRE), perche (PER), perche soleil (PES), poisson-chat (PCH), pseudorasbora (PSR), rotengle (ROT), sandre (SAN), tanche (TAN). Pour la composition complète en espèces sur les différents sites, se référer à la Table 1.

Dans l'analyse des communautés de poissons, un intérêt particulier a été porté aux stratégies d'histoire de vie des différentes espèces de poissons. En effet, on identifie chez les espèces de poissons des grandes tendances en termes de croissance, fécondité, longévité, et d'investissement parental envers les juvéniles que l'on peut regrouper en trois grandes catégories : les espèces opportunistes, les espèces périodiques et les espèces d'équilibre (Winemiller & Rose, 1992; Figure 2). Les opportunistes sont des espèces petites, à faible longévité et croissance rapide, généralement associées à des habitats fréquemment perturbés. Les périodiques sont des espèces larges à croissance lente et fécondité élevée, favorisées dans les environnements marqués par une variation saisonnière.



**Figure 2.** Illustration des trois principales stratégies d'histoire de vie des poissons (Winemiller & Rose, 1992; Mims & Olden, 2012). Les flèches intérieures représentent les compromis fondamentaux entre survie des juvéniles, temps de croissance et fécondité, qui définissent les trois principales stratégies (indiquées en noir). Les flèches extérieures résument les relations attendues entre différents paramètres d'écoulement de l'eau et les stratégies d'histoire de vie.

Enfin, les espèces d'équilibre sont de taille intermédiaire, un investissement parental plus important pour leur progéniture et une importante survie des juvéniles ; elles sont plutôt associées aux environnements stables. Il faut noter toutefois que cette théorie a été principalement établie et testée en rivière, et que la littérature est quasi-inexistante sur la réponse des différents groupes d'espèces dans des canaux de marais.

## 1.2 Co-structure entre les communautés piscicoles et l'environnement

La co-inertie est une analyse multivariée consistant à chercher une co-structure entre les variables environnementales et la composition spécifique des espèces. Autrement formulé, on évalue dans quelle mesure il est possible de coupler comment l'environnement et comment les communautés varient entre les sites. Une corrélation significative a été trouvée entre la structure des poissons et l'environnement (coefficient de 0,54,  $p < 0,001$ ). La co-inertie projetée sur les deux premiers axes était élevée (87% avec 81% sur le premier axe et seulement 6% sur le deuxième axe). La co-inertie était principalement structurée le long d'un gradient de disponibilité de refuges dans les racines d'arbres (tree.roots), du linéaire de canaux (l.large) et dans une moindre mesure de la concentration de nitrates (no3 ; valeurs plus élevées à droite de l'ordination dans la Figure 3). La partie gauche de l'ordination était caractérisée par des valeurs plus élevées de conductivité (cond) dans les unités hydrologiques et de turbidité (turb) dans les canaux. En ce qui concerne les espèces, le premier axe était principalement corrélé positivement avec l'abondance de gardon (Rut) et, dans une moindre mesure, corrélé négativement avec les abondances de carassin (Car) et de gambusie (Gam ; Figure 3). Le deuxième axe de l'analyse de co-inertie était négativement corrélé avec deux gradients environnementaux : la variabilité de la profondeur de l'eau en avril (vc.wd04) et la largeur des canaux à poissons (width). Les scores les plus bas sur cet axe correspondent à des abondances plus élevées d'anguilles (Ang), de brochets (Eso) et de sandres (San) et les scores les plus élevés à une abondance plus importante de poissons-chats (Ame).

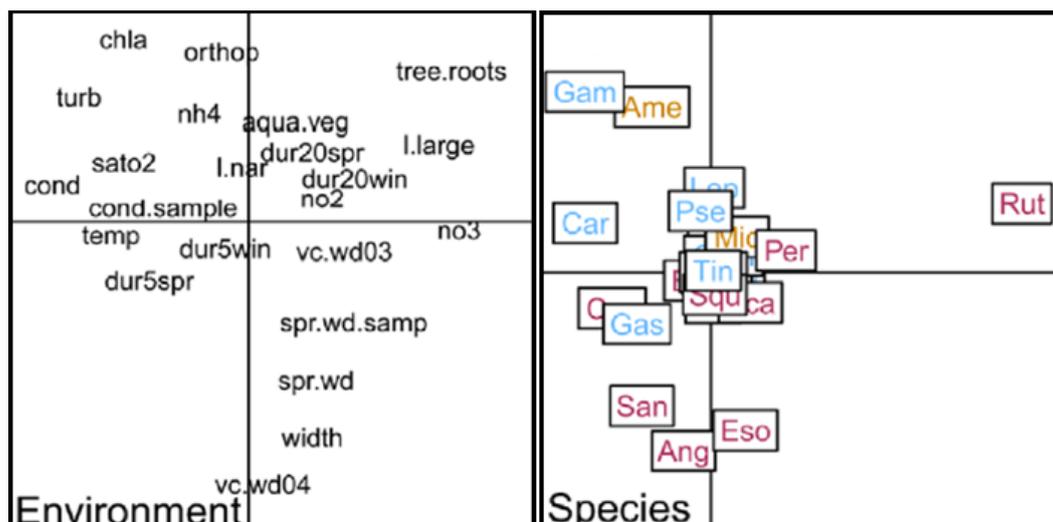


Figure 3. Co-inertie entre variables environnementales et distribution des espèces de poisson. Voir les codes des noms d'espèces dans la Table 1 et les codes des variables environnementales dans la Table 2. Code couleur : espèces opportunistes en bleu, espèce d'équilibre en marron, espèces périodiques en rouge.

Nous avons testé si les espèces périodiques, d'équilibre et opportunistes étaient réparties différemment. Pour cela, un test de Syrjala a été réalisé (Syrjala, 1996). Ce test est sensible à la différence de distribution de deux groupes, indépendamment des différences éventuelles d'abondances entre les deux groupes considérés. Trois tests, deux à deux, ont été conduits : périodiques vs équilibre, opportunistes vs équilibre et opportunistes vs périodiques. Ce test a mis en évidence que la répartition des espèces périodiques différait significativement de celle des espèces opportunistes ( $p = 0,010$ ) et des espèces d'équilibre ( $p = 0,034$ ) mais il n'y avait pas de répartition significativement différente entre espèces opportunistes et espèces d'équilibre ( $p = 0,577$ ), ce qui est cohérent avec la répartition des espèces dans la co-inertie (Figure 3).

Les espèces opportunistes, le groupe le plus riche (12 espèces sur 25) étaient les plus abondantes dans les canaux étroits, turbides et végétalisés, en accord avec la littérature. Leur présence était plus faible dans les canaux dont le niveau d'eau variait fortement au printemps. En effet, si les espèces opportunistes supportent bien les environnements très stochastiques, elles sont généralement défavorisées dans les milieux avec une saisonnalité très prévisible. De façon surprenante, la présence des espèces périodiques, comme le brochet et le gardon, n'est pas associée à la variable de durée d'inondation des prairies adjacentes. Nous proposons trois explications à cette observation : 1) la variable d'inondation tenait compte de la surface totale inondée dans la prairie, mais pas de la répartition de cette surface, or une accumulation de petites mares déconnectées ne permet pas une colonisation efficace de l'habitat par les poissons, 2) indépendamment de la durée d'inondation, la température de l'eau et de manière générale les conditions environnementales des prairies inondées (végétation, ressources nutritives...) sont des éléments décisifs pour la colonisation de ces milieux mais nous ne disposons pas de ces éléments, 3) le déclin parfois rapide des niveaux d'eau au printemps pourrait défavoriser les poissons présents dans les zones inondées. Enfin les espèces d'équilibre étaient quasi exclusivement représentées par le poisson-chat, ce groupe d'espèces étant peu représentées dans cette zone d'Europe. L'abondance de cette espèce était positivement corrélée à la couverture de végétation aquatique et la turbidité, en accord avec ses préférences d'habitat connues. Elle était également corrélée négativement avec la variation du niveau d'eau au printemps, en accord avec des observations de la littérature (Mims & Olden, 2012; Winemiller, 2011).

Enfin, pour évaluer dans quelle mesure les variables de régime hydriques peuvent contribuer à expliquer les communautés de poisson au regard des autres variables environnementales, on a conduit une analyse de partition de la variation. La table des abondances de poissons était la variable de réponse, et trois tables constituaient les variables explicatives (variables de régime hydrique, variables de physico-chimie de l'eau et autres variables d'habitat ; voir la Table 2 pour le détail). La significativité de la fraction de la variation expliquée par chaque groupe de variables environnementales a été évaluée avec une analyse de redondance (RDA) et les résultats sont représentés sur un diagramme de Venn. Cette analyse de partition de la variation a mis en évidence que les trois groupes de variables environnementales expliquent significativement la composition des communautés de poissons (38% de la composition expliquée au total). Les variables d'habitat expliquaient la majorité de la composition des communautés de poissons, suivi des variables de physico-chimie et de régime hydrique (Figure 4). Le diagramme de Venn montre également qu'il y a une importante co-variation des variables environnementales, indiquant par exemple qu'il y a 13% de la variation des communautés de poissons qu'on ne peut pas attribuer exclusivement au régime hydrique ou aux variables d'habitat.

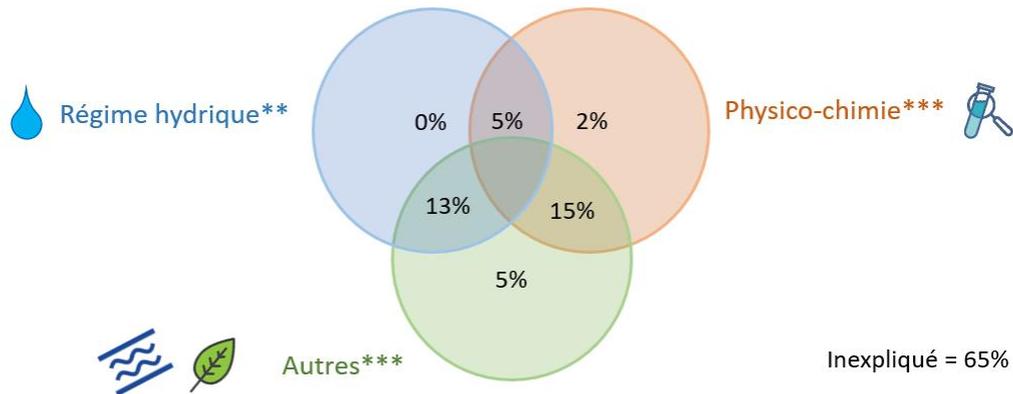


Figure 4. Contribution relative du régime hydrique (8 variables), de la physico-chimie de l'eau (10 variables), et d'autres variables décrivant l'habitat (5 variables) dans l'explication de la variation des communautés de poissons entre les différents canaux échantillonnés. La significativité expliquée par chaque groupe de variable est indiquée (\*\*:  $p < 0,01$ , \*\*\*:  $p < 0,001$ ).

### 1.3 Bilan

En conclusion, nos résultats suggèrent qu'il y a un effet significatif du régime hydrique sur la composition spécifique des communautés de poisson mais qu'il reste très mineur et contribue bien moins que d'autres variables environnementales (largeur des canaux, disponibilité en refuges (embâcles, racines) le long des berges) (Crabot *et al.*, 2023). Il n'est pas à exclure que la gestion drastique des niveaux d'eau dans le Marais, lissant les variabilités interannuelles et contraignant fortement les hauteurs d'eau saisonnières, limite les contrastes écologiques observables mais qu'une gestion des niveaux d'eau plus en phase avec la dynamique naturelle du marais pourrait attirer d'autres espèces de poissons. D'autres expériences sont nécessaires pour couvrir une gamme plus large de conditions hydrologiques, et notamment des fluctuations hydrologiques plus naturelles. Un effet de la variation des hauteurs d'eau dans les canaux entre hiver et printemps semblait néanmoins assez discriminant pour la présence ou l'absence de quelques espèces. Un effet plus marqué d'autres descripteurs de l'habitat a été par ailleurs observé sur les communautés de poissons telles que la largeur du canal, la végétation aquatique, la turbidité ou la présence d'embâcles et de racines d'arbres.

**Tableau 1.** Poissons observés en cumulant toutes les années : abondance par site (1 à 11), et catégorie de stratégie d’histoire de vie. L’abondance cumulée totale et le nombre de sites où l’espèce a été observée sont également indiqués. La dernière colonne indique les sources utilisées pour renseigner les stratégies d’histoire de vie des espèces (1: Czeglédi et al., 2021; 2 : Winemiller and Rose, 1992; 3 : Bergerot et al., 2015; 4: Blanck et al., 2007; 5: Pont et al., 1995; 6: Thorsteinson and Love, 2016). Des divergences occasionnelles ont été constatées dans la littérature lors de l’affectation d’une espèce à un groupe. Dans ce cas, nous nous sommes référés aux articles les plus comparables aux nôtres (c’est-à-dire une zone biogéographique et/ou un type d’habitat similaire).

Stratégie d’histoire de vie	Espèces		Code	Abondance par site											Abondance totale	Nb sites	Source
	Nom vernaculaire	Nom latin		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11			
Périodique	Brèmes	Abramis brama & Blicca bjoerkna	Bre	87	41	19	84	23	54	27	55	66	59	2	517	11	1,2
	Anguille	Anguilla anguilla	Ang	49	45	76	40	60	52	41	40	27	45	72	547	11	1,2
	Carpe	Cyprinus carpio	Cyp	11	10	97	3	18	3				1		143	7	3
	Brochet	Esox lucius	Eso		4		6		1	8	1	7	3	20	50	8	1,2
	Perche com.	Perca fluviatilis	Per			4	33	4	29	36	15	124	35	9	289	9	1,2
	Flet	Platichthys flesus	Pla											3	3	1	6
	Gardon	Rutilus rutilus	Rut	3	11		319	7	235	400	614	633	395	105	2722	10	1,2
	Sandre	Sander lucioperca	San	15	53	20	1	5	2		1	8			105	8	1,2,3
	Rotengle	Scardinius erythrophthalmus	Sca		2	1	80	11	43	5	15	15	16	13	201	10	1,2,3,4
Chevaine	Squalius cephalus	Squ								1	1		3	5	3	3	
Équilibre	Poisson-chat	Ameiurus melas	Ame	158	25	38	378	371	80	6	28	123	90	2	1299	11	1,3
	Achigan	Micropterus salmoides	Mic				11	2	15	3	6	6	211		254	7	1,3
Opportuniste	Bouvière	Rhodeus amarus	Rho									2			2	1	3,5
	Ablette	Alburnus alburnus	Alb							8	13	3	3	18	45	5	1,4,5
	Loche	Barbatula barbatula	Bar							7					7	1	3,4
	Carassin	Carassius gibelio	Car	54	4	172	12	64	23	1	2	2	8		342	10	3
	Gambusie	Gambusia holbrooki	Gam	49	43	70	18	351	21	4	50	5	6		617	10	3
	Épinoche	Gasterosteus aculeatus	Gas	130	20	52	51	75		10	10	6	43	28	425	10	3
	Goujon	Gobio gobio	Gob							3	10	3	1		17	4	3,4,5
	Grémille	Gymnocephalus cernua	Gym				1		8		5	23	1		38	5	3,4,5
	Perche soleil	Lepomis gibbosus	Lep	4	10	5	52	60	65		112	15	29	9	361	10	3,4
	Able de Heckel	Leucaspis delineatus	Leu				1				1				2	2	3
Pseudorasbora	Pseudorasbora parva	Pse	6		2	5	18	14				7	19	71	7	3	
Épinochette	Pungitius laevis	Pun								1				1	1	1,3,6	
Tanche	Tinca tinca	Tin				3	1	1					2	7	4	3	
Richesse spécifique cumulée sur chaque site				11	12	12	18	15	16	15	18	19	18	12			

**Tableau 2.** Gamme de valeurs des variables environnementales utilisées pour expliquer les variations des communautés de poissons dans les 11 unités hydrauliques sur une période de 6 ans (une seule valeur si aucun changement ne s'est produit au cours du temps). Les mesures ont été effectuées à l'échelle de l'unité hydraulique, sauf indication contraire (\* uniquement dans les canaux où les poissons ont été échantillonnés).

Famille de variable	Variable	Abréviation	Unité	Sites																					
				1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11	
				min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max
Régime hydrique	Hauteur d'eau printanière	heau.prin	mètre	0.51	0.62	0.64	0.75	0.28	0.42	0.81	0.98	0.21	0.29	0.70	0.78	0.34	0.44	0.45	0.56	0.34	0.52	0.24	0.38	0.57	1.06
	Hauteur d'eau printanière (canal poisson)	heau.prin.poisson	mètre	0.49	0.59	1.26	1.37	0.44	0.58	1.27	1.44	1.03	1.11	1.08	1.16	1.23	1.40	0.72	0.83	1.50	1.68	0.95	1.09	1.52	2.01
	Coefficient de variation de la hauteur d'eau en mars	cv.ho03	-	0.03	0.11	0.02	0.07	0.01	0.05	0.01	0.10	0.01	0.08	0.01	0.12	0.00	0.88	0.00	0.11	0.02	0.18	0.01	0.19	0.03	0.15
	Coefficient de variation de la hauteur d'eau en avril	cv.ho04	-	0.01	0.05	0.01	0.04	0.01	0.02	0.01	0.03	0.00	0.04	0.00	0.02	0.00	0.01	0.00	0.01	0.01	0.02	0.01	0.03	0.02	0.10
	Duration d'inondation - hiver (20% des prairies)	dur20.hiv	jours	1	83	0	15	0	19	0	81	0	51	0	111	14	115	6	107	0	78	0	110	0	105
	Duration d'inondation - printemps (20% des prairies)	dur20.prin	jours	6	49	2	8	0	14	4	79	0	11	3	65	10	39	0	39	0	20	2	29	0	46
	Duration d'inondation - hiver (5% des prairies)	dur5.hiv	jours	80	120	18	96	24	120	25	106	4	99	0	118	41	120	21	118	15	119	0	116	1	118
	Duration d'inondation - printemps (5% des prairies)	dur5.prin	jours	66	118	29	84	38	120	10	120	4	35	42	120	25	55	9	53	10	59	11	57	3	61
Physico-chimie	Saturation en oxygène	sato2	%	79.0	128.0	77.8	97.9	58.6	102.4	67.1	112.2	45.2	120.6	51.3	91.8	62.4	74.3	69.9	81.1	67.5	79.2	61.8	98.2	53.2	90.9
	Ammonium	nh4	mg.L-1	0.02	0.48	0.01	0.05	0.03	0.15	0.04	0.08	0.07	2.03	0.07	0.11	0.05	0.40	0.08	0.15	0.06	0.12	0.04	0.12	0.02	0.12
	Nitrite	no2	mg.L-1	0.01	0.32	0.08	2.87	0.01	4.07	0.16	17.57	0.01	0.70	0.11	16.57	0.15	5.44	0.08	11.73	0.12	8.41	0.09	4.32	0.10	14.45
	Nitrate	no3	mg.L-1	0.32	1.07	2.87	12.33	0.67	4.07	17.57	56.35	0.50	1.07	3.65	38.63	5.44	40.80	11.73	30.80	8.41	26.15	4.32	23.10	14.45	42.15
	Orthophosphate	orthop	mg.L-1	0.02	0.04	0.02	0.06	0.04	0.23	0.02	0.07	0.20	0.94	0.04	0.12	0.02	0.05	0.06	0.12	0.04	0.10	0.04	0.15	0.05	0.55
	Chlorophylle a	chla	µg.L-1	37	169	24	57	65	290	4	235	198	1871	8	93	16	58	4	28	7	36	9	78	2	77
	Conductivité annuelle	cond	µS.cm-1	855	1853	671	1031	1851	3985	487	703	1505	2304	468	604	658	803	562	594	577	669	627	702	660	810
	Conductivité à l'échantillonnage*	cond.poisson	µS.cm-1	589	2040	600	1531	706	6050	439	3331	531	1589	364	941	486	601	491	584	509	598	507	611	639	774
	Température*	temp	°C	20.3	24.6	22.9	27.9	20.1	26.1	19.4	24.2	20.6	26.8	20.2	23.9	15.9	24.1	16.6	24.5	19.9	24.7	19.1	23.7	18.2	23.9
	Turbidité*	turb	mètre	-5	-1	-15	-2	-8	-3	-35	-10	-3	-1	-15	0	-80	-1	-15	-3	-25	-6	-12	-2	-60	-12
Habitat	Largeur du canal*	largeur	mètre	7.50	10.00	10.00	10.00	10.00	10.00	7.00	8.50	9.50	7.00	9.50	7.00	9.00	9.00	9.00	9.00	9.00	9.00	9.00	9.50	9.50	
	Présence de racines d'arbre*	racines	-	1	1	1	3.5	2	3.5	5	3.5	4	3.5	4	3.5	4	3.5	4	3.5	4	3.5	4	3.5	4	
	Couvert de végétation aquatique*	veg.aqua	%	0.65	0	0.10	0.80	0.15	0.70	0.20	0.05	0.10	0.05	0.10	0.05	0.10	0.05	0.10	0.05	0.10	0.05	0.10	0.05	0.15	
	Linéaire des canaux larges	lin.large	km/ha	18	30	8	32	35	7	57	56	49	54	23											
	Linéaire des canaux étroits	lin.étroit	km/ha	99	112	78	35	82	32	109	138	166	84	21											

## 1.4 Références

- Bergerot, B., Hugueny, B., & Belliard, J. (2015). Relating life-history traits, environmental constraints and local extinctions in river fish. *Freshwater Biology*, *60*(7), 1279–1291. <https://doi.org/10.1111/fwb.12561>
- Blanck, A., Tedesco, P., & Lamouroux, N. (2007). Relationships between life-history strategies of European freshwater fish species and their habitat preferences. *Freshwater Biology*, *52*, 843–859. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01736.x>
- Bunn, S. E., & Arthington, A. H. (2002). Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management*, *30*(4), 492–507. <https://doi.org/10.1007/s00267-002-2737-0>
- Crabot, J., Bergerot, B., Bonis, A., Gore, O., Mauchamp, A., & Paillisson, J.-M. (2023). Do highly anthropized hydrological conditions in marshes influence fish communities according to their life-history strategies? *River Research and Applications*, *n/a*(n/a). <https://doi.org/10.1002/rra.4150>
- Czeglédi, I., Sály, P., Specziár, A., Preiszner, B., Szalóky, Z., Maroda, Á., Pont, D., Meulenbroek, P., Valentini, A., & Erős, T. (2021). Congruency between two traditional and eDNA-based sampling methods in characterising taxonomic and trait-based structure of fish communities and community-environment relationships in lentic environment. *Ecological Indicators*, *129*, 107952. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107952>
- Mims, M. C., & Olden, J. D. (2012). Life history theory predicts fish assemblage response to hydrologic regimes. *Ecology*, *93*(1), 35–45. <https://doi.org/10.1890/11-0370.1>
- Poff, N. L., & Allan, J. D. (1995). Functional Organization of Stream Fish Assemblages in Relation to Hydrological Variability. *Ecology*, *76*(2), 606–627. <https://doi.org/10.2307/1941217>
- Poff, N. L., & Zimmerman, J. K. (2010). Ecological responses to altered flow regimes: A literature review to inform the science and management of environmental flows. *Freshwater Biology*, *55*(1), 194–205. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02272.x>
- Pont, D., Allardi, J., Belliard, J., Boet, P., Carrel, G., Changeux, T., Oberdorff, T., Olivier, J. M., Persat, H., & Poizat, G. (1995). Stratégies démographiques des poissons des rivières françaises: Premiers résultats. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, *337-338-339*, Article 337-338–339. <https://doi.org/10.1051/kmae:1995013>
- Syrjala, S. E. (1996). A Statistical Test for a Difference between the Spatial Distributions of Two Populations. *Ecology*, *77*(1), 75–80. <https://doi.org/10.2307/2265656>
- Thorsteinson, L. K., & Love, M. S. (2016). Alaska Arctic marine fish ecology catalog: U.S. Geological Survey Scientific Investigations Report 2016-5038. In *Alaska Arctic marine fish ecology catalog* (USGS Numbered Series Nos. 2016–5038; Scientific Investigations Report, Vols. 2016–5038, p. 768). U.S. Geological Survey. <https://doi.org/10.3133/sir20165038>
- Winemiller, K. O. (2011). Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. <https://doi.org/10.1139/f05-040>
- Winemiller, K., & Rose, K. (1992). Patterns of Life-History Diversification in North American Fishes: Implications for Population Regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *49*, 2196–2218. <https://doi.org/10.1139/f92-242>
- Beesley L., King A.J., Amtstaetter F., Koehn J.D., Gawne B., Price A., et al. (2012). Does flooding affect spatiotemporal variation of fish assemblages in temperate floodplain wetlands? *Freshwater Biology* **57**, 2230–2246. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02865.x>
- Bergerot, B., Hugueny, B., & Belliard, J. (2015). Relating life-history traits, environmental constraints and local extinctions in river fish. *Freshwater Biology* **60**, 1279–1291. <https://doi.org/10.1111/fwb.12561>
- Blanck, A., Tedesco, P., & Lamouroux, N. (2007). Relationships between life-history strategies of European freshwater fish species and their habitat preferences. *Freshwater Biology* **52**, 843–859. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01736.x>
- Braig, E., & Johnson, D. (2003). Impact of black bullhead (*Ameiurus melas*) on turbidity in a diked wetland. *Hydrobiologia* **490**, 11–21. <https://doi.org/10.1023/A:1023405823216>
- Cucherousset, J., Carpentier, A., & Paillisson, J.-M. (2008). Selective use and spatial distribution of native and non-native fish in wetland habitats. *River Research and Applications* **24**, 1240–1250. <https://doi.org/10.1002/rra.1149>
- Cucherousset, J., Paillisson, J.-M., Carpentier, A., & Chapman, L. (2007). Fish emigration from temporary wetlands during drought: The role of physiological tolerance. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* **168**, 169–178. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0168-0169>
- Cucherousset, J., Paillisson, J.-M., Carpentier, A., Eybert, M.-C., & Olden, J. D. (2006). Habitat use of an artificial wetland by the invasive catfish *Ameiurus melas*. *Ecology of Freshwater Fish* **15**, 589–596. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00199.x>
- Cucherousset, J., Paillisson, J.-M., & Roussel, J.-M. (2013). Natal departure timing from spatially varying environments is dependent of individual ontogenetic status. *Naturwissenschaften*, *100*, 761–768. <https://doi.org/10.1007/s00114-013-1073-y>
- Czeglédi, I., Sály, P., Specziár, A., Preiszner, B., Szalóky, Z., Maroda, Á., et al. (2021). Congruency between two traditional and eDNA-based sampling methods in characterising taxonomic and trait-based structure of fish communities and community-environment relationships in lentic environment. *Ecological Indicators* **129**, 107952. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107952>

- Foubert A., Le Pichon C., Mingelbier M., Farrell J.M., Morin J. & Lecomte F. (2019). Modeling the effective spawning and nursery habitats of northern pike within a large spatiotemporally variable river landscape (St. Lawrence River, Canada). *Limnology and Oceanography* **64**, 803–819. <https://doi.org/10.1002/lno.11075>
- Hanson M., Zimmer K., Butler M., Tangen B., Herwig B. & Euliss N. (2005). Biotic Interactions as Determinants of Ecosystem Structure in Prairie Wetlands: An Example Using Fish. *Wetlands*, **25**, 764–775. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2005\)025\[0764:BIADOE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2005)025[0764:BIADOE]2.0.CO;2)
- Heermann L., Emmrich M., Heynen M., Dorow M., König U., Borcherding J., et al. (2013). Explaining recreational angling catch rates of Eurasian perch, *Perca fluviatilis*: the role of natural and fishing-related environmental factors. *Fisheries Management and Ecology* **20**, 187–200. <https://doi.org/10.1111/fme.12000>
- Hohausová E., Lavoy R.J. & Allen M.S. (2010). Fish dispersal in a seasonal wetland: influence of anthropogenic structures. *Marine and Freshwater Research* **61**, 682–694. <https://doi.org/10.1071/MF09140>
- Janáč M., Ondračková M., Jurajda P., Valová Z. & Reichard M. (2010). Flood duration determines the reproduction success of fish in artificial oxbows in a floodplain of a potamal river. *Ecology of Freshwater Fish* **19**, 644–655. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00449.x>
- Mims M.C. & Olden J.D. (2012). Life history theory predicts fish assemblage response to hydrologic regimes. *Ecology* **93**, 35–45. <https://doi.org/10.1890/11-0370.1>
- Miyazono S., Aycock J.N., Miranda L.E. & Tietjen T.E. (2010). Assemblage patterns of fish functional groups relative to habitat connectivity and conditions in floodplain lakes. *Ecology of Freshwater Fish* **19**, 578–585. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00438.x>
- Morat F., Gibert P., Reynaud N., Testi B., Favriou P., Raymond V., et al. (2018). Spatial distribution, total length frequencies and otolith morphometry as tools to analyse the effects of a flash flood on populations of roach (*Rutilus rutilus*). *Ecology of Freshwater Fish* **27**, 421–432. <https://doi.org/10.1111/eff.12357>
- Piffady J., Souchon Y., Capra H. & Parent E. (2010). Quantifying the effects of temperature and flow regimes on 0+ cyprinid fish abundance in the upper Rhone River using Bayesian hierarchical modelling. *Freshwater Biology*, **55**, 2359–2374. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02453.x>
- Poizat G. & Crivelli A.J. (1997). Use of seasonally flooded marshes by fish in a Mediterranean wetland: timing and demographic consequences. *Journal of Fish Biology* **51**, 106–119. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb02517.x>
- Pont D., Allardi J., Belliard J., Boet P., Carrel G., Changeux T., et al. (1995). Stratégies démographiques des poissons des rivières françaises: premiers résultats. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 113–119. <https://doi.org/10.1051/kmae:1995013>
- Syrjala S.E. (1996). A Statistical Test for a Difference between the Spatial Distributions of Two Populations. *Ecology* **77**, 75–80. <https://doi.org/10.2307/2265656>
- Thorsteinson L.K. & Love M.S. (2016). Alaska Arctic marine fish ecology catalog: U.S. Geological Survey Scientific Investigations Report 2016-5038. U.S. Geological Survey, Reston, VA.
- Volcan M.V. & Guadagnin D.L. (2020). Annual and non-annual fish assemblages respond differently to environmental and spatiotemporal variations of temporary wetlands from southern Brazil. *Freshwater Biology* **65**, 2023–2036. <https://doi.org/10.1111/fwb.13589>
- Winemiller K. & Rose K. (1992). Patterns of Life-History Diversification in North American Fishes: implications for Population Regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**, 2196–2218. <https://doi.org/10.1139/f92-242>
- Winemiller K.O. (2011). Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. <https://doi.org/10.1139/f05-040>

## 2. Dynamique des populations d'écrevisses de Louisiane et influence des conditions environnementales

Les résultats de cette section s'inspirent largement d'un article récemment accepté dans un journal international à comité de lecture (Mauchamp *et al.*, 2025, Aquatic Invasions).

### 2.1 Problématique

Les invasions biologiques sont actuellement reconnues comme l'une des menaces majeures pour la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes à l'échelle mondiale (Simberloff *et al.*, 2013 ; Bellard *et al.*, 2016). Comparativement à d'autres sujets sur les invasions biologiques, l'étude de la dynamique de population à long terme des espèces invasives (*sensu* Haubrock *et al.*, 2022) est étonnamment peu documentée. Pourtant, une telle connaissance est essentielle pour la gestion des invasions (Haubrock *et al.*, 2023). L'abondance des populations d'espèces invasives peut fortement varier au fil du temps (Simberloff et Gibbons, 2004 ; Sandström *et al.*, 2014 ; Cooling et Hoffmann, 2015 ; Ewers *et al.*, 2023) en raison de processus densité-dépendants ou bien, inversement, indépendants de la densité des individus (Hui et Richardson, 2017). Par conséquent, tenter de coupler des données démographiques avec des facteurs environnementaux peut fournir une compréhension des dynamiques des invasions biologiques, et ainsi fournir des enseignements utiles pour leur gestion (Clavero et Villero, 2014 ; Guareschi *et al.*, 2021). Cependant, dans le cas de populations d'espèces invasives dites non à équilibre (notamment dans le cas d'espèces récemment introduites ; Lester et Gruber, 2016 ; Strayer *et al.*, 2017 ; Wasson *et al.*, 2020 ; Pintar *et al.*, 2023), il peut être difficile d'expliquer la variation des abondances en lien aux conditions environnementales (Pili *et al.*, 2020). De plus, l'étude de l'influence des facteurs environnementaux nécessite des séries temporelles relativement longues en raison d'effets parfois décalés dans le temps (Sandlund *et al.*, 1999).

Les écosystèmes d'eau douce sont particulièrement impactés par les invasions biologiques (Ervin *et al.*, 2006 ; Lázaro-Lobo et Ervin, 2021), notamment par les écrevisses invasives, considérées comme étant parmi les espèces aquatiques invasives les plus répandues et nuisibles à l'échelle mondiale (Gherardi, 2006 ; Savini *et al.*, 2010 ; Lodge *et al.*, 2012 ; Twardochleb *et al.*, 2013). En Europe, les écosystèmes dulçaquicoles ont été largement colonisées par l'écrevisse rouge de Louisiane (*Procambarus clarkii*, Girard 1852), historiquement en Espagne [au cours des années 1970 (Gherardi *et al.*, 1999 ; Gherardi, 2006)] puis à travers toute l'Europe (Kouba *et al.*, 2014). En France, l'espèce a été introduite en 1974 et est aujourd'hui largement répandue dans tout le pays [voir l'historique détaillé de l'invasion, pays par pays, dans Oficialdegui *et al.* (2020)]. La dynamique d'invasion de cette espèce est généralement expliquée par sa grande tolérance à une large gamme d'environnements (Njström, 2002) et également par des introductions intentionnelles ou accidentelles facilitant son expansion (Banha et Anastácio, 2015 ; Oficialdegui *et al.*, 2020). Ses impacts sur les écosystèmes, la biodiversité et la santé humaine ont été largement documentés (Rodríguez *et al.*, 2005 ; Siesa *et al.*, 2014 ; Souty-Grosset *et al.*, 2016 ; Watanabe et Ohba, 2022).

Certaines études ont examiné les relations entre les fluctuations naturelles de l'abondance de l'écrevisse de Louisiane et les conditions environnementales (notamment le régime de l'eau, la physico-chimie de l'eau et les caractéristiques de l'habitat) dans une diversité de milieux (voir la revue non exhaustive dans le Tableau 3). En comparaison, l'influence de facteurs biotiques (notamment les

prédateurs) sur les fluctuations naturelles d'abondance d'écrevisse de Louisiane reste peu étudiée (Tableau 3) bien que de nombreux prédateurs soient connus (oiseaux, mammifères, reptiles et poissons ; Correia, 2006 ; Aquiloni *et al.*, 2010 ; Tablado *et al.*, 2010 ; Reynolds, 2011). Cette revue bibliographique met en évidence, d'une part, la prédominance des études de courte durée, et, d'autre part, le fait que de nombreux facteurs environnementaux ont souvent été considérés indépendamment dans divers contextes et histoires d'invasion (de quelques années à 80 ans dans les études spécifiées). Ces limites ont possiblement empêché de tirer des conclusions claires sur les principaux facteurs responsables des fluctuations naturelles de l'abondance d'écrevisse de Louisiane sur le long terme. Plus précisément, aucun effet indiscutable des facteurs environnementaux sur l'abondance de l'écrevisse de Louisiane n'a été observé jusque-là dans les différentes études (Tableau 3). De plus, le temps écoulé depuis l'introduction influence l'étendue de l'expansion de l'écrevisse de Louisiane [voir Tréguier *et al.* (2018)] et est susceptible d'obscurcir les effets éventuels des facteurs environnementaux sur son abondance. En outre, étant donné que l'écrevisse de Louisiane est une espèce à stratégie de type « r » (Souty-Grosset *et al.*, 2016 ; Huner, 2002), des changements démographiques rapides peuvent avoir lieu dans des environnements changeants, ce qui ne peut pas être détecté à l'aide d'études portant sur une seule année. Enfin, les écrevisses juvéniles et adultes peuvent éventuellement répondre différemment aux facteurs environnementaux et biotiques en réponse à des besoins nutritionnels spécifiques à chaque stade de vie (Correia, 2003 ; Alcorlo et Baltanás, 2013). Il semble donc important d'explorer les variations d'abondance des deux stades de vie séparément, ce qui n'a rarement été fait jusqu'à présent (Tableau 3).

Nous avons donc cherché à résoudre certaines des limites évoquées ci-dessus en utilisant une série temporelle d'abondances d'écrevisses de Louisiane portant sur 7 ans, couplée à des données environnementales et biotiques collectées dans des canaux du Marais poitevin envahi par l'espèce depuis 10 à 20 ans. Nous avons donc étudié les variations inter-annuelles des abondances locales d'écrevisses juvéniles et adultes, en nous basant sur des données de fréquence de taille d'écrevisses acquises en routine (comme c'est souvent le cas dans d'autres territoires), en tentant d'identifier des liens avec certains facteurs environnementaux connus pour être d'une grande importance dans le fonctionnement de ce type de marais fortement anthropisé (Mauchamp *et al.*, 2021 et références citées). En identifiant les facteurs expliquant les variations d'abondance d'écrevisses, nous souhaitons fournir des leviers de gestion pour contrôler les populations d'écrevisses. En particulier, nous nous sommes concentrés sur le régime de l'eau (c'est-à-dire les variations temporelles des niveaux d'eau) dans les réseaux de canaux du marais. Nous nous attendions à ce que le régime de l'eau, et notamment l'intermittence de l'eau dans les canaux, ait un impact négatif sur l'abondance des écrevisses, comme cela a été observé dans Meineri *et al.* (2014). Lorsque les prairies adjacentes aux canaux sont inondées au printemps, elles peuvent être utilisées comme zone de nourricerie par les écrevisses (Meineri *et al.*, 2014). Par conséquent, une longue période d'inondation printanière des prairies devrait favoriser des fortes abondances d'écrevisses dans les canaux. Nous nous attendions également à ce que la densité des canaux autour de chaque canal étudié influence la dynamique des populations d'écrevisses, car certains canaux peuvent constituer des refuges ou des habitats sources pour les écrevisses lorsque les conditions environnementales se détériorent dans les canaux étudiés (notamment pendant les épisodes d'assec). Nous avons également exploré l'influence possible de facteurs liés à la physico-chimie de l'eau, aux caractéristiques des canaux (principalement la végétation aquatique et riparienne), et à la biomasse des poissons carnivores dans chaque canal.

**Tableau 3.** Revue bibliographique non exhaustive des effets (sens de l'effet : +, - ou 0) de variables environnementales (hydrologie, qualité de l'eau, habitat et variable biotique) sur l'abondance d'écrevisses adultes (nombre ou biomasse). Le temps écoulé depuis l'invasion, la durée de l'étude et les habitats considérés sont précisés. Une étude est citée à plusieurs reprises lorsque sont considérées plusieurs variables environnementales.

Environmental variables		Sens de l'effet	Temps depuis l'invasion (année)	Durée de l'étude (année)	Habitats	Référence
Hydrologie	Hydropériode	+	30	1	Canal, marais, rizière, rivière	Alcorlo et al. 2005
	Hydropériode	+	20	1	Canal, marais, rizière, mare temporaire	Meineri et al. 2014
	Hydropériode	-	20	1	Canal, marais, rizière, mare temporaire	Meineri et al. 2014
	Niveau d'eau	-	3	2	Marais, lac	Donato et al. 2018
	Niveau d'eau	-	15	1	Canal, rivière	Gavioli et al. 2018
	Niveau d'eau	+	NA	2	Rizière, canal	Zhou et al. 2023
	Débit	-	15	1	Canal, rivière	Gavioli et al. 2018
	Débit	0	25	4	Rivière	Sousa et al. 2013
	Chlorophylle a	+	15	1	Canal, rivière	Gavioli et al. 2018
	Matère organique dissoute	+	30	1	Canal, marais, rizière, rivière	Alcorlo et al. 2005
Physico-chimie	Matières dissoutes	0	30	1	Canal, marais, rizière, rivière	Alcorlo et al. 2005
	Matières dissoutes	0	15	1	Canal, rivière	Gavioli et al. 2018
	Teneur en oxygène dissous	-	NA	3	Lac	Yuyu et al. 2022
	Teneur en oxygène dissous	-	15	1	Canal, rivière	Gavioli et al. 2018
	pH	0	30	1	Canal, marais, rizière, rivière	Alcorlo et al. 2005
	pH	+	NA	3	Lac	Yuyu et al. 2022
	Redox	-	NA	3	Lac	Yuyu et al. 2022
	Salinité	0	30	1	Canal, marais, rizière, rivière	Alcorlo et al. 2005
	Salinité	0	80	1	Mare	Kobayashi et al. 2018
	Salinité	-	20	1	Canal, marais, rizière, mare temporaire	Meineri et al. 2014
	Salinité	0	25	4	Rivière	Sousa et al. 2013
	Température	+	30	1	Canal, marais, rizière, rivière	Alcorlo et al. 2005
	Température	0	3	2	Lac	Donato et al. 2018
	Température	+	25	4	Rivière	Sousa et al. 2013
	Température	+	NA	3	Lac	Yuyu et al. 2022
	Total N et P	+	NA	3	Lac	Yuyu et al. 2022
	Turbidité	0	15	1	Canal, rivière	Gavioli et al. 2018
	Turbidité	-	NA	3	Lac	Yuyu et al. 2022
	Turbidité	0	NA	2	Rizière, canal	Zhou et al. 2023
	Habitat features	Végétation aquatique	0	80	1	Mare
Végétation rivulaire		+	3	2	Marais, lac	Donato et al. 2018
Végétation rivulaire		+	15	1	Canal, rivière	Gavioli et al. 2018
Apport en litière		+	80	1	Mare	Kobayashi et al. 2018
Substrat		+	3	2	Marais, lac	Donato et al. 2018
Substrat		0	15	1	Canal, rivière	Gavioli et al. 2018
Taille d'habitat		-	80	1	Mare	Kobayashi et al. 2018
Variable biotique	Présence de poissons	-	15	1	Canal, rivière	Gavioli et al. 2018

## 2.2 Échantillonnage des écrevisses

Les écrevisses ont été échantillonnées dans un canal de section moyenne (4–10 m de large et 0,30–1,00 m de profondeur) typique du réseau local de canaux, dans les 11 secteurs retenus dans le programme de suivi de la biodiversité (Figure 5). Les écrevisses ont été échantillonnées une fois par an pendant 7 années consécutives (2015-2021), lors du pic annuel d'activité des écrevisses, aux environs de la mi-juin [voir aussi Paillisson *et al.* (2012) ; Meineri *et al.* (2014)]. Aucun événement météorologique extrême ne s'est produit pendant l'échantillonnage, ni dans les jours qui ont précédé, en particulier, des vagues de chaleur ou des fortes précipitations susceptibles d'affecter l'activité des écrevisses. L'échantillonnage a été effectué à l'aide de 25 pièges grillagés sans appât (caractéristiques : longueur × largeur × hauteur : 50 × 29 × 21 cm, maille de 5,5 mm avec deux entrées latérales coniques, diamètre d'ouverture intérieure de 4 cm), installés tous les 10 m en rive pendant 24 heures [protocole similaire à celui utilisé dans Paillisson *et al.* (2012); Meineri *et al.* (2014)]. L'utilisation de ce type de piège sans appât limite le risque que les captures soient biaisées par la taille et le sexe des écrevisses, contrairement à d'autres types de pièges (Frutiger et Müller 2002 ; Paillisson *et al.* 2011). De plus, le piégeage a été limité à une période de 24 heures car, au-delà, sont observées 1/ une diminution de

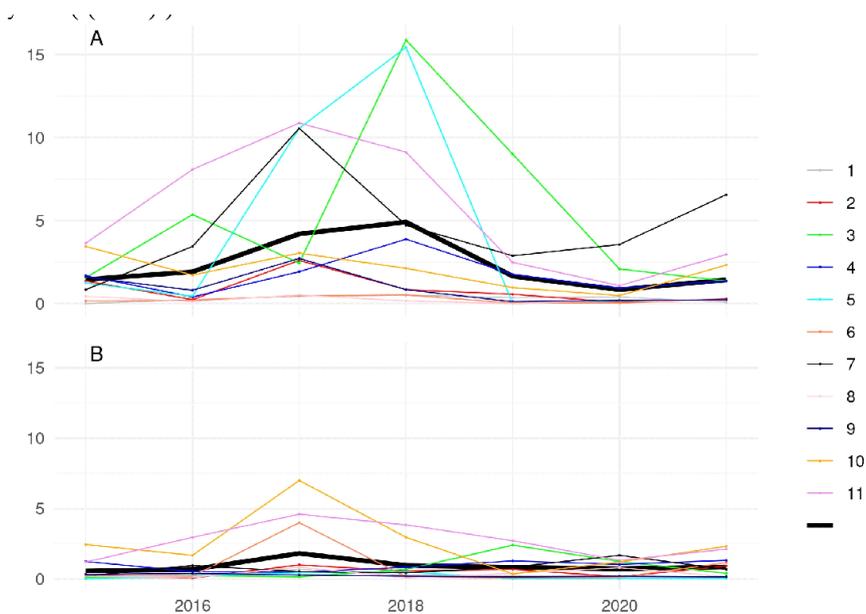
l'efficacité, par unité de temps, du piégeage (comportement d'évitement des congénères déjà capturés) par un facteur 3 à 4 selon Paillisson *et al.* (2012), et, 2/ une sous-estimation significative de l'abondance des juvéniles (cannibalisme à l'intérieur des pièges, Paillisson *et al.* 2012). Grâce à ces précautions, nos données traduisent vraisemblablement assez fidèlement les abondances d'écrevisses dans les canaux. Tous les individus ont été collectés conformément à la réglementation française et euthanasiés par congélation. Au laboratoire, les écrevisses décongelées ont été sexées par inspection de la première paire de pléopodes et mesurées au millimètre près, de l'extrémité du rostre à l'extrémité du telson (longueur totale du corps) de façon à distinguer les juvéniles des adultes (voir ci-dessous et en Annexe). Les captures ont ensuite été exprimées en capture par unité d'effort (CPUE), c'est-à-dire en nombre de juvéniles et d'adultes par piège et par 24 heures.



*Figure 5. Exemples de canaux dont les populations d'écrevisse ont été étudiées de 2015 à 2021 (photos @ Aquascop)*

### 2.3 Variations d'abondances des écrevisses au fil du temps et liens aux variables environnementales

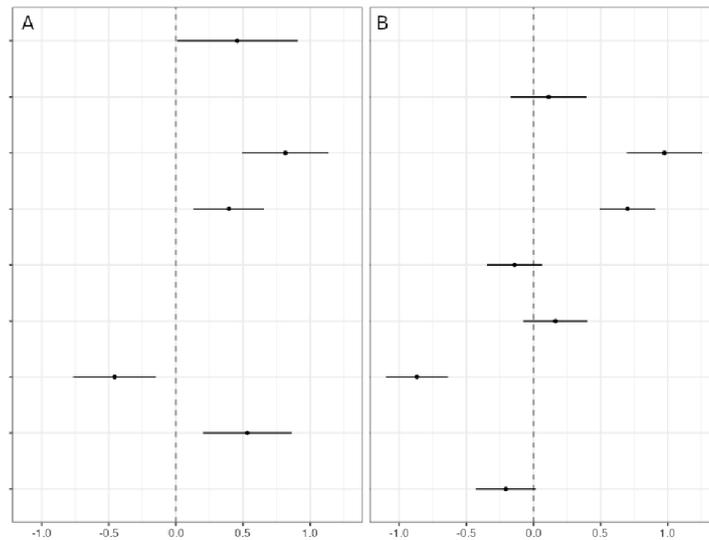
L'abondance des juvéniles et des adultes est variable entre canaux et au fil du temps, mais sans qu'une tendance globale se dégage (Figure 6A, B ; valeurs moyennes  $\pm$  écarts-types dans le Tableau 4 en Annexe). Les juvéniles prédominent (70,7 %, n = 6 272 individus, Figure 6A). Les plus grandes variations d'abondance entre années sont observées dans 5 des 11 canaux (secteurs 3, 5, 7, 10 et 11 selon les stades de vie). L'abondance varie jusqu'à dix et six fois entre années pour les juvéniles et les adultes, respectivement (Figure 6A, B). L'abondance des écrevisses est parfois très faible localement ; par exemple, seulement un adulte a été capturé dans le canal 1 en 2015, et aucun dans le canal 5 en 2019.



**Figure 6.** Variations d'abondance d'écrevisses dans les 11 canaux (un par secteur) exprimée en capture par unité d'effort (CPUE, nombre d'écrevisses par piège et par 24h) durant le pic saisonnier annuel sur la période 2015-2021: A) juvéniles, B) adultes. Les lignes noires représentent les valeurs moyennes sur tous les canaux.

Aucune autocorrélation temporelle de l'abondance des écrevisses n'a été trouvée dans aucun canal, quel que soit le décalage temporel et le stade de vie. De plus, aucune corrélation significative n'a été trouvée entre l'abondance des adultes d'une année et celle des juvéniles l'année précédente ou l'année suivante.

Les variations d'abondance des écrevisses sont systématiquement liées à trois caractéristiques de l'habitat, à la fois pour les juvéniles et les adultes : les écrevisses sont plus abondantes dans les canaux comportant des rives fortement végétalisées [tant pour la ripisylve (estimateur  $\pm$  intervalle de confiance à 95 % :  $0,82 \pm 0,32$  pour les juvéniles et  $0,96 \pm 0,28$  pour les adultes) que pour la végétation herbacée ( $0,39 \pm 0,26$  pour les juvéniles et  $0,70 \pm 0,21$  pour les adultes, Figure 7A, B)] et moins abondantes lorsque les canaux font partie d'un réseau dense de canaux ( $-0,46 \pm 0,31$  et  $-0,85 \pm 0,23$  pour les juvéniles et les adultes, respectivement, Figure 7A, B). De plus, les variations d'abondance des juvéniles sont positivement liées à la conductivité de l'eau ( $0,53 \pm 0,33$ , Figure 7A). Un seul paramètre du régime de l'eau s'avère lié aux abondances d'écrevisses : la durée de sécheresse des canaux a un effet positif sur l'abondance des juvéniles ( $0,46 \pm 0,44$ , Figure 47A). Le recouvrement en végétation aquatique et la biomasse des poissons carnivores n'expliquent pas les variations d'abondance des écrevisses pour les deux stades de vie. Les variables environnementales significatives expliquent au total 54 % et 57 % des variations des abondances de juvéniles et d'adultes, respectivement.



**Figure 7.** Effets des variables environnementales (estimateurs accompagnés de leur intervalle de confiance à 95%) sur l'abondance d'écrevisses de Louisiane des canaux : A) juvéniles ( $R^2_m = 0,54$ ), B) adultes ( $R^2_m = 0,57$ ). Les estimateurs moyens ont été calculés à partir de la sélection de modèles avec un  $\Delta AICc < 2$ . La relation entre chaque prédicteur et l'abondance d'écrevisses est considérée significative lorsque l'intervalle de confiance de l'estimateur n'inclut pas zéro. Aucun estimateur n'est fourni pour les variables non retenues dans la sélection de modèles avec un  $\Delta AICc < 2$ .

## 2.4 Bilan

L'abondance des écrevisses a varié au fil du temps, tout particulièrement dans certains canaux. En aucun cas, l'abondance n'a augmenté de façon continue au fil des années, suggérant que la phase de "boom" classique après l'introduction a déjà été atteinte (Strayer *et al.* 2017). Les abondances d'écrevisses se situent globalement dans la même fourchette de valeurs que celles trouvées dans un autre marais rétro-littoral, les marais de Brière, colonisée depuis 30 ans (Bélouard *et al.* 2019). Aucun cas d'extinction locale (durable) de population n'a été observé dans le Marais poitevin (malgré l'absence d'écrevisses constatée à une occasion dans un canal et des abondances occasionnellement faibles dans d'autres canaux). Tout ceci suggère que les populations d'écrevisses sont dans la phase dite "de persistante et, comparativement, bien offensive" qui se caractérise par une absence de tendance spécifique sur le long terme (Strayer *et al.* 2017). Différents scénarios de tendances à long terme ont été documentés chez l'écrevisse de Louisiane dans des régions d'Europe allant de l'absence de tendance (Sousa *et al.* 2013, cette étude), à des tendances positives (Soto *et al.* 2023), ou, à l'inverse des tendances négatives (Bélouard *et al.* 2019 ; Soto *et al.* 2023). Bélouard *et al.* (2019) ont même observé une diminution globale des abondances d'écrevisses de Louisiane dans des mares, avec quelques cas avérés d'extinction locale de population (communication personnelle). Nous suggérons que la densité particulièrement élevée du réseau de canaux dans le Marais poitevin (11,9 km par km<sup>2</sup> dans notre zone d'étude spécifique) pourrait faciliter la recolonisation locale des canaux à partir de sources d'écrevisses proches (voir aussi ci-dessous), puisque aucun effondrement prolongé de population locale n'a été enregistré.

De plus, la haute proportion de juvéniles observée dans tous les canaux est en accord avec ce qui est rapporté dans la littérature (Anastácio et Marques 1995 ; Scalici et Gherardi 2007 ; Paillisson 2012) et reflète le potentiel reproductif élevé de l'espèce (Huner 2002). Cependant, dans certaines populations (par exemple Scalici *et al.* 2010), la présence d'adultes est plus élevée, mais les données dans la littérature sont souvent biaisées par les pièges utilisés, qui sont très souvent sélectifs, favorisant la capture de grands individus.

Contrairement à nos attentes, les variations d'abondance des deux stades de vie d'écrevisses sont faiblement associées aux conditions hydrologiques, avec seulement un effet positif de la durée d'assec des canaux sur l'abondance des juvéniles. L'abondance des écrevisses n'est pas plus élevée lorsque les prairies adjacentes sont inondées pendant de longues périodes, bien que des résultats opposés aient été rapportés, par exemple, dans Paillisson *et al.* (2011) et Meineri *et al.* (2014) ; les habitats temporairement inondés étant pourtant attractifs pour les juvéniles d'écrevisses. Gavioli *et al.* (2018) ont montré que des niveaux d'eau élevés avaient un effet négatif sur la taille des populations d'écrevisse de Louisiane (adultes), et ce, dans une large gamme d'habitats (de canaux lenticques à des rivières). Ici, comme dans la plupart des études (Tableau 3), aucun résultat comparable n'a été trouvé. Il est possible que l'ampleur des variations de conditions hydrologiques n'ait pas été suffisamment grande pour influencer l'abondance des écrevisses, dans le Marais poitevin ou dans la plupart des études répertoriées (Tableau 3). Nous avons également interprété l'absence d'effet des conditions hydrologique comme une conséquence de la capacité des écrevisses à s'adapter à des conditions environnementales détériorées (par exemple, les épisodes d'assec) en se réfugiant dans des terriers (Huner et Barr 1991 ; Njström 2002) ou en se déplaçant temporairement vers des habitats voisins plus favorables (Fonteneau et Paillisson 2014). D'autres investigations sont nécessaires pour explorer ces hypothèses.

Les écrevisses juvéniles et adultes sont plus abondantes à la fois dans les canaux aux berges densément végétalisées et dans les secteurs composés d'un réseau de canaux moins dense. Les berges densément végétalisées fournissent principalement des refuges pour les écrevisses (notamment des racines d'arbres et des amas de débris ligneux) contre les prédateurs (Holdich *et al.* 2006) et aussi des ressources alimentaires (apport de matière végétale en décomposition ; Kobayashi *et al.* 2011). En ce qui concerne la végétation aquatique, elle est censée être attractive pour les écrevisses, mais il est aussi bien documenté que les écrevisses impactent la végétation aquatique (consommation, bioturbation ; Rodríguez *et al.* 2005 ; Twardochleb *et al.* 2013). Aucune relation semblable n'a été trouvée dans notre étude (lien négatif) contrairement à d'autres études (Tableau 3), ce qui suggère que les abondances d'écrevisses sont vraisemblablement trop faibles pour impacter significativement le recouvrement végétal des canaux. Il se peut aussi que les espèces végétales dominantes (*Elodea canadensis*, *E. nutalii*, *Stuckenia pectinata* et *Ceratophyllum demersum* ; Mauchamp *et al.* 2021) aient la capacité de repousser efficacement après avoir été consommées par les écrevisses (Hessen *et al.* 2004). Une troisième hypothèse pourrait être que les épisodes annuels d'assec ne permettent pas aux écrevisses de constituer de grandes populations, limitant ainsi leur impact sur les plantes aquatiques, tandis que, simultanément, les périodes d'assec favorisent la végétation aquatique (en particulier les espèces amphibies) comme le montre Mauchamp *et al.* (2021) dans les mêmes canaux.

La relation négative que nous avons trouvée entre l'abondance des écrevisses et la densité des canaux pourrait être interprétée comme un effet de dilution de l'abondance des écrevisses avec

l'augmentation de la disponibilité des habitats aquatiques. Dans un réseau dense de canaux, les écrevisses peuvent aisément échapper aux conditions défavorables – assec – et, inversement, (ré)coloniser les canaux après assec. Parallèlement, la continuité aquatique entre les canaux est fréquemment entravée par des barrages artificiels et des assecs ponctuels (observations de terrain), ce qui suggère que la relation entre densité et connectivité des canaux n'est peut-être pas évidente. Des investigations supplémentaires sont clairement nécessaires pour mieux interpréter la relation entre l'abondance des écrevisses et la densité des canaux.

Enfin, l'absence d'effet de la conductivité de l'eau sur les écrevisses adultes était attendue puisque les valeurs observées étaient principalement en dessous du seuil de tolérance connu (Kang et King 2012 ; Meineri *et al.* 2014 ; Palmas *et al.* 2019 ; Dörr *et al.* 2020). Cependant, les juvéniles sont plus abondantes dans les canaux ayant une conductivité de l'eau plus élevée et cela reste inexpliqué, car les juvéniles ont une tolérance à la salinité de l'eau plus faible que celle des adultes (5 g L<sup>-1</sup> contre 10 g L<sup>-1</sup> ; Paillisson *et al.* 2012 ; Meineri *et al.* 2014).

Comme indiqué ci-dessus, le premier défi de cette étude a été de fournir des données à long terme robustes sur la structure des populations locales d'écrevisses dans des canaux basées sur un échantillonnage unique par an. Le second objectif a été d'identifier les facteurs environnementaux influençant l'abondance des écrevisses, certains étant calculés sur une base annuelle. À cet effet, les échantillonnages ont été effectués lors du pic annuel d'activité des écrevisses au printemps (voir également Meineri *et al.* 2014). À cette période de l'année, les habitats temporaires adjacents sont asséchés et les écrevisses se sont, en général, repliées dans les canaux, ce qui correspond aux conditions les plus appropriées pour fournir une vue d'ensemble des populations d'écrevisses dans les canaux. De plus, une grande attention a été portée à limiter les biais de piégeage, bien que nous ne puissions exclure de potentiels facteurs confondants à court terme (par exemple, les conditions météorologiques) susceptibles d'influencer l'activité des écrevisses. Dans tous les cas, le protocole d'échantillonnage a été cohérent et équivalent au sein de chaque série temporelle, ce qui nous a permis de comparer les tendances spatio-temporelles des abondances d'écrevisses de Louisiane entre canaux. Par conséquent, les facteurs environnementaux ont expliqué une part significative des variations d'abondance d'écrevisses juvéniles et adultes au cours des années et sont donc fiables et robustes. Pour toutes ces raisons, les résultats auxquels nous sommes parvenus proviennent de jeux de données cohérents. Une amélioration potentielle consisterait à prendre en compte des facteurs biotiques supplémentaires, notamment les ressources alimentaires auxquelles les écrevisses sont susceptibles d'être sensibles ; cependant, ces informations sont difficiles à acquérir, ce qui explique leur rareté même dans les études sur de courtes durées. Enfin, considérer le statut de maturation sexuelle des écrevisses de Louisiane plutôt que leur taille corporelle serait une perspective intéressante, car la taille à la maturité est très variable ; elle peut être influencée par les conditions environnementales (Anastácio et Marques 1995 ; Huner 2002) et peut, à son tour, impacter la dynamique des populations d'écrevisses.

## 2.5 Conclusions et recommandations de gestion

Il existe un large consensus au sein de la communauté scientifique sur la nécessité de comprendre comment les espèces invasives sont influencées par les conditions environnementales afin de prédire leur dynamique de population (Simberloff *et al.* 2013). Cependant, comme le rapportent Solo *et al.* (2023), les données de surveillance à long terme sur les écrevisses invasives (à la fois sur les écrevisses elles-mêmes et sur les données environnementales) font défaut, ce qui empêche des analyses spatio-temporelles approfondies de leur dynamique de population. Les conclusions de notre étude basée sur des séries temporelles renforcent certaines des conclusions issues d'études conduites sur une courte échelle de temps. En particulier, une grande partie de la variation d'abondance des écrevisses que nous avons observée est faiblement expliquée par les conditions de l'eau (assecs temporaires) dans les canaux – du moins dans la gamme de valeurs testées –, tandis qu'elle est positivement liée à la végétation rivulaire et négativement associée à la densité des canaux. La biomasse des poissons carnivores n'explique pas l'abondance des écrevisses. Étudier d'autres paramètres démographiques comme les taux de croissance et de mortalité des populations à l'aide de données de taille des individus collectées plus fréquemment (au cours d'une même année) et les relier aux conditions environnementales fournirait des informations supplémentaires précieuses, mais cela reste un défi important lors des études sur le long terme.

Une application directe de notre étude consiste à fournir des recommandations aux gestionnaires pour limiter les populations d'écrevisses de Louisiane, bien que la gestion des invasions biologiques soit une tâche complexe (Simberloff *et al.* 2013). La gestion de la végétation rivulaire des canaux serait un levier intéressant pour diminuer les zones de refuge des écrevisses contre les prédateurs et aussi les ressources alimentaires. Cependant, cela entraînerait probablement des effets négatifs indésirables sur d'autres organismes aquatiques, comme l'ont montré d'autres études (Mauchamp *et al.* 2021 ; Crabot *et al.* 2022, 2023). Une option alternative de gestion serait de cibler des actions de gestion sur de petites populations. Les actions de contrôle classiques, notamment la récolte comme décrit par Freeman *et al.* (2010) et Gherardi *et al.* (2011), peuvent réduire de manière significative l'abondance des écrevisses dans de petits habitats plus ou moins isolés. Le défi dans notre zone d'étude est de limiter l'abondance des écrevisses dans les habitats aquatiques connectés. Cela signifie qu'il serait nécessaire de limiter la dispersion des écrevisses en utilisant des barrières physiques parallèlement à des opérations de contrôle (Coignet *et al.* 2012 ; Reisinger *et al.* 2024). Cependant, ces actions de gestion sont très chronophages et ne peuvent pas être menées à long terme (Strayer *et al.* 2017). Plus généralement, toute action de gestion visant à maintenir ou à accroître la biodiversité locale devrait rendre les écosystèmes plus résistants aux espèces invasives. Enfin, nous encourageons la réalisation d'études à long terme sur les écrevisses de Louisiane (ainsi que sur les facteurs environnementaux et biotiques) dans une diversité d'écosystèmes aquatiques afin de mieux comprendre leur dynamique de population (voir Soto *et al.* (2023) dans le cas de rivières en Europe).

## 2.6 Annexe

### Distribution des classes de tailles des écrevisses et abondances dans les canaux au cours des années

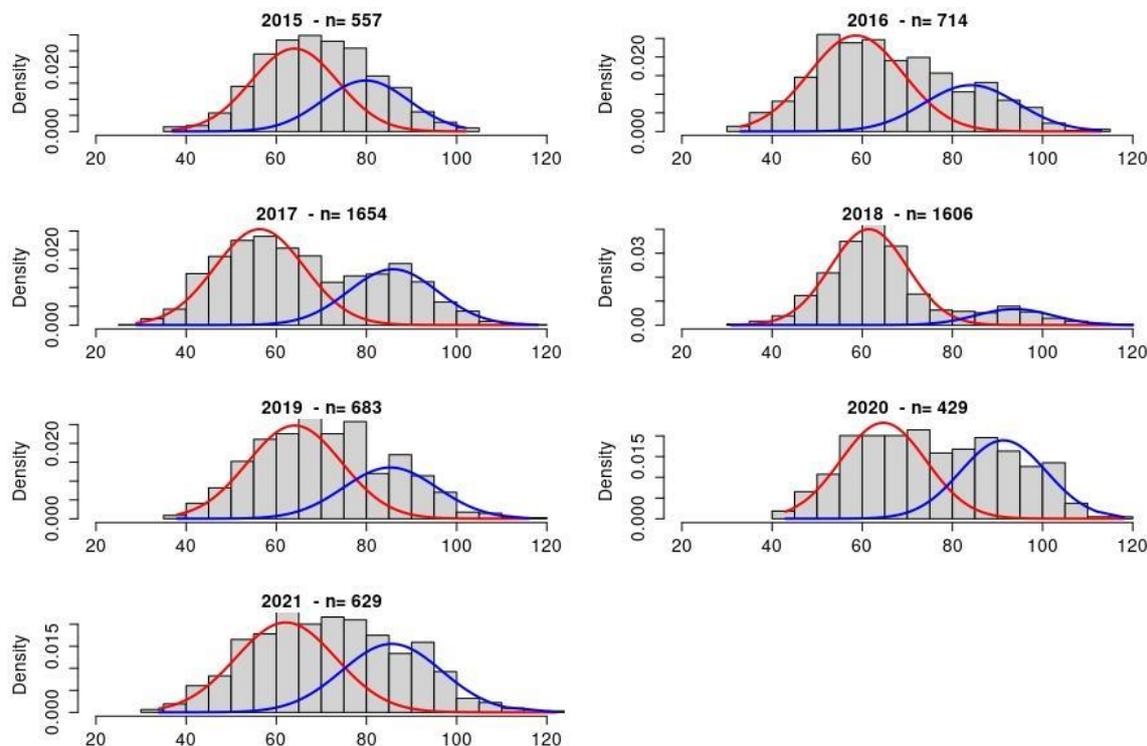


Figure 8. Distributions des classes de tailles des deux stades de vie (juvéniles et adultes) issues d'une procédure de décomposition polymodale. En rouge : les juvéniles, en bleu : les adultes. Les variations de tailles des deux classes d'âge entre années sont limitées. Sur toutes les données combinées, la limite de taille entre les deux âges est de 78 mm (données non représentées ici). Ce seuil a été utilisé pour calculer les captures par unité d'effort des stades de vie dans chaque canal sur toute la durée de l'étude.

Tableau 4. Abondances d'écrevisses dans les canaux au cours des années

A (juvéniles)							
Canal	Capture par unité d'effort (nombre d'écrevisses par piège et par 24h)						
	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
1	0	0,24 (0,52)	0,44 (0,51)	0,52 (0,82)	0,36 (0,57)	0,40 (0,76)	0,08 (0,28)
2	1,36 (1,82)	0,24 (0,44)	2,60 (1,98)	0,84 (0,99)	0,56 (0,58)	0,08 (0,28)	0,28 (0,84)
3	1,56 (1,33)	5,36 (4,47)	2,44 (1,94)	15,88 (6,51)	9,00 (3,63)	2,08 (1,22)	1,36 (1,60)
4	1,68 (2,59)	0,40 (0,71)	1,92 (1,35)	3,88 (3,98)	1,76 (1,42)	0,92 (1,04)	1,36 (1,35)
5	1,24 (1,39)	0,44 (0,77)	10,56 (4,47)	15,44 (3,72)	0	0,16 (0,47)	0,20 (0,71)
6	0,16 (0,37)	0,20 (0,58)	0,48 (0,77)	0,52 (0,71)	0,04 (0,20)	0,04 (0,20)	0,24 (0,52)
7	0,84 (1,03)	3,44 (2,62)	10,56 (7,61)	4,72 (1,72)	2,88 (2,64)	3,56 (3,45)	6,56 (3,61)
8	0,44 (0,82)	0,12 (0,33)	0,52 (0,77)	0,16 (0,47)	0	0,20 (0,65)	0,16 (0,37)
9	1,60 (0,96)	0,80 (0,76)	2,72 (2,21)	0,84 (0,37)	0,12 (0,33)	0,20 (0,50)	0,24 (0,44)
10	3,44 (3,65)	1,72 (1,40)	3,04 (2,68)	2,12 (1,72)	0,96 (0,79)	0,48 (0,77)	2,32 (1,46)
11	3,64 (2,18)	8,08 (3,65)	10,88 (6,53)	9,12 (5,75)	2,48 (1,98)	1,08 (1,00)	2,96 (2,46)

B (adultes)							
Canal	Capture par unité d'effort (nombre d'écrevisses par piège et par 24h)						
	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
1	0,04 (0,20)	0,12 (0,44)	0,68 (0,85)	0,28 (0,61)	0,24 (0,66)	0,16 (0,37)	0,12 (0,33)
2	0,32 (0,85)	0,08 (0,28)	1,00 (0,96)	0,56 (0,82)	0,68 (0,69)	0,16 (0,47)	0,92 (1,19)
3	0,12 (0,33)	0,24 (0,52)	0,16 (0,37)	0,68 (1,14)	2,40 (1,41)	1,24 (0,78)	0,40 (0,65)
4	1,24 (1,88)	0,52 (0,59)	0,48 (0,65)	0,84 (0,94)	1,28 (0,98)	1,04 (0,84)	1,32 (0,95)
5	0	0,20 (0,50)	0,44 (0,82)	0,52 (0,92)	0	0,04 (0,20)	0,04 (0,20)
6	0,24 (0,52)	0,20 (0,41)	4,00 (4,18)	0,16 (0,37)	0,08 (0,28)	0,12 (0,33)	1,16 (1,07)
7	0,20 (0,41)	0,96 (1,02)	0,52 (0,71)	0,44 (0,71)	0,84 (1,14)	1,68 (2,19)	0,68 (0,95)
8	0,20 (0,65)	0,12 (0,33)	0,84 (0,80)	0,08 (0,28)	0,40 (0,58)	0,80 (0,91)	0,16 (0,37)
9	0,32 (0,56)	0,40 (0,65)	0,28 (0,54)	0,20 (0,41)	0,16 (0,37)	0,20 (0,50)	0,16 (0,37)
10	2,44 (3,04)	1,68 (1,52)	7,00 (4,69)	2,96 (2,44)	0,36 (0,57)	1,20 (3,40)	2,32 (1,84)
11	1,20 (1,08)	2,96 (1,70)	4,60 (2,99)	3,84 (3,46)	2,72 (1,10)	1,32 (1,46)	2,12 (2,03)

## 2.7 Références

- Alcorlo P, Baltanás A (2013) The trophic ecology of the red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) in Mediterranean aquatic ecosystems: a stable isotope study. *Limnetica* 32: 121–138. <https://doi.org/10.23818/limn.32.12>
- Alcorlo P, Geiger W, Otero M (2009) Reproductive biology and life cycle of the invasive crayfish *Procambarus clarkii* (Crustacea: Decapoda) in diverse aquatic habitats of South-Western Spain: Implications for population control. *Fundamental and Applied Limnology* 173: 197–212. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2008/0173-0197>
- Anastácio PM and Marques JC (1995) Population biology and production of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard) in the lowae Mondegog river valley, Portugal. *Journal of Crustacean Biology* 15: 156–168. <https://doi.org/10.1163/193724095X00659>
- Aquiloni L, Brusconi S, Cecchinelli E, Tricarico E, Mazza G, Paglianti A, Gherardi F (2010) Biological control of invasive populations of crayfish: the European eel (*Anguilla anguilla*) as a predator of *Procambarus clarkii*. *Biological Invasions* 12: 3817–3824. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9774-z>
- Banha F, Anastácio PM (2015). Live bait capture and crayfish trapping as potential vectors for freshwater invasive fauna. *Limnologica – Ecology and Management of Inland Waters* 51: 63–69. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2014.12.006>
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bellard C, Cassey P, Blackburn TM (2016) Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters* 12: 20150623. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>
- Bélouard N, Paillisson J-M, Oger A, Besnard A-L, Petit EJ (2019) Genetic drift during the spread phase of a biological invasion. *Molecular Ecology* 28: 4375–4387. <https://doi.org/10.1111/mec.15238>
- Burnham K, Anderson D (2002) *Model Selection and Multimodel Inference. A practical Information-Theoretic Approach*. Springer Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 488 pp.
- Clavero M, Villero D (2014) Historical ecology and invasion biology: long-term distribution changes of introduced freshwater species. *Bioscience* 64: 145–153. <https://doi.org/10.1093/biosci/bit014>
- Coignet A, Pinet F, Souty-Grosset C (2012) Estimating population size of the red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) in fish-ponds (Brenne, Central France). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 406: 02. <https://doi.org/10.1051/kmae/2012019>
- Cooling M, Hoffmann BD (2015) Here today, gone tomorrow: declines and local extinctions of invasive ant populations in the absence of intervention. *Biological Invasions* 17: 3351–3357. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0963-7>
- Correia A (2003) Food choice by the introduced crayfish *Procambarus clarkii*. *Annales Zoologici Fennici* 40: 517.
- Correia AM (2006) Seasonal and interspecific evaluation of predation by mammals and birds on the introduced *red swamp crayfish Procambarus clarkii* (Crustacea, Cambaridae) in a freshwater marsh (Portugal). *Journal of Zoology* 255: 533–541. <https://doi.org/10.1017/s0952836901001625>
- Crabot J, Bergerot B, Bonis A, Gore O, Mauchamp A, Paillisson J-M (2023) Do highly anthropized hydrological conditions in marshes influence fish communities according to their life-history strategies? *River Research and Applications* 39: 1551–1577. <https://doi.org/10.1002/rra.4150>
- Crabot J, Mauchamp A, Bergerot B, Bonis A, Gore O, Rossignol N, Paillisson J-M (2022) How hydrology and landscape shape Odonata assemblages in marshlands crossed by ditches. *Freshwater Biology* 67: 1228–1241. <https://doi.org/10.1111/fwb.13913>
- Donato R, Rolland M, Favaro L, Ferrarese A, Pessani D, Ghia D (2018) Habitat use and population structure of the invasive red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in a protected area in northern Italy. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 419: 12. <https://doi.org/10.1051/kmae/2018002>
- Dörr AJM, Scalici M, Caldaroni B, Magara G, Scoparo M, Goretti E, Elia AC (2020) Salinity tolerance of the invasive red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852). *Hydrobiologia* 847: 2065–2081. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04231-z>
- Ervin G, Smothers M, Holly C, Anderson C, Linville J (2006) Relative importance of wetland type versus anthropogenic activities in determining site invasibility. *Biological Invasions* 8: 1425–1432. <https://doi.org/10.1007/s10530-006-0006-5>
- Ewers C, Normant-Saremba M, Keirsebelik H, Schoelynck J (2023) The temporal abundance-distribution relationship in a global invader sheds light on species distribution mechanisms. *Aquatic Invasions* 18: 179–197. <https://doi.org/10.3391/ai.2023.18.2.105548>
- Fonteneau F, Paillisson J (2014) Flux d'écrevisses de Louisiane et de poissons entre un lac et ses prairies inondables lors de la phase de décrue. *Aestuaria – Paroles des Marais Atlantiques, Premières rencontres françaises sur les écrevisses exotiques invasives. Actes du colloque sciences et gestion, 19 et 20 juin 2013, Saint-Lyphard, 45–51.*
- Freeman MA, Turnbull JF, Yeomans WE, Bean CW (2010) Prospects for management strategies of invasive crayfish populations with an emphasis on biological control. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20: 211–223. <https://doi.org/10.1002/aqc.1065>
- Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, Sax DF, Seabloom EW, Smith MD, Stohlgren TJ, Tilman D, Holle BV (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88: 3–17. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[3:TIPRPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[3:TIPRPA]2.0.CO;2)
- Gavioli A, Milardi M, Lanzoni M, Mantovani S, Aschonitis V, Soana E, Fano EA, Castaldelli G (2018) Managing the environment in a pinch: red swamp crayfish tells a cautionary tale of ecosystem based management in northeastern Italy. *Ecological Engineering* 120: 546–553. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.07.013>

- Gherardi F (2006) Crayfish invading Europe: the case study of *Procambarus clarkii*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 39: 175–191. <https://doi.org/10.1080/10236240600869702>
- Gherardi F, Aquiloni L, Diéguez-Uribeondo J, Tricarico E (2011) Managing invasive crayfish: is there a hope? *Aquatic Sciences* 73: 185–200. <https://doi.org/10.1007/s00027-011-0181-z>
- Gherardi F, Baldaccini GN, Ercolini P, Barbaresi S, Luise GD, Mazzoni D, Mori M (1999) The situation in Italy. In: Gherardi F, Holdich DM (Eds) *Crayfish in Europe as Alien Species*. AA Balkema, Rotterdam, 107–128.
- Guareschi S, Laini A, England J, Barrett J, Wood PJ (2021) Multiple co-occurrent alien invaders constrain aquatic biodiversity in rivers. *Ecological Applications* 31: e02385. <https://doi.org/10.1002/eap.2385>
- Haubrock PJ, Ahmed DA, Cuthbert RN, Stubbington R, Domisch S, Marquez JRG, Beidas A, Amatulli G, Kiesel J, Shen LQ, Soto I, Angeler DG, Bonada N, Cañedo-Argüelles M, Csabai Z, Datry T, de Eyto E, Dohet A, Drohan E, England J, Feio MJ, Forio MAE, Goethals P, Graf W, Heino J, Hudgins EJ, Jähnig SC, Johnson RK, Larrañaga A, Leitner P, L'Hoste L, Lizee M-H, Maire A, Rasmussen JJ, Schäfer RB, Schmidt-Kloiber A, Vannevel R, Várбірó G, Wiberg-Larsen P, Haase P (2022) Invasion impacts and dynamics of a European-wide introduced species. *Global Change Biology* 28: 4620–4632. <https://doi.org/10.1111/gcb.16207>
- Haubrock PJ, Carneiro L, Macêdo RL, Balzani P, Soto I, Jessen Rasmussen J, Wiberg-Larsen P, Csabai Z, Várбірó G, Murphy JF, Jones JJ, Verdonschot RCM, Verdonschot P, van der Lee G, Ahmed DA (2023) Advancing our understanding of biological invasions with long-term biomonitoring data. *Biological Invasions* 25: 3637–3649. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03141-0>
- Hessen DO, Skurdal J, Braathen JE (2004) Plant exclusion of a herbivore; crayfish population decline caused by an invading waterweed. *Biological Invasions* 6: 133–140. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000022131.40783.f0>
- Holdich DM, Peay S, Foster J, Hiley PD, Brickland JH (2006) Studies on the white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*) associated with muddy habitats. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 380–81 : 1055-1078. <https://doi.org/10.1051/kmae:2006011>
- Hovick S, Adams C, Anderson N, Kettenring K (2023) Progress on mechanisms and impacts of wetland plant invasions: a twenty-year retrospective analysis and priorities for the next twenty. *Critical Reviews in Plant Sciences* 42: 239–282. <https://doi.org/10.1080/07352689.2023.2233232>
- Hui C, Richardson DM (2017) *Invasion Dynamics*. Oxford University Press, Oxford, 322 pp.
- Hui C, Richardson DM, Landi P, Minoarivelo HO, Garnas J, Roy HE (2016) Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. *Biological Invasions* 18: 971–983. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1076-7>
- Huner JV, Barr JE (1991) *Red swamp crayfish: biology and exploitation*. Sea Grant College Program, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana.
- Huner JV (2002) *Procambarus*. In: Holdich DM (Ed) *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd, Osney Mead, Oxford, 541–584.
- Kang S-R, King SL (2012) Influence of salinity and prey presence on the survival of aquatic macroinvertebrates of a freshwater marsh. *Aquatic Ecology* 46: 411–420. <https://doi.org/10.1007/s10452-012-9410-3>
- Kobayashi R, Maezono Y, Miyashita T (2011) The importance of allochthonous litter input on the biomass of an alien crayfish in farm ponds. *Population Ecology* 53: 525–534. <https://doi.org/10.1007/s10144-011-0268-3>
- Kouba A, Petrusek A, Kozák P (2014) Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 413: 05. <https://doi.org/10.1051/kmae/2014007>
- van Kuijk T, Biesmeijer JC, van der Hoorn BB, Verdonschot PFM (2021) Functional traits explain crayfish invasive success in the Netherlands. *Scientific Reports* 11: 2772. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82302-4>
- Lázaro-Lobo A, Ervin GN (2021) Wetland invasion: a multi-faceted challenge during a time of rapid global change. *Wetlands* 41: 64. <https://doi.org/10.1007/s13157-021-01462-1>
- Lester PJ, Gruber MAM (2016) Booms, busts and population collapses in invasive ants. *Biological Invasions* 18: 3091–3101. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1214-2>
- Lodge DM, Deines A, Gherardi F, Yeo DC, Arcella T, Baldrige AK, Barnes MA, Chadderton WL, Feder JL, Gantz CA, Howard GW, Jerde CL, Peters BW, Peters JA, Sargent LW, Turner CR, Wittmann ME, Zeng Y (2012) Global introductions of crayfishes: evaluating the impact of species invasions on ecosystem services. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 43: 449–472. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-111511-103919>
- Lowry E, Rollinson EJ, Laybourn AJ, Scott TE, Aiello-Lammens ME, Gray SM, Mickley J, Gurevitch J (2012) Biological invasions: a field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecology and Evolution* 3: 182–96. <https://doi.org/10.1002/ece3.431>
- Mauchamp A, Gore O, Paillisson J-M, Bergerot B, Bonis A (2021) Delineating the influence of water conditions and landscape on plant communities in eutrophic ditch networks. *Wetland Ecology and Management* 29: 1–16. <https://doi.org/10.1007/s11273-021-09792-x>
- Meineri E, Rodriguez-Perez H, Hilaire S, Mesleard F (2014) Distribution and reproduction of *Procambarus clarkii* in relation to water management, salinity and habitat type in the Camargue. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 312–323. <https://doi.org/10.1002/aqc.2410>
- Musseau C, Boulenger C, Crivelli AJ, Lebel I, Pascal M, Boulêtreau S, Santoul F (2015) Native European eels as a potential biological control for invasive crayfish. *Freshwater Biology* 60: 636–645. <https://doi.org/10.1111/fwb.12510>
- Nyström P (2002) Ecology. In: Holdich DM (Ed) *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science, Oxford, 192–235.
- Oficialdegui FJ, Sánchez MI, Clavero M (2020) One century away from home: how the red swamp crayfish took over the world. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 30: 121–135. <https://doi.org/10.1007/s11160-020-09594-z>
- Paillisson J, Roussel J, Tréguier A, Surzur G, Damien J (2012) *Préservation de la biodiversité face aux invasions d'écrevisse de Louisiane (Procambarus clarkii)*. Synthèse. CNRS, INRAE, PNR de Brière, Onema.

- Paillisson J-M, Soudieux A, Damien J-P (2011) Capture efficiency and size selectivity of sampling gears targeting red-swamp crayfish in several freshwater habitats. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 401: 6. <https://doi.org/10.1051/kmae/2011015>
- Palmas F, Podda C, Frau G, Cau A, Moccia D, Peddio S, Solari P, Pusceddu A, Sabatini A (2019) Invasive crayfish (*Procambarus clarkii*, Girard, 1852) in a managed brackish wetland (Sardinia, Italy): Controlling factors and effects on sedimentary organic matter. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 231: 106459. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106459>
- Pili AN, Tingley R, Sy EY, Diesmos MLL, Diesmos AC (2020) Niche shifts and environmental non-equilibrium undermine the usefulness of ecological niche models for invasion risk assessments. *Scientific Reports* 10: 7972. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64568-2>
- Pintar MR, Dorn NJ, Kline JL, Trexler JC (2023) Contrasting invasion histories and effects of three non-native fishes observed with long-term monitoring data. *Biological Invasions* 25: 3887–3903. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03146-9>
- QGIS Development Team (2018) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team (2023) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Reisinger L, Tripp N, Atchia A, Bolds S, Cook D, Fralick K, Ganas D, Hayman B (2024). Can intensive trapping to reduce the abundance of an invasive crayfish benefit an imperiled congener? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 34: e4123. <https://doi.org/10.1002/aqc.4123>
- Reynolds J (2011) A review of ecological interactions between crayfish and fish, indigenous and introduced. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 401: 10. <https://doi.org/10.1051/kmae/2011024>
- Rodríguez CF, Bécares E, Fernández-Aláez M, Fernández-Aláez C (2005) Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions* 7: 75. <https://doi.org/10.1007/s10530-004-9636-7>
- Sandlund OT, Schei PJ, Viken Å (1999) *Invasive Species and Biodiversity Management*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, 431 pp.
- Sandström A, Andersson M, Asp A, Bohman P, Edsman L, Engdahl F, Nyström P, Stenberg M, Hertonsso P, Vrålstad T, Granéli W (2014) Population collapses in introduced non-indigenous crayfish. *Biological Invasions* 16: 1961–1977. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0641-1>
- Savini D, Occhipinti–Ambrogi A, Marchini A, Tricarico E, Gherardi F, Olenin S, Gollasch S (2010) The top 27 animal alien species introduced into Europe for aquaculture and related activities. *Journal of Applied Ichthyology* 26: 1–7. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01503.x>
- Scalici M, Chiesa S, Scuderi S, Celauro D, Gibertini G (2010) Population structure and dynamics of *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in a Mediterranean brackish wetland (Central Italy). *Biological Invasions* 12: 1415–1425. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9557-6>
- Siesa ME, Padoa-Schioppa E, Ott J, De Bernardi F, Ficetola GF (2014) Assessing the consequences of biological invasions on species with complex life cycles: Impact of the alien crayfish *Procambarus clarkii* on Odonata. *Ecological Indicators* 46: 70–77. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.05.036>
- Simberloff D, Gibbons L (2004) Now you see them, now you don't! - Population crashes of established introduced species. *Biological Invasions* 6: 161–172. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000022133.49752.46>
- Simberloff D, Martin J-L, Genovesi P, Maris V, Wardle DA, Aronson J, Courchamp F, Galil B, García-Berthou E, Pascal M, Pyšek P, Sousa R, Tabacchi E, Vilà M (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Sousa R, Freitas FEP, Mota M, Nogueira AJA, Antunes C (2013) Invasive dynamics of the crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in the international section of the River Minho (NW of the Iberian Peninsula). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 23: 656–666. <https://doi.org/10.1002/aqc.2323>
- Souty-Grosset C, Anastácio PM, Aquiloni L, Banha F, Choquer J, Chucholl C, Tricarico E. (2016) The red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in Europe: impacts on aquatic ecosystems and human well-being. *Limnologica* 58: 78–93. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2016.03.003>
- Strayer DL, D'Antonio CM, Essl F, Fowler MS, Geist J, Hilt S, Jarić I, Jöhnk K, Jones CG, Lambin X, Latzka AW, Pergl J, Pyšek P, Robertson P, von Schmalensee M, Stefansson RA, Wright J, Jeschke JM (2017) Boom-bust dynamics in biological invasions: towards an improved application of the concept. *Ecology Letters* 20: 1337–1350. <https://doi.org/10.1111/ele.12822>
- Tablado Z, Tella JL, Sánchez-Zapata J.A., Hiraldo F. (2010) The Paradox of the Long-Term Positive Effects of a North American Crayfish on a European Community of Predators. *Conservation Biology* 24: 1230–1238. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01483.x>
- Tréguier A, Roussel J-M, Béloard N, Paillisson J-M (2018) Is it a hindrance for an invasive aquatic species to spread across scattered habitat patches? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 28: 610–618. <https://doi.org/10.1002/aqc.2887>
- Twardochleb LA, Olden JD, Larson ER (2013) A global meta-analysis of the ecological impacts of nonnative crayfish. *Freshwater Science* 32: 1367–1382. <https://doi.org/10.1899/12-203.1>
- Wasson K, Fabian RA, Fork S, Stanganelli J, Mize Z, Beheshti K, Jeppesen R, Jones IJ, Zabin CJ, Walker S, Lummis SC, Emery M, Moore JD, Endris C, Jolette D, Byers JE (2020) Multiple factors contribute to the spatially variable and dramatic decline of an invasive snail in an estuary where it was long-established and phenomenally abundant. *Biological Invasions* 22: 1181–1202. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02172-w>

- Watanabe R, Ohba S (2022) Comparison of the community composition of aquatic insects between wetlands with and without the presence of *Procambarus clarkii*: a case study from Japanese wetlands. *Biological Invasions* 24: 1033–1047. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02700-7>
- Yuyu W, Wenzhuo T, Bin L, Yayu X, Min G, Xiuyuan L, Guangchun L (2022) Factors determining the abundance of red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) in a large lake connected to the Yangzte River. *Journal of Resources and Ecology* 13: 61–67. <https://doi.org/10.5814/j.issn.1674-764x.2022.01.007>
- Zhou Y, Harrison MT, Liu K, Xiao L, Zhu J, Wang M, Li H, Yao G, Liu J, Zhu B, Liu Z (2023) Field distribution characteristics and influencing factors of crayfish in rice-crayfish integrative system. *Aquaculture* 571: 739456. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.739456>

### 3. De la macrofaune aquatique à la reconstruction des réseaux trophiques des fossés de drainage : quel(s) rôle(s) de l'environnement ?

Ces résultats sont l'objet d'un article en cours d'évaluation dans un journal académique international à comité de lecture (Leclerc *et al.*). Ils ont été présentés au congrès international de la Société Française d'Ecologie et d'Evolution qui s'est tenu à Lyon en octobre 2024. Nous présentons ici une version synthétique de l'article en cours d'évaluation académique.

#### 3.1 Cadre général

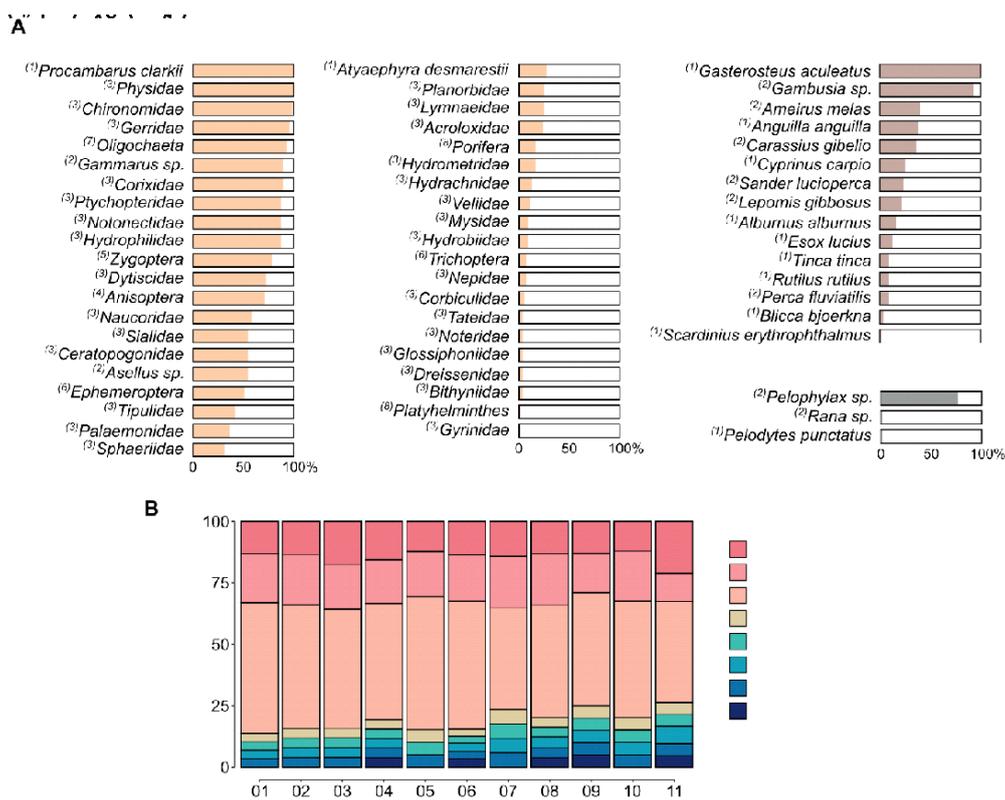
Le monitoring de la macrofaune aquatique (prestation OBIOS) se distingue des autres volets du programme, dans le sens où il ne se limite pas à un seul groupe taxonomique, mais concerne pratiquement l'ensemble des composantes de la communauté animale des canaux. En effet, le travail de terrain a consisté à échantillonner l'ensemble de la colonne d'eau ainsi que les tous premiers centimètres de sédiment à partir des berges de canaux (5 canaux × 11 sites), par 10 traits de troubleau (100 m de linéaire de berge), et cela au rythme de 3 passages annuels afin de renseigner, au mieux, la macrofaune aquatique (poissons, amphibiens et macroinvertébrés). L'échantillonnage a été conduit durant 8 années (2014-2021, soit 440 relevés annuels, mais, dans les faits, 3 fois plus considérant les 3 passages annuels). Seulement 7 sont considérées ci-dessous puisque nous ne disposons pas de l'entièreté des variables environnementales (dont certaines calculées sur le pas de temps « année-1 ») nécessaire à l'examen de la variation des descripteurs biologiques calculés. La détermination (et le décompte) des organismes se fait sur le terrain, et donc, nécessairement à un niveau taxonomique variable (voir ci-après).

L'hydrologie, définie par l'amplitude, la durée et la temporalité des niveaux d'eau, joue un rôle essentiel dans le fonctionnement des zones humides, y compris les marais (Middleton, 1999; Sánchez-Carrillo & Álvarez-Cobelas, 2010). Elle résulte de l'interaction entre des processus naturels et des activités humaines telles que le drainage. En influençant la structure des habitats et en déterminant les espèces capables de s'y développer, l'hydrologie façonne alors les écosystèmes des zones humides. Jusqu'à présent, les recherches scientifiques se sont principalement concentrées sur les réponses des organismes aquatiques aux fluctuations hydrologiques, en examinant notamment leur répartition, abondance, biomasse ou traits de vie (Babbitt *et al.*, 2003; Casanova & Brock, 2000; Pires *et al.*, 2019; Raulings *et al.*, 2010), ce qui est la démarche largement reprise dans le présent rapport sur les autres groupes biologiques (odonates, poissons, écrevisses et végétation). Bien que ces études aient permis de mieux comprendre les réponses au niveau des espèces, il demeure essentiel d'explorer comment les réseaux d'interactions écologiques, en particulier les relations proies-prédateurs (ou réseaux trophiques), et leur structure, sont influencés par l'hydrologie et d'autres variables environnementales. Adopter une approche basée sur les réseaux trophiques permet d'examiner les interactions alimentaires entre espèces qui coexistent au sein d'une communauté et de comprendre la dynamique du transfert d'énergie dans un écosystème (Barnes *et al.*, 2018). Cette approche offre une compréhension plus globale de l'impact des gradients environnementaux, tels que les fluctuations hydrologiques, sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Dans ce cadre, notre objectif était de combler ce manque de connaissances en explorant comment les réseaux trophiques des fossés de drainage du Marais Poitevin répondent à des variables environnementales clés : hydrologie, taille et connectivité des habitats de base, et végétation aquatique. Ces facteurs environnementaux jouent

un rôle déterminant dans la structuration des réseaux trophiques. Comprendre leur influence est censé apporter des éclairages essentiels pour une gestion et une conservation optimales de cet écosystème.

### 3.2 Du recueil de données de la macrofaune à la reconstruction des réseaux trophiques des fossés

La macrofaune aquatique a été suivie dans 55 canaux ou fossés répartis dans 11 casiers hydrauliques choisis en raison de leurs pratiques de gestion de l'eau variées. Ces différences ont créé des contrastes environnementaux permettant d'étudier l'impact des conditions variables sur la biodiversité et la structure des réseaux trophiques. Plus précisément, les poissons, amphibiens et macroinvertébrés présents dans chaque fossé ont été pris en compte pour reconstruire les réseaux trophiques (Figure 9). De plus, pour représenter pleinement les réseaux trophiques et inclure tous les niveaux trophiques, sept groupes taxonomiques (zooplancton, phytoplancton, périphyton, macrophytes, débris/matière organique, protistes, et bactéries), supposés présents dans tous les fossés, ont été ajoutés aux listes faunistiques. Cette façon d'opérer est classique lorsque les réseaux trophiques sont incomplets (Bonnaffé *et al.*, 2021; Braga *et al.*, 2019).



**Figure 9.** Occurrence des taxons de la macrofaune ( $n = 59$ ) dans les 55 fossés de drainage des 11 casiers hydrauliques de Marais poitevin étudiés de 2015 to 2021, classés en macroinvertébrés, poissons ou amphibiens et ordonnés selon leur pourcentage d'occurrence. Les valeurs entre parenthèses indiquent la résolution taxonomique : 1 – espèce, 2 – genre, 3 – famille, 4 – infra-ordre, 5 – sous-ordre, 6 – ordre, 7 – sous-classe, 8 – phylum. Notez que la reconstruction des réseaux trophiques locaux d'après AquaticWeb (plus de détails dans le texte) est basée sur cette résolution taxonomique. Pour *Ameiurus melas*, *Carassius gibelio*, *Sander lucioperca*, *Lepomis gibbosus*, et *Perca fluviatilis*, la recherche bibliographique portant sur les liens trophiques a été conduite au niveau du genre de façon à élargir la

*liste des proies et des prédateurs. (B) Pourcentage des taxons selon la résolution taxonomique dans les 11 casiers hydrauliques. Pour chaque casier, le pourcentage représente la valeur moyenne des 5 fossés étudiés. La majorité de la macrofaune a été identifiée au niveau de la famille (moyenne  $\pm$  écart-type =  $51,1 \pm 5,6\%$ , amplitude = 38,5 à 64,3% selon les casiers). Jusqu'à près de 30% des taxons ont été identifiés au niveau de l'espèce ( $15,6 \pm 5,1\%$  ; 9,0–31,2%) et du genre ( $19,8 \pm 4,2\%$  ; 7,1–30,8%).*

Pour reconstruire les réseaux trophiques des fossés, notre première étape a été d'obtenir un méta réseau contenant l'ensemble des interactions possibles entre les 66 taxons identifiés dans les 55 fossés de notre ensemble de données (Figure 10). Pour cela, nous avons utilisé la base de données AquaticWeb (<https://aquaticweb.fr/>), élaborée par Gérard Lacroix (Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement, CNRS). Cette base recense les liens trophiques spécifiques des écosystèmes aquatiques, fondés sur des preuves empiriques telles que l'observation de la consommation de proies par les prédateurs, l'analyse du contenu stomacal ou encore, l'étude des isotopes stables (précisément les contributions de sources aux signature isotopiques des consommateurs). Les informations proviennent d'études de terrain ou menées en laboratoire, et sont exclusivement tirées de publications revues par des pairs. Dans le présent travail, il nous a fallu rajouter, dans AquaticWeb, de nombreux liens trophiques sur des taxons jusque-là insuffisamment renseignés dans cette base de données. Ensuite, nous avons combiné le méta réseau avec la composition taxonomique de chaque fossé (compilation des données collectées lors des 7 années) pour reconstruire les réseaux trophiques locaux. Enfin, pour caractériser la structure de ces réseaux, nous avons calculé quatre métriques :

- **Connectance** : proportion des liens réalisés par rapport au nombre de liens théoriquement possibles dans le réseau d'interactions trophiques.  
→ Des valeurs élevées traduisent une forte densité d'interactions trophiques, souvent associée à un haut niveau de généralisme alimentaire dans le réseau.
- **Niveau trophique maximum** : position la plus élevée dans la chaîne alimentaire du réseau.  
→ Des valeurs élevées indiquent une plus grande verticalité du réseau, avec des chaînes trophiques plus longues, ce qui peut refléter une structuration plus complexe des flux d'énergie.
- **Proportion de top-prédateurs** : part d'espèces qui consomment d'autres taxons sans être elles-mêmes consommées dans le réseau.  
→ Des valeurs élevées peuvent indiquer une forte présence d'espèces situées en haut de la chaîne alimentaire, suggérant un contrôle top-down plus marqué. Cela signifie que ces espèces peuvent réguler les niveaux trophiques inférieurs, comme les proies ou les herbivores, avec des effets potentiels en cascade sur l'ensemble du réseau.
- **Proportion d'omnivores** : part d'espèces consommant à plusieurs niveaux trophiques.  
→ Des valeurs élevées traduisent une forte complexité trophique et une grande plasticité alimentaire, suggérant une capacité d'adaptation accrue face aux variations environnementales.

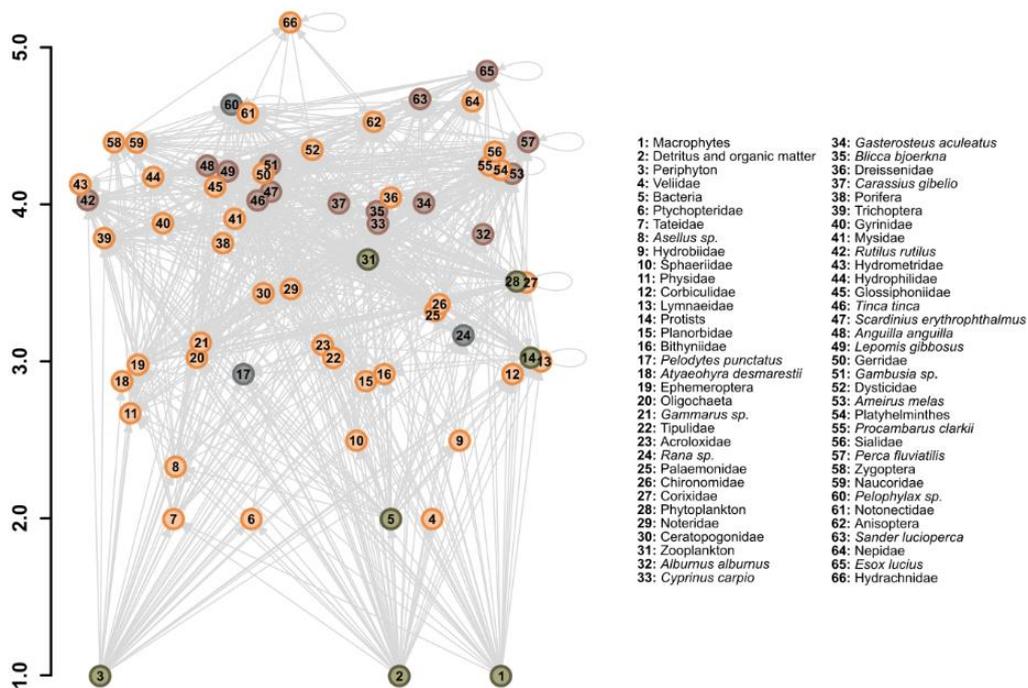
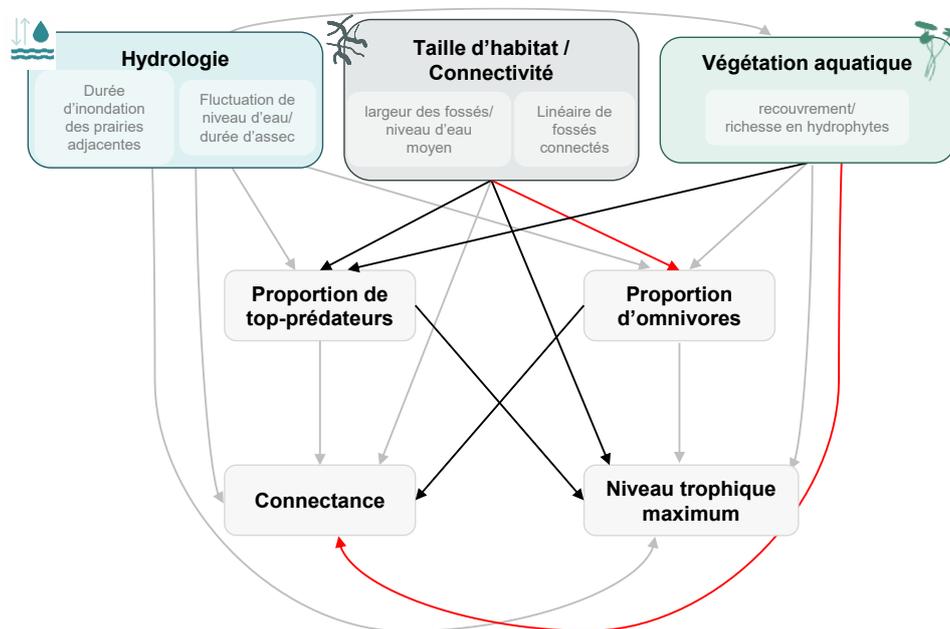


Figure 10. Métraréseau trophique des fossés de drainage du Marais poitevin. L'axe Y renseigne le niveau trophique des taxons (aussi dénommés noeuds), les ressources basales étant positionnées tout en bas et connectées aux niveaux trophiques supérieurs par des liens trophiques (flèches orientées des proies aux prédateurs). Les boucles symbolisent le cannibalisme. Les numéros correspondent aux taxons listés sur la partie droite. Les noeuds bruns, gris, oranges, et verts symbolisent, respectivement, les poissons, amphibiens, macroinvertébrés ainsi que 7 sources supplémentaires supposées présentes dans tous les fossés, et ce, afin que le métraréseau et les réseaux trophiques locaux soient plus complets. Le métraréseau comporte ainsi 66 noeuds et 735 liens, a une connectance de 0,17, un niveau trophique maximum de 5,16, une proportion des taxons omnivores de 0,89 et ne comporte pas de top-prédateur (voir la définition de ces descripteurs dans le texte).

### 3.3 Attendus, réseaux trophiques observés et liens aux conditions environnementales

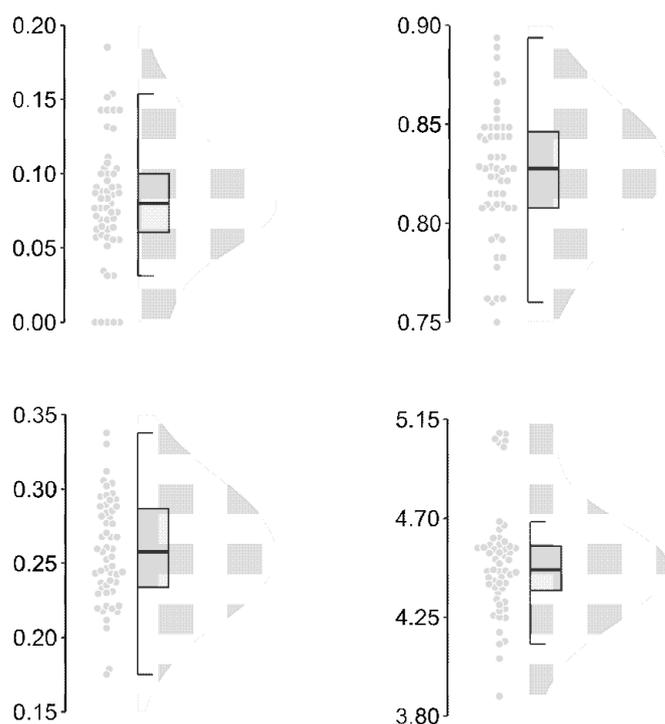
Notre hypothèse de travail a été que ces métriques varieraient en fonction des gradients environnementaux, révélant ainsi l'influence de l'hydrologie, de la taille des habitats et de leur complexité sur la structure des réseaux trophiques (Figure 11). Pour analyser ces relations potentielles, nous avons utilisé la modélisation par équations structurelles. Cette méthode permet de distinguer les effets directs, indirects et totaux des variables environnementales au sein d'un réseau causal, en établissant des liens hypothétiques entre les variables environnementales et celles des réseaux trophiques (basés sur la littérature). Les variables liées à l'hydrologie (variation (temporelle) du niveau d'eau, de la durée de la sécheresse et de la durée des inondations dans les prairies environnantes) informent sur la stabilité environnementale en modifiant la structure des habitats (notamment via des contractions et expansions temporaires des habitats aquatiques), tandis que les variables de taille (largeur du fossé et niveau moyen de l'eau dans les fossés étudiés) et de connectivité des habitats (densité des fossés connectés entourant le fossé étudié dans un rayon de 250m) capturent la disponibilité de base des habitats aquatiques sur le site d'échantillonnage et dans les environs (LeCraw *et al.*, 2014; Post, 2002), et la végétation aquatique (couverture végétale totale annuelle (%) et richesse

des espèces de plantes aquatiques) fournit une mesure indirecte de la complexité de l'habitat dans la colonne d'eau (Higler & Verdonschot, 1989; Scheffer *et al.*, 1984; Whatley *et al.*, 2014).



**Figure 11.** Schématisation des effets a priori de l'hydrologie, la taille de l'habitat, le niveau de connectivité des fossés, et, la végétation aquatique sur 4 descripteurs des réseaux trophiques des fossés de drainage (basés sur une revue de la littérature, voir le Tableau 5 dans l'Annexe 1). Les flèches rouges symbolisent des effets négatifs, les flèches noires des effets positifs, et les flèches grises décrivent des effets positifs ou bien négatifs dépendant des études. L'hydrologie est mesurée via les fluctuations de conditions hydrologiques qui impacte la stabilité environnementale en modifiant la structure de l'habitat aquatique, la qualité de l'eau, et, la disponibilité en ressources trophiques, alors que la taille d'habitat et la connectivité des fossés reflète la disponibilité de base en habitats aquatiques sur le site d'échantillonnage et ses environs, enfin, la végétation aquatique représente la complexité de l'habitat dans la colonne d'eau.

Les résultats témoignent que la proportion de top-prédateurs est faible, autour de 0,1, tandis que celle des omnivores est élevée, entre 0,80 et 0,85, au sein des 55 réseaux trophiques locaux (Figure 12). Cela indique que les réseaux trophiques sont majoritairement composés d'omnivores, avec une présence limitée de top-prédateurs, certains réseaux n'en comptant même aucun. La connectance est d'environ 0,25, reflétant une faible proportion de liens trophiques réalisés, ce qui signifie que de nombreuses interactions trophiques entre taxons ne se produisent pas. Enfin, le niveau trophique maximum est supérieur à 4,0, indiquant des réseaux trophiques bien verticalisés, capables de soutenir des taxons à des niveaux trophiques élevés.



*Figure 12. Distribution des valeurs des 4 descripteurs des réseaux trophique: (A) proportion de top-prédateurs, (B) proportion d'omnivores, (C) connectance, et, (D) niveau trophique maximum. Les nuages de points représentant les valeurs individuelles des fossés de drainage sont accompagnés des courbes de densité de probabilité et des boîtes à moustaches (médiane, interquartiles et les extrémités correspondant à 1,5 fois l'espace interquartile).*

Concernant l'effet des variables environnementales (données moyennées sur la durée de l'étude), les analyses montrent un effet positif de la durée des

sécheresses (assecs) et des fluctuations des niveaux d'eau sur la connectance, ainsi qu'un effet négatif de la taille de l'habitat et de la végétation aquatique (Figure 13). Ces résultats suggèrent que les habitats de grande taille avec une végétation aquatique complexe et des conditions hydrologiques stables soutiennent des réseaux trophiques moins connectés, un patron déjà observé et cohérent avec les attentes pour de tels environnements. Par ailleurs, les habitats de plus grandes tailles et avec une végétation plus complexe soutiennent des réseaux trophiques avec un niveau trophique maximum plus élevé. Un point notable est que l'effet négatif direct des durées d'inondation au sein des prairies adjacentes aux fossés a été atténué par leurs effets positifs indirects, notamment via la promotion d'une végétation aquatique plus complexe, rendant leur impact total insignifiant (voir également l'Annexe 2).

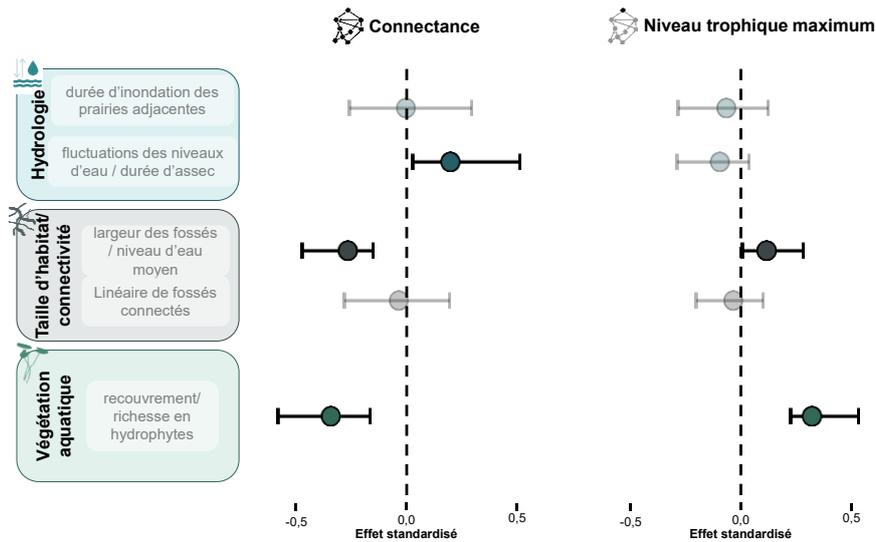


Figure 13. Effets des prédicteurs sur la connectance et le niveau trophique maximum du réseau trophique des 55 fossés. Sont reportés les estimateurs moyens standardisés des variables explicatives accompagnés de leur intervalle de confiance à 95%, dont ceux des variables non significatives en transparence (intervalle de confiance incluant le zéro).

### 3.4 Bilan

En conclusion, des habitats de grande taille avec une végétation complexe et des conditions hydrologiques stables favorisent des réseaux trophiques avec des chaînes trophiques plus longues et une connectance réduite. Ces résultats ont des implications significatives pour la gestion des zones humides, en particulier dans les systèmes modifiés par l'homme comme le Marais Poitevin, où pour maintenir des réseaux trophiques complexes, il est crucial de prévenir la contraction et la simplification des habitats et de limiter les fluctuations hydrologiques (dont les assecs sévères).

### 3.5 Annexes

#### 3.5.1 Annexe 1 – Variations de la structure des réseaux trophiques entre secteurs (« casiers hydrauliques ») et fossés (inscrits dans les secteurs)

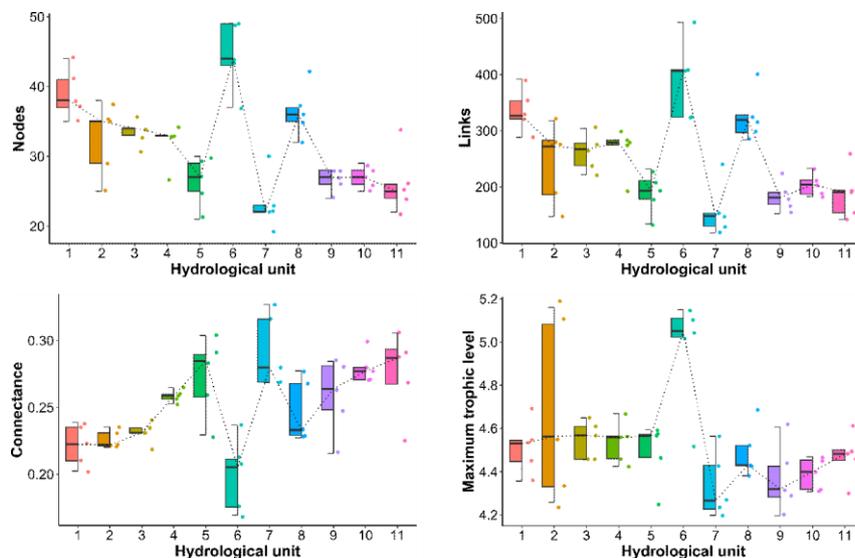


Figure 14. Variations de 4 descripteurs des réseaux trophiques des fossés entre casiers hydrauliques : le nombre de nœuds, le nombre de liens (tels que documentés dans la littérature et consignés dans AquaticWeb), la connectance et le niveau trophique maximum.

### 3.5.2 Annexe 2 – Liens hypothétiques et modélisés entre les variables environnementales et les descripteurs des réseaux trophiques

**Tableau 5.** Synthèse des liens hypothétiques entre les variables environnementales (hydrologie, taille des habitats et connectivité, et, végétation aquatique) et les descripteurs de réseaux trophiques (proportions de top-prédateurs et d’omnivores, connectance et niveau trophique maximum) fondée sur une revue bibliographique non-exhaustive.

Lien	Sens du lien	Références
Hydrologie* → Top-prédateurs	+/-	(Jellyman <i>et al.</i> , 2014; Lake, 2003; Ledger <i>et al.</i> , 2013)
Hydrologie* → Omnivorie	+/-	(Freitas <i>et al.</i> , 2013; Ruhí <i>et al.</i> , 2016; Woodward <i>et al.</i> , 2016; Wootton, 2017)
Hydrologie* → Connectance	+/-	(Tonkin <i>et al.</i> , 2018; Woodward <i>et al.</i> , 2016)
Hydrologie* → Niveau trophique maximum	+/-	(Chanut <i>et al.</i> , 2020; Mao <i>et al.</i> , 2021; McHugh <i>et al.</i> , 2010; McIntosh <i>et al.</i> , 2017; Mestre <i>et al.</i> , 2022; Post, 2002; Schriever & Williams, 2013; Woodward <i>et al.</i> , 2012, 2016)
Hydrologie* → Végétation aquatique	+/-	(Maltchik <i>et al.</i> , 2007; Mauchamp <i>et al.</i> , 2021)
Taille des habitats et connectivité → Top-prédateurs	+	(McIntosh <i>et al.</i> , 2018; Ryser <i>et al.</i> , 2019)
Taille des habitats et connectivité → Omnivorie	-	(Tunney <i>et al.</i> , 2012; Ward & McCann, 2017)
Taille des habitats et connectivité → Connectance	+/-	(LeCraw <i>et al.</i> , 2014; Mestre <i>et al.</i> , 2022)
Taille des habitats et connectivité → Niveau trophique maximum	+	(Kautza & Sullivan, 2016; LeCraw <i>et al.</i> , 2014; Mestre <i>et al.</i> , 2022; Post, 2002; Tunney <i>et al.</i> , 2012)
Végétation aquatique → Top-prédateurs	+	(Thomaz & Cunha, 2010)
Végétation aquatique → Omnivorie	+/-	(Janssen <i>et al.</i> , 2007; Kratina <i>et al.</i> , 2012; Wootton, 2017)
Végétation aquatique → Connectance	-	(Borst <i>et al.</i> , 2018; van der Zee <i>et al.</i> , 2016)
Végétation aquatique → Niveau trophique maximum	+/-	(Borst <i>et al.</i> , 2018; He <i>et al.</i> , 2021; Williams & Trexler, 2006; Ziegler <i>et al.</i> , 2015)
Top-prédateurs → Connectance	+/-	(Barbosa & Siqueira, 2023)
Top-prédateurs → Niveau trophique maximum	+	(Barbosa & Siqueira, 2023)
Omnivorie → Connectance	+	(Barbosa & Siqueira, 2023)
Omnivorie → Niveau trophique maximum	+/-	(Wootton, 2017)

\* L’hydrologie fait référence à l’amplitude, la durée et la temporalité des niveaux d’eau (allant de phases d’inondation à des phases d’assec).

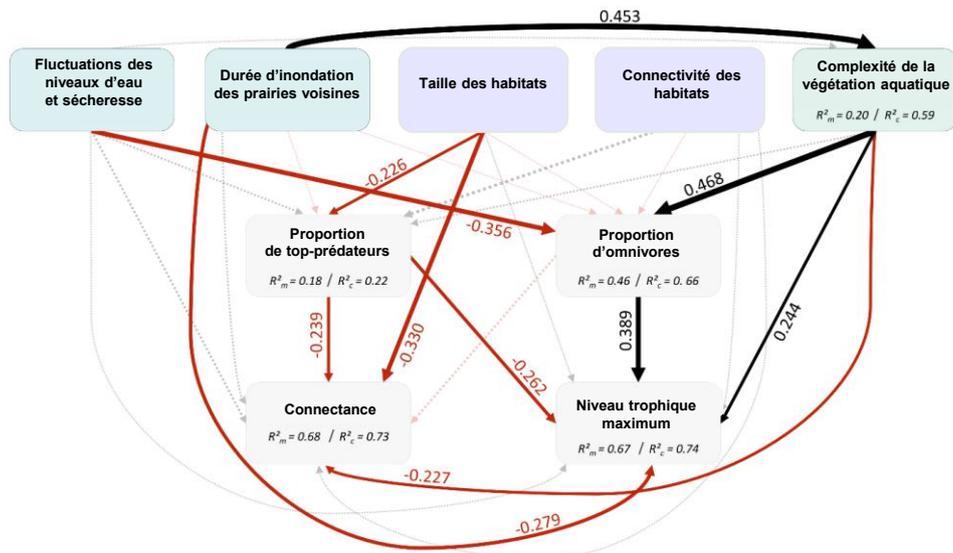


Figure 15. Modélisation par équations structurelles de l'effet direct des conditions environnementales (hydrologie ; tailles des habitats et connectivité, et, végétation aquatique, respectivement en bleu, violet et vert) sur les descripteurs des réseaux trophiques de 55 fossés (en gris). Les flèches représentent les relations unidirectionnelles significativement positives (en noir) ou bien négatives (en rouge) entre variables et sont d'épaisseur proportionnelle aux estimateurs standardisés. Les flèches en pointillés symbolisent les relations non significatives. Enfin, les valeurs de  $R^2$  marginal ( $R^2_m$ ; facteurs fixes seulement) et conditionnel ( $R^2_c$ ; tous les facteurs, incluant l'effet aléatoire « casier hydraulique ») pour chaque variable réponse sont indiquées.

### 3.6 Références

- Babbitt, K. J., Baber, M. J., & Tarr, T. L. (2003). Patterns of larval amphibian distribution along a wetland hydroperiod gradient. *Canadian Journal of Zoology*, 81(9), 1539–1552. <https://doi.org/10.1139/z03-131>
- Barbosa, G. P., & Siqueira, T. (2023). Direct and indirect relationships of climate and land use change with food webs in lakes and streams. *Global Ecology and Biogeography*, 32(12), 2153–2163. <https://doi.org/10.1111/geb.13766>
- Barnes, A. D., Jochum, M., Lefcheck, J. S., Eisenhauer, N., Scherber, C., O'Connor, M. I., Rüter, P. de, & Brose, U. (2018). Energy Flux: The Link between Multitrophic Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(3), 186–197. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.12.007>
- Bonnaffé, W., Danet, A., Legendre, S., & Edeline, E. (2021). Comparison of size-structured and species-level trophic networks reveals antagonistic effects of temperature on vertical trophic diversity at the population and species level. *Oikos*, 130(8), 1297–1309. <https://doi.org/10.1111/oik.08173>
- Borst, A. C. W., Verberk, W. C. E. P., Angelini, C., Schotanus, J., Wolters, J.-W., Christianen, M. J. A., Zee, E. M. van der, Derksen-Hooijberg, M., & Heide, T. van der. (2018). Foundation species enhance food web complexity through non-trophic facilitation. *PLOS ONE*, 13(8), e0199152. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199152>
- Braga, J., Pollock, L. J., Barros, C., Galiana, N., Montoya, J. M., Gravel, D., Maiorano, L., Montemaggiore, A., Ficetola, G. F., Dray, S., & Thuiller, W. (2019). Spatial analyses of multi-trophic terrestrial vertebrate assemblages in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 28(11), 1636–1648. <https://doi.org/10.1111/geb.12981>
- Casanova, M. T., & Brock, M. A. (2000). How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology*, 147(2), 237–250. <https://doi.org/10.1023/A:1009875226637>
- Chanut, P. C. M., Siebers, A. R., & Robinson, C. T. (2020). Flood disturbance affects macroinvertebrate food chain length in an alluvial river floodplain. *Freshwater Biology*, 65(3), 490–501. <https://doi.org/10.1111/fwb.13445>
- Freitas, C. E. C., Siqueira-Souza, F. K., Humston, R., & Hurd, L. E. (2013). An initial assessment of drought sensitivity in Amazonian fish communities. *Hydrobiologia*, 705(1), 159–171. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1394-4>
- He, Y., Zhao, K., Zhang, H., He, L., Niu, Y., Zhang, M., & Xu, J. (2021). Linking macrophyte community structure with food chain length: A case study in the largest freshwater lake in China and ecological restoration implications. *Ecological Indicators*, 123, 107363. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107363>
- Higler, L. W. G., & Verdonschot, P. F. M. (1989). Macroinvertebrates in the Demmerik ditches (The Netherlands): The role of environmental structure. *Hydrobiological Bulletin*, 23(2), 143–150. <https://doi.org/10.1007/BF02256731>
- Janssen, A., Sabelis, M. W., Magalhães, S., Montserrat, M., & van der Hammen, T. (2007). Habitat Structure Affects Intraguild Predation. *Ecology*, 88(11), 2713–2719. <https://doi.org/10.1890/06-1408.1>

- Jellyman, P. G., McHugh, P. A., & McIntosh, A. R. (2014). Increases in disturbance and reductions in habitat size interact to suppress predator body size. *Global Change Biology*, 20(5), 1550–1558. <https://doi.org/10.1111/gcb.12441>
- Kautza, A., & Sullivan, S. M. P. (2016). Anthropogenic and natural determinants of fish food-chain length in a midsize river system. *Freshwater Science*, 35(3), 895–908. <https://doi.org/10.1086/685932>
- Kratina, P., LeCraw, R. M., Ingram, T., & Anholt, B. R. (2012). Stability and persistence of food webs with omnivory: Is there a general pattern? *Ecosphere*, 3(6), art50. <https://doi.org/10.1890/ES12-00121.1>
- Lake, P. S. (2003). Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biology*, 48(7), 1161–1172. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01086.x>
- LeCraw, R. M., Kratina, P., & Srivastava, D. S. (2014). Food web complexity and stability across habitat connectivity gradients. *Oecologia*, 176(4), 903–915. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3083-7>
- Ledger, M. E., Brown, L. E., Edwards, F. K., Milner, A. M., & Woodward, G. (2013). Drought alters the structure and functioning of complex food webs. *Nature Climate Change*, 3(3), 223–227. <https://doi.org/10.1038/nclimate1684>
- Maltchik, L., Rolon, A. S., & Schott, P. (2007). Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil. *Limnology*, 8(1), 23–28. <https://doi.org/10.1007/s10201-006-0192-y>
- Mao, Z., Gu, X., Cao, Y., Luo, J., Zeng, Q., Chen, H., & Jeppesen, E. (2021). Pelagic energy flow supports the food web of a shallow lake following a dramatic regime shift driven by water level changes. *Science of The Total Environment*, 756, 143642. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.143642>
- Mauchamp, A., Gore, O., Paillisson, J.-M., Bergerot, B., & Bonis, A. (2021). Delineating the influence of water conditions and landscape on plant communities in eutrophic ditch networks. *Wetlands Ecology and Management*, 29(3), 417–432. <https://doi.org/10.1007/s11273-021-09792-x>
- McHugh, P. A., McIntosh, A. R., & Jellyman, P. G. (2010). Dual influences of ecosystem size and disturbance on food chain length in streams. *Ecology Letters*, 13(7), 881–890. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01484.x>
- McIntosh, A. R., Leigh, C., Boersma, K. S., McHugh, P. A., Febria, C., & García-Berthou, E. (2017). Chapter 4.7—Food Webs and Trophic Interactions in Intermittent Rivers and Ephemeral Streams. In T. Datry, N. Bonada, & A. Boulton (Eds.), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams* (pp. 323–347). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803835-2.00012-7>
- McIntosh, A. R., McHugh, P. A., Plank, M. J., Jellyman, P. G., Warburton, H. J., & Greig, H. S. (2018). Capacity to support predators scales with habitat size. *Science Advances*, 4(7), eaap7523. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aap7523>
- Mestre, F., Gravel, D., García-Callejas, D., Pinto-Cruz, C., Matias, M. G., & Araújo, M. B. (2022). Disentangling food-web environmental relationships: A review with guidelines. *Basic and Applied Ecology*, 61, 102–115. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.03.011>
- Middleton, B. A. (1999). *Wetland restoration, flood pulsing, and disturbance dynamics*. <https://pubs.usgs.gov/publication/70185582>
- Pires, M. M., Stenert, C., & Maltchik, L. (2019). Effects of wetland hydroperiod length on the functional structure of assemblages of Odonata. *Austral Entomology*, 58(2), 354–360. <https://doi.org/10.1111/aen.12312>
- Post, D. M. (2002). The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(6), 269–277. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02455-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02455-2)
- Raulings, E. J., Morris, K., Roache, M. C., & Boon, P. I. (2010). The importance of water regimes operating at small spatial scales for the diversity and structure of wetland vegetation. *Freshwater Biology*, 55(3), 701–715. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02311.x>
- Ruhí, A., Muñoz, I., Tornés, E., Batalla, R. J., Vericat, D., Ponsatí, L., Acuña, V., von Schiller, D., Marcé, R., Bussi, G., Francés, F., & Sabater, S. (2016). Flow regulation increases food-chain length through omnivory mechanisms in a Mediterranean river network. *Freshwater Biology*, 61(9), 1536–1549. <https://doi.org/10.1111/fwb.12794>
- Ryser, R., Häussler, J., Stark, M., Brose, U., Rall, B. C., & Guill, C. (2019). The biggest losers: Habitat isolation deconstructs complex food webs from top to bottom. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1908), 20191177. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1177>
- Sánchez-Carrillo, S., & Álvarez-Cobelas, M. (2010). Climate and Hydrologic Trends: Climate Change Versus Hydrologic Overexploitation as Determinants of the Fluctuating Wetland Hydrology. In S. Sánchez-Carrillo & D. G. Angeler (Eds.), *Ecology of Threatened Semi-Arid Wetlands: Long-Term Research in Las Tablas de Daimiel* (pp. 45–83). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-9181-9\\_3](https://doi.org/10.1007/978-90-481-9181-9_3)
- Scheffer, M., Achterberg, A. A., & Beltman, B. (1984). Distribution of macro-invertebrates in a ditch in relation to the vegetation. *Freshwater Biology*, 14(4), 367–370. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1984.tb00160.x>
- Schriever, T. A., & Williams, D. D. (2013). *Influence of pond hydroperiod, size, and community richness on food-chain length*.
- Thomaz, S. M., & Cunha, E. R. D. (2010). The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: Methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22(02), 218–236. <https://doi.org/10.4322/actalb.02202011>
- Tonkin, J. D., Merritt, D. M., Olden, J. D., Reynolds, L. V., & Lytle, D. A. (2018). Flow regime alteration degrades ecological networks in riparian ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 2(1), 86–93. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0379-0>
- Tunney, T. D., McCann, K. S., Lester, N. P., & Shuter, B. J. (2012). Food web expansion and contraction in response to changing environmental conditions. *Nature Communications*, 3(1), 1105. <https://doi.org/10.1038/ncomms2098>
- van der Zee, E. M., Angelini, C., Govers, L. L., Christianen, M. J. A., Altieri, A. H., van der Reijden, K. J., Silliman, B. R., van de Koppel, J., van der Geest, M., van Gils, J. A., van der Veer, H. W., Piersma, T., de Ruiter, P. C., Olf, H., & van der Heide, T.

- (2016). How habitat-modifying organisms structure the food web of two coastal ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1826), 20152326. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2326>
- Ward, C. L., & McCann, K. S. (2017). A mechanistic theory for aquatic food chain length. *Nature Communications*, 8(1), 2028. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02157-0>
- Whatley, M. H., van Loon, E. E., van Dam, H., Vonk, J. A., van der Geest, H. G., & Admiraal, W. (2014). Macrophyte loss drives decadal change in benthic invertebrates in peatland drainage ditches. *Freshwater Biology*, 59(1), 114–126. <https://doi.org/10.1111/fwb.12252>
- Williams, A. J., & Trexler, J. C. (2006). A preliminary analysis of the correlation of food-web characteristics with hydrology and nutrient gradients in the southern Everglades. *Hydrobiologia*, 569(1), 493–504. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0151-y>
- Woodward, G., Bonada, N., Brown, L. E., Death, R. G., Durance, I., Gray, C., Hladyz, S., Ledger, M. E., Milner, A. M., Ormerod, S. J., Thompson, R. M., & Pawar, S. (2016). The effects of climatic fluctuations and extreme events on running water ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1694), 20150274. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0274>
- Woodward, G., Brown, L. E., Edwards, F. K., Hudson, L. N., Milner, A. M., Reuman, D. C., & Ledger, M. E. (2012). Climate change impacts in multispecies systems: Drought alters food web size structure in a field experiment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1605), 2990–2997. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0245>
- Wootton, K. L. (2017). Omnivory and stability in freshwater habitats: Does theory match reality? *Freshwater Biology*, 62(5), 821–832. <https://doi.org/10.1111/fwb.12908>
- Ziegler, J. P., Solomon, C. T., Finney, B. P., & Gregory-Eaves, I. (2015). Macrophyte biomass predicts food chain length in shallow lakes. *Ecosphere*, 6(1), art5. <https://doi.org/10.1890/ES14-00158.1>

## 4. Influence des conditions de l'habitat sur la distribution du chevalier gambette et du vanneau huppé en zones de marais, en période de reproduction

Le développement qui suit s'attache, dans un premier temps, à livrer une synthèse des connaissances scientifiques sur les principaux facteurs environnementaux influençant la répartition et le succès reproducteur des limicoles en mettant un accent particulier sur le chevalier gambette et le vanneau huppé qui sont deux espèces bien représentées dans le Marais poitevin, puis, dans un second temps, à présenter des résultats inédits sur ce qu'il en est sur ce territoire. Ce travail a été réalisé de concert entre l'équipe projet et Floriane Plard, consultante en analyses statistiques de données, et a bénéficié de ressources environnementales spatialisées calculées sur l'ensemble du Marais poitevin par Maxime Rouchès, géomaticien de l'EPMP. Un projet d'article est en cours de rédaction.

### 4.1 Etat de l'art

Le déclin marqué et généralisé des populations de limicoles, notamment le chevalier gambette (*Tringa totanus*) et le vanneau huppé (*Vanellus vanellus*), constitue une préoccupation majeure en Europe (Franks *et al.* 2018). Étroitement liés aux prairies humides et aux marais littoraux, ces oiseaux se révèlent particulièrement vulnérables aux modifications des conditions environnementales et aux pratiques de gestion des habitats qu'ils fréquentent. La perte et la dégradation des zones humides, principalement dues au drainage et à leur conversion à des fins agricoles, figurent parmi les principales causes du déclin de ces espèces (Eglington *et al.* 2008).

L'hydrologie joue un rôle déterminant dans la répartition et le succès reproducteur du chevalier gambette et du vanneau huppé. Des études ont montré que ces espèces se concentrent dans des zones présentant de grandes étendues d'eau de surface, une forte humidité du sol, et des niveaux d'eau élevés dans les fossés de drainage adjacents (Eglington *et al.* 2008, 2010; Milsom *et al.* 2002; Vickery *et al.* 1997; Žmihorski *et al.* 2016). En effet, des niveaux d'eau élevés (à moins de 20 cm de la surface du sol) favorisent une bonne disponibilité en ressources alimentaires pour ces espèces, soit directement, en influençant l'abondance des invertébrés dans la couche superficielle du sol, soit indirectement en modifiant la souplesse du sol et donc la facilité avec laquelle il peut être sondé (Vickery *et al.* 1997). Il a été suggéré que maintenir la nappe d'eau de surface à un niveau légèrement inférieur en hiver pourrait être bénéfique pour les limicoles. En effet, des niveaux d'eau excessivement élevés en hiver, causés par des inondations prolongées, peuvent nuire à l'abondance des invertébrés, réduisant ainsi les ressources alimentaires disponibles pour les oiseaux au printemps et à l'été suivants (Ausden *et al.* 2001; Eglington *et al.* 2008; Olsen & Schmidt 2004). À l'inverse, des inondations temporaires créent une mosaïque de microhabitats (végétation courte et haute, sols nus et zones peu profondes d'eau de surface) qui assurent des conditions optimales pour la nidification et l'alimentation tout au long de la saison de reproduction (Ausden *et al.* 2001; Žmihorski *et al.* 2018). Les zones peu profondes des eaux de surface sont particulièrement importantes pour les poussins, offrant des proies aquatiques inaccessibles autrement (Ausden *et al.* 2001). De plus, l'abondance et la disposition des eaux de drainage jouent un rôle essentiel dans le choix des sites de nidification. Il a été montré que les

densités de nicheurs de chevalier gambette et de vanneau huppé étaient plus élevées dans les marais contenant des 'rills' (petits chenaux drainants) fortement ramifiés, et que les vanneaux, mais pas les chevaliers gambettes, avaient tendance à nicher plus près de ces 'rills' (Milsom *et al.* 2002). La proximité des nids aux zones de recherche de nourriture est cruciale pour réduire la mortalité des poussins, car des distances trop grandes augmentent leur vulnérabilité (Eglington *et al.* 2008). Enfin, la capacité des zones humides à retenir l'eau tout au long de la saison de reproduction est déterminante. Si l'eau de surface s'assèche rapidement en raison du drainage ou des conditions météorologiques, les poussins se retrouvent privés d'un accès crucial à des ressources alimentaires indispensables. En résumé, un niveau d'humidité modéré maximise la disponibilité et l'abondance de la nourriture, favorisant ainsi la présence et le succès reproducteur des limicoles, tandis qu'un excès ou un manque d'eau peut produire des effets inverses.

L'utilisation et la gestion des sols influencent également la distribution et le succès reproducteur du chevalier gambette et du vanneau huppé. Ces limicoles choisissent généralement des terres agricoles, notamment des prairies et d'autres habitats humides, pour se reproduire. La hauteur de la végétation à cette période dépend largement du régime de pâturage de l'été précédent et du taux de croissance de l'herbe en hiver (Vickery *et al.* 1997). Des études montrent que le chevalier gambette atteint des densités élevées dans des zones où la végétation est relativement basse (6-14 cm), probablement parce que cette hauteur facilite la localisation visuelle de ses proies (Goss-Custard 1969; Vickery *et al.* 1997). De manière similaire, la hauteur de la végétation influe sur les densités de vanneau huppé (Vickery *et al.* 1997); cette espèce est plus commune dans des zones à végétation courte (Olsen & Schmidt 2004) et aussi dans des secteurs à *Juncus spp*, probablement parce que ce profil d'habitat est associé à des conditions relativement humides (Vickery *et al.* 1997). Le pâturage, lorsqu'il est pratiqué de manière extensive à modérée, combiné aux inondations hivernales, contribue à réduire la hauteur de la végétation et à maintenir une mosaïque de hauteurs propices à ces limicoles. Cette diversité structurelle améliore la disponibilité et la détectabilité des proies (Butler & Gillings 2004; Devereux *et al.* 2004), créant ainsi des espaces humides favorables pour l'alimentation et la reproduction de ces deux espèces (Ausden *et al.* 2001). Cependant, un surpâturage ou une absence de pâturage peut dégrader la qualité des habitats (Sharps *et al.* 2017; Žmihorski *et al.* 2018). Le drainage des zones humides, les fauches précoces et la conversion des prairies humides en terres cultivées ou bâties ont drastiquement réduit les habitats disponibles (Joyeux *et al.* 2022; Kleijn *et al.* 2010; Žmihorski *et al.* 2018). Les zones bâties sont souvent évitées par ces oiseaux en raison de la perturbation humaine et du risque accru de prédation par les chats et les chiens domestiques (Žmihorski *et al.* 2018). De plus, la suppression du relief, le réensemencement et la fertilisation des sols engendrés créent des surfaces homogènes et des sols moins pénétrables qui sont moins adaptés à la reproduction ou à la recherche de nourriture (McCracken & Tallwin 2004). De plus, les parcelles boisées, courantes dans des secteurs humides, influencent également la répartition et le succès de nidification des limicoles (Bertholdt *et al.* 2017). De nombreuses espèces de limicoles évitent les lisières forestières, probablement en raison du risque accru de prédation des nids à proximité de ces zones (Wilson *et al.* 2014; Žmihorski *et al.* 2016). Même une faible proportion de couvert forestier ( $\leq 10\%$ ) à moins de 250 m des prairies humides affecte significativement les communautés de limicoles (Žmihorski *et al.* 2016). Ainsi, la présence de forêts adjacentes peut réduire les effets bénéfiques du pâturage et des inondations, rendant de vastes zones d'habitats potentiellement favorables inutilisables pour la nidification (Bertholdt *et al.* 2017). En résumé, l'utilisation et la gestion des sols, qu'il s'agisse du pâturage, des pratiques agricoles ou de la

configuration du paysage, exercent une influence déterminante sur la répartition et le succès reproducteur des limicoles.

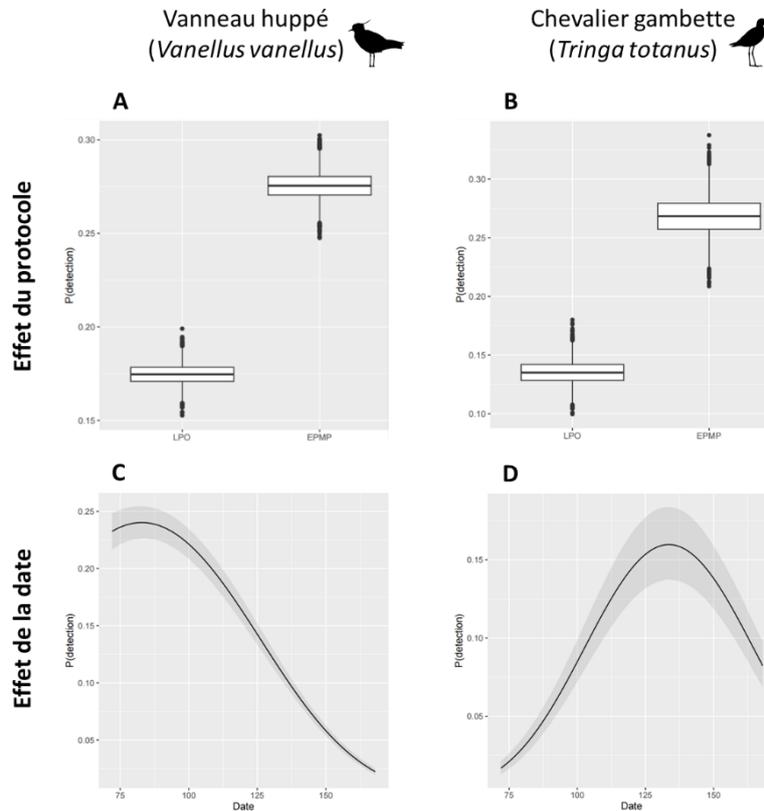
Le maintien des populations de chevaliers gambettes et de vanneaux huppés repose principalement sur l'hydrologie et l'utilisation des sols, ainsi que leur gestion respective. Toutefois, l'influence des variables environnementales varient en fonction des contextes locaux, soulignant l'importance d'une analyse fine pour comprendre le rôle relatif de chaque variable. Une approche intégrant études de terrain et modèles statistiques est essentielle pour quantifier l'influence de ces facteurs sur la distribution et le succès reproducteur des espèces. Une telle compréhension est essentielle pour concevoir des stratégies de gestion adaptatives et ciblées, indispensables pour restaurer et préserver efficacement les habitats de ces limicoles menacés.

## 4.2 Effet de l'habitat sur la distribution des limicoles dans le Marais poitevin

C'est dans ce contexte qu'ont été mobilisés plusieurs jeux de données acquis dans le Marais poitevin sur les limicoles nicheurs (enquêtes OPN 2015/2016 et 2021 (orchestrées par la LPO) et le suivi EPMP spécifique dans le cadre du présent programme) afin de déterminer l'influence des conditions environnementales sur les populations nicheuses de chevalier gambette et de vanneau (seules espèces pour lesquelles l'analyse de données peut être conduite avec robustesse). Nous renvoyons à de précédentes synthèses, notamment Crabot *et al.* (2022), pour plus de détails sur les protocoles de recensement des oiseaux. Pour rappel, le Marais poitevin constitue un site de reproduction clé pour les limicoles dans la région (Joyeux *et al.* 2022). Comme montré dans l'état des connaissances détaillés ci-dessus, la sélection des sites de nidification par ces espèces est supposée résulter d'un compromis entre des lieux de nidification sécurisés et l'accessibilité des sources alimentaires à proximité, ce qui contraint les limicoles à privilégier les prairies humides et ouvertes tout en évitant les lisières forestières et les infrastructures humaines. Pour tester ces attendus, nous avons collecté et compilé des données sur divers paramètres environnementaux, tels que la surface des prairies permanentes, la surface boisée, le réseau routier, la probabilité d'inondation, la présence de plans d'eau permanents ou temporaires, la rugosité de surface (mesure de l'hétérogénéité topographique, Riley *et al.* 1999), et les pratiques de gestion pastorale (notamment les mesures agro-environnementales, MAE) et de gestion de la ressource en eau. Ces données ont été compilées au sein de mailles spatiales de 500 × 500 mètres couvrant tout le Marais poitevin, où le recensement des oiseaux nicheurs a été réalisé (expression en densité de nicheurs par maille). En utilisant une approche bayésienne avec des modèles de type N-mixture, nous avons estimé dans un premier temps la probabilité de détection des espèces en fonction des protocoles et des dates de passages (i.e. les conditions des relevés), puis, dans un second temps, l'influence des co-variables environnementales précitées (voir en annexe) sur les densités des deux espèces de limicoles.

Les analyses montrent un effet du protocole (LPO vs EPMP) sur la détectabilité du vanneau huppé et du chevalier gambette (Figure 16 A-B). La détectabilité de ces deux espèces est significativement plus faible sous le protocole LPO comparé au protocole EPMP. Plus précisément, la probabilité de détectabilité est d'environ 0,15 avec le protocole LPO, tandis qu'elle double avec le protocole EPMP. Cependant, il convient de souligner que ces probabilités demeurent bien inférieures à une valeur maximale de 1, mais cela reste à mettre en lien avec l'approche des modèles N-mixture qui sont particulièrement sensibles aux faibles abondances. Les analyses mettent également en évidence un

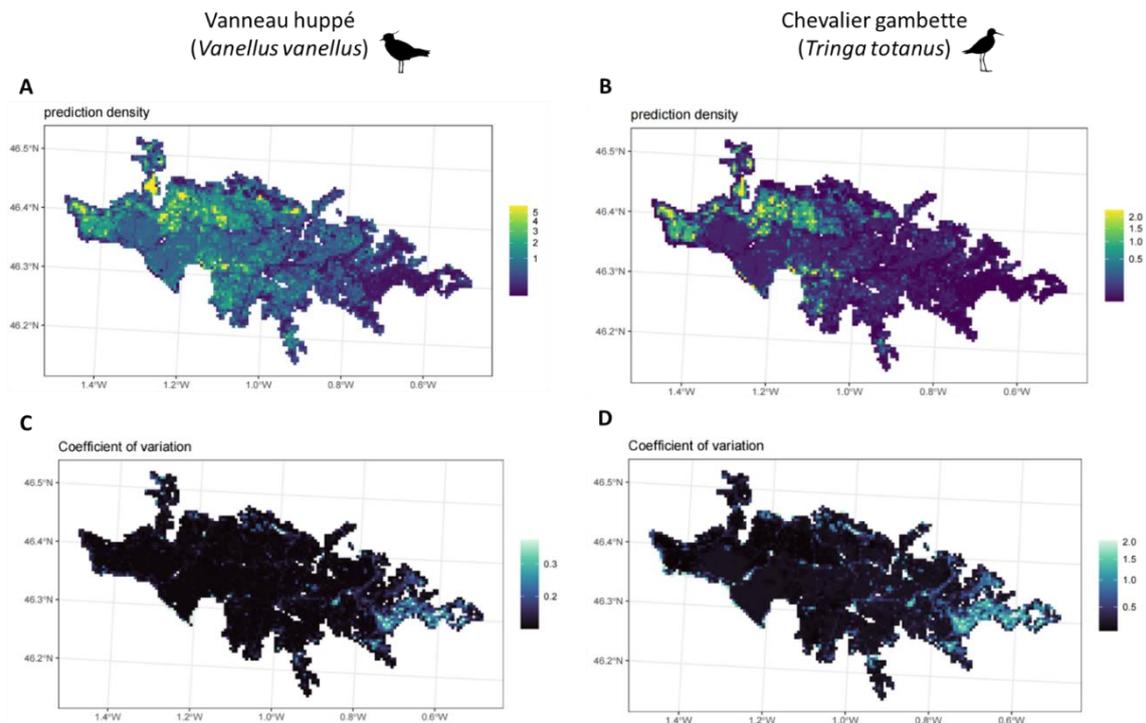
effet significatif de la date des relevés sur la détectabilité des deux espèces (Figure 16 C-D). Pour le vanneau huppé, la détectabilité est maximale entre le 75<sup>e</sup> et le 100<sup>e</sup> jour de l'année (correspondant à la période de mars-avril), avant de diminuer progressivement. En revanche, pour le chevalier gambette, la détectabilité augmente à partir du 75<sup>e</sup> jour, atteint un pic entre le 125<sup>e</sup> et le 140<sup>e</sup> jour (période de mai), puis décline. Ces résultats sont cohérents avec les traits écologiques de ces espèces.



*Figure 16. Probabilités de détection du vanneau huppé (A et C) et du chevalier gambette (B et D) en fonction du protocole (LPO et EPMP ; A–B) et au cours du temps (C–D). Sur les panels A et B, chaque boîte à moustaches représente la médiane, l'étendue interquartile et les valeurs extrêmes pour l'ensemble des mailles des recensements. Sur les panels C et D, les courbes représentent la tendance moyenne des probabilités de détection, et les zones ombrées indiquent les intervalles de confiance autour de ces tendances. Les icônes de vanneau huppé et de chevalier gambette proviennent de [PhyloPic](#) sous les licences CC BY 3.0 et CC0 1.0.*

La répartition spatiale des densités prédites du chevalier gambette (tenant compte des probabilités de détection) est plus restreinte que celle du vanneau huppé (Figure 17A-B). Les densités les plus élevées pour les deux espèces se concentrent dans le Nord-Ouest du marais, une zone caractérisée par de grands espaces prairiaux ouverts offrant un potentiel d'inondation des points bas. Pour le vanneau huppé, des densités plus faibles sont également prédites au centre du marais, tandis que le chevalier gambette est prédit comme totalement absent de cette zone qui est dominée par des marais cultivés et faiblement voire non inondés. Ces distributions reflètent assurément des différences dans les préférences d'habitat et les exigences environnementales propres à chaque espèce. Par ailleurs, les analyses du coefficient de variation des densités prédites pour le vanneau huppé (Figure 17C) et le chevalier gambette (Figure 17D) révèlent une faible variabilité globale des prédictions, indiquant ainsi une certaine fiabilité des modèles et des prédictions associées. Cependant, des coefficients de variation plus élevés apparaissent à l'Est du Marais poitevin, notamment dans la région de la Venise

Verte, ce qui suggère une plus grande incertitude dans les prédictions de densités des limicoles pour cette zone.

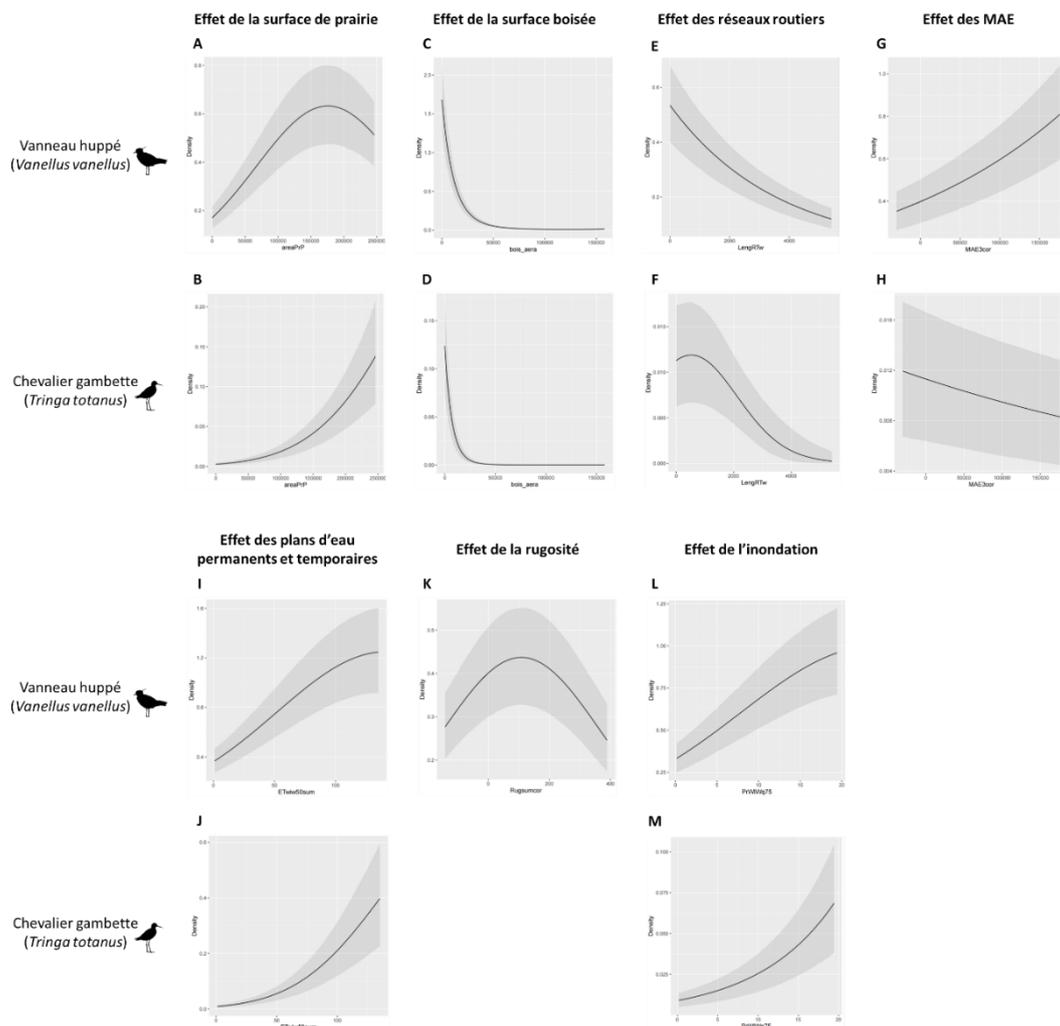


*Figure 17. Distribution spatiale de la densité prédite du vanneau huppé (A) et du chevalier gambette (B) et du coefficient de variation associé (C et D, respectivement). Les cartes A et B montrent la densité prédite des oiseaux par maille de 500 × 500 mètres. Plus la couleur tend vers le jaune, plus la densité d'oiseaux est élevée. Les cartes C et D illustrent le coefficient de variation associé à chaque zone géographique, indiquant le degré de variabilité relative des prédictions de densité. Une valeur de coefficient plus élevée (en bleu clair) reflète une plus grande incertitude dans les estimations, tandis qu'une valeur faible (en noir) indique des prédictions plus certaines. Les icônes de vanneau huppé et de chevalier gambette proviennent de [PhyloPic](#) sous les licences CC BY 3.0 et CC0 1.0.*

Les analyses de données révèlent aussi que les 7 co-variables environnementales utilisées sont des prédicteurs importants de la densité du vanneau huppé, tandis que six le sont pour le chevalier gambette (Figure 18). Les densités des deux espèces augmentent avec l'extension des prairies permanentes, bien que leurs réponses diffèrent : celle du chevalier gambette suit une relation exponentielle (Figure 18B), tandis que celle du vanneau huppé suit une relation en cloche, avec un effet seuil observé autour de 200 000 m<sup>2</sup> (Figure 18A). À l'inverse, une augmentation de la surface boisée est associée à une diminution des densités des deux espèces (Figure 18C-D), probablement en raison de leur évitement des habitats boisés, où le risque de prédation près des lisières forestières est plus élevé. De même, la densité des deux espèces diminue avec la longueur du réseau routier (Figure 18E-F), indiquant une sensibilité à la fragmentation de l'habitat et aux perturbations anthropiques. Les pratiques de gestion de la ressource en eau, décrites de façon indirecte par les mesures agro-environnementales (MAE), influencent différemment les densités des deux espèces. La densité du vanneau huppé augmente en présence de ces pratiques (Figure 3G), reflétant leur impact positif sur la qualité et la disponibilité des habitats. En revanche, une légère diminution de la densité du chevalier gambette est observée dans ces zones en MAE (Figure 18H), bien que l'effet reste faible ( $\leq 0.012$ ) et est accompagné d'une variabilité importante. La présence de plans d'eau (permanents ou temporaires) a un impact positif sur la densité des deux espèces, avec une réponse exponentielle observée pour le

chevalier gambette (Figure 18J) et une réponse logistique pour le vanneau huppé (Figure 18I). La rugosité de la surface, bien qu'un prédicteur clé pour le vanneau huppé (Figure 18K), n'a pas d'effet significatif sur le chevalier gambette. Pour le vanneau huppé, les densités maximales sont atteintes à des valeurs intermédiaires de rugosité, indiquant une préférence pour des paysages modérément structurés. Enfin, les densités des deux espèces augmentent avec la probabilité d'inondation (Figure 18L-M), confirmant leur attrait pour les zones humides temporaires ou périodiquement inondées, essentielles à leur écologie.

Bien que ces résultats soulignent certaines différences dans les réponses des deux espèces aux caractéristiques environnementales, des préférences communes sont toutefois démontrées pour des habitats humides et non perturbés, ce qui permet de tirer des enseignements essentiels en matière de gestion conservatoire du territoire.



**Figure 18.** Relations entre les co-variables environnementales et la densité de population du vanneau huppé et du chevalier gambette. Chaque ligne noire représente la tendance moyenne de la densité de population (axe des ordonnées) en fonction des valeurs des variables environnementales (axe des abscisses), et les zones grises indiquent les intervalles de confiance. Les co-variables environnementales considérées incluent la surface de prairies permanentes (en m<sup>2</sup>), la surface boisée (en m<sup>2</sup>), le réseau routier (somme pondérée du linéaire routier (en mètres) de la priorité 1 (chemin) à 4 (route nationale) au sein de la maille 500 x 500 m), surface avec gestion des ressources en eau (via les mesures agro-environnementales (MAE) ; en m<sup>2</sup>), les plans d'eau permanents et temporaires (nombre total de pixels de plans d'eau permanents et temporaires au sein de la maille 500 x 500 m), la rugosité de surface

(rugosité totale des pixels de prairies permanentes au sein de la maille 500 x 500 m), et la probabilité d'inondation (75e percentile de la fréquence d'inondation pour les pixels de prairies permanentes au sein de la maille 500 x 500 m). Les icônes de vanneau huppé et de chevalier gambette proviennent de *PhyloPic* sous les licences CC BY 3.0 et CC0 1.0.

### 4.3 Annexe – Cartographie des principaux prédicteurs environnementaux

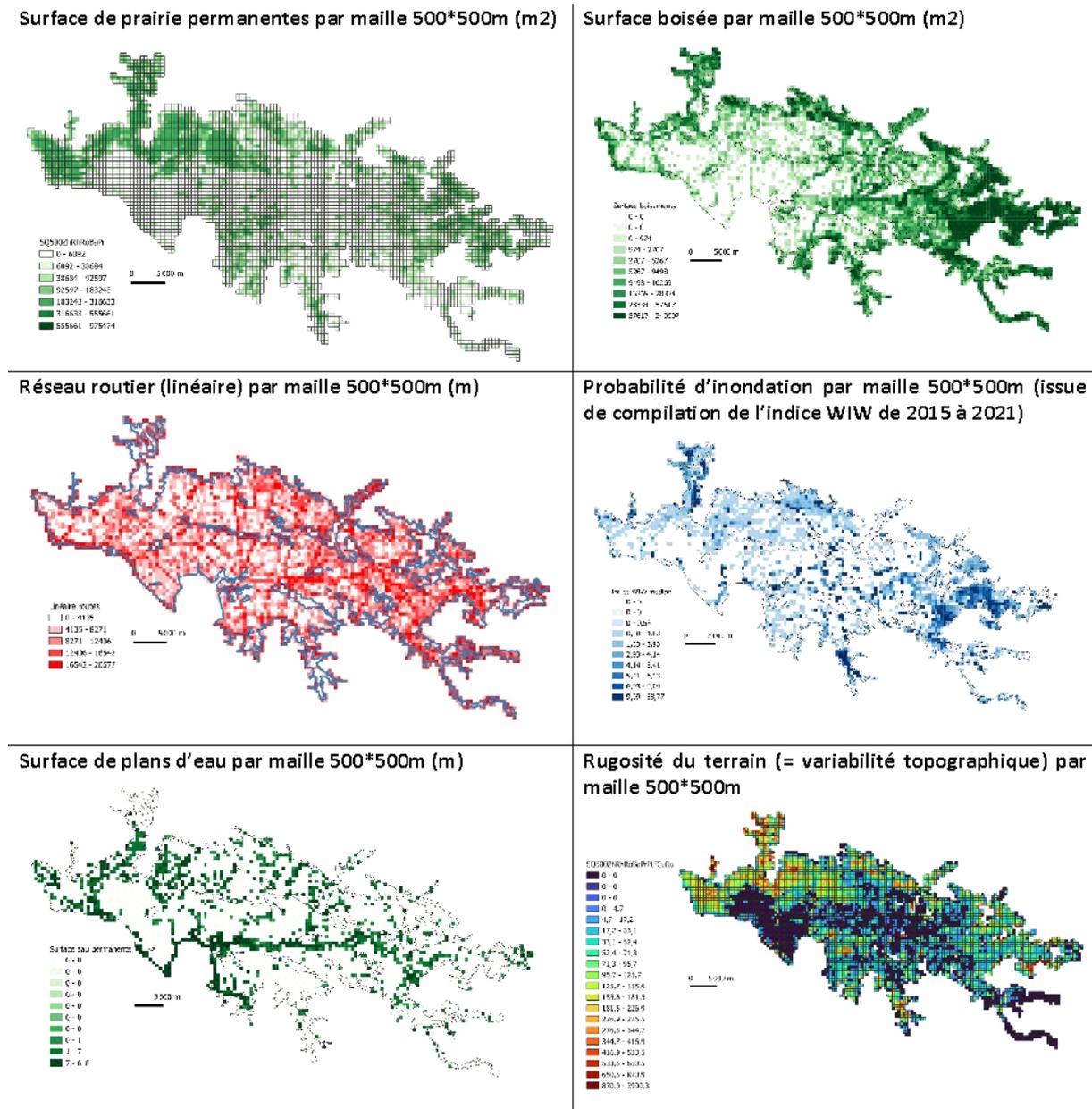


Figure 19. Cartes des variables environnementales : surface de prairies permanentes, de boisements, du réseau routier, probabilité d'inondation, surface des plans d'eau, et, rugosité (hétérogénéité topographique) sur l'ensemble du Marais poitevin.

## 4.4 Références

- Ausden, M., Sutherland, W.J. & James, R. (2001). The effects of flooding lowland wet grassland on soil macroinvertebrate prey of breeding wading birds. *Journal of Applied Ecology*, 38, 320–338.
- Bertholdt, N.P., Gill, J.A., Laidlaw, R.A. & Smart, J. (2017). Landscape effects on nest site selection and nest success of Northern Lapwing *Vanellus vanellus* in lowland wet grasslands. *Bird Study*, 64, 30–36.
- Butler, S.J. & Gillings, S. (2004). Quantifying the effects of habitat structure on prey detectability and accessibility to farmland birds. *Ibis*, 146, 123–130.
- Crabot, J., Mauchamp, A., Gore, O., Bergerot, B., Paillisson, J.M. & Bonis, A. (2022) Programme d'étude sur l'évolution de la biodiversité en lien avec la gestion de l'eau dans le Marais poitevin. Résultats des analyses croisant les données 'biodiversité' et les conditions environnementales réalisées de 2020 à 2022. Rapport CNRS, EPMP, 173 p.
- Devereux, C.L., Mckeever, C.U., Benton, T.G. & Whittingham, M.J. (2004). The effect of sward height and drainage on Common Starlings *Sturnus vulgaris* and Northern Lapwings *Vanellus vanellus* foraging in grassland habitats. *Ibis*, 146, 115–122.
- Eglinton, S.M., Bolton, M., Smart, M.A., Sutherland, W.J., Watkinson, A.R. & Gill, J.A. (2010). Managing water levels on wet grasslands to improve foraging conditions for breeding northern lapwing *Vanellus vanellus*. *Journal of Applied Ecology*, 47, 451–458.
- Eglinton, S.M., Gill, J.A., Bolton, M., Smart, M.A., Sutherland, W.J. & Watkinson, A.R. (2008). Restoration of wet features for breeding waders on lowland grassland. *Journal of Applied Ecology*, 45, 305–314.
- Franks, S.E., Roodbergen, M., Teunissen, W., Carrington Cotton, A. & Pearce-Higgins, J.W. (2018). Evaluating the effectiveness of conservation measures for European grassland-breeding waders. *Ecology and Evolution*, 8, 10555–10568.
- Goss-Custard, J.D. (1969). The winter feeding ecology of the Redshank *Tringa Totanus*. *Ibis*, 111, 338–356.
- Joyeux, E., Haie, S., Le Rest, K., Quaintenne, G. & Francesiaz, C. (2022). Meadow-breeding waders in France: Population sizes, distribution and conservation challenges. *Wader Study*, 129, 166–176.
- Kleijn, D., Schekkerman, H., Dimmers, W.J., Van Kats, R.J.M., Melman, D. & Teunissen, W.A. (2010). Adverse effects of agricultural intensification and climate change on breeding habitat quality of Black-tailed Godwits *Limosa l. limosa* in the Netherlands. *Ibis*, 152, 475–486.
- Mccracken, D.I. & Tallowin, J.R. (2004). Swards and structure: the interactions between farming practices and bird food resources in lowland grasslands. *Ibis*, 146, 108–114.
- Milsom, T.P., Hart, J.D., Parkin, W.K. & Peel, S. (2002). Management of coastal grazing marshes for breeding waders: the importance of surface topography and wetness. *Biological Conservation*, 103, 199–207.
- Olsen, H. & Schmidt, N.M. (2004). Impacts of wet grassland management and winter severity on wader breeding numbers in eastern Denmark. *Basic and Applied Ecology*, 5, 203–210.
- Riley, S.J., DeGloria S.D. & Elliot R. (1999). A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity. *Intermountain Journal of Sciences*, 5, 23–27.
- Sharps, E., Smart, J., Mason, L.R., Jones, K., Skov, M.W., Garbutt, A., *et al.* (2017). Nest trampling and ground nesting birds: Quantifying temporal and spatial overlap between cattle activity and breeding redshank. *Ecology and Evolution*, 7, 6622–6633.
- Vickery, J.A., Sutherland, W.J., O'Brien, M., Watkinson, A.R. & Yallop, A. (1997). Managing coastal grazing marshes for breeding waders and over wintering geese: Is there a conflict? *Biological Conservation*, 79, 23–34.
- Wilson, J.D., Anderson, R., Bailey, S., Chetcuti, J., Cowie, N.R., Hancock, M.H., *et al.* (2014). Modelling edge effects of mature forest plantations on peatland waders informs landscape-scale conservation. *Journal of Applied Ecology*, 51, 204–213.
- Żmihorski, M., Krupiński, D., Kotowska, D., Knape, J., Pärt, T., Obłoz, P., *et al.* (2018). Habitat characteristics associated with occupancy of declining waders in Polish wet grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 251, 236–243.
- Żmihorski, M., Pärt, T., Gustafson, T. & Berg, Å. (2016). Effects of water level and grassland management on alpha and beta diversity of birds in restored wetlands. *Journal of Applied Ecology*, 53, 587–595.

## 5. Analyse de la végétation des prairies humides et liens avec les conditions environnementales

Les résultats de ce volet ont donné lieu à deux publications dans des journaux internationaux académiques à comité de lecture : Mauchamp *et al.* *Wetlands* 2024; 44:50. <https://doi.org/10.1007/s13157-024-01803-w> et Bonis *et al.* *Ecologia Mediterranea* 2023; 49(2):71-86. Ils ont également été présentés au colloque ECOVEG 16 (thème “Communautés végétales et socioécosystèmes dans un monde en transition”) qui s’est tenu à Marseille du 5- au 7 avril 2023.

### 5.1 Introduction

Les prairies sont des écosystèmes importants pour l'agriculture à l'échelle mondiale, notamment dans l'Union européenne où elles représentent environ 30 à 35 % des surfaces agricoles totales (Smit *et al.* 2008). Elles assurent diverses fonctions écologiques (Evans 2006 ; García-Feced *et al.* 2015) grâce à la diversité remarquable de la faune et de la flore qu'elles abritent (Bengtsson *et al.* 2019 ; Dengler *et al.* 2014 ; Habel *et al.* 2013). Elles fournissent également des services écosystémiques essentiels, notamment dans le contexte du changement climatique, comme la régulation de l'eau et le stockage du carbone dans le cas des prairies humides (Bengtsson *et al.* 2019 ; Bullock et Acreman 2003). Pourtant, les prairies – et plus particulièrement les prairies humides – sont continuellement menacées (Dengler *et al.* 2020 ; Janssen *et al.* 2016). Les principales menaces proviennent de leur conversion en terres cultivées (Duncan *et al.* 1999), de l'enrichissement en nutriments, particulièrement observé en Europe de l'Ouest (Dengler *et al.* 2020 ; Goodwillie *et al.* 2020), de l'abandon des pratiques agricoles (provoquant l'envahissement par les plantes ligneuses et la dominance de graminées hautement compétitives (Joyce 2014)), et de l'intensification du drainage (Schneider *et al.* 2017). Les marais dans les paysages agricoles sont composés de prairies humides entourées de terres cultivées. La gestion du régime hydrique des prairies consiste généralement à réduire la fréquence, la durée et l'étendue des inondations, principalement pour des raisons de production agricole (Janssen *et al.* 2016), en contrôlant le niveau de l'eau des canaux (Duncan *et al.* 1999). Un tel contrôle du régime hydrique, en relation avec les activités humaines, est courant dans le monde entier (Acreman *et al.* 2007 ; Thompson *et al.* 2009) et peut représenter une menace critique pour la biodiversité et les services écosystémiques des prairies humides (Dengler *et al.* 2014 ; Janssen *et al.* 2016 ; Schneider *et al.* 2017 ; Toogood *et al.* 2008).

Le régime hydrique est bien documenté pour son importance sur les communautés végétales des prairies humides (Maher *et al.* 2015 ; Toogood et Joyce 2009 ; Violle *et al.* 2011 ; Wassen *et al.* 2002). Cependant, malgré un corpus de littérature substantiel, les connaissances sur ses effets sur les communautés végétales des prairies restent incomplètes.

D'abord, les différentes composantes du régime hydrique sont souvent insuffisamment caractérisées lorsque sont étudiés leurs effets sur les communautés végétales. Par exemple, certaines études ne prennent en compte que les grands types hydro-géomorphiques au sens de Brinson (1993) pour décrire les régimes hydriques (Barrett *et al.* 2010 ; Gwin *et al.* 1999). D'autres études les caractérisent à des échelles spatiales très larges (Ervin *et al.* 2006), mais cela ne tient pas pleinement compte de la variabilité spatiale des conditions hydriques, en particulier le long des gradients d'altitude (Alexander *et al.* 2016 ; García-Baquero *et al.* 2016 ; Stein *et al.* 2014). De plus, bien qu'une diversité de

descripteurs du régime hydrique soit censée influencer les communautés végétales (notamment par les inondations, le déficit en aération du sol et la sécheresse (Araya *et al.* 2011 ; Gowing *et al.* 1997 ; Large *et al.* 2007 ; Silvertown *et al.* 1999)), ces paramètres ont rarement été explorés ensemble (Webb *et al.* 2012). L'impact de la sécheresse du sol a rarement été étudié, bien qu'elle puisse parfois être sévère et jouer un rôle important dans la structuration des communautés végétales : parmi environ 80 articles consultés pour la présente étude, la sécheresse du sol est principalement considérée par Gowing et ses collaborateurs à travers la niche hydrologique des plantes des prairies (Araya *et al.* 2011 ; Gowing *et al.* 1997 ; Silvertown *et al.* 1999) et dans quelques autres études (Brotherton et Joyce 2015 ; Brotherton *et al.* 2019 ; Jung *et al.* 2009), et par Dwire *et al.* (2006) à travers la topographie du sol.

Deuxièmement, d'un point de vue de la gestion, une question importante concerne le lien direct entre le régime hydrique des prairies et le niveau d'eau dans les sources en eau environnantes – généralement les canaux ou les rivières. Ce lien reste mal documenté, et les rares études disponibles à ce sujet ont donné des résultats contrastés. Un lien fort a été observé dans plusieurs plaines inondables (Large *et al.* 2007 ; Leyer 2005 ; Thompson *et al.* 2004), mais il tend à s'estomper avec l'altitude locale et la distance aux sources en eau (Acreman *et al.* 2007). En revanche, ce lien est mal connu dans les paysages agricoles (Armstrong et Rose 1999 ; Bradford et Acreman 2003).

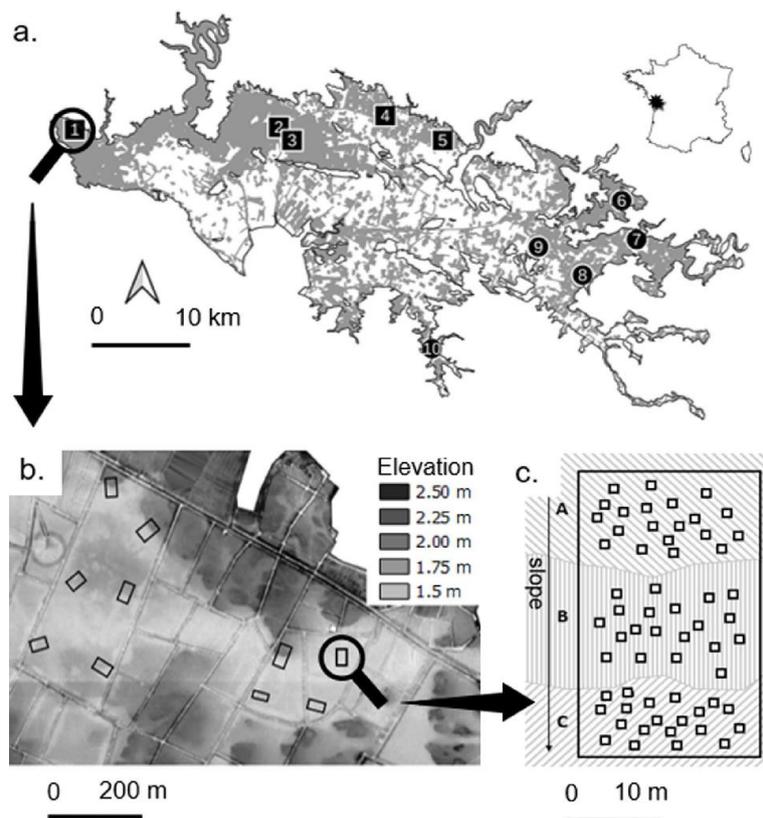
Troisièmement, on s'attend à ce que les descripteurs des communautés végétales – en particulier la composition des espèces, le caractère hygrophile et la diversité – réagissent différemment au régime hydrique. La composition des espèces et le caractère hygrophile seraient très sensibles aux contrastes du régime hydrique (Baastrup-Spohr *et al.* 2015 ; Colmer et Voesenek 2009), tandis que la diversité des communautés végétales ne montre pas de tendance évidente à ces contrastes. Il a été montré que la richesse en espèces diminue avec l'augmentation de la durée des inondations dans différentes zones humides (Maher *et al.* 2015 ; Michalcová *et al.* 2011), mais suit un modèle unimodal dans les prairies humides atlantiques (Violle *et al.* 2011).

Notre étude visait à combler ces lacunes en explorant l'influence des conditions hydriques sur les communautés végétales des prairies humides de deux types de marais du Marais poitevin : un marais argileux avec une nappe d'eau salée (marais dit 'sub-halophile' ou desséché en référence à la capacité de contrôle anthropique des niveaux d'eau dans les canaux) et un marais avec seulement de l'eau douce et un sol présentant une dimension tourbeuse en surface, dit 'Venise verte').

D'après la littérature, nous nous attendions à ce que (i) la durée des inondations, l'aération du sol et la sécheresse influencent significativement la composition des communautés végétales, (ii) une relation positive étroite apparaisse entre la durée des inondations et le caractère hygrophile des communautés végétales, (iii) les trois descripteurs du régime hydrique mentionnés ci-dessus ne prédisent pas la diversité des plantes en raison des réponses divergentes des plantes aux conditions du régime hydrique, (iv) le niveau de l'eau dans les canaux attenants aux prairies humides affecte directement la composition et le caractère hygrophile des communautés végétales, et (v) les différences de régime hydrique entre les sites induisent des contrastes majeurs dans la composition des communautés végétales par rapport aux contrastes intra-site liés à l'altitude.

## 5.2 Les sites, l'échantillonnage des communautés végétales et les conditions environnementales

La partie occidentale du Marais poitevin (Figure 20 et EPMP 2015) présente un sol argileux, localement salé (Amiaud *et al.* 1998), et, une nappe phréatique superficielle ne dépassant pas un mètre de profondeur. Sa salinité varie de 7 à 17 g.L<sup>-1</sup>. La partie orientale a également un sol argileux, mais il est recouvert d'une couche organique tourbeuse de 0,50 à 1 mètre d'épaisseur, et la salinité de la nappe phréatique est plus faible (2 à 7 g.L<sup>-1</sup> ; Dudoignon *et al.* 2016). Nous avons étudié les communautés végétales de ces deux entités, appelées respectivement marais argileux et marais tourbeux par la suite.



**Figure 20.** a) les 10 sites d'étude dans le Marais poitevin (cercles pour les sites tourbeux, carrés pour les sites argileux) ; b & c) stratégie d'échantillonnage de la végétation ; b) schéma de l'échantillonnage dans un site (ici site 1), avec 10 stations prairiales, le réseau de canaux et l'altitude exprimée en nuances de gris. c) dans chaque prairie, la végétation est décrite dans toutes les communautés végétales homogènes qui sont répertoriées le long du gradient d'altitude (3 communautés, A, B et C dans cet exemple).

Les types de végétation de la région ont été évalués par Deat et Cardot (2019). On peut s'attendre à y trouver des communautés de prairies humides atlantiques et subatlantiques (E3.41 EUNIS), ainsi que des végétations plus mésophiles dans les secteurs de pâturage (cf. EUNIS E2.1) et de fauche (EUNIS E2.2). De plus, des prairies humides sub-méditerranéennes (EUNIS 3.3), des végétations halophiles (EUNIS 6.1), des steppes salées méditerranéennes internes (« *Frankenion pulverulenta* ») et des prairies salées méditerranéennes (EUNIS A2.523) ont été rapportées dans le marais argileux, en combinaison avec les deux autres types. Une analyse préliminaire a confirmé que les pools d'espèces végétales de chaque marais diffèrent considérablement. Les analyses ont été menées séparément

pour les données de chaque marais afin d'examiner si les deux pools d'espèces réagissent de manière similaire ou non aux variables environnementales.

Une superficie d'environ 300 ha a été choisie dans cinq unités hydrologiques présentant des régimes hydriques différents dans chaque marais (Figure 20a). Les usages des terres varient dans ces zones, appelées « sites » dans ce travail (40–100 %, 0–50 % et 1–60 % pour les prairies humides, les terres agricoles et les zones boisées, respectivement), tandis que les prairies étudiées sont gérées de la même manière dans tous les sites, c'est-à-dire avec un pâturage par du bétail à un taux de charge faible à modéré (1,4 à 2 unités de bétail par ha d'avril à novembre), sans fertilisation ni ensemencement depuis au moins dix ans. Les sites sont intégrés dans un réseau dense de canaux et de petits cours d'eau (40 à 215 m.ha<sup>-1</sup> selon le site).

Les communautés végétales ont été échantillonnées chaque année (de la mi-mai à la mi-juin) dans dix parcelles de prairie sélectionnées dans chaque site (Figure 20b), couvrant une surface de 150 à 700 m<sup>2</sup>, afin d'inclure tous les gradients d'altitude (Amiaud *et al.* 1998). Entre une et six communautés végétales homogènes ont été identifiées dans chaque parcelle. Un relevé a été effectué chaque année dans chacune d'elles, consistant à enregistrer la fréquence de chaque espèce végétale dans vingt carrés de 50 cm × 50 cm répartis aléatoirement (Figure 20c). Ainsi, l'échantillonnage a été réalisé dans 2 marais × 5 sites × 10 parcelles × 1–6 relevés. La taxonomie des espèces végétales a suivi le système de référence pour la France – TAXREF v12 (Gargominy *et al.* 2018).

Trois composantes (décorrélées) du régime hydrique ont été mesurées aux emplacements des relevés des communautés végétales : la durée d'inondation, le déficit d'aération (approchant l'anoxie du sol) et la sécheresse du sol (voir Mauchamp *et al.* (2024) pour plus de détails sur la méthodologie de calcul de ces variables). L'altitude de chaque relevé a été dérivée d'un modèle numérique d'altitude à une résolution de 1 m × 1 m – Litto3D – fourni par l'Institut Géographique National français et corrigé par des mesures de terrain utilisant un GPS différentiel avec une précision verticale de 2 cm. L'altitude de chaque relevé a été exprimée relativement au point le plus bas du site afin de la relier au régime hydrique (Rapinel *et al.* 2018). La conductivité en eau du sol a également été mesurée (Mauchamp *et al.* 2024). Enfin, pour explorer l'influence directe du niveau de l'eau dans le canal adjacent, celui-ci a été surveillé quotidiennement à l'aide d'un limnigraphe numérique. Les valeurs moyennes mensuelles ont été calculées et exprimées par rapport à l'altitude du site, de sorte que le zéro correspond au niveau altitudinal des points les plus bas des prairies. Cette altitude de 'zéro local' est celle où l'eau du canal peut commencer à déborder vers les prairies par effet de gravité. Une description détaillée des contrastes du régime hydrique dans les prairies est disponible en Annexe 1.

### 5.3 Composition des communautés végétales et influence du régime hydrique

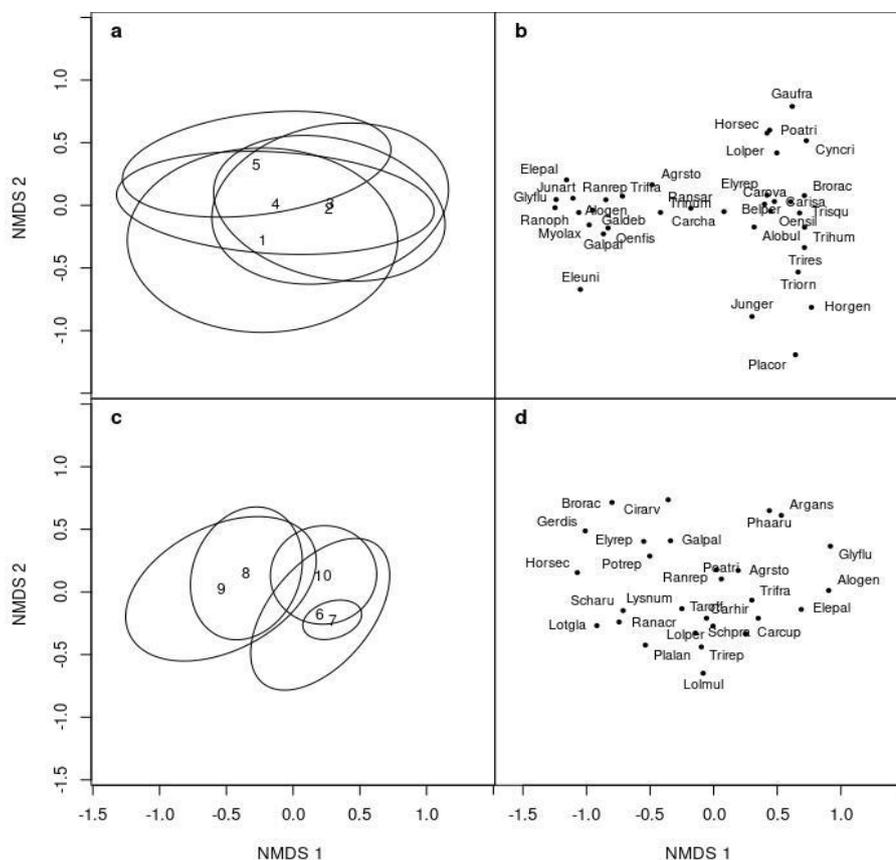
Un total de 254 espèces a été enregistré dans les marais argileux et 227 dans les marais sur tourbe, dont 35 et 28 étaient dominantes, respectivement (voir Tableau 6). La richesse spécifique par relevé a varié entre 5 et 36 espèces. Parmi les espèces observées, 68% et 89% étaient des espèces pérennes. Quelques espèces exotiques ont été relevées, principalement du genre *Ludwigia*.

**Tableau 6.** Fréquence moyenne des espèces végétales dominantes.

Fréquence d'espèces dans les relevés de communautés sub-halophiles dans 4 sites de marais argileux (22 relevés au total). Les communautés sub-halophiles ont été sélectionnées se basant sur les moyennes pondérées de valeurs S d'Ellenberg (CMW<sub>s</sub>) supérieures à 2,5. Les espèces sont classées par ordre décroissant d'occurrences cumulées. Les valeurs pondérées à l'échelle des communautés des indicateurs pour la tolérance à la salinité (S) et la tolérance à l'inondation (F) des relevés et l'altitude relative du relevé (0 est le point bas du site correspondant) sont fournies (les valeurs spécifiques des indicateurs proviennent de Hill et al. 1999, revues dans Julve et al. 2022).

Species	S	SITES																					
		1					2					3					4						
<i>Juncus gerardi</i>	3	19	20	20	19	19	14	19	0	20	19	20	20	20	20	20	19	19	20	1	4	20	
<i>Hordeum geniculatum</i>	4	0	0	10	2	0	4	0	0	19	0	20	14	19	18	19	20	19	18	14	16	20	18
<i>Alopecurus bulbosus</i>	3	11	0	6	6	5	6	20	0	1	1	0	7	1	20	15	18	19	18	20	18	21	3
<i>Plantago coronopus</i>	2	14	8	19	12	11	13	0	0	10	12	18	8	13	13	5	2	1	0	0	0	0	16
<i>Panicum strigosum</i>	5	10	6	10	0	16	18	0	0	20	16	18	0	18	0	0	14	15	2	0	0	2	0
<i>Carex divisa</i>	3	0	0	5	1	0	1	0	15	0	13	9	16	7	2	1	8	8	9	4	18	20	12
<i>Spergularia media</i>	7	14	3	10	16	16	14	0	0	17	9	7	0	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Atriplex prostrata</i>	2	10	11	2	10	19	13	1	0	1	0	0	0	0	0	1	12	3	1	7	0	4	0
<i>Elytrigia repens</i>	2	0	0	2	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	8	5	9	19	11	16	0
<i>Agrostis stolonifera</i>	1	12	5	14	0	5	1	6	0	0	0	0	0	0	0	8	4	0	10	7	2	2	0
<i>Puccinellia maritima</i>	5	7	6	10	17	16	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0
<i>Lolium perenne</i>	0	8	5	11	1	18	0	0	0	0	0	5	0	0	0	1	0	7	0	0	0	0	0
<i>Bromus racemosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	6	1	10	2	0	0	4	2	3	2	1	4	5
<i>Festuca rubra</i>	3	0	0	3	9	0	0	0	0	1	0	5	9	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium resupinatum</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	4	0	0	0	1	0	0	1	5	1	5
CMW <sub>F</sub>		6.7	6.8	6.5	6.9	6.5	6.9	7.1	8.2	6.6	6.6	6.3	6.4	6.4	6.6	6.5	6.5	6.4	6.5	6.3	6.4	6.4	6.3
CMW <sub>S</sub>		2.8	2.5	2.8	3.4	2.7	3.5	2.7	2.7	3.8	3.2	3.0	2.5	3.5	3.1	2.9	3.0	3.1	2.7	2.5	2.6	2.8	2.6
Elevation (m)		0.17	0.14	0.22	0.27	0.25	0.26	0.11	0.06	0.23	0.23	0.37	0.19	0.24	0.16	0.14	0.13	0.15	0.12	0.10	0.28	0.24	0.19

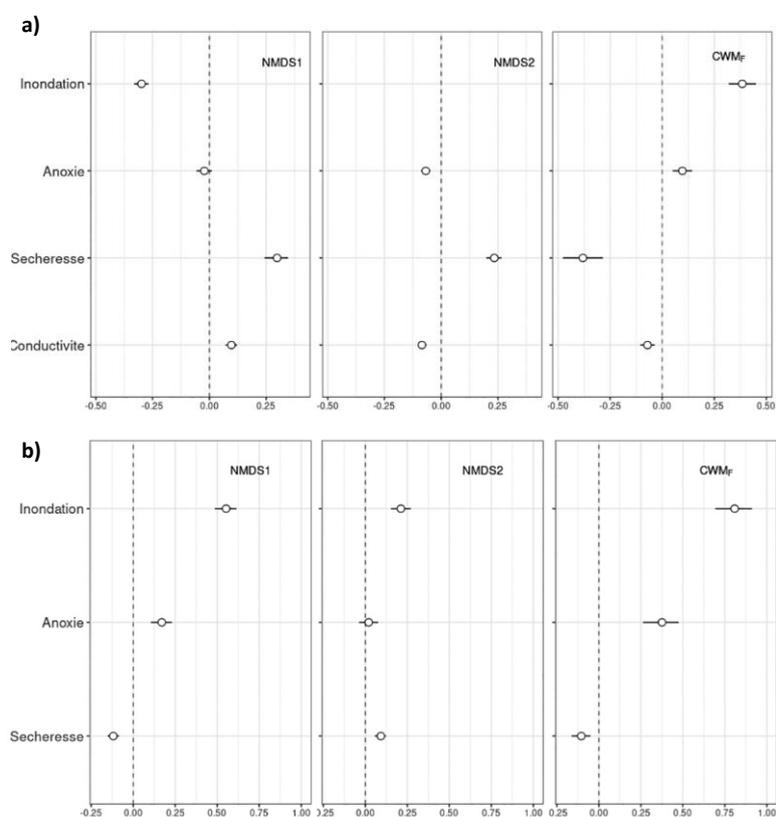
L'ordination NMDS (analyse multivariée) a montré des différences significatives dans la composition des communautés au sein des sites, avec une plus grande variation dans le marais argileux (Figure 21).



**Figure 21.** Ordinations (NMDS) de la composition spécifique des relevés prairiaux dans les 10 sites étudiés. Figure 2a-b) marais argileux, 5 sites, 10 prairies par site, totalisant 96 (site 4) à 136 (site 3) relevés sur la période 2016-2019. Figure 2c-d) marais tourbeux, 5 sites, 10 prairies par site, totalisant 35 (site 9) à 78 (site 10) relevés. Les figures 2a,c représentent les ellipses (d'intervalle de confiance à 75%) de chaque site; et les figures 2b, d représentent les projections des espèces dominantes (90% de la somme des occurrences). Le nom scientifique des espèces (code composé de 6 lettres) est disponible en annexe. Les principales espèces discriminantes sur l'ordination sont : Alogen, *Alopecurus geniculatus*; Argans, *Argentina anserina*; Belper, *Bellis perennis*; Brorac, *Bromus racemosus*; Cirarv, *Cirsium arvense*; Cyncri, *Cynosurus cristatus*; Elepal, *Eleocharis palustris*; Eleuni, *Eleocharis uniglumis*; Gaufra, *Gaudinia fragilis*; Glyflu, *Glyceria fluitans*; Horgen, *Hordeum geniculatum*; Horsec, *Hordeum secalinum*; Junger, *Juncus gerardi*; Lolmul, *Lolium multiflorum*; Phaaru, *Phalaris arundinacea*.

Les différences entre les sites étaient plus marquées dans le marais tourbeux, notamment pour les sites 8 et 9. L'axe principal de l'ordination (NMDS1) a permis de discriminer principalement les communautés dominées par des espèces hygrophiles (ex. *Eleocharis palustris*, *Oenanthe fistulosa*) de celles dominées par des espèces mésophiles (ex. *Hordeum spp.*, *Bromus racemosus*, voir la Figure 21). L'axe secondaire (NMDS2) a discriminé les communautés selon leur tolérance au sel, avec la présence d'espèces sub-halophiles dans le marais argileux.

La durée de l'inondation a significativement influencé la composition des communautés végétales et le caractère hygrophile des végétations dans les deux marais (jusqu'à 52 % de la variance expliquée). En revanche, les conditions environnementales ont eu peu d'impact sur la richesse spécifique et l'indice de diversité de Shannon (Figure 22 & Tableau 7). La durée de l'inondation et la sécheresse s'avèrent être des facteurs clés, tandis que le déficit d'aération a eu un effet limité sur la composition des espèces dans les deux marais, avec cependant un impact important sur le caractère hygrophile de la végétation (mesuré par le CWMF) dans le marais argileux. Comme prévu, le caractère hygrophile des communautés végétales s'est avéré positivement associé à la durée d'inondation et au déficit d'aération, et négativement associé à la sécheresse. Le niveau de l'eau dans le canal adjacent a influencé la composition des espèces dans le marais argileux, mais son effet a été limité, voire faible, dans le marais tourbeux. Enfin, la conductivité de l'eau du sol a eu un impact négatif sur les cinq variables des communautés végétales dans le marais argileux, avec des tailles d'effet modérées pour les scores NMDS et le CWMF, mais des tailles d'effet très grandes pour les mesures de diversité (Tableau 7).



**Figure 22.** Résultat de l'ajustement des variables réponses décrivant les communautés végétales (NMDS1, NMDS2 et CWMF) par les conditions d'environnement a) dans le secteur argileux et b) dans le secteur tourbeux. Les résultats de chaque modèle correspondent aux estimateurs de la pente des relations entre chaque variable réponse décrivant les communautés végétales et les variables environnementales du modèle (durée d'inondation, niveau d'anoxie, de sécheresse du sol et conductivité pour le secteur argileux), avec leurs intervalles de confiance à 95 %. La variable environnementale testée présente un effet significatif si l'estimateur de la pente n'inclut pas la valeur 0. Plus la valeur absolue de l'estimateur est élevée, plus la variable environnementale considérée présente un poids important dans le modèle d'ajustement (« taille de l'effet »).

**Table 7.** Résultats des modèles linéaires généralisés (estimateurs moyens (accompagnées de leur intervalle de confiance à 95%) des prédicteurs environnementaux) expliquant les variations des descripteurs des communautés végétales (scores de l'ordination NMDS des axes 1 et 2, valeurs moyennes pondérées de l'indicateur F (inondation) d'Ellenberg à l'échelle de la communauté CWM<sub>F</sub>, richesse spécifique et indice de diversité de Shannon) dans chaque marais. Les tirets signalent que les prédicteurs candidats ne figurent pas dans le meilleur modèle. La conductivité du sol n'est pas considérée dans le marais tourbeux.

Variable réponse	Régime hydrique						R <sup>2</sup> marginale					
	Durée d'inondation		Déficit d'aération du sol		Sécheresse du sol			Niveau d'eau canal		Conductivité du sol		
Marais argileux	NMDS1	-0,29	[-0,34/-0,25]	–	–	0,30	[0,23/0,37]	–	–	0,09	[0,06/0,13]	0,52
	NMDS2	-0,13	[-0,16/-0,11]	-0,17	[-0,07/-0,11]	–	–	-0,21	[-0,24/-0,18]	-0,09	[-0,11/-0,06]	0,44
	CWM <sub>F</sub>	0,41	[0,36/0,51]	0,12	[0,07/0,20]	-0,35	[-0,43/-0,22]	–	–	-0,09	[-0,14/-0,04]	0,47
	Richese spécifique	-1,18	[-1,57/-0,79]	–	–	0,82	[0,21/1,43]	–	–	-0,68	[-1,05/-0,30]	0,18
	Shannon	-0,98	[-1,23/-0,71]	–	–	–	–	–	–	-0,60	[-0,85/-0,35]	0,14
Marais tourbeux	NMDS1	0,42	[0,32/0,52]	0,16	[0,08/0,24]	-0,14	[-0,18/-0,09]	0,13	[0,08/0,19]	–	–	0,49
	NMDS2	0,21	[0,13/0,28]	–	–	0,08	[0,05/0,12]	–	–	–	–	0,18
	CWM <sub>F</sub>	0,82	[0,68/0,98]	0,44	[0,26/0,62]	-0,10	[-0,18/-0,03]	–	–	–	–	0,46
	Richese spécifique	-0,16	[-0,25/-0,07]	–	–	–	–	–	–	–	–	0,11
	Shannon	-2,20	[-2,96/-1,40]	–	–	–	–	–	–	–	–	0,09

La diversité beta des relevés de zones basses est assez similaire dans les deux marais, mais la diversité alpha est significativement plus élevée dans les sites du marais tourbeux (Tableau 8). L'impact de la conductivité de l'eau est négatif sur tous les indices de communauté utilisés dans le marais argileux, avec notamment un effet notable sur la diversité.

**Tableau 8.** Répartition de la diversité spécifique (alpha and beta) des communautés végétales au niveau : (i) des relevés au point le plus bas dans les prairies; (ii) de tous les relevés. Les diversités alpha et beta sont indépendantes, et la décomposition est multiplicative. Les valeurs de probabilité des comparaisons des diversités alpha et beta entre marais sont reportées (NS : différence non significative).

Echelle	Marais	Alpha	Probabilité	Beta	Probabilité
Au niveau du point bas	Argileux	17,4		4,9	
	Tourbeux	21,3	0,003	4,5	NS
En tous points	Argileux	19,8		7,7	
	Tourbeux	21,7	0,01	6,3	0,01

## 5.4 Discussion

Malgré une vaste littérature sur les effets des conditions hydriques sur les communautés végétales des prairies humides, il est toujours difficile d'identifier l'importance des différents critères du régime de l'eau sur les différents descripteurs des communautés et ainsi de tirer des enseignements cruciaux pour des actions de gestion. Notre étude apporte certaines réponses à cette question.

### 5.4.1 Rôle prépondérant de la durée des inondations et de la sécheresse du sol

Le régime hydrique est important pour la végétation dans une large gamme d'écosystèmes humides, allant des roselières aux prairies mésiques (Baattrup-Pedersen *et al.* 2013 ; Silvertown *et al.* 2015 ; Wassen *et al.* 2002). Notre étude démontre son rôle dans la structuration des communautés végétales des prairies humides, en précisant quelles composantes du régime hydrique affectent de manière significative des descripteurs donnés des communautés végétales.

La durée d'inondation s'est avérée être le facteur prépondérant expliquant la composition et le caractère hygrophile de la végétation dans les deux marais. L'anoxie du sol constitue un facteur supplémentaire influençant le caractère hygrophile de la végétation dans le marais tourbeux, mais beaucoup moins dans le marais argileux. La sécheresse est aussi importante que les inondations pour déterminer les profils de végétation dans le marais argileux, mais elle l'est moins dans le marais tourbeux. La durée d'inondation a été le facteur le plus lié à la composition végétale dans les prairies humides, avec seulement 16 % du total d'espèces étant typiquement hygrophiles (se basant sur leur valeur F d'Ellenberg,  $F \geq 8$ ).

Nos résultats sont conformes avec l'impact connu des inondations sur la croissance et la survie des plantes (Banach *et al.* 2008), en raison de la réduction de la diffusion de l'oxygène dans les racines et de la disponibilité en lumière (Sarneel *et al.* 2022 ; Visser *et al.* 2003) ainsi que l'augmentation de la concurrence entre les plantes (Jung *et al.* 2009). Certaines stratégies permettent aux plantes de minimiser le stress lié aux inondations ; la stratégie d'évitement consiste à décaler les périodes d'établissement et de croissance vers des périodes moins stressantes (Blom 1999). Les plantes peuvent également tolérer les inondations par une diminution de leur métabolisme (Blom 1999), des traits morphologiques spécifiques facilitant les échanges gazeux (Colmer et Voesenek 2009), ou par la plasticité de leurs traits (Luo *et al.* 2016). Les traits clonaux peuvent aussi faire partie de la tolérance aux inondations (Benot *et al.* 2011), en particulier pour les plantes pérennes vivaces qui dominent les communautés de prairies humides étudiées.

La sécheresse du sol explique également les variations de composition des communautés végétales des prairies humides, notamment dans le marais argileux. Bien que l'effet de la sécheresse ait été moins attendu que celui des inondations sur la végétation des prairies humides, un résultat similaire a été rapporté par Leyer (2005) et Silvertown *et al.* (2015). Il est bien connu que la sécheresse affecte la survie, la croissance et la compétitivité de certaines espèces végétales pérennes (Merlin *et al.* 2015 ; Touchette *et al.* 2007, 2010). La tolérance à la sécheresse a été rapportée pour un grand nombre de plantes des prairies humides (Touchette *et al.* 2007), ou plus généralement pour des espèces des prairies mésiques (Brotherton et Joyce 2015 ; Craine *et al.* 2013), impliquant des ajustements physiologiques pour certaines espèces de *Carex* (Sueltenfuss *et al.* 2020 ; Touchette *et al.* 2007 ; Zhang *et al.* 2019) – un genre

fréquemment rencontré dans le Marais poitevin. La tolérance à la sécheresse du sol pourrait expliquer la grande proportion d'espèces mésophiles dans les relevés de notre étude (48 %, toutes ayant une valeur F de Ellenberg < 7). Cela contredit la prédiction selon laquelle la sécheresse du sol sélectionne fortement les pools d'espèces dans les prairies humides (Silvertown *et al.* 2015). Néanmoins, nos résultats dans le marais argileux plaident en faveur d'une meilleure prise en compte des effets de la sécheresse sur les patrons de végétation des prairies humides, comme le soulignent Guasconi *et al.* (2023). L'anoxie du sol explique mal la composition végétale, ce qui est cohérent avec son absence d'impact avéré sur l'établissement ou la croissance des plantes (Webb *et al.* 2012). Cette étude spécifique et nos résultats plaident en faveur d'une distinction nécessaire quant au rôle de l'anoxie du sol (liée à l'engorgement) et les conditions d'inondation sur les communautés végétales. La tolérance aux inondations semble en effet discriminer les espèces méso-hygrophiles des hygrophiles : par exemple, la croissance et la reproduction de *Juncus gerardi* – une espèce typique, largement répandue et abondante, de type méso-hygrophile – sont fortement impactées par des inondations fréquentes (Watson *et al.* 2015).

Dans les sites du marais argileux, des communautés végétales sub-halophiles ont été trouvées à une altitude relative moyenne de 20 cm au-dessus des points les plus bas des prairies. Cela est conforme à la gamme topographique enregistrée pour la végétation des subhalophytes par Amiaud *et al.* (1998). Ces communautés sont relativement rares dans nos jeux de données en raison de l'étendue spatiale limitée des pentes dans les prairies étudiées. Cela pourrait expliquer pourquoi l'effet de la salinité détecté par les modèles est faible par rapport aux effets du régime hydrique, malgré les fortes différences de composition des communautés végétales.

La diversité des communautés végétales (richesse spécifique ou indice de Shannon) n'est finalement que partiellement expliquée par les descripteurs environnementaux testés, notamment des effets modérés de la durée des inondations et de la sécheresse. L'absence de relation entre la fréquence des inondations – ou l'humidité du sol – et la richesse spécifique dans les prairies humides a été rapportée dans d'autres études (Baattrup-Pedersen *et al.* 2013 ; Lafage *et al.* 2015). La faible réactivité de la diversité végétale au régime hydrique repose probablement sur le renouvellement d'espèces avec des niches hydrologiques différentes (Silvertown *et al.* 1999), ainsi que sur la gamme des conditions hydriques (voir aussi l'hypothèse que les communautés végétales actuelles reflètent le régime hydrique datant de plusieurs décennies, Annexe 2). Dans notre étude, les espèces tolérantes aux inondations, telles que *Glyceria fluitans*, *Oenanthe fistulosa* ou *Eleocharis* spp., ont remplacé les espèces moins tolérantes lors de fortes inondations (en moyenne 52 jours d'inondation par an sur la période de suivi de 4 ans, avec un maximum de 122 jours par an pour les relevés dominés par l'une de ces espèces). Ce renouvellement des espèces a un impact limité sur la diversité végétale, comme cela a été observé ailleurs (Maher *et al.* 2015 ; Michalcová *et al.* 2011 ; Violle *et al.* 2011 ; Wassen *et al.* 2002). La tendance modérée à la baisse de la diversité observée avec l'augmentation de la durée des inondations pourrait être liée au pool d'espèces plus limité des espèces tolérantes aux longues inondations par rapport aux espèces mésophiles et méso-hygrophiles.

#### 5.4.2 Implications pour la gestion de l'eau dans les prairies humides

Les prairies humides sont des habitats classiquement soumis à des conditions changeantes tout au long de l'année. Les espèces végétales doivent faire face à l'alternance de périodes d'anoxie (en raison de la

faible teneur en oxygène dans la zone racinaire) et de sécheresse. Cette alternance a des répercussions notables sur la performance des plantes (Touchette *et al.* 2010), mais ces effets restent encore peu documentés, car il existe des compromis entre la tolérance aux inondations et aux conditions sèches (Luo *et al.* 2008). Dans l'ensemble, cela plaide de nouveau en faveur d'une caractérisation du régime hydrique tout au long de l'année afin de mieux comprendre les conditions environnementales auxquelles les plantes sont exposées.

Les prairies humides sont également des habitats présentant des conditions environnementales changeantes dans l'espace. À l'échelle du site, les contrastes d'altitude présents au sein des prairies entraînent des conditions hétérogènes de régime hydrique et, dans une moindre mesure, des variations de la conductivité de l'eau du sol (Alexander *et al.*, 2016 ; Amiaud *et al.*, 1998 ; Loucougaray *et al.*, 2004 ; Maher *et al.*, 2015 ; Ward *et al.*, 2016). À l'échelle de la prairie, cela se traduit par la coexistence d'espèces aux stratégies écologiques variées en réponse aux contraintes d'anoxie, d'inondation et de sécheresse, ainsi que la présence d'espèces généralistes à large aire de répartition.

À l'échelle du marais, un régime hydrique hétérogène était attendu en fonction des variations du niveau de l'eau dans les canaux situés dans les différentes unités hydrauliques. Cependant, les conditions hydriques des prairies des deux marais sont finalement faiblement corrélées avec les niveaux d'eau des canaux adjacents. Des résultats similaires ont été trouvés par Armstrong et Rose (1999), qui ont expliqué cette faible relation par la grande distance entre les canaux apportant de l'eau aux prairies et la faible conductivité hydraulique du sol. Dans le marais argileux étudié, la très faible conductivité hydraulique du sol peut suffire à expliquer les faibles transferts d'eau entre les canaux et les prairies, bien que ceux-ci soient généralement très proches les uns des autres. Limiter l'écoulement de l'eau après une inondation via des structures retenant l'eau (par exemple via des batardeaux) pourrait être une efficace pour contrôler le régime hydrique des prairies, comme cela est réalisé dans d'autres marais (Acreman *et al.*, 2007 ; Thompson *et al.*, 2009). La gestion des niveaux d'eau dans le marais tourbeux pourrait être beaucoup plus influente sur le régime hydrique des prairies, mais trop peu de données sur les niveaux d'eau élevés ont été enregistrées pendant la période d'étude pour tester cette hypothèse.

L'expérimentation se poursuit pour préciser l'effet de la gestion du niveau de l'eau des canaux sur le régime hydrique des prairies humides (« les contrats de marais »). Elle est menée sur un plus grand nombre de sites, en concertation avec les parties prenantes locales dans le Marais poitevin et l'EPMP (l'agence gouvernementale française en charge des questions de régime hydrique et de biodiversité dans le Marais poitevin). Cela permettra d'étudier les effets de la gestion de l'eau sur les communautés végétales et les éventuels avantages (ou inconvénients) en matière de services écosystémiques pour les agriculteurs, en particulier la production et la qualité des fourrages. Plus largement, nos résultats encouragent des recherches supplémentaires sur l'interaction entre les indicateurs du régime hydrique et les communautés végétales des prairies humides dans d'autres marais dits agricoles, afin de fournir des lignes directrices pour la conservation des prairies humides tout en étant compatibles avec des objectifs en matière d'agriculture.

## 5.5 Annexes

### 5.5.1 Annexe 1 – Les gammes du régime hydrique dans les prairies et les sources de contrastes

(Extrait, en partie, de Bonis *et al.* (2023) *Ecologia Mediterranea*, 49(2) : 71-86)

La durée d'inondation des prairies est significativement plus longue dans les sites du secteur argileux que dans les sites du secteur tourbeux (ci-dessous). Elle apparaît également plus variable entre sites argileux qu'entre sites tourbeux. Les contrastes entre sites en matière d'intensité d'anoxie du sol sont par contre élevés dans les deux secteurs. L'intensité de la sécheresse du sol varie, en moyenne, plus fortement au sein des sites du secteur argileux, mais est très hétérogène entre les sites du secteur tourbeux (très variable dans le site 10, extrêmement homogène dans le site 7).

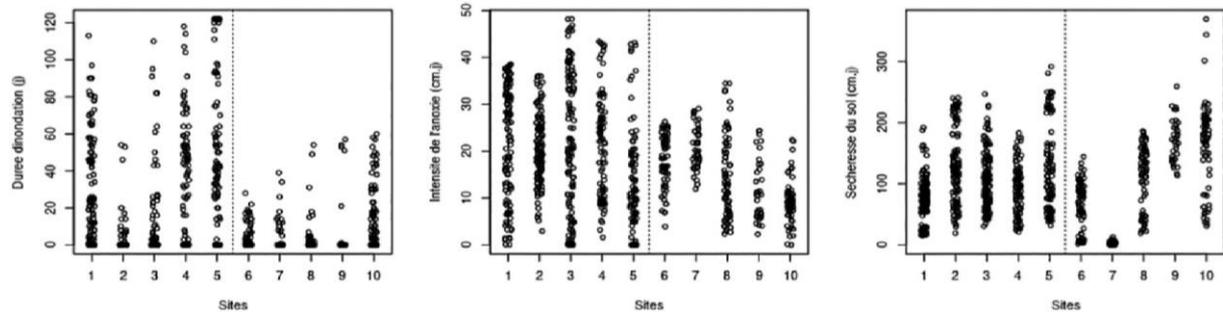


Figure 23. Gamme de durée d'inondation (en jours), d'intensité de l'anoxie (cm/jour) et de sécheresse du sol (en cm/jour) dans les 5 sites du secteur argileux (sites 1 à 5) et dans les 5 sites du secteur tourbeux (6 à 10), en considérant l'ensemble des relevés de végétation sur les quatre années de suivi.

Tableau 9. Régime hydrique (valeurs moyennes et gamme de valeurs entre parenthèses) dans les 10 sites (10 prairies par site, 1 à 6 relevés par prairies). Les durées d'inondation et de déficit d'aération du sol ont été calculées sur la période de mars à juin (4 mois) et celle de la sécheresse du sol sur la période de juillet à mai (soit durant 11 mois). L'altitude et le niveau d'eau du canal adjacent sont donnés par rapport au plus le plus bas de chaque site. Les différences de conditions environnementales entre marais et entre sites au sein de chaque marais ont été testées à l'aide d'Analyses de variance (probabilité significative indiquée ; NS : résultats non significatifs).

Site	Altitude (m)	Durée d'inondation (jours)	Déficit d'aération du sol (cm.jour)	Sécheresse du sol (cm.jour)	Conductivité du sol (mS.cm <sup>-1</sup> )	Niveau d'eau dans le canal en mars (cm)	
Marais argileux	1	0,18 [0 / 0,67]	27,6 [0 / 113]	75,7 [0,4 / 116,2]	72,9 [15,2 / 191,9]	3,3 [1,2 / 8,5]	23,3 [19,1 / 31,1]
	2	0,21 [0 / 0,55]	2,6 [0 / 54]	42,2 [8,4 / 91,6]	129 [19,2 / 240,5]	3,0 [0,04 / 9,1]	21,5 [19,2 / 24,5]
	3	0,28 [0 / 0,79]	8,1 [0 / 110]	42,3 [0 / 88,2]	106,4 [30,6 / 246,7]	5,2 [1,5 / 22,8]	18,9 [12,2 / 27,4]
	4	0,19 [0 / 0,39]	34,2 [0 / 118]	61,6 [21,3 / 102,1]	91,5 [21,4 / 183]	2,9 [1,4 / 5,1]	4,9 [-1,0 / 10,8]
	5	0,16 [0 / 0,48]	57,4 [0 / 122]	61,8 [11,7 / 95,4]	127 [31,8 / 291,8]	2,7 [0,8 / 7,2]	-5,9 [-8,7 / -2,4]
Marais tourbeux	6	0,12 [0 / 0,30]	4,3 [0 / 28]	50,2 [16 / 96,3]	65,4 [1,7 / 144,2]	1,3 [0,9 / 2,3]	-1,0 [-3,8 / 3,2]
	7	0,05 [0 / 0,12]	5,5 [0 / 39]	71,7 [40,7 / 103,5]	2,6 [0 / 13,2]	1,4 [1,0 / 2,0]	-10,1 [-12,2 / -6,1]
	8	0,19 [0 / 0,36]	3,05 [0 / 54]	40,7 [9,8 / 101,1]	111,5 [19 / 186,3]	1,5 [1,0 / 2,2]	-7,2 [-13,9 / 1,6]
	9	0,12 [0 / 0,41]	6,8 [0 / 57]	28,6 [4 / 48,4]	171 [113,7 / 259,1]	1,6 [1,3 / 2,1]	-11,9 [-16,8 / -6,0]
	10	0,24 [0 / 0,84]	17,9 [0 / 60]	36,6 [0,2 / 78,3]	163,4 [30,8 / 369,3]	1,4 [1,1 / 2,5]	7,7 [-20,3 / 27,2]
Marais argileux/tourbeux	< 0,001	< 0,001	< 0,001	NS	< 0,001	< 0,001	
Sites au sein du marais argileux	NS	< 0,001	NS	< 0,001	NS	< 0,001	
Sites au sein du marais tourbeux	< 0,001	NS	< 0,001	< 0,001	NS	< 0,001	

Les trois sources de contrastes majeurs du régime hydrique ne sont pas d'importance identique, et leur importance change en outre selon le secteur du marais (tableau ci-dessous). Pour les prairies sur sol argileux, les contrastes de durée d'inondation sont majoritairement liés à des contrastes entre sites, puis entre les relevés au sein des stations de suivi, donc en fonction de l'altitude. L'anoxie et la sécheresse varient toutes deux pour l'essentiel avec l'altitude (entre les relevés) tandis que la sécheresse varie entre relevés et également nettement entre années. Pour les prairies sur sol tourbeux, une part majeure des contrastes de durée d'inondation reste non expliquée, et les effets de l'année climatique sont notables (20 % de la variance), suivis par les contrastes entre sites. Les plus forts contrastes d'anoxie du sol se situent entre sites, puis entre années, tandis que les contrastes de sécheresse interviennent de façon très dominante (61 %) entre sites.

**Tableau 10.** Partition de variance des trois composants du régime hydrique, pour chacun des deux secteurs du Marais poitevin (A : argileux, T : tourbeux), entre trois sources de contrastes du régime hydrique i) effet inter-sites ; ii) effet inter-stations au sein de chaque site et iii) effet inter-relevés (effet a priori de l'altitude) au sein de chaque station (voir figure 1), et effet des contrastes interannuels. La vance non expliquée par ces quatre sources de variance est indiquée dans la dernière ligne (Erreur).

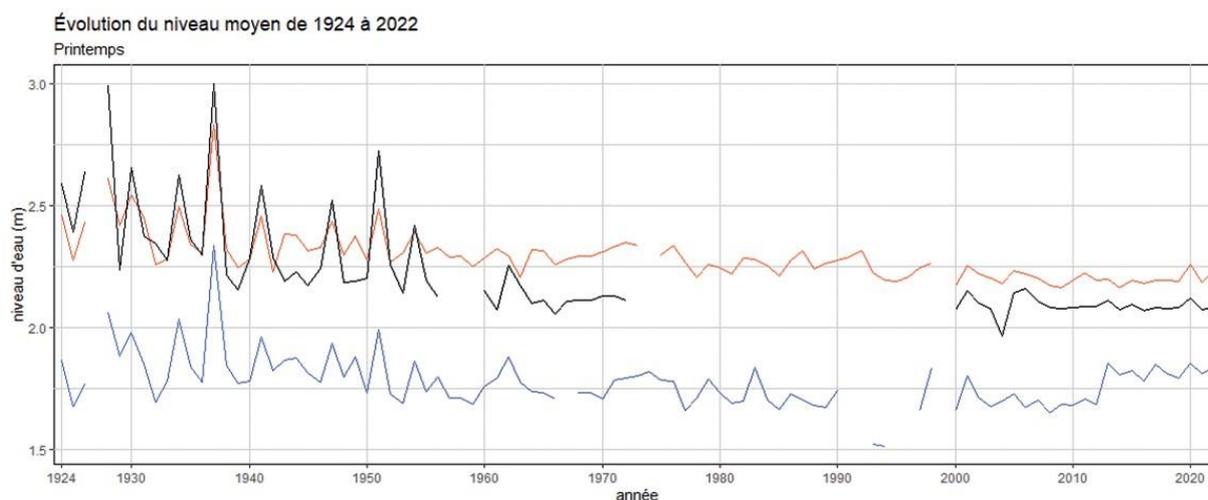
	Durée d'inondation		Anoxie		Sécheresse	
	A	T	A	T	A	T
Inter-sites	39,3	18,8	9	32,6	14,6	61
Inter-stations	5,2	11	16,4	7,9	4,8	0
Inter-relevés	38	16,9	47,9	5,3	33,8	29,4
Inter-années	0,8	20,3	3	29,4	38,6	3,1
Erreur	16,6	32,8	23	24,7	8	6,2

#### 5.5.2 Annexe 2 – Des végétations actuelles à caractère hygrophile pourraient-elles refléter les conditions hydriques du passé ?

(Extrait de Bonis *et al.* (2023) *Ecologia Mediterranea*, 49(2) : 71-86)

On constate que la diversité des communautés végétales (richesse spécifique ou indice de Shannon) n'est que partiellement expliquée par les descripteurs (actuels) du régime hydrique. Plus précisément, des végétations à caractère hygrophile se trouvent actuellement dans des conditions peu inondées.

Une hypothèse permettant d'expliquer de telles situations repose sur le caractère pérenne, longévif, de plus de 80 % des espèces prairiales (Benot *et al.* 2011). Ainsi, il se pourrait que cette végétation hygrophile reflète des conditions anciennes de niveaux d'eau plus élevés dans les canaux. Aucune donnée historique n'est disponible sur les niveaux d'eau des canaux sur les 10 sites étudiés. Celles disponibles dans 4 casiers du secteur tourbeux sur les cent dernières années (1924-2022) montrent que les niveaux d'eau du début du XXe siècle, jusqu'en 1955 environ, étaient nettement plus élevés que lors des décennies qui ont suivi.



**Figure 24.** Chroniques de niveau d'eau sur une période longue (1924-2022), dans le canal principal de 3 sites situés dans le secteur tourbeux du Marais poitevin (Les Bourdettes, site 8, tracé rouge, Bazoin, site 10, tracé bleu, Sainte-Christine, site 7, tracé noir). Aucune donnée équivalente n'est disponible dans des sites du secteur argileux.

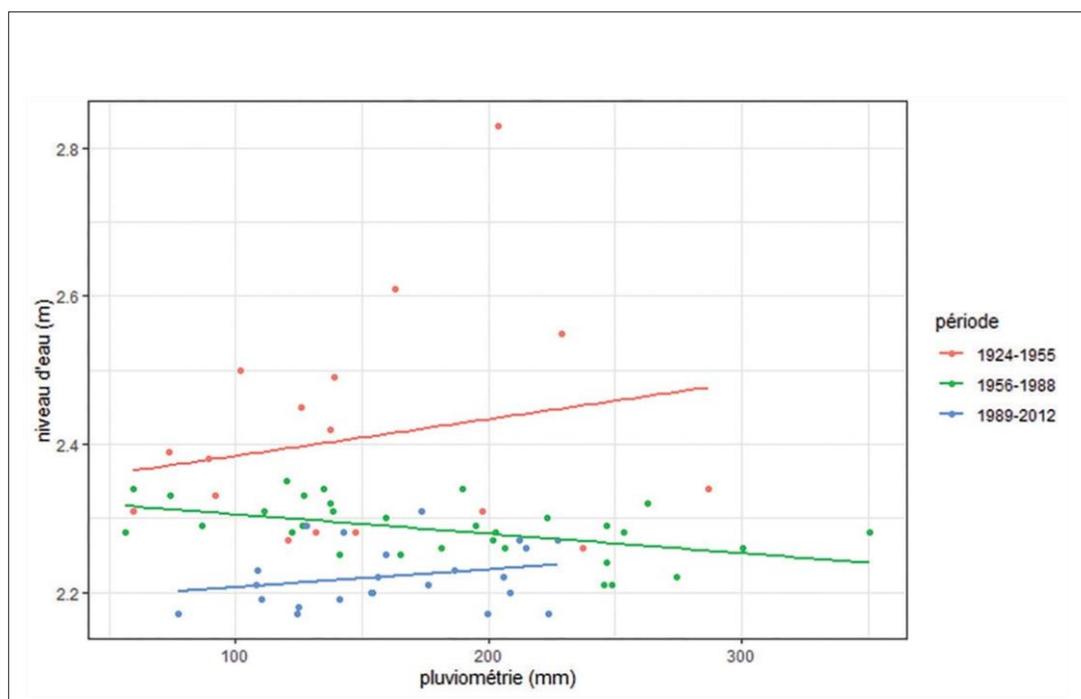
Source des données : les données avant 2000 correspondent à des relevés journaliers en lecture manuelle d'échelles limnimétriques (carnets d'éclusiers numérisés) recalées a posteriori en mNGF (source : IIBSN). Les données postérieures à l'année 2000 correspondent à des données de sondes liminigraphiques autonomes (moyennes journalières, 2 données par heure) en mNGF (source : SIEMP, 2023).

Barrage des Bourdettes : <http://siemp.epmp-marais-poitevin.fr/#/overview/Station/station/13158/Barrage%20des%20Bourdettes/slGraph>

Barrage de Bazoin : <http://siemp.epmp-marais-poitevin.fr/#/overview/Station/station/13171/Barrage%20de%20Bazoin%20S%C3%A8vre/slGraph>

Barrage de Saint-Arnault (pour Sainte-Christine): [http://siemp.epmp-marais-poitevin.fr/#/overview/Station/station/13176/Barrage%20de%20Saint-Arnault%20\(Canal\)/slGraph](http://siemp.epmp-marais-poitevin.fr/#/overview/Station/station/13176/Barrage%20de%20Saint-Arnault%20(Canal)/slGraph)

Sur la période post-1955, le lien entre le niveau du canal et la pluviométrie s'est nettement estompé (ci-dessous), attestant du contrôle anthropique du niveau d'eau : évacuation de l'eau en période de forte pluviométrie et de forts apports d'eau du bassin-versant amont ; ré-alimentation des canaux en eau en période de faible pluviométrie. Il est possible que les communautés végétales observées actuellement reflètent donc encore ces conditions de régime hydrique passées, caractérisées par de plus longues périodes d'inondation et une plus faible sécheresse estivale, et ce, grâce au caractère pérenne de la majorité des espèces de ces prairies. La longévité de ces espèces (poacées, cypéracés et juncacées pour l'essentiel) n'est pas connue mais elle dépasse probablement quelques décennies et peut rendre plausible l'hypothèse d'un décalage temporel de réponse des communautés végétales à des changements environnementaux. Dans cette hypothèse, le caractère hygrophile de la végétation actuelle dans certaines stations et sites pourrait être soumis à une dette d'extinction *sensu* Hylander & Ehrlén (2013). La continuation de l'acquisition de données sur le long terme, quant aux conditions environnementales et aux communautés végétales, permettrait de tester cette hypothèse.



**Figure 25.** Niveau d'eau moyen du canal des Bourdettes (voir figure S1 a) en fonction du cumul de pluviométrie au printemps, pour trois périodes (1924-1955, 1956-1988, 1989-2012). Chaque période correspond à un objectif de gestion de l'eau différent. Données de pluviométrie fournies par MétéoFrance.

Référence : Système d'information sur l'eau du Marais poitevin (SIEMP) (2023). Données limnographiques. Disponibles sur : <http://siemp.epmp-marais-poitevin.fr/#/overview/Station>

### 5.5.3 Annexe 3 – Fréquence moyenne des espèces dominantes dans chaque marais

**Table 11.** Fréquence moyenne des espèces dominantes (représentant, en cumulé, 90% de toutes les occurrences pour chaque marais). Les valeurs de fréquence, par relevé, vont de 0 à 20. Le code employé en Figure 21 est accompagné du nom scientifique. Les valeurs F (inondation) et S (Salinité) d'Ellenberg sont reportées pour chaque espèce (source : Hill et al. 1999, repris par Julve 2022). Les espèces hydrophytes ont une valeur  $F \geq 8$ , et les espèces halophytes ont une valeur  $S \geq 3$ . Un astérisque est reportée pour les espèces annuelles ou bisannuelles.

Code	Espèces Nom scientifique	Valeur des indicateurs		Sites									
		F	S	Marais argileux					Marais tourbeux				
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Espèces dominantes communes aux deux marais													
Agrsto	<i>Agrostis stolonifera</i>	6	1	108	7,8	8	12,6	15,8	14,7	19,6	14,7	12,2	16,9
Alogen	<i>Alopecurus geniculatus</i>	7	1	1,9	1,2	3,2	3	4,3	1,4	0,2	0,2	0	2,3
Brorac	<i>Bromus racemosus</i> *	6	0	0	7,1	5,7	2,2	1,9	0,2	0	6,1	0,9	0
Elepal	<i>Eleocharis palustris</i>	10	1	1,9	1,3	1,7	5,5	6,1	7,1	9,7	0,2	0,2	8,2
Elyrep	<i>Elytrigia repens</i>	5	2	4,2	11,2	10,9	6	4,5	0,9	0,4	5,2	6,5	3,4
Galpal	<i>Galium palustre</i>	9	0	2,1	1,2	0	0,8	0,2	1,1	0,7	2,3	0	0,2
Glyflu	<i>Glyceria fluitans</i>	10	0	2,5	1,2	0,2	4	3,8	3,2	5,1	0,1	0	1,1
Horsec	<i>Hordeum secalinum</i>	6	1	0,4	0,5	2,5	7,3	8,6	0	0	4	12,9	0
Lolper	<i>Lolium perenne</i>	5	0	6,8	8,2	9,1	8,1	9	10,8	10,7	7,8	8	10,8
Poatri	<i>Poa trivialis</i>	6	0	1,2	6,8	4,8	4	4,4	9,8	10,7	8,4	5,5	8,8
Ranrep	<i>Ranunculus repens</i>	7	0	0,7	1	0	2	0,5	6,7	6,8	12,9	3	9,6
Trifra	<i>Trifolium fragiferum</i>	7	2	8	1	1,6	6,5	5,8	2,5	9	4,2	3,5	12,3
Espèces dominantes dans le marais argileux													
Alobul	<i>Alopecurus bulbosus</i>	7	3	7,3	8,6	10,8	9,8	5,5	0	0,1	0,2	0,1	0,3
Belper	<i>Bellis perennis</i>	5	0	3,8	1,3	0,3	1,6	0,3	0,1	0	0,4	0,6	0
Carcha	<i>Carex disticha</i>	8	0	0,4	1,8	0,7	0,8	0	0,1	0,2	0	0	0
Carisa	<i>Carex divisa</i>	7	3	3,4	16,1	11,3	10,5	4,6	0	0	0	0	0
Carova	<i>Carex ovalis</i>	7	0	0,7	1,8	1,4	0,6	0,2	1	0	0	0	0
Cyncri	<i>Cynosurus cristatus</i>	5	0	0,2	1,5	1,7	0,5	1,2	0	0	0	0	0
Eleuni	<i>Eleocharis uniglumis</i>	9	3	5,2	0,9	0,4	0	0,1	0	0,2	0	0	0,1
Galdeb	<i>Galium debile</i>	9	0	2,1	1,4	0	1,5	0,8	0,4	0,2	0,1	0	0
Gaufra	<i>Gaudinia fragilis</i> *	5	0	1,4	1,9	2,5	1,6	2,5	0	0	0	1	0
Horgen	<i>Hordeum geniculatum</i>	6	4	0,2	2	2,2	1,2	1	0	0	0	0	0
Junart	<i>Juncus articulatus</i>	9	1	1,3	0,2	0	2,2	1	0,8	2,4	0	0	0,8
Junger	<i>Juncus gerardi</i>	7	3	10,2	7,2	5,6	4,3	0,6	0,1	0	0	0	0
Myolax	<i>Myosotis laxa</i> *	9	0	1,6	1,1	0	1,1	0,2	0	0	0	0	0
Oenfis	<i>Oenanthe fistulosa</i>	9	0	9,2	5,3	2,4	3,4	2,3	0,2	0	0,2	0	2,7
Oensil	<i>Oenanthe silaifolia</i>	9	0	1,4	1,5	0,3	0,4	0,1	0,2	0	0,7	0,1	0
Placor	<i>Plantago coronopus</i> *	6	2	2,9	1,6	1,1	1,9	0,1	0	0	0	0	0
Ranoph	<i>Ranunculus ophioglossifolius</i> *	8	0	3,4	2,1	1,2	4,8	2,4	0	0	0	0	0
Ransar	<i>Ranunculus sardous</i> *	7	2	6,8	6,8	4,6	5,3	4,3	0,1	0,1	0	0	0
Trihum	<i>Trifolium micranthum</i> *	5	0	1	1,8	0,8	2,3	0,5	0	0	0	0	0
Trinum	<i>Trifolium michelianum</i> *	8	1	0,6	2	2	0,3	0,5	0,8	0,4	0	0	0
Triorn	<i>Trifolium ornithopodioides</i> *	6	0	3,1	1,6	0,9	2,4	0,5	0	0,1	0	0	0
Trires	<i>Trifolium resupinatum</i> *	6	2	2,1	4,7	2,4	1,8	0,2	0	0	0	0	0

Trisqu	<i>Trifolium squamosum</i> *	6	3	3,7	5,5	4,5	4,1	2,4	0	0	0,1	0	0
Espèces dominantes dans le marais tourbeux													
Argans	<i>Argentina anserina</i>	7	2	0,1	0,3	0	0,9	0,2	5	2	2	2,4	3
Carcup	<i>Carex cuprina</i>	8	2	0,2	0,1	0,1	0	0,3	11,5	12,3	5	2,1	1,1
Carhir	<i>Carex hirta</i>	7	0	0	0	0	0	0	11,9	12,2	2,8	2,3	12,1
Cirarv	<i>Cirsium arvense</i>	6	0	0	0,1	0,1	0	0	0,2	0,1	1,3	3,5	2,9
Gerdis	<i>Geranium dissectum</i> *	5	0	0,1	1	0,6	0	1,2	0,1	0	4,4	3,9	0
Lolmul	<i>Lolium multiflorum</i> *	5	0	0	0	0,1	0	0	7,8	5,5	3	2,2	0,9
Lotgla	<i>Lotus glaber</i>	7	1	0,4	0	0	0	0	0	0	2,9	4,7	0
Lysnum	<i>Lysimachia nummularia</i>	7	0	0	0	0	0	0	2,7	2,4	2,5	1,3	0,2
Phaarv	<i>Phalaris arundinacea</i>	8	1	0	0	0	0	0	1,3	0,2	0	0,2	6,9
Plalan	<i>Plantago lanceolata</i>	5	0	0	0	0	0	0	1,2	0	2,9	0,1	0
Potrep	<i>Potentilla reptans</i>	5	0	0,1	0,1	0	0	0,8	4,1	0,2	13,9	11,7	7,9
Ranacr	<i>Ranunculus acris</i>	6	0	0	0	0	0	0	1	0,2	5,5	4,5	0,2
Scharu	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	6	1	0	1	0	0	0	3,2	1,6	6	14	0,5
Schpra	<i>Schedonorus pratensis</i>	6	0	1,1	0,4	0,4	0	0	3,2	8,7	4,5	3,3	0,6
Taroff	<i>Taraxacum officinale</i>	5	1	1,3	0,1	0	1	0,1	6	1,9	4,6	3,6	8,2
Trirep	<i>Trifolium repens</i>	5	0	1	0,3	0,5	0,6	0,2	6	10,3	7,7	4	4,3

## 5.6 Références

- Acreman MC, Fisher J, Stratford CJ, Mould DJ, Mountford JO (2007) Hydrological science and wetland restoration: some case studies from Europe. *Hydrol Earth Syst Sc* 11:158-169. <https://doi.org/10.5194/hess-11-158-2007>.
- Alexander C, Deák B, Heilmeyer H (2016) Micro-topography driven vegetation patterns in open mosaic landscapes. *Ecol Indic* 60:906-920. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.08.030>.
- Amiaud B, Bouzillé J-B, Tournade F, Bonis A (1998) Spatial patterns of soil salinities in old embanked marshlands in western France. *Wetlands* 18:482-494. <https://doi.org/10.1007/BF03161540>.
- Araya YN, Silvertown J, Gowing DJ, McConway KJ, Linder HP, Midgley G (2011) A fundamental, eco-hydrological basis for niche segregation in plant communities. *New Phytol* 189:253-258. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03475.x>.
- Armstrong A, Rose S (1999) Ditch water levels managed for environmental aims: effects on field soil water regimes. *Hydrol Earth Syst Sc* 3:385-394. <https://doi.org/10.5194/hess-3-385-1999>.
- Baastrup-Spohr L, Sand-Jensen K, Nicolajsen SV, Bruun HH (2015) From soaking wet to bone dry: predicting plant community composition along a steep hydrological gradient. *J Veg Sci* 26:619-630. <https://doi.org/10.1111/jvs.12280>.
- Baatrup-Pedersen A, Jensen KMB, Thodsen H, Andersen HE, Andersen PM, Larsen SE, Riis T, Andersen DK, Audet J, Kronvang B (2013) Effects of stream flooding on the distribution and diversity of groundwater-dependent vegetation in riparian areas. *Freshwater Biol* 58:817-827. <https://doi.org/10.1111/fwb.12088>.
- Banach K, Banach AM, Lamers LPM, De Kroon H, Bencicelli RP, Smits AJM, Visser EJW (2008) Differences in flooding tolerance between species from two wetland habitats with contrasting hydrology: implications for vegetation development in future floodwater retention areas. *Ann Bot-london* 103:341-351. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn183>.
- Barrett R, Nielsen DL, Croome R (2010) Associations between the plant communities of floodplain wetlands, water regime and wetland type. *River Res Appl* 26:866-876. <https://doi.org/10.1002/rra.1299>.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* 67:1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Bengtsson J, Bullock JM, Egoh B, Everson C, Everson T, O'Connor T, O'Farrell PJ, Smith HG, Lindborg R (2019) Grasslands—more important for ecosystem services than you might think. *Ecosphere* 10:e02582. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2582>.
- Benot M-L, Mony C, Merlin A, Marion B, Bouzillé J-B, Bonis A (2011) Clonal growth strategies along flooding and grazing gradients in Atlantic coastal meadows. *Folia Geobot* 46:219-235. <https://doi.org/10.1007/s12224-010-9082-5>.
- Blom CWPM (1999) Adaptations to flooding stress: from plant community to molecule. *Plant Biol* 1:261-273. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1999.tb00252.x>.
- Bonis A, Bouzillé J-B, Amiaud B, Loucougaray G (2005) Plant community patterns in old embanked grasslands and the survival of halophytic flora. *Flora* 200:74-87. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2004.06.002>.
- Bradford RB, Acreman MC (2003) Applying MODFLOW to wet grassland in-field habitats: a case study from the Pevensey Levels, UK. *Hydrol Earth Syst Sc* 7:43-55. <https://doi.org/10.5194/hess-7-43-2003>.

- Brinson M (1993) A hydrogeomorphic classification for wetlands. US Army Corps of Engineers - Wetlands Research Program Technical Report WRP-DE-4.
- Brotherton SJ, Joyce CB (2015) Extreme climate events and wet grasslands: plant traits for ecological resilience. *Hydrobiologia* 750:229-243. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2129-5>.
- Brotherton SJ, Joyce CB, Berg MJ, Awcock GJ (2019) Immediate and lag effects of hydrological change on floodplain grassland plants. *Plant Ecol* 220:345-359. <https://doi.org/10.1007/s11258-019-00918-z>.
- Bullock A, Acreman M (2003) The role of wetlands in the hydrological cycle. *Hydrol Earth Syst Sc* 7:358-389. <https://doi.org/10.5194/HESS-7-358-2003>.
- Colmer TD, Voeselek LACJ (2009) Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Funct Plant Biol* 36:665-681. <https://doi.org/10.1071/fp09144>.
- Craine JM, Ocheltree TW, Nippert JB, Towne EG, Skibbe AM, Kembel SW, Fargione JE (2013) Global diversity of drought tolerance and grassland climate-change resilience. *Nat Clim Change* 3:63-67. <https://doi.org/10.1038/nclimate1634>.
- Deat E, Cardot O (2019) Catalogue des habitats naturels du Marais Poitevin. PNR Marais Poitevin, EPMP, OPN Marais Poitevin.
- Dengler J, Biurrun I, Dembiczy I, Török P (2020) Grasslands of the Palaearctic biogeographic realm: introduction and synthesis. In M. Goldstein; D. DellaSala & D. DiPaolo (Eds.), *Encyclopedia of the world's biomes. Volume 3: Forests – trees of life. Grasslands and shrublands – sea of plants* (pp. 617-637). Elsevier, Amsterdam, NL.
- Dengler J, Janišová M, Török P, Wellstein C (2014) Biodiversity of Palaearctic grasslands: a synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 182:1-14. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.015>.
- Dudoignon P, Caner L, Radimy R, Boissard C (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. Université de Poitiers - ENSI.
- Duncan P, Hewison A, Houte S, Rosoux R, Tournebize T, Dubs F, Burel F, Bretagnolle V (1999) Long-term changes in agricultural practices and wildfowling in an internationally important wetland, and their effects on the guild of wintering ducks. *J Appl Ecol* 36:11-23. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1999.00363.x>.
- Dwire K, Kauffman J, Baham J (2006) Plant species distribution in relation to water-table depth and soil redox potential in Montane riparian meadows. *Wetlands* 26:131-146. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2006\)26\[131:PSDIRT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2006)26[131:PSDIRT]2.0.CO;2).
- EPMP (2015) Atlas du Marais poitevin. Etablissement Public du Marais poitevin, Luçon, France. <http://www.epmp-marais-poitevin.fr/atlas-marais-poitevin/>.
- Ervin GN, Herman BD, Bried JT, Holly DC (2006) Evaluating non-native species and wetland indicator status as components of wetlands floristic assessment. *Wetlands* 26:1114-1129. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2006\)26\[1114:ENSAWI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2006)26[1114:ENSAWI]2.0.CO;2).
- Evans D (2006) The habitats of the European Union Habitat Directive. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 106B:167-173. <https://doi.org/>.
- García-Baquero G, Silvertown J, Gowing DJ, Valle CJ (2016) Dissecting the hydrological niche: soil moisture, space and lifespan. *J Veg Sci* 27:219-226. <https://doi.org/10.1111/jvs.12353>.
- García-Feced C, Weissteiner CJ, Baraldi A, Paracchini ML, Maes J, Zulian G, Kempen M, Elbersen B, Pérez-Soba M (2015) Semi-natural vegetation in agricultural land: European map and links to ecosystem service supply. *Agron Sustain Dev* 35:273-283. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0238-1>.
- Gargominy O, Terceire S, Régnier C, Ramage T, Dupont P, Daszkiewicz P, Poncet L (2018) TAXREF v12, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en œuvre et diffusion. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France. <https://inpn.mnhn.fr/docs-web/docs/download/239729>.
- Goodwillie C, McCoy MW, Peralta AL (2020) Long-term nutrient enrichment, mowing, and ditch drainage interact in the dynamics of a wetland plant community. *Ecosphere* 11:e03252. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3252>.
- Gowing D, Gilbert J, Youngs E, Spoor G (1997) Water regime requirements of the native flora – with particular reference to ESAs. Final report to MAFF, London. Project BD0209.
- Guasconi, D, Manzoni, S, Hugelius, G (2023) Climate-dependent responses of root and shoot biomass to drought duration and intensity in grasslands—a meta-analysis. *Sci. Tot. Env.* 903: 166209. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166209>
- Gwin SE, Kentula ME, Shaffer PW (1999) Evaluating the effects of wetland regulation through hydrogeomorphic classification and landscape profiles. *Wetlands* 19:477-489. <https://doi.org/10.1007/BF03161687>.
- Habel JC, Dengler J, Janišová M, Török P, Wellstein C, Wiezik M (2013) European grassland ecosystems: threatened hotspots of biodiversity. *Biodivers Conserv* 22:2131-2138. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0537-x>.
- Hylander, K. & Ehrlén, J. (2013). The mechanisms causing extinction debts. *Trends Ecol. Evol.*, 28, 341-346. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.010>.
- Janssen J, Rodwell J, Criado MG, Gubbay S, Haynes T, Nieto A, Sanders N, Landucci F, Loidi J, Ssymank A, Tahvanainen T, Valderrabano M, Acosta A, Aronsson M, Arts G, Attorre F, Bergmeier E, Bijlsma R-J, Bioret F, Biță-Nicolae C, Biurrun I, Calix M, Capelo J, Čarni A, Chytrý M, Dengler J, Dimopoulos P, Essl F, Gardfjell H, Gigante D, del Galdo GG, Hájek M, Jansen F, Jansen J, Kapfer J, Mickolajczak A, Molina J, Molnár Z, Paternoster D, Piernik A, Poulin B, Renaux B, Schaminée J, Šumberová K, Toivonen H, Tonteri T, Tsiropidis I, Tzonev R, Valachovič M (2016) European Red List of habitats. Part 2. Terrestrial and freshwater habitats. Publication Office of the European Union, Luxembourg.
- Just L (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113:363-375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>.
- Joyce CB (2014) Ecological consequences and restoration potential of abandoned wet grasslands. *Ecol Eng* 66:91-102. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.05.008>.

- Julve P (2022) Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version 13.01.23. Programme Catminat . <https://doi.org/>.
- Jung V, Hoffmann L, Müller S (2009) Ecophysiological responses of nine floodplain meadow species to changing hydrological conditions. *Plant Ecol* 201:589-598. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9508-9>.
- Lafage D, Maugenest S, Bouzillé J-B, Pétilion J (2015) Disentangling the influence of local and landscape factors on alpha and beta diversities: opposite response of plants and ground-dwelling arthropods in wet meadows. *Ecol Res* 30:1025-1035. <https://doi.org/10.1007/s11284-015-1304-0>.
- Large A, Mayes W, Newson M, Parkin G (2007) Using long-term monitoring of fen hydrology and vegetation to underpin wetland restoration strategies. *Appl Veg Sci* 10:417-428. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2007.tb00441.x>.
- Leyer I (2005) Predicting plant species' responses to river regulation: the role of water level fluctuations. *J Appl Ecol* 42:239-250. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01009.x>.
- Loucougaray G, Bonis A, Bouzillé J-B (2004) Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biol Conserv* 116:59-71. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00177-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00177-0).
- Luo F-L, Huang L, Lei T, Xue W, Li H-L, Yu F-H, Cornelissen JHC (2016) Responsiveness of performance and morphological traits to experimental submergence predicts field distribution pattern of wetland plants. *J Veg Sci* 27:340-351. <https://doi.org/10.1111/jvs.12352>.
- Luo W, Song F, Xie Y (2008) Trade-off between tolerance to drought and tolerance to flooding in three wetland plants. *Wetlands* :866-873. <https://doi.org/10.1672/07-225.1>.
- Maher C, Sheehy Skeffington M, Gormally M (2015) Hydroperiod and traditional farming practices drive plant community composition on unregulated atlantic floodplain meadows. *Wetlands* 35:263-279. <https://doi.org/10.1007/s13157-014-0616-0>.
- Merlin A, Bonis A, Damgaard C, Mesléard F (2015) Competition is a strong driving factor in wetlands, peaking during drying out periods. *PLoS ONE* 10:e0130152. [doi.org/10.1371/journal.pone.0130152](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130152).
- Michalcová D, Gilbert JC, Lawson CS, Gowing DJG, Marrs RH (2011) The combined effect of waterlogging, extractable P and soil pH on  $\alpha$ -diversity: a case study on mesotrophic grasslands in the UK. *Plant Ecol* 212:879-888. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9871-1>.
- Rapinel S, Dusseux P, Bouzillé J-B, Bonis A, Lalanne A, Hubert-Moy L (2018) Structural and functional mapping of geosigmeta in Atlantic coastal marshes (France) using a satellite time series. *Plant Biosyst* 152:1101-1108. <https://doi.org/10.1080/11263504.2017.1418447>.
- Sarneel JM, Hefting MM, Visser EJW, Díaz-Sierra R, Voeselek LACJ, Kowalchuk GA (2022) Species traits interact with stress level to determine intraspecific facilitation and competition. *J Veg Sci* 33:e13145. <https://doi.org/10.1111/jvs.13145>.
- Schneider C, Flörke M, De Stefano L, Petersen-Perlman JD (2017) Hydrological threats to riparian wetlands of international importance -- a global quantitative and qualitative analysis. *Hydrol Earth Syst Sc* 21:2799-2815. <https://doi.org/10.5194/hess-21-2799-2017>.
- Silvertown J, Araya Y, Gowing D (2015) Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. *J Ecol* 103:93-108. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12332>.
- Silvertown J, Dodd ME, Gowing DJG, Mountford JO (1999) Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature* 400:61-63. <https://doi.org/10.1038/21877>.
- Smit H, Metzger M, Ewert F (2008) Spatial distribution of grassland productivity and land use in Europe. *Agr Syst* 98:208-219. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2008.07.004>.
- Stein A, Gerstner K, Kreft H (2014) Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol Lett* 17:866-880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>.
- Sueltenfuss JP, Ocheltree TW, Cooper DJ (2020) Evaluating the realized niche and plant-water relations of wetland species using experimental transplants. *Plant Ecol* 221:333-345. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01015-2>.
- Thompson J, Sørensen H, Gavin H, Refsgaard A (2004) Application of the coupled MIKE SHE/MIKE 11 modelling system to a lowland wet grassland in southeast England. *J. Hydrol.* 293:151-179. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2004.01.017>.
- Thompson JR, Gavin H, Refsgaard A, Refstrup Sørensen H, Gowing DJ (2009) Modelling the hydrological impacts of climate change on UK lowland wet grassland. *Wetl Ecol Manag* 17:503-523. <https://doi.org/10.1007/s11273-008-9127-1>.
- Toogood SE, Joyce CB (2009) Effects of raised water levels on wet grassland plant communities. *Appl Veg Sci* 12:283-29. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01028.x>.
- Toogood SE, Joyce CB, Waite S (2008) Response of floodplain grassland plant communities to altered water regimes. *Plant Ecol* 197:285-298. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9378-6>.
- Touchette BW, Iannacone LR, Turner G, Frank A (2010) Ecophysiological responses of five emergent-wetland plants to diminished water supply: an experimental microcosm study. *Aquat Ecol* :101-112. <https://doi.org/10.1007/s10452-009-9246-7>.
- Touchette BW, Iannacone LR, Turner GE, Frank AR (2007) Drought tolerance versus drought avoidance: A comparison of plant-water relations in herbaceous wetland plants subjected to water withdrawal and repletion. *Wetlands* :656-667. [doi.org/10.1672/0277-5212\(2007\)27\[656:DTVDAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2007)27[656:DTVDAA]2.0.CO;2)
- Violle C, Bonis A, Plantegenest M, Cudennec C, Damgaard C, Marion B, Le Cœur D, Bouzillé J-B (2011) Plant functional traits capture species richness variations along a flooding gradient. *Oikos* 120:389-398. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18525.x>.

- Visser EJW, Voesenek LACJ, Vartapetian BB, Jackson MB (2003) Flooding and Plant Growth. *Ann Bot-london* 91:107-109. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg014>.
- Ward RD, Burnside NG, Joyce CB, Sepp K (2016) Importance of microtopography in determining plant community distribution in baltic coastal wetlands. *J Coastal Res* 32:1062 - 1070. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-15-00065.1>.
- Wassen MJ, Peeters WH, Olde Venterink H (2002) Patterns in vegetation, hydrology, and nutrient availability in an undisturbed river floodplain in Poland. *Plant Ecol* 165:27-43. <https://doi.org/10.1023/A:1021493327180>.
- Watson E, Wigand C, Cencer M, Blount K (2015) Inundation and precipitation effects on growth and flowering of the high marsh species *Juncus gerardii*. *Aquat Bot* 121:52-56. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.10.012>.
- Webb JA, Wallis EM, Stewardson MJ (2012) A systematic review of published evidence linking wetland plants to water regime components. *Aquat Bot* 103:1-14. [doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.06.003](https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.06.003).
- Zhang D, Tong S, Qi Q, Zhang M, An Y, Wang X, Lu X (2019) Effects of drought and re-flooding on growth and photosynthesis of *Carex schmidtii* Meinsh: Implication for tussock restoration. *Ecol Indic* 103:134-144. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.04.005>.

## 6. Analyse des communautés d'odonates adultes le long des canaux et prairies : liens avec les conditions environnementales

Les odonates adultes ont été inventoriés le long de canaux et de transects traversant des prairies. Cette stratégie d'échantillonnage a été choisie pour rendre compte de l'effet potentiel à la fois des conditions dans les canaux (habitat principal, support de ponte et milieu de vie larvaire) et dans les parcelles de prairies (pour l'alimentation). Quatre relevés étalés de mai à août ont permis d'échantillonner des espèces avec différentes phénologies. Deux échantillonnages ont été réalisés sur chacun des 11 secteurs de la zone d'étude, permettant d'appréhender d'éventuels contrastes au sein même d'un secteur.

### 6.1 Richesse et abondance

Au total, 17712 individus ont été observés en 8 ans (2014-2021), appartenant à 42 espèces dont 21 espèces de Zygoptères (demoiselles) et 21 espèces d'Anisoptères (libellules). Cette diversité spécifique représente 77% de la diversité régionale connue (Fouillet & Maillard, 1995; Deux-Sèvres Nature Environnement *et al.*, 2018), les espèces manquantes étant soit très rares dans la région (comme le Leste à grands stigmas (*Lestes macrostigma*) ou le Sympétrum commun (*Sympetrum vulgatum*)) ou restreintes à des habitats qui n'étaient pas échantillonnées ici (comme les espèces d'*Onychogomphus* inféodées à des milieux lotiques). Par échantillon, c'est-à-dire pour un site une année donnée, 1 à 20 espèces ont été observées avec une moyenne de 7 espèces. L'espèce la plus abondante était de très loin l'Agrion élégant (*Ischnura elegans*). Appartenant aux Zygoptères, cette espèce représentait plus d'un tiers de tous les odonates observés. En comparaison, l'Anisoptère le plus abondant était l'Orthétrum réticulé (*Orthetrum cancellatum*) et il était dix fois moins abondant que l'Agrion élégant.



*Agrion élégant mâle*



*Orthétrum réticulé femelle*

À l'inverse, 6 espèces n'ont été observées qu'une ou deux fois en 8 ans : le Coenagrion de Mercure, l'Aeschna bleue, l'Anax porte-selle, la Libellule à quatre taches, l'Orthétrum bleuisant, et la Cordulie à taches jaunes (Tableau 12).

Tableau 12. Abondance et occurrence des espèces d'odonates sur les 22 transects et les 8 années d'échantillonnage

Ordre	Nom vernaculaire	Nom latin	Abondance totale	Nombre de transects où l'espèce a été observée	
Zygoptères	Caloptéryx éclatant	<i>Calopteryx splendens</i>	71	14	
	Caloptéryx vierge	<i>Calopteryx virgo</i>	38	5	
	Leste vert	<i>Chalcolestes viridis</i>	20	5	
	Coenagrion de Mercure	<i>Coenagrion mercuriale</i>	1	1	
	Agrion jovencelle	<i>Coenagrion puella</i>	101	11	
	Agrion mignon	<i>Coenagrion scitulum</i>	106	10	
	Agrion porte-coupe	<i>Enallagma cyathigerum</i>	19	6	
	Agrion de Vander Linden	<i>Erythromma lindenii</i>	282	14	
	Naïade aux yeux rouges	<i>Erythromma najas</i>	52	5	
	Naïade au corps vert	<i>Erythromma viridulum</i>	4151	12	
	Agrion élégant	<i>Ischnura elegans</i>	5467	22	
	Agrion nain	<i>Ischnura pumilio</i>	95	13	
	Leste sauvage	<i>Lestes barbarus</i>	162	12	
	Leste dryade	<i>Lestes dryas</i>	21	4	
	Leste fiancé	<i>Lestes sponsa</i>	7	1	
	Leste verdoyant	<i>Lestes virens</i>	5	2	
	Agrion orangé	<i>Platycnemis acutipennis</i>	1121	17	
	Agrion blanchâtre	<i>Platycnemis latipes</i>	347	10	
	Agrion à larges pattes	<i>Platycnemis pennipes</i>	1805	20	
	Petite nymphe à corps de feu	<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	5	4	
	Leste brun	<i>Sympecma fusca</i>	15	9	
	Anisoptères	Aeshne affine	<i>Aeshna affinis</i>	94	13
		Aeshne bleue	<i>Aeshna cyanea</i>	2	2
		Aeshne mixte	<i>Aeshna mixta</i>	4	4
		Anax empereur	<i>Anax imperator</i>	58	16
		Aeshne printanière	<i>Brachytron pratense</i>	10	5
Crocothémis écarlate		<i>Crocothemis erythraea</i>	167	14	
Gomphe joli		<i>Gomphus pulchellus</i>	80	10	
Anax porte-selle		<i>Hemianax ephippiger</i>	2	2	
Libellule déprimée		<i>Libellula depressa</i>	91	15	
Libellule fauve		<i>Libellula fulva</i>	7	2	
Libellule à quatre taches		<i>Libellula quadrimaculata</i>	2	1	
Orthétrum à stylets blancs		<i>Orthetrum albistylum</i>	237	15	
Orthétrum brun		<i>Orthetrum brunneum</i>	21	7	
Orthétrum réticulé		<i>Orthetrum</i>	482	21	

Orthétrum bleissant	<i>Orthetrum cancellatum</i>	2	1
	<i>Orthetrum coerulescens</i>		
Cordulie à corps fin	<i>Oxygastra curtisii</i>	27	3
Cordulie à taches jaunes	<i>Somatochlora flavomaculata</i>	1	1
Sympétrum de Fonscolombe	<i>Sympetrum fonscolombii</i>	27	10
Sympétrum méridional	<i>Sympetrum meridionale</i>	128	13
Sympétrum rouge sang	<i>Sympetrum sanguineum</i>	282	16
Sympétrum fascié	<i>Sympetrum striolatum</i>	17	6

## 6.2 Comparaisons entre sites d'étude et entre années

La carte de distribution des odonates sur le Marais poitevin (Figure 26) montre des disparités entre sites. Certains sites présentent à la fois beaucoup d'espèces et des effectifs importants comme le secteur de Longeville tout à l'Ouest (site 1) ou le Poiré (site 6), et d'autres à l'inverse comptent à la fois peu d'individus et peu d'espèces comme le secteur de Sainte-Christine (site 7). Entre les deux, certains sites présentent des effectifs importants mais peu d'espèces différentes comme à Champagné-les-marais (site 3), et certains à l'inverse présentent des effectifs plus faibles mais une grande diversité spécifique comme à La Ronde (site 10).

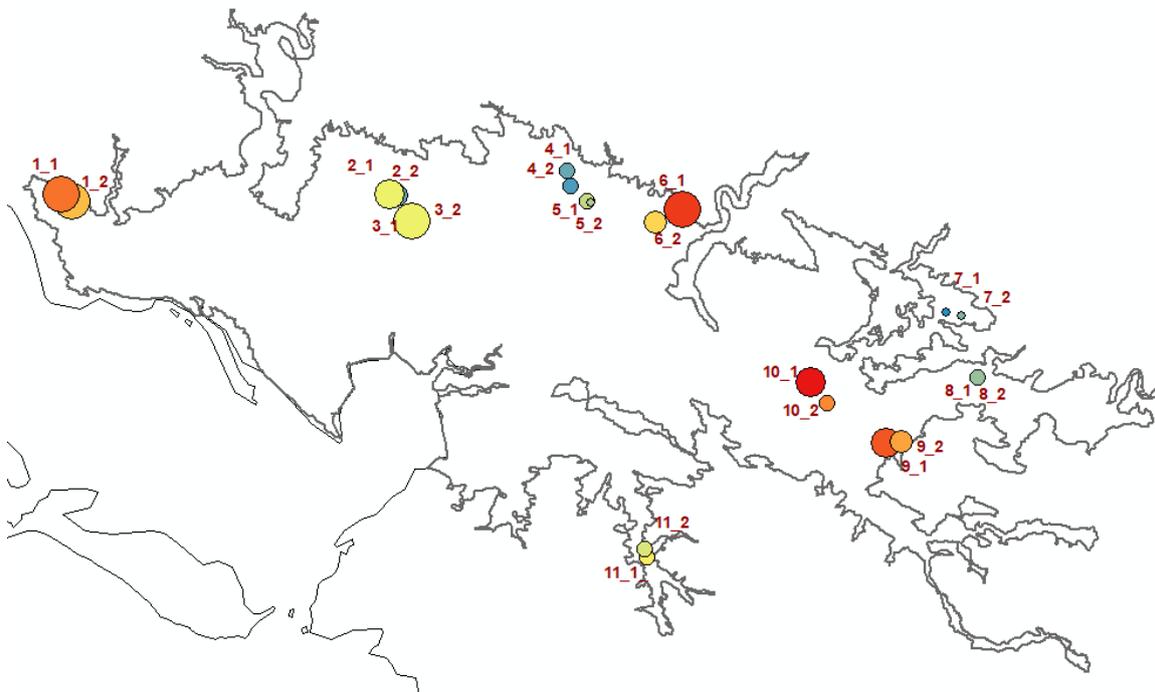
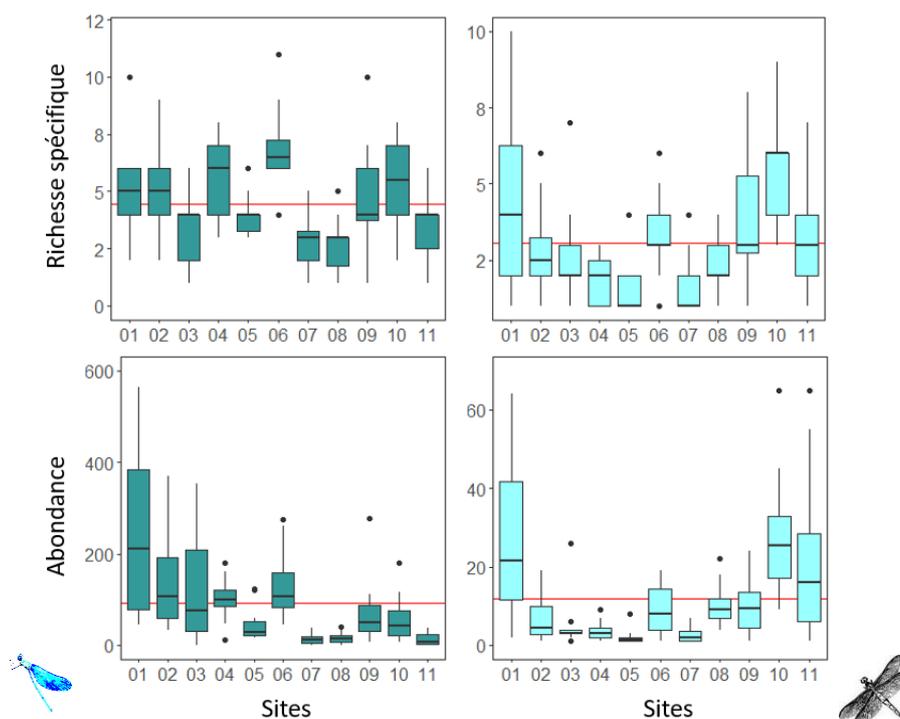


Figure 26. Carte de répartition quantitative des odonates sur les 22 transects échantillonnés. La taille des cercles représente l'abondance cumulée en 8 ans, et la couleur représente le nombre d'espèces observées en moyenne par an (le bleu représente les valeurs minimales et le rouge les valeurs maximales).

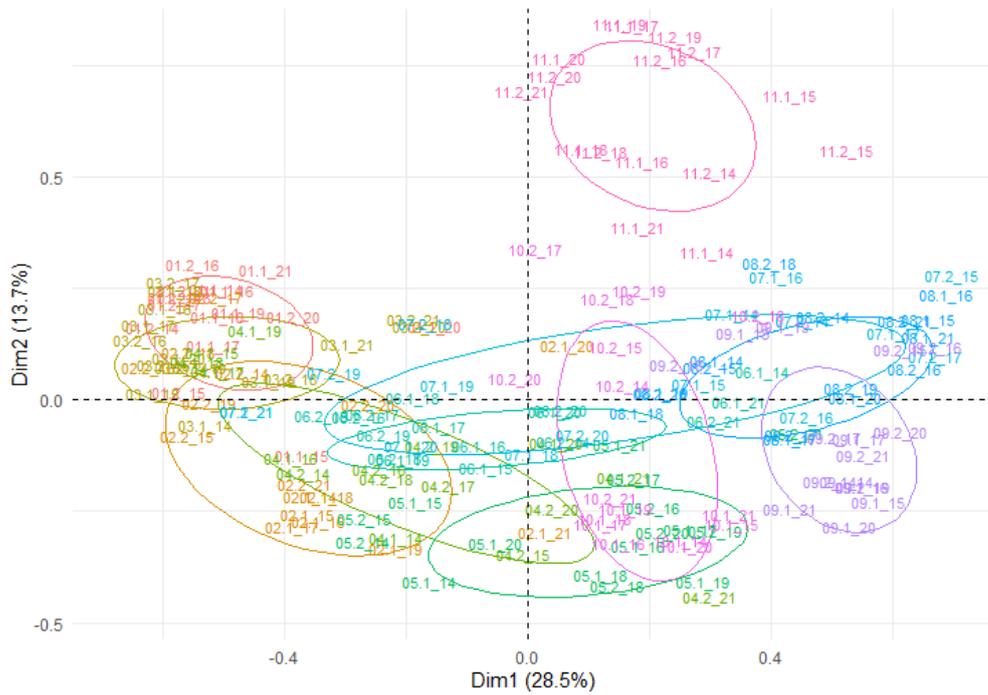
On retrouve les patrons discutés précédemment sur la Figure 27. Par exemple, les abondances sont relativement faibles sur le site 10, surtout pour les Zygoptères, mais le nombre d'espèces y est supérieur à la moyenne. Cette figure permet également de constater les effectifs globalement plus importants de Zygoptères à l'Ouest (sites 1 à 3 particulièrement), et à l'inverse des effectifs d'Anisoptères plus importants dans certains secteurs plutôt à l'Ouest (9, 10, 11). Sur cette figure, on prendra note de l'échelle différente de l'axe des ordonnées pour les Zygoptères et les Anisoptères, les premiers étant largement plus abondants.



**Figure 27.** Nombre d'espèces (haut) et effectif (bas) des Zygoptères (gauche) et des Anisoptères (droite) sur les 11 secteurs étudiés de 2014 à 2021. La ligne rouge sur chaque graphique représente la moyenne toutes années et tous secteurs confondus.

Une analyse en composante principale sur les relevés d'odonates a mis en évidence quelques contrastes de composition spécifiques entre certains sites (Figure 28). Ainsi les sites de Longeville et Champagné et dans une moindre mesure celui de Luçon (1,3 et 2) se distinguent nettement des secteurs La Ronde, le Mazeau et Saint-Hilaire-la-Palud (10, 8 et 9). Les sites du Marais de l'Ouest sont caractérisés par des abondances extrêmement élevées d'Agrion élégant et de Naïade au corps vert. Les sites de Nalliers, Sainte-Christine, du Poiré et de Chaillé (4, 7, 6 et 5) avaient des compositions spécifiques plutôt intermédiaires entre ces deux pôles. Une grande ellipse sur la figure 28 indique une grande variabilité de composition spécifique entre les différentes années d'échantillonnage : les espèces observées sur le site de Sainte-Christine étaient donc très différentes d'une année sur l'autre. Le site de Nuillé (11) se distingue très nettement des autres sur le second axe, caractérisé par des abondances plus importantes de Sympétrum rouge sang et des abondances plus faibles d'Agrion orangé.

a.



b.

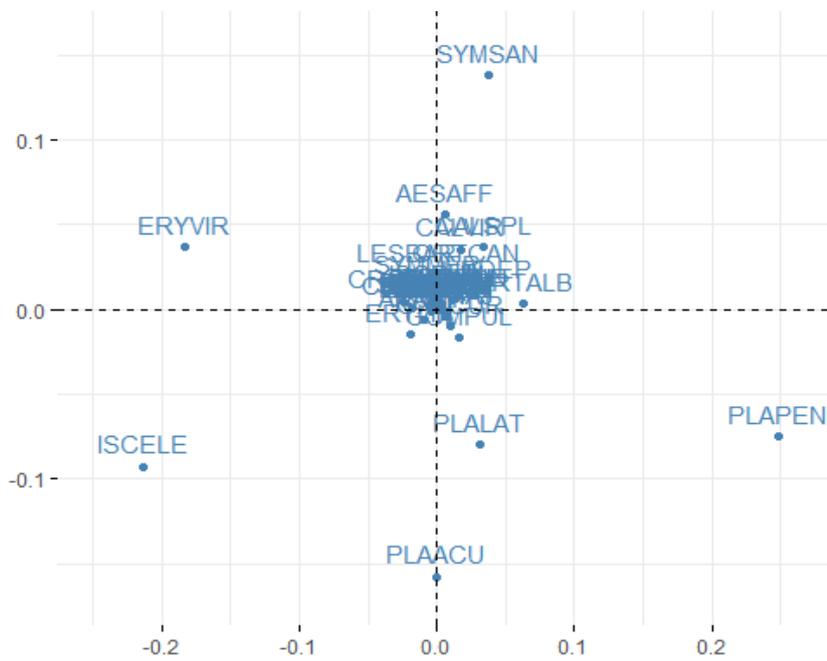


Figure 28. Analyse en Composante Principale sur les observations d'odonates de 2014 à 2021 avec (a.) la distribution des relevés et (b.) la distribution des espèces. Le code des relevés correspond au site (1 à 11), puis au transect (1 ou 2), et enfin à l'année (14 à 21).

Ni le nombre d'espèces ni l'abondance des odonates ne présentent de tendance au cours du temps, que l'on examine les sites séparément ou tous les sites à la fois (Figure 29). On note que pour le secteur de Longeville (courbe rouge-orangée), les années 2018 et 2019 ont présenté des abondances exceptionnellement élevées. Cela correspondait principalement à des effectifs très importants de Naiade au corps vert (*Erythromma viridulum*) avec entre 300 et 500 individus observés par transect, et d'Agrion élégant (*Ischnura elegans*) avec entre 200 et 350 individus observés par transect ces années-là.

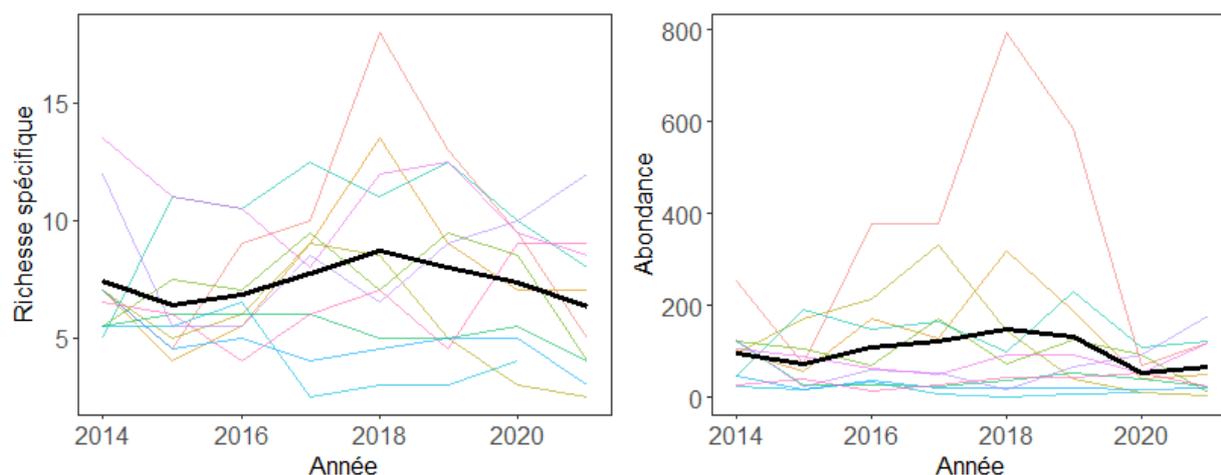


Figure 29. Evolution du nombre d'espèces et de l'abondance des odonates sur 8 ans. Les lignes colorées représentent la tendance pour les 11 secteurs de 2014 à 2021, la ligne noire épaisse représente la tendance moyenne sur tous les secteurs.

### 6.3 Relations entre les communautés et les variables environnementales

Parmi les 33 variables environnementales jugées pertinentes pour les odonates, une procédure pour sélectionner les variables les moins corrélées entre elles en a retenu 20 : 3 variables de régime hydrique (durée d'assèchement, durée d'inondation printanière des prairies, hauteur d'eau en juillet), 4 variables paysagères (linéaire de canaux, couverts de prairies, de cultures et de boisements dans un rayon de 500m autour de la zone échantillonnée), 7 variables de physico-chimie de l'eau (chlorophylle a, ammonium, nitrite, nitrate, orthophosphate, saturation en oxygène, pH), 5 variables décrivant la végétation des berges (densité de la ripisylve, densité de la végétation herbacée sur les pieds de berge et hauts de berge, couvert de végétation aquatique, couvert d'algues), et une variable d'abondance des écrevisses.

Les odonates étant composés de deux sous-ordres, les Anisoptères et les Zygoptères, qui peuvent présenter des contrastes de réponses à l'environnement, les analyses ont d'abord été menées en considérant toutes les espèces puis en considérant les deux sous-ordres séparément.

## À l'échelle locale (diversité alpha)

Dans un premier temps, la richesse spécifique sur chaque site échantillonné (diversité locale ou diversité alpha) a été mise au regard des variables environnementales avec des modèles linéaires généralisés (GLM), en mettant l'effet année en effet aléatoire. Il en est ressorti que quatre variables étaient significativement corrélées à la richesse spécifique des odonates dans leur ensemble (Tableau 4). La durée d'assèchement avait un effet négatif prépondérant. Trois variables paysagères étaient également corrélées négativement à la richesse : le couvert de boisement, le couvert de prairie et le linéaire de canaux.

La durée d'assèchement, le couvert de prairies et de boisements influencent de la même façon la richesse spécifique en considérant uniquement les Zygoptères, quoique la contribution relative de chaque variable diffère un peu par rapport au modèle avec toutes les espèces (Tableau 13). De plus, la richesse spécifique des Zygoptères était corrélée négativement au couvert de culture, et positivement à la hauteur d'eau en juillet (NB : le mois de l'année n'est pas à retenir ici, les hauteurs d'eau des différents mois de l'année étant extrêmement corrélées entre elles, on obtient le même résultat avec la hauteur d'eau de février).

*Tableau 13. Résultats des modèles linéaires généralisés (GLM) sur la richesse spécifique locale des communautés d'odonates adultes.*

	Prédicteur	Estimateur			r <sup>2</sup> effets fixes	r <sup>2</sup> effet total
		Moyenne	95% intervalle de confiance			
Toutes espèces	Durée d'assèchement	-0.25	-0.38	-0.13	0.46	0.58
	Couvert boisements	-0.20	-0.32	-0.08		
	Couvert prairies	-0.19	-0.33	-0.05		
	Linéaire de canaux	-0.15	-0.25	-0.06		
Zygoptères	Couvert de prairies	-0.57	-1.02	-0.11	0.40	0.40
	Couvert de boisements	-0.56	-1.01	-0.10		
	Couvert de cultures	-0.44	-0.66	-0.22		
	Durée d'assèchement	-0.21	-0.37	-0.05		
	Hauteur d'eau en juillet	0.18	0.06	0.30		

## Dissimilarité de composition entre sites (diversité beta)

Puis, la dissimilarité de composition en odonates a été étudiée : cela consiste à analyser comment la composition en espèces (ici en présence-absence) diffère entre deux localités, en lien avec les variables environnementales ou la distance géographique entre ces localités. Alors que les analyses sur la diversité alpha permettent d'identifier ce qui va favoriser les espèces d'odonates dans leur ensemble, les analyses de la diversité beta permettent de caractériser les différences de sensibilité entre espèces à divers gradients environnementaux. En effet, on peut avoir une richesse spécifique (diversité alpha) similaire à deux sites mais des compositions en espèces très différentes. Les relations entre diversité beta et distances environnementales ont été étudiées avec des modèles généralisés de dissimilarité (General Dissimilarity Modeling, GDM ; Ferrier *et al.*, 2007).

Les GDM ont expliqué respectivement 22%, 19% et 10% de la déviance totale de la dissimilarité de composition taxonomique pour toutes les espèces, les Zygoptères et les Anisoptères. Les résultats étaient similaires en considérant les espèces dans leur ensemble ou en considérant uniquement les Zygoptères (Tableau 14, Figure 30). La distance géographique expliquait une grande part des dissimilarités de composition entre site, c'est-à-dire que les sites les plus proches avaient des compositions spécifiques similaires et les sites éloignés des compositions très différentes. C'est un patron bien connu en écologie et qu'on interprète notamment comme le résultat de la limitation à la dispersion. À nouveau, la durée d'assèchement est la variable environnementale qui explique le plus la diversité beta, indiquant des différences de sensibilité le long du gradient de durée d'assèchement selon les espèces. L'indice de haies (indicateur de densité de la ripisylve) influence également les dissimilarités de compositions en odonates et en Zygoptères dans une moindre mesure. La dissimilarité de composition en Anisoptères était en revanche influencée par la concentration en nitrite et la densité de la végétation herbacée sur les hauts de berge.

*Tableau 14. Résultats des modèles généralisés de dissimilarité (GDM) sur la diversité beta. La proportion de variance expliquée est calculée comme le changement de déviance expliquée entre le modèle avec et sans cette variable, toutes les autres variables maintenues constantes par ailleurs. L'importance relative de cette variable correspond à la valeur maximale de dissimilarité prédite par le modèle le long de ce gradient (cf. valeurs maximales atteintes sur les courbes en Figure 11).*

	<b>Prédicteur</b>	<b>Déviance expliquée (%)</b>	<b>Importance relative</b>
Toutes espèces	Distance géographique	45	2.133
	Durée d'assèchement	24	1.342
	Indice de haies	5	0.430
Zygoptères	Distance géographique	50	2.371
	Durée d'assèchement	20	1.001
	Indice de haies	4	0.387
Anisoptères	Nitrite	18	1.078
	Distance géographique	45	0.793
	Densité de végétation (haut de berge)	24	0.761

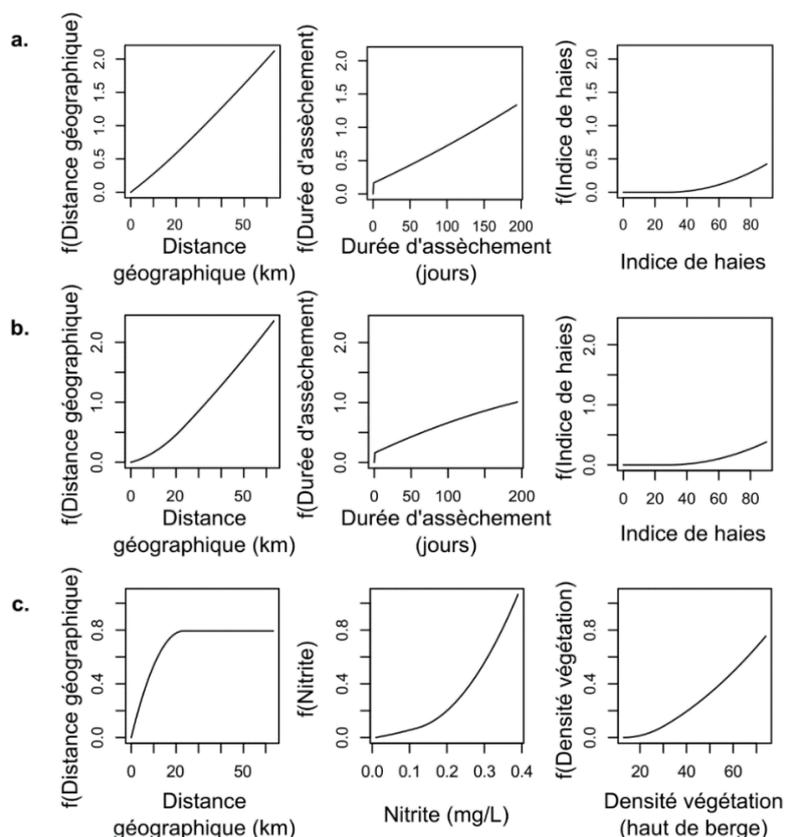


Figure 30. Courbes obtenues dans les modèles généralisés de dissimilarité (en présence-absence) pour toutes les espèces (a), les Zygoptères (b) et les Anisoptères (c). La pente de la courbe indique le taux de turnover (remplacement) d'espèces le long de chaque gradient, en maintenant toutes les autres variables environnementales constantes par ailleurs.

## 6.4 Traits fonctionnels

Les analyses précédentes reposent sur une approche taxonomique, où l'on considère uniquement l'identité des espèces présentes sur les sites. L'analyse suivante repose sur une approche fonctionnelle, où l'on considère une série de traits pouvant décrire différentes caractéristiques des espèces (Figure 31).

Une première partie de ce travail a consisté à compiler des informations sur les traits fonctionnels de chaque espèce. La majeure partie des informations étaient déjà compilées dans deux bases de données (Powney *et al.*, 2014; Harabiš & Hronková, 2020) et les informations manquantes ont été recherchées dans la littérature pour ne laisser aucune case non renseignée. Quinze traits ont été renseignés : taille de l'abdomen, taille adulte, voltinisme (nombre de générations produites en une année), période de vol (début, fin, durée), mode de vol (« flier » majoritairement en vol, ou « percher » qui se perche beaucoup), mode d'oviposition (endophytique ou exophytique), phase d'hivernation (œufs, larves, ou œufs/larves), comportement territorial ou non, parade nuptiale ou non, capacité de dispersion, comportement migratoire, taille larvaire, comportement larvaire (selon la forme et le comportement vis-à-vis du substrat sédimentaire, « burrower », « clasper », « sprawler »).



Figure 31. Illustrations de différents comportements qui peuvent être décrits par des traits fonctionnels : oviposition dans les tissus végétaux ou dans l'eau, stratégie larvaire d'enfouissement dans les sédiments

Dans un second temps, une analyse de co-inertie (RLQ; Dolédec *et al.*, 1996) a été menée pour étudier les liens entre variables environnementales et traits fonctionnels des espèces. Ce type d'analyse multivariée repose sur une ordination de trois tables afin d'identifier les co-structures éventuelles entre une table de variables environnementales, une table site-espèces, une table de traits. On conduit d'abord une analyse des correspondances (AC) sur la table site-espèces en présence-absence, puis une analyse en composantes principales (ACP) sur les variables environnementales, et une analyse de Hill et Smith sur les traits des espèces. Puis la RLQ permet de combiner ces analyses via une ordination simultanée. Une analyse dite « du quatrième coin » (fourth corner analysis; Dray *et al.*, 2014) évalue ensuite la significativité des liens entre variables environnementales, distribution des espèces et traits fonctionnels.

Les deux premiers axes de la RLQ expliquaient 71% de la co-inertie totale, indiquant clairement une relation entre conditions environnementales et structure fonctionnelle des assemblages d'odonates. Au moment de l'ordination simultanée des trois analyses séparées par la RLQ, la variance a été bien préservée sur les deux premiers axes (75% et 71% pour les scores environnementaux et 45% et 67% pour les scores des traits). En revanche, la relation entre la distribution des espèces dans l'AC initiale et la co-structure finale est seulement modérée (corrélation de 0.28 pour le premier axe et 0.18 pour le second).

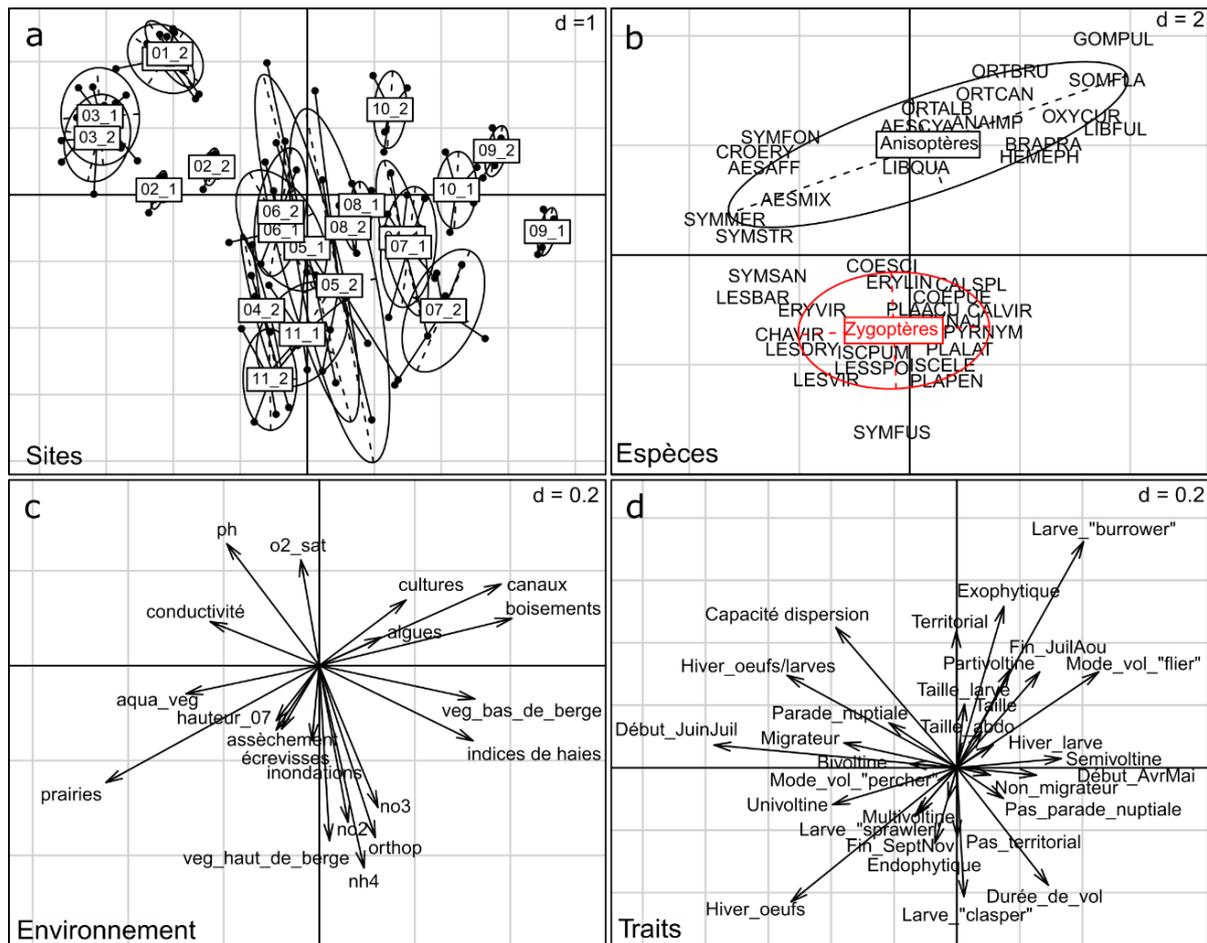


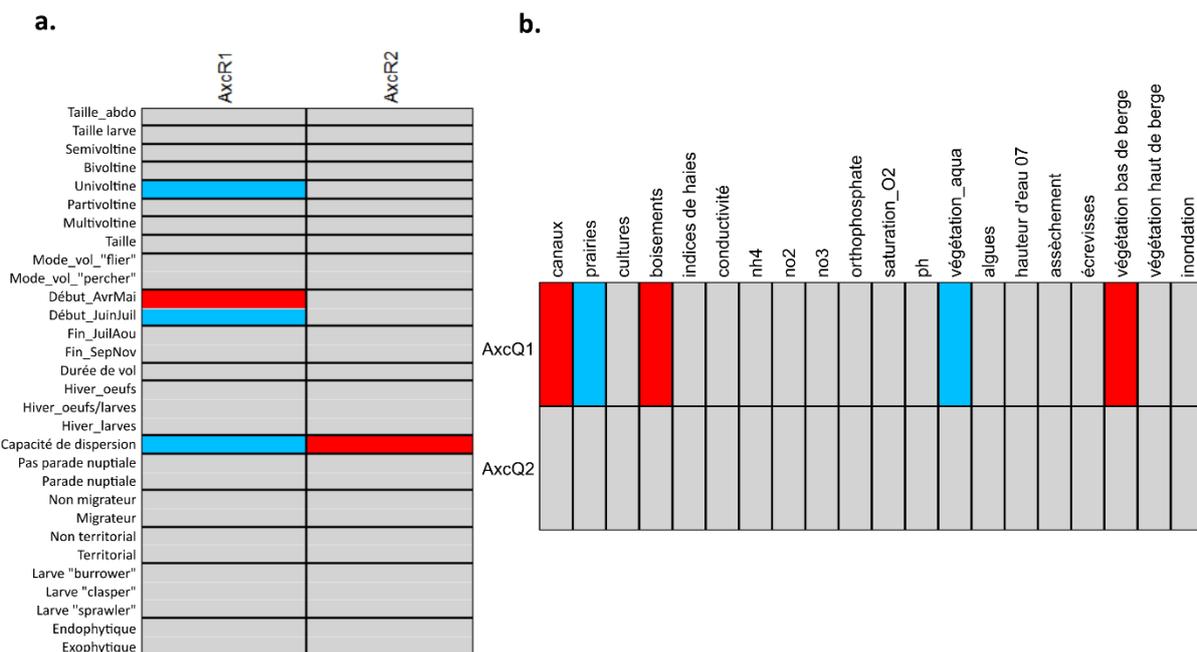
Figure 32. Deux premiers axes de l'ordination résultant de l'analyse RLQ avec (a) les scores des transects pour chaque année, (b) les scores des espèces et la projection des coefficients des variables environnementales (c) et des traits (d). La valeur de  $d$  indique la taille des mailles de la grille (0.2, 1 ou 2).

La Figure 32 présente les scores des sites, des espèces, des variables environnementales et des traits fonctionnels dans la co-inertie. Le premier axe de la co-inertie correspondait en grande partie à un gradient d'ouverture du milieu. Les transects sur la gauche de l'ordination sont caractérisés par un fort couvert de prairies tandis que les transects sur la droite du graphe se caractérisaient par des importants couverts de boisement, et de cultures dans une moindre mesure (Figure 32c). Le premier axe était également hautement corrélé avec l'indice de haies (densité de la ripisylve). La phase d'hivernation, la date de début du vol et le comportement migratoire ont principalement contribué au syndrome de traits (groupe de traits corrélés) le long du premier axe de la co-inertie. Dans l'analyse du quatrième coin, les gradients environnementaux du premier axe de la RLQ étaient négativement corrélés avec le vol tardif, l'univoltinisme et la capacité de dispersion (Figure 33a). La combinaison de traits formant le syndrome de traits du premier axe de la RLQ était quant à lui négativement corrélé au gradient d'ouverture du milieu, et au couvert de végétation aquatique dans les canaux, et positivement corrélé au linéaire de canaux et la densité de la végétation herbacée sur les pieds de berge (Figure 33b).

Le second axe de l'ordination était principalement structuré le long d'un gradient de qualité de l'eau et de densité de la végétation sur les hauts de berge (Figure 32c). Les principaux traits structurant ce second axe étaient la stratégie larvaire, le mode d'oviposition, la taille adulte et la capacité de dispersion. Ces

traits forment un second syndrome de traits (Figure 32d) qui a principalement discriminé les Anisoptères des Zygoptères (Figure 32b). Dans l'analyse du quatrième coin, la capacité de dispersion était positivement corrélée au gradient de qualité de l'eau (Figure 33a) et aucune variable environnementale n'était significativement corrélée au syndrome de trait du second axe.

La composition spécifique était significativement associée aux conditions environnementales ( $p < 0.001$ ) mais pas aux traits des espèces ( $p = 0.126$ ). Il n'y avait pas non plus de relation bivariée entre variables environnementales et traits. Cela signifie dans l'ensemble que nos résultats indiquent la présence de relations entre conditions environnementales et structure fonctionnelle des communautés, mais qu'il n'a pas été possible d'établir de relations claires entre des gradients environnementaux précis et des traits fonctionnels précis.



**Figure 33.** Combinaison des résultats de la RLQ et de l'analyse du quatrième coin : relation entre les variables environnementales et les traits. (a) Tests entre les deux premiers axes d'ordination des variables environnementales (AxcR1 et AxcR2) et chaque trait. (b) Tests entre les deux premiers axes d'ordination des traits (« syndromes de traits », AxcQ1 et AxcQ2) et chaque variable environnementale. Une relation positive est représentée par une cellule rouge, et une relation négative par une cellule bleue. Les relations non significatives sont représentées par des cellules grises.

## 6.5 Bilan

### Rôle prédominant du régime hydrique sur les communautés d'odonates

Les variables de régime hydrique, et plus précisément la durée d'assèchement des canaux et la hauteur d'eau des canaux, étaient les principales variables associées aux assemblages d'odonates dans le marais. La richesse spécifique diminue fortement lorsque l'assèchement dans les canaux s'allonge. Cela correspond à des observations de Piersanti *et al.*, (2007) et Pires, Stenert & Maltchik (2017) qui

montraient que des assèchements de mares éliminent les larves de la plupart des espèces d'odonates, entraînant un fort impact sur les populations locales d'odonates adultes (McPeck, 2008). Les assèchements étaient également le meilleur prédicteur de la dissimilarité de composition en odonates entre sites. Cet effet des assèchements sur la diversité alpha et beta des odonates est un patron bien documenté pour d'autres macroinvertébrés, notamment en rivière soumise à des assèchements (ex : Ephémères, Plécoptères, Trichoptères; Bonada, Rieradevall & Prat, 2007; Datry *et al.*, 2014; Crabot *et al.*, 2020). Les odonates sont souvent considérés comme les macroinvertébrés les plus résilients à l'intermittence de l'écoulement, notamment parce que les adultes peuvent rapidement recoloniser les rivières remises en eau grâce à leur capacité de dispersion élevée (Bogan *et al.*, 2017). Une forte capacité de dispersion pourrait résulter en une homogénéisation de la composition spécifique sur les différents sites quelles que soient les perturbations observées. Cela correspond à ce que nous avons observé pour les Anisoptères, dont beaucoup sont connus pour être des espèces pionnières et d'excellentes colonisatrices des habitats temporaires : ni leur diversité alpha ni leur diversité beta n'étaient influencées par les assèchements. En revanche, les assèchements impactent fortement les espèces de Zygoptères, réduisant leur diversité à l'échelle locale et augmentant les contrastes de composition spécifique entre sites. Limiter la durée des assèchements dans les canaux pourrait promouvoir la diversité locale des espèces de Zygoptères.

Les analyses fonctionnelles ont mis en avant des syndromes de traits, c'est-à-dire des traits corrélés entre eux. On peut notamment observer dans la co-inertie un groupement significatif d'espèces dites d'été (« summer species ») avec des traits témoignant d'une bonne adaptation aux habitats aquatiques temporaires : phénologie tardive (ex : les Aeschnes), bonne dispersion donc possibilité de coloniser rapidement les habitats temporaires, œufs qui hivernent (moins fragiles que des larves) comme chez les Lestes ou les Sympétrums. Ces groupements n'étaient en revanche pas significativement corrélés à la durée des assèchements dans l'analyse. Une explication réside dans la possibilité que les traits d'espèces d'été soient sélectionnés dès lors qu'un habitat s'assèche, indépendamment de la durée de l'assèchement.

La hauteur d'eau dans les canaux avait également un effet sur les odonates, favorisant notamment la diversité locale des Zygoptères, en accord avec la littérature (Kietzka, Pryke & Samways, 2015; Simaika, Samways & Frenzel, 2016). Des analyses complémentaires sur la diversité beta en abondance (et non en présence-absence comme présenté ci-dessus) ont également montré une influence de la hauteur d'eau sur la dissimilarité de composition en Anisoptères entre les sites, particulièrement en-deçà d'un seuil de 30 centimètres d'eau. Ce seuil de 30 centimètres indique que les variations de niveau d'eau ont des répercussions particulièrement fortes dans les eaux très superficielles, souvent caractérisées par des conditions extrêmes (température plus élevée, peu d'oxygène).

### 6.5.1 Influence de la structure du paysage

Les couverts de boisement, de prairie et le linéaire de canaux étaient les principales caractéristiques paysagères influençant les assemblages d'odonates, leur richesse spécifique étant négativement associée aux trois paramètres. L'effet négatif des boisements sur la richesse des Zygoptères était attendu, car les boisements sont susceptibles d'abaisser la distance de dispersion des membres de ce groupe mauvais disperseurs (Raebel *et al.*, 2012; Nagy *et al.*, 2019). On s'attendait en revanche à un effet positif du couvert de prairie car ce milieu ouvert facilite typiquement les mouvements des libellules (Pither &

Taylor, 1998; Keller, Strien & Holderegger, 2012; French & McCauley, 2018), et parce que les prairies représentent un habitat adéquat pour se nourrir et se poser (Goertzen & Suhling, 2019; Nagy *et al.*, 2019). Pour des pourcentages équivalents des différentes occupations du sol, la relation négative des trois types d'occupation du sol avec la richesse spécifique des Zygoptères est surprenante au premier abord. Cependant, il ne peut être exclu que les espèces répondent à l'occupation du sol selon des relations non-linéaires, ce qui pourrait être le cas si c'est une mosaïque d'habitats donnés qui bénéficie de façon optimale aux Zygoptères, ce qui ne peut être examiné avec les données dont nous disposons. Il serait intéressant que des travaux futurs explorent l'influence possible de l'arrangement des différents éléments paysagers sur les odonates.

Contrairement à l'attendu, le linéaire de canaux était négativement corrélé à la richesse spécifique locale, et n'influence pas la diversité beta. Il est possible que de nombreux canaux du linéaire tertiaire s'assèchent tôt dans l'été, entraînant une faible connectivité et des habitats aquatiques de moindre qualité pour des odonates. Auquel cas, les odonates se concentrent dans les habitats aquatiques qui subsistent. Une autre explication pourrait être que dans nos données, le linéaire de canaux est trop fortement corrélé au couvert de boisement (les deux prennent leurs valeurs les plus élevées dans le secteur de la Venise Verte), les boisements ayant un effet négatif sur les Zygoptères. Cela empêche d'évaluer tout à fait la contribution relative des deux variables environnementales.

L'attendu était que les effets du paysage ne soient pas détectables sur les Zygoptères (odonates moins mobiles ; Corbet, 1999) contrairement aux Anisoptères avec de meilleures capacités de vol (Raebel *et al.*, 2012; Nagy *et al.*, 2019). Les présents résultats ne valident pas cette prédiction. En effet, la richesse spécifique des Zygoptères, et non celle des Anisoptères, variait avec les variables paysagères, et la diversité beta des deux groupes n'était liée qu'à des variables locales. Dans les buffers (zones tampon autour des transects) de 500 mètres définis, les Zygoptères pourraient en réalité être très sensibles à la configuration du paysage précisément parce qu'ils ne sont pas de bons disperseurs et ont plus de difficultés à atteindre un autre patch adéquat lorsque les conditions environnementales se dégradent localement (ex : assèchement). Raebel *et al.* (2012) ont également montré que les Zygoptères pouvaient répondre aux variables paysagères dans des buffers de 400 mètres, tandis que les Anisoptères ne commençaient à répondre au paysage que dans des buffers de 1600 mètres. De façon similaire, Nagy *et al.* (2019) n'ont détecté de réponse des Anisoptères que pour des buffers de très grande taille (5000 mètres). Par ailleurs, la diversité beta des odonates augmentait globalement avec la distance géographique entre les sites. Plus précisément, la diversité beta augmente systématiquement avec la distance géographique pour les Zygoptères, alors qu'elle atteignait rapidement un plateau pour les Anisoptères. De plus, le fait que les GDM sur les Anisoptères étaient bien moins prédictifs que ceux sur les Zygoptères pourrait refléter une distribution spatiale plus aléatoire des Anisoptères. C'est un signe supplémentaire, en plus de la distribution très éclatée de ces espèces dans la co-inertie, de la meilleure capacité de dispersion des Anisoptères et de leur grande tolérance à une diversité de conditions environnementales comparés aux Zygoptères (Alves-Martins *et al.*, 2019). D'autres travaux sont nécessaires pour comprendre l'effet du paysage à très large échelle sur les compositions spécifiques d'odonates.

### 6.5.2 Influence mineure des autres variables environnementales locales

Quoique les Anisoptères soient connus pour leur grande tolérance aux environnements dégradés (Corbet, 1999; Oliveira-Junior & Juen, 2019), les résultats ont mis en évidence une influence de l'eutrophisation de l'eau des canaux sur ces espèces. Les grandes disparités écologiques entre espèces d'Anisoptères pourraient l'expliquer. Par exemple, les *Libellulidae* sont très tolérantes à une variété de conditions environnementales, alors que certains *Gomphidae* sont sensibles à la qualité de l'eau (Villalobos-Jimenez, Dunn & Hassall, 2016) et, dans notre étude, le Gomphe joli (*Gomphus pulchellus*) était en effet trouvé sur les sites avec les meilleures conditions de qualité de l'eau.

Parmi les autres variables locales, la végétation le long des canaux et dans les canaux avait également une influence sur les assemblages d'odonates. Une augmentation de l'hétérogénéité de la densité de la ripisylve et de la végétation herbacée sur les hauts de berge étaient respectivement associés à une augmentation de la diversité beta en Zygoptères et en Anisoptères. Quoique la végétation riveraine puisse bénéficier à l'ensemble des espèces (Osborn & Samways, 1996; Schindler, Fesl & Chovanec, 2003), elle favorise souvent majoritairement de petites espèces et des espèces qui se perchent, qui sont des ectothermes et ont besoin de se déplacer entre zones ensoleillées et zones ombragées pour réguler leur température corporelle, chez les Zygoptères comme les Anisoptères (Corbet & May, 2008). De plus, certaines espèces d'odonates évitent les zones avec une végétation trop développée obstruant complètement la lumière du soleil à la surface de l'eau, peut-être en partie parce que cela rend les habitats aquatiques plus difficiles à identifier (Painter, 1998; Remsburg, Olson & Samways, 2008; Harabiš, 2016). Le couvert de végétation aquatique dans les canaux était lié à la structure fonctionnelle des assemblages d'odonates mais de façon étonnante, pas aux espèces à oviposition endophytique déposant leurs œufs dans les végétaux (mais voir Buchwald, 1992). Il est possible que la gamme de valeur de couverts de végétation aquatique dans nos données soit trop limitée pour observer un effet de ce paramètre. Quoi qu'il en soit, maintenir une hétérogénéité de microhabitats et une végétation à différents stades de succession est susceptible de promouvoir la diversité des odonates (Harabiš, 2016; Simaika *et al.*, 2016; Johansson *et al.*, 2019). Enfin, l'abondance des écrevisses et le couvert d'algues n'ont pas influencé les assemblages d'odonates dans cette étude, ce qui correspond à des résultats antérieurs pour les écrevisses (Siesa *et al.*, 2014) mais pas pour les algues (Johansson *et al.*, 2019).

### 6.5.3 Conclusion

Le régime hydrique est le facteur prépondérant pour expliquer les patrons de diversité des odonates. Les variables paysagères ont également une influence significative, suggérant qu'il ne faut pas se limiter à la prise en compte de l'environnement local dans l'étude des odonates, mais tous les patrons observés ne sont pas évidents à interpréter d'un point de vue écologique.

Les résultats de cette section ont été présentés à un colloque international à Dublin (Symposium for European Freshwater Sciences) en 2021 et ont été publiés dans journal académique à comité de lecture (*Freshwater Biology*) en 2022.

## 6.6 Références

- Alves-Martins F., Brasil L.S., Juen L., De Marco P., Stropp Jr J. & Hortal J. (2019). Metacommunity patterns of Amazonian Odonata: the role of environmental gradients and major rivers. *PeerJ* **7**, e6472. <https://doi.org/10.7717/peerj.6472>
- Bogan M.T., Hwan J.L., Cervantes-Yoshida K., Ponce J. & Carlson S.M. (2017). Aquatic invertebrate communities exhibit both resistance and resilience to seasonal drying in an intermittent coastal stream. *Hydrobiologia* **799**, 123–133. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3205-4>
- Bonada N., Rieradevall M. & Prat N. (2007). Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia* **589**, 91–106. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0723-5>
- Buchwald R. (1992). Vegetation and dragonfly fauna — characteristics and examples of biocenological field studies. *Vegetatio* **101**, 99–107. <https://doi.org/10.1007/BF00033195>
- Corbet P.S. (1999). *Dragonflies: Behavior and Ecology of Odonata*. Comstock Publishing Associates.
- Corbet P.S. & May M.L. (2008). Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology* **11**, 155–171. <https://doi.org/10.1080/13887890.2008.9748320>
- Crabot J., Heino J., Launay B. & Datry T. (2020). Drying determines the temporal dynamics of stream invertebrate structural and functional beta diversity. *Ecography* **43**, 620–635. <https://doi.org/10.1111/ecog.04835>
- Datry T., Larned S.T., Fritz K.M., Bogan M.T., Wood P.J., Meyer E.I., *et al.* (2014). Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers: effects of flow intermittence. *Ecography* **37**, 94–104. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00287.x>
- Deux-Sèvres Nature Environnement, igue pour la Protection des Oiseaux, Les Naturalistes Vendéens, Conseil Départemental de Vendée & Parc naturel régional du Marais poitevin (2018). *Suivi des communautés d'odonates du Marais poitevin. État des lieux en 2018*. Parc naturel régional du Marais poitevin, Coulon.
- Dolédec S., Chessel D., ter Braak C.J.F. & Champely S. (1996). Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* **3**, 143–166. <https://doi.org/10.1007/BF02427859>
- Dray S., Choler P., Dolédec S., Peres-Neto P.R., Thuiller W., Pavoine S., *et al.* (2014). Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* **95**, 14–21. <https://doi.org/10.1890/13-0196.1>
- Ferrier S., Manion G., Elith J. & Richardson K. (2007). Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions* **13**, 252–264. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00341.x>
- Fouillet P. & Maillard Y. (1995). Etude de peuplement d'invertébrés aquatiques et d'odonates des prairies inondées et des réseaux de fossés de l'ouest du Marais poitevin. ADEV/PNR du Marais poitevin, Val-de-Sèvre et Vendée.
- French S.K. & McCauley S.J. (2018). Canopy cover affects habitat selection by adult dragonflies. *Hydrobiologia* **818**, 129–143. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3600-5>
- Goertzen D. & Suhling F. (2019). Urbanization versus other land use: diverging effects on dragonfly communities in Germany. *Diversity and Distributions* **25**, 38–47. <https://doi.org/10.1111/ddi.12820>
- Harabiš F. (2016). High diversity of odonates in post-mining areas: Meta-analysis uncovers potential pitfalls associated with the formation and management of valuable habitats. *Ecological Engineering* **90**, 438–446. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.01.070>
- Harabiš F. & Hronková J. (2020). European database of the life-history, morphological and habitat characteristics of dragonflies (Odonata). *Eur. J. Entomol* **117**, 302–308. <https://doi.org/10.14411/eje.2020.035>
- Johansson F., Bini L.M., Coiffard P., Svanback R., Wester J. & Heino J. (2019). Environmental variables drive differences in the beta diversity of dragonfly assemblages among urban stormwater ponds. *Ecological Indicators* **106**, UNSP 105529. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105529>
- Keller D., Strien M.J.V. & Holderegger R. (2012). Do landscape barriers affect functional connectivity of populations of an endangered damselfly? *Freshwater Biology* **57**, 1373–1384. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02797.x>
- Kietzka G.J., Pryke J.S. & Samways M.J. (2015). Landscape ecological networks are successful in supporting a diverse dragonfly assemblage. *Insect Conservation and Diversity* **8**, 229–237. <https://doi.org/10.1111/icad.12099>
- McPeck M.A. (2008). Ecological factors limiting the distributions and abundances of Odonata. In: *Dragonflies and damselflies. Model organisms for ecological and evolutionary research*. (Ed. A. Cordoba-Aguilar), pp. 51–62. Oxford University press.
- Nagy H.B., Laszlo Z., Szabo F., Szocs L., Devai G. & Tothmeresz B. (2019). Landscape-scale terrestrial factors are also vital in shaping Odonata assemblages of watercourses. *Scientific Reports* **9**, 18196. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54628-7>
- Oliveira-Junior J.M.B. & Juen L. (2019). The Zygoptera/Anisoptera Ratio (Insecta: Odonata): a New Tool for Habitat Alterations Assessment in Amazonian Streams. *Neotropical Entomology* **48**, 552–560. <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00672-x>
- Osborn R. & Samways M. (1996). Determinants of adult dragonfly assemblage patterns at new ponds in South Africa. *Odonatologica* **25**, 49–58
- Painter D. (1998). Effects of ditch management patterns on Odonata at Wicken Fen, Cambridgeshire, UK. *Biological Conservation* **84**, 189–195. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00095-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00095-5)
- Piersanti S., Rebora M., Salerno G. & Gaino E. (2007). Behaviour of the larval dragonfly *Libellula depressa* (Odonata Libellulidae) in drying pools. *Ethology Ecology & Evolution* **19**, 127–136. <https://doi.org/10.1080/08927014.2007.9522572>

- Pires M.M., Stenert C. & Maltchik L. (2017). Partitioning beta-diversity through different pond hydroperiod lengths reveals predominance of nestedness in assemblages of immature odonates. *Entomological Science* **20**, 318–326. <https://doi.org/10.1111/ens.12263>
- Pither J. & Taylor P.D. (1998). An Experimental Assessment of Landscape Connectivity. *Oikos* **83**, 166–174. <https://doi.org/10.2307/3546558>
- Powney G., Brooks S., Barwell L., Bowles P., Fitt R., Pavitt A., *et al.* (2014). Morphological and Geographical Traits of the British Odonata. *Biodiversity Data Journal* **2**, e1041. <https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e1041>
- Raebel E.M., Merckx T., Feber R.E., Riordan P., Thompson D.J. & Macdonald D.W. (2012). Multi-scale effects of farmland management on dragonfly and damselfly assemblages of farmland ponds. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **161**, 80–87. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.07.015>
- Remsburg A.J., Olson A.C. & Samways M.J. (2008). Shade Alone Reduces Adult Dragonfly (Odonata: Libellulidae) Abundance. *Journal of Insect Behavior* **21**, 460–468. <https://doi.org/10.1007/s10905-008-9138-z>
- Schindler M., Fesl C. & Chovanec A. (2003). Dragonfly associations (Insecta : Odonata) in relation to habitat variables: a multivariate approach. *Hydrobiologia* **497**, 169–180. <https://doi.org/10.1023/A:1025476220081>
- Siesa M.E., Padoa-Schioppa E., Ott J., De Bernardi F. & Ficetola G.F. (2014). Assessing the consequences of biological invasions on species with complex life cycles: Impact of the alien crayfish *Procambarus clarkii* on Odonata. *Ecological Indicators* **46**, 70–77. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.05.036>
- Simaika J.P., Samways M.J. & Frenzel P.P. (2016). Artificial ponds increase local dragonfly diversity in a global biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* **25**, 1921–1935. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1168-9>
- Villalobos-Jimenez G., Dunn A.M. & Hassall C. (2016). Dragonflies and damselflies (Odonata) in urban ecosystems: A review. *European Journal of Entomology* **113**, 217–232. <https://doi.org/10.14411/eje.2016.027>

## 7. Analyse de la végétation des canaux et de ses liens avec les conditions environnementales

Ces résultats ont fait l'objet d'une publication dans une revue scientifique internationale : Mauchamp, A., Gore, O., Paillisson, JM, Bergerot B. & Bonis A. 2021. Delineating the influence of water conditions and landscape on plant communities in eutrophic ditch networks. *Wetlands Ecol Management* **29**, pp 417–432, (<https://doi.org/10.1007/s11273-021-09792-x>). Ils ont également été présentés au colloque Ecologie2018, à Rennes, en octobre,

### 7.1 Connaissances disponibles dans la littérature

Les réseaux de canaux peuvent contribuer de façon significative à la biodiversité aquatique. Ceci a été montré à l'échelle régionale par plusieurs auteurs (Armitage *et al.* 2003, Williams *et al.* 2003, Langheinrich *et al.* 2004, Papas 2007, Chester & Robson 2013, Whatley *et al.* 2014, Staniaszek-Kik *et al.* 2016, Meier *et al.* 2017). Cette contribution est liée notamment à l'importance de son linéaire, le réseau de canaux totalisant 8200 km dans le Marais poitevin. La contribution des canaux à la biodiversité régionale est d'autant plus forte que les conditions environnementales des canaux sont variées à l'échelle régionale (Thiere, *al.* 2009). Les conditions environnementales peuvent varier localement entre les canaux, en fonction de leur utilisation principale, apport d'eau ou évacuation, de la qualité de l'eau, de la gestion des hauteurs d'eau ou de la fréquence de curage (Milsom *et al.* 2004, Shaw *et al.* 2015, Meier *et al.* 2017). La qualité de l'eau comme l'occurrence et la durée de l'assèchement estival ou les périodes de très bas niveau d'eau peuvent également varier entre les canaux, comme la composition et la structure du paysage à proximité. Les caractéristiques paysagères aux alentours des canaux peuvent également avoir un impact sur la biodiversité des communautés en influençant directement les conditions locales ou en affectant le pool d'espèces disponibles. Actuellement, l'importance de ces multiples facteurs dans la structuration des communautés végétales et animales dans les canaux reste largement inconnue, en particulier à l'échelle locale (Chester & Robson 2013).

La qualité de l'eau, notamment et de sa charge en nutriments, est considérée comme déterminante pour la composition, richesse et diversité des communautés végétales des canaux (voir par exemple, Hinojosa-Garro *et al.* 2008, Bornette & Puijalon 2010, Yang *et al.* 2020). Néanmoins l'effet de la qualité de l'eau n'est plus trouvée significative dès lors que les analyses statistiques prennent en compte d'autres facteurs environnementaux (voir par exemple Rasran & Vogt (2018) qui ne trouvent pas d'effet significatif des nutriments sur la végétation des canaux lorsque le curage est intégré à l'analyse).

Une des limites des résultats disponibles dans la littérature est en effet que de nombreuses études ont étudié les facteurs environnementaux isolés (voir Bornette et Puijalon 2011, Lacoul et Freedman 2006) alors qu'il est clair que les communautés végétales et animales des milieux aquatiques dépendent d'une diversité de facteurs (Baláži et Hrivnák 2016). Par ailleurs, il est important de tenir compte du fait qu'un facteur environnemental tel le régime hydrique est défini par plusieurs dimensions : non seulement le niveau d'eau mais sa variabilité temporelle, intra et interannuelle, peuvent être déterminant pour la végétation des canaux (Casanova & Brock 2000, Raulings *et al.* 2010). L'effet des variations du niveau d'eau peut également varier selon si elles s'accompagnent d'une période d'assèchement ou pas. L'assèchement, (ou bien les hauteurs d'eau très basses), a été trouvé comme favorable à la richesse

spécifique de la végétation des canaux, en limitant le niveau de nutriments (Meier *et al.* 2017). Cet effet positif de l'assèchement est conditionné à la capacité des espèces à recoloniser les canaux après l'assec. Cette possibilité dépend de la disponibilité de graines ou propagules dans le sédiment ou de leurs apports par dispersion à partir d'autres canaux (Chester & Robson 2013, Favre-Bac *et al.* 2017, Patrick & Yuan 2017) par l'eau, le vent, les animaux. Ces apports de graines s'opèrent majoritairement via la circulation de l'eau. A contrario, il a été montré qu'une connectivité insuffisante, due par exemple à un éloignement d'un drain principal, empêche la recolonisation des hydrophytes après le curage des canaux (Milsom *et al.* 2004), tandis que la diversité des hydrophytes s'accroît quelques années après le curage dans les canaux bien connectés par des flux d'eau (Twisk *et al.* 2003, Rasran & Vogt 2018).

## Hypothèses de travail

Ce travail s'est concentré sur 5 hypothèses principales, visant à identifier les principaux déterminants de la richesse et de la composition des communautés végétales dans les canaux. Une attention particulière a été apportée aux variables (ou conditions) environnementales qui peuvent constituer des clés de gestion pour la biodiversité. Nous nous attendions à ce que (1) des niveaux d'eau élevés dans les canaux, en particulier au printemps qui est une période à priori clé pour le développement de la végétation, soit favorables pour une communauté végétale riche en espèces, comprenant à la fois des hydrophytes et d'autres espèces amphibies, (2) l'occurrence d'assèchements limite la couverture végétale et favorise des communautés riches en espèces, en relation avec la dispersion des propagules liée à un réseau dense de canaux, (3) une forte variabilité du niveau d'eau diminue la richesse en espèces des communautés végétales en raison de l'effet de perturbation associé. Nous nous attendions en outre à ce que (4) les sites entourés de paysages dominés par des prairies humides soient plus favorables à la diversité végétale dans les canaux en raison d'un apport moindre de nutriments et de sédiments provenant des parcelles environnantes, et enfin (5) une relation négative était attendue entre le succès et la diversité des plantes aquatiques et d'une part les macro-algues et d'autre part l'abondance locale de l'écrevisse rouge (*Procambarus clarki*), l'écrevisse exotique la plus répandue dans les milieux humides européens.

L'essentiel des analyses présentées sont celles publiées dans Mauchamp *et al.* (2021), basées sur les données du suivi de 2015 à 2018, avec des compléments si nécessaire sur le résultat des analyses réalisées sur l'ensemble des données acquises de 2014 à 2021.

## 7.2 Rappel succinct du protocole d'acquisition des données

### *Sites d'étude et stratégie d'échantillonnage*

Nous avons étudié la végétation des canaux dans 11 sites de tailles similaires (300–365 ha), chacun situé au sein d'un casier hydraulique différent dans le Marais poitevin. Les 11 sites d'étude ont été sélectionnés par l'Établissement Public de Marais Poitevin de façon à couvrir la diversité de conditions hydrologiques rencontrées dans le Marais poitevin. Tous les sites sont caractérisés par une large proportion de prairies pâturées (>48 %). Les analyses ont pris en compte quatre années (2015–2018).

### *Échantillonnage de la végétation*

Dans chacun des 11 sites d'étude, 10 stations d'étude sont choisies, qui correspondent à des segments de canaux secondaires ou tertiaires de 125 m de longueur. Dans chaque station, 25 quadrats de 0.5 × 0.5 m ont été localisés au hasard par groupes de 5. Leur localisation varie suivant les années. Les inventaires ont été réalisés chaque année entre mi-mai et mi-juin de 2015 à 2018. Un indice entre 0 et 6 correspondants aux classes de couvert « absence », <5%, 5–25%, 25–50 %, 50–75 %, et > 75%, a été attribué à chaque espèce. Toutes les plantes ont été identifiées à l'espèce en accord avec le référentiel taxonomique taxRef v12.0. Le recouvrement moyen par espèce a été calculé sur la base du recouvrement sur les 25 quadrats dans chaque station, moyenné ensuite au niveau pdes 10 stations par site. Les deux espèces *Elodea canadensis* et *E. nutalii* (toutes deux originaires d'Amérique du Nord) étant difficiles à distinguer sur le terrain, elles ont été regroupées sous l'intitulé *Elodea spp.*

### *Descripteurs des communautés végétales*

La richesse spécifique totale des communautés végétales de chaque site correspond au cumul des espèces observées dans les 10 stations et les quatre années de suivi. La richesse spécifique et la diversité taxonomique approchée par l'exponentielle de l'indice de Shannon ont été calculées pour chaque année. La richesse spécifique des espèces aquatiques strictes, les hydrophytes, a également été calculée pour chaque site et chaque année.

Les communautés végétales ont été analysées par une analyse en composante principale (ACP non normée), sur les données de couvert après transformation de Hellinger. Les scores sur les deux premières composantes ACP1 et ACP2 ont été utilisés comme descripteurs des communautés végétales de chaque site et pour chaque année.

### *Caractérisation des conditions environnementales*

Les conditions hydriques ont été caractérisées par des suivis continus des niveaux d'eau. La qualité de l'eau, l'occurrence du curage et la présence de haies ont été considérées comme des facteurs locaux. Les paysages ont été caractérisés par analyse des modalités d'utilisation des terres et de la densité du réseau de canaux, ces données pouvant avoir un impact sur les communautés végétales (Hinojosa-Garro *et al.* 2008). Ces données environnementales ont été moyennées ou cumulées au niveau des 10 stations de chaque site selon le descripteur considéré, et exprimées à l'échelle du site.

### *Analyses statistiques*

Les relations entre les descripteurs des communautés végétales et les caractéristiques environnementales des sites ont été analysées par des modèles généralisés mixtes. Afin de prendre en compte un possible effet temporel, la variable année a été incluse dans les modèles comme variable aléatoire. Afin d'éviter de prendre en compte simultanément des variables fortement corrélées entre elles, elles ont été sélectionnées par la procédure VIF avec un seuil de 0.60. L'effet d'une variable explicative a été considéré comme significatif lorsque son intervalle de confiance de 95% exclut la valeur zéro. La qualité des modèles a été évaluée à l'aide des valeurs de  $r^2$  calculées pour les effets fixes ( $r^2$  marginal).

## 7.3 Résultats obtenus

### 7.3.1 Conditions environnementales dans les sites d'étude

#### *Régime hydrique (voir tableau 15)*

La chronique des niveaux d'eau des canaux est bien approchée par le niveau de l'eau des canaux en juin, qui est très corrélé au niveau de tous les mois de l'année. Les niveaux d'eau les plus différents sont ceux des sites 4 (niveaux les plus élevés) et 5 (niveaux les plus bas). Les autres sites se situent entre ces deux extrêmes. Les variations du niveau d'eau dans les canaux ont été étudiées en hiver et au printemps et sont particulièrement fortes dans le site 11. Le régime hydrique des canaux inclut des périodes d'assèchement dans 10 sites sur les 11, mais tous les canaux de ces 10 sites ne s'assèchent pas chaque année. La durée de l'assèchement varie beaucoup entre les sites et entre les différentes stations de chaque site, d'où une gamme de variation intra-site importante (tableau 15).

#### *Qualité de l'eau*

Dans tous les canaux des 11 sites, la qualité de l'eau est eutrophe voire hypereutrophe (tableau 1). Le pH de l'eau est basique et varie peu d'un site à l'autre. Les contrastes de conductivité de l'eau sont plus marqués : plus élevés dans les canaux des sites 3 et 5. Les teneurs en chlorophylle et en carbone organique de l'eau sont également plus élevées dans les sites 3 et 5 que dans les autres sites.

*Table 15 : Variables environnementales locales peu corrélées entre elles (régime hydrique, qualité de l'eau et autres) et de caractéristiques du paysage pour chaque site sur la période de 4 ans (fourchette sur les 4 ans ou valeur unique si elle reste inchangée).*

Variables environnementales	Sites										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>Régime hydrique</b>											
Hauteur d'eau juin (m)	0.52–0.59	0.45–0.76	0.31–0.37	0.73–0.87	0.18–0.26	0.64–0.81	0.34–0.43	0.45–0.49	0.36–0.39	0.25–0.34	0.40–0.63
CV niveau d'eau hiver (dec-fév)	0.04–0.06	0.05–0.11	0.02–0.10	0.04–0.14	0.01–0.08	0.02–0.09	0.01–0.10	0–0.07	0.01–0.13	0–0.14	0.11–0.23
Durée d'assec (d)	0–1	0–21	0–79	0–20	1–63	0	11–106	0–3	0–5	4–12	2–144
<b>Qualité de l'eau<sup>a</sup></b>											
Conductivité de l'eau ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	950–1422	733–1031	2734–3985	487–703	1505–2217	535–604	658–803	562–571	577–669	627–702	660–776
Chlorophylle ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )	37.3–148	24.4–57.2	65.3–278	8.3–235	279–1871	8.3–93.2	15.7–57.9	7.5–28.5	11.8–35.8	21.1–78.2	11.8–77
Nitrites ( $\text{mg L}^{-1}$ )	0.3–0.8	2.9–12.3	0.7–4.1	17.6–53.7	0.5–0.8	3.7–27.3	5.4–36	11.7–29.7	8.4–23	4.3–18.8	14.5–35.3
Saturation en O <sub>2</sub> (%)	79–127	77–95	58–102	67–112	45–120	51–83	64–74	75–81	67–78	61–98	53–69
pH	8.3–8.8	8.1–8.3	8–8.5	7.5–7.8	7.9–8.5	7.5–7.7	7.6–7.7	7.8–7.9	7.6–7.8	7.7–7.9	7.4–7.8
Epaisseur de vase (m)	1.10	0.55	0.65	0.45	0.60	0.50	0.40	0.75	0.50	0.45	0.25
<b>Paysage</b>											
Proportion de cultures (%)	0.1	0	33.5	11.9	42.4	15.7	3.9	3.3	1.2	25	3.8
Proportion de boisements (%)	3.6	1.8	0.7	15.9	3.5	4.8	23.2	31.2	41.2	16.9	5.7
Densité de canaux ( $\text{m ha}^{-1}$ )	116.8	141.6	86	67.5	117.1	39.3	166.6	194.7	215.4	138.3	44.5
<b>Autres</b>											
Indice de couvert des haies <sup>b</sup>	0.4	1.2	0	35.9	3.1	66 > 17.4 <sup>c</sup>	74.1	46.1	70.0	54.7	75.1
Abondance d'écrevisses (specimen/24h)	1–28	8–90	42–413	23–118	16–399	10–112	26–277	6–34	26–75	85–251	121–387
Couvert d'algues (%)	0–20	0.1–9.7	0.1–11.5	20–29	19–50	10.1–24.4	0.1–8.4	16–36.3	0.9–22.2	12.4–26.7	0.9–5.7

<sup>a</sup> Moyennes des valeurs de mars, mai et juillet.

<sup>b</sup> Indice compris entre 0 et 90.

<sup>c</sup> Les haies ont été abattues entre 2015 et 2018. Pas de changements sur les autres sites.

### Caractéristiques du paysage

Le paysage a été caractérisé par les modalités d'usage du sol et la densité de canaux. Les sites 3 et 5 présentent une forte proportion de cultures (sites 3 et 5) et une faible proportion de prairies, tandis que les sites 7, 8, 9 et 10 présentent le plus de boisements. La densité des canaux, qui peut être un bon prédicteur de la connectivité entre les canaux et de la quantité d'habitats aquatiques, varie fortement entre les sites : faible pour les sites 4, 6, 11 et forte pour les sites 7, 8 et 9 (tableau 15).

### Autres variables environnementales

Les écrevisses américaines peuvent consommer la végétation aquatique, qui peut également être impactée par la densité des algues, via des relations de compétition pour la lumière et les nutriments. Ces deux variables 'biologiques ou biotiques' seront donc prises en compte comme des variables d'environnement dans les analyses de données.

### 7.3.2 Description des communautés végétales

Le *couvert végétal* représente le % du fond du canal qui est végétalisé. Il varie fortement d'un site à l'autre, de 1,2% à 49% (fig. 34), mais aussi entre les différentes stations de chaque site. Dans plusieurs sites, des quadrats non végétalisés du tout côtoient des zones densément végétalisées. Le maximum de couvert végétal est de 32 à 49% de la surface échantillonnée, et ces taux élevés sont observés quand l'une ou l'autre de ces trois espèces aquatiques est présente : *Elodea spp.*, *Stuckenia pectinata* ou *Zannichelia obtusifolia*.

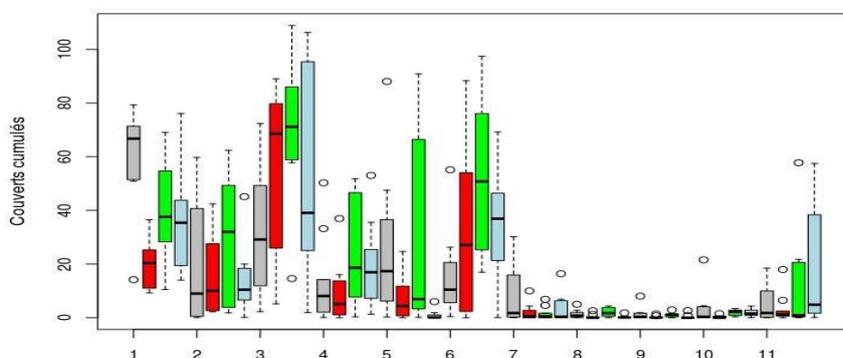


Figure 34 : Recouvrement total de la végétation dans les canaux des 11 sites d'études, pour 4 années consécutives (distinguées par la couleur du figuré pour chaque site).

### Richesse spécifique et diversité des communautés végétales des canaux

Au total, 96 espèces ont été répertoriées dans les canaux, dont 28 à 32 espèces d'hydrophytes. Trois espèces du genre *Chara* ont été mentionnées (*C. contraria*, *C. globularis*, et *C. vulgaris*) sans être comptabilisées. La richesse spécifique par site varie entre 2 et 11 espèces (tab 16), ce qui est plus faible que celle des canaux étudiés par Clarke (2015) en Angleterre. Cet auteur considère que la richesse est "bonne" pour 10 à 14 espèces répertoriées sur 20 m de long de canal, et "exceptionnelle" pour plus de

15 espèces sont observées. Les canaux du site 4 sont le plus diversifiés en espèces, ceux des sites 5, 9 et 10 sont les moins diversifiés (tab. 16).

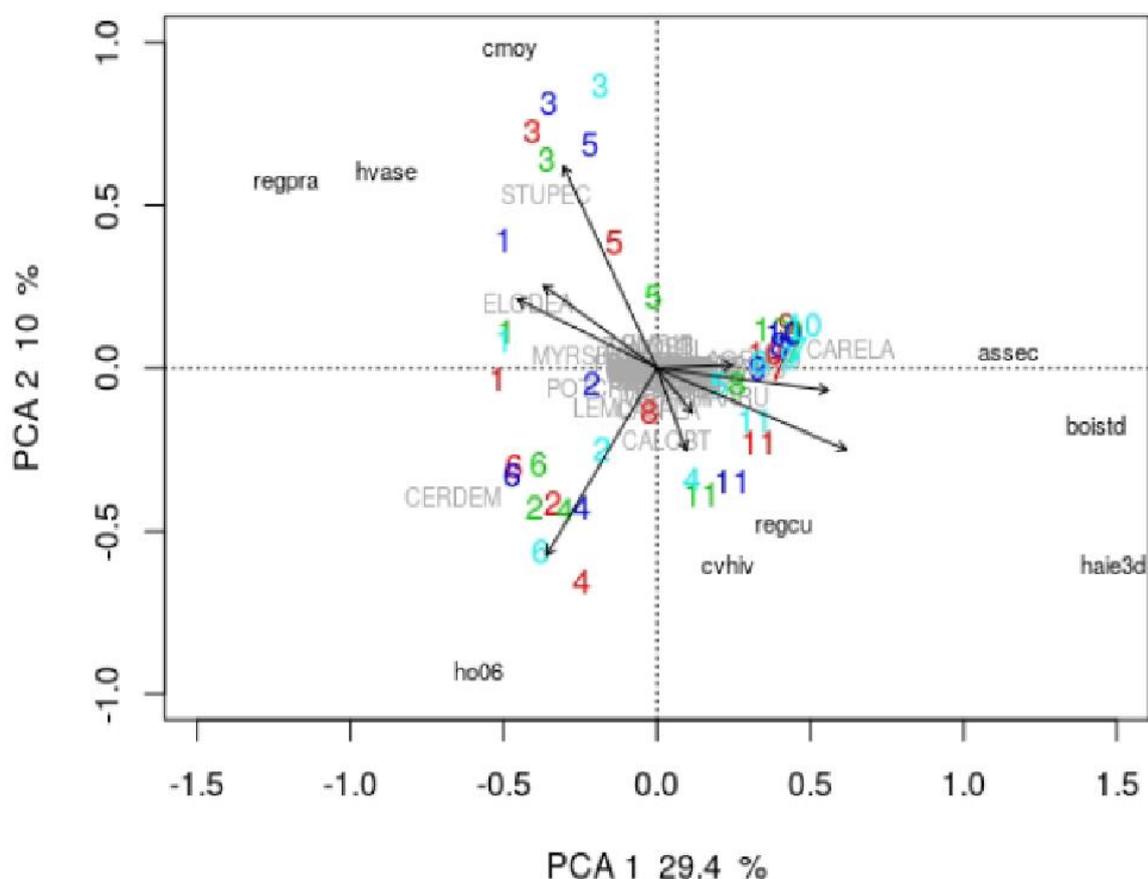
**Tableau 16 :** Pour chaque site, richesse spécifique (cumul sur 4 ans), gamme de richesse moyenne annuelle, diversité spécifique moyenne, couvert total (%) annuel moyen, et richesse moyenne annuelle en hydrophytes

Site	Toutes espèces				Hydrophytes
	Richesse cumulée	Richesse moyenne annuelle (gamme)	Exp. de l'indice de Shannon (moyenne)	Couvert moyen %	Richesse moyenne annuelle (gamme)
1	26	15.8 (15–18)	5.1	32.5	11.8 (11–14)
2	37	19.0 (14–26)	4.8	18.3	6 (3–8)
3	24	15.3 (2–17)	2.8	49.1	9.3 (6–11)
4	43	22.5 (16–28)	8.7	14.2	9.8 (7–13)
5	24	12.5 (9–16)	4.1	9.22	5.8 (5–7)
6	23	13.5 (10–17)	3.6	31.8	9.8 (8–12)
7	28	15.8 (12–21)	5.9	4.74	3.8 (2–6)
8	29	13.3 (8–19)	6.9	2.18	4.8 (2–8)
9	25	11.8 (8–17)	5.6	1.23	2.3 (0–4)
10	23	12.3 (10–18)	2.9	2.55	2 (1–3)
11	32	21.8 (18–24)	7.2	14.5	7 (5–8)

#### Composition en espèces

Les espèces amphibies constituent le plus large groupe, et représentent 67% des espèces, suivies par les hydrophytes (27,2% pour les espèces immergées et 5,8% pour les espèces à feuilles flottantes). Aucune espèce rare ou considérée comme menacée à l'échelle régionale ou nationale n'a été répertoriée. Cinq espèces exogènes ont été observées : les hydrophytes flottantes *Azolla filiculoides* et *Lemna gibba*, et les macrophytes immergées enracinées *Ludwigia peploides*, *Elodea canadensis* et *Elodea nutallii*.

Le contraste majeur entre sites est lié à l'importance relative des espèces amphibies et des hydrophytes (axe 1 de l'ACP, figure 35). Les scores positifs de l'ACP1 correspondent aux communautés dominées par des espèces amphibies (*Carex elata*, *Phragmites australis*, *Agrostis stolonifera*) qui caractérisent les sites 7, 8, 9, 10 et 11, et pour une seule année, les sites 4 et 5 également. Les sites où la végétation des canaux est dominée par les hydrophytes, comme *Ceratophyllum demersum* ou *Elodea* spp., présentent par des scores négatifs de l'ACP1 (sites 1, 2, 3, 4, 5, 6).



**Figure 35** : résultat de l'ACP sur les données de composition spécifique des communautés végétales dans les canaux (n=10 stations) des 11 sites d'études de 2015 à 2018. Les espèces sont indiquées par un code : 3 premières lettres du nom de genre, suivies des 3 premières lettres du nom d'espèce. Les variables environnementales utilisées pour construire les modèles d'analyses sont projetées sur ce plan d'ACP.

Les contrastes de végétation sur l'axe 2 apparaissent principalement associés à la présence d'espèces aquatiques (hydrophytes) différentes : les sites 2, 4, 6 présentent des combinaisons avec *Ceratophyllum demersum* et *Myriophyllum spicatum* (site 2), *C. demersum* et *Elodea* spp (site 6) ou encore *C. demersum* et *Potamogeton crispus* (site 4) tandis que les sites 1, 3 et 5 (certaines années), présentent des recouvrements élevés de *Stuckenia pectinata*, et de *Potamogeton crispus* (Fig 35). En ce qui concerne les espèces hydrophytes flottantes, elles semblent peu contribuer aux contrastes des communautés végétales entre les sites.

Les contrastes de composition de la végétation des canaux sont limités entre 2014 et 2021. Seule la jussie (*Ludwigia peploides*) présente un changement notable de son importance dans certaines stations. Elle était importante dans les relevés de certaines stations des sites 4, 5 et 10 en 2014 ; elle occupe un couvert notable en 2020 et 2021 dans les sites 4, 5 (comme en 2014), mais également dans les sites 2 et 8.

### 7.3.3 Relations entre les variables environnementales et les caractéristiques des communautés végétales

#### *Effet de l'environnement sur le taux de recouvrement du canal par la végétation :*

Les modèles mis en œuvre pour rechercher l'effet des variables environnementales qui permettent d'expliquer les variations de recouvrement du canal par la végétation n'ont jamais produit de résultat significatif. Cela suggère que les variables environnementales caractérisant les sites dans leur ensemble (les différentes stations d'un même site sont caractérisées par les mêmes données environnementales) ne capturent pas les informations pertinentes. Etant donnée la forte variation du couvert végétal au sein même des sites, il est probable que d'autres variables environnementales, différentes entre stations, interviennent. Néanmoins, la stratégie d'acquisition des données environnementales ayant été conçue pour détecter contrastes entre sites, et non intra-sites, nous n'avons pas le moyen d'identifier les déterminants environnementaux susceptibles d'expliquer les variations de recouvrement végétale observées au niveau des stations de suivi.

#### *Effet de l'environnement sur la richesse, diversité et composition spécifique de la végétation*

Les modèles faisant intervenir les variables environnementales sélectionnées permettent d'expliquer entre 45 et 88 % de la variation des descripteurs de communautés, à l'exception de l'indice de Shannon qui n'est expliqué par aucun modèle (tableau 17).

Un résultat majeur de ces analyses est que le régime hydrique est un prédicteur significatif de la richesse spécifique totale, de la richesse en hydrophytes, et de la composition spécifique (ACP1 et ACP2) des communautés végétales des canaux des 11 sites étudiés (tableau 16).

Près de la moitié des variations de richesse spécifique totale de la végétation des canaux ( $r^2=0.45$ ) est expliquée par les conditions environnementales dans les onze sites d'étude. Cette part de variance expliquée est liée, positivement, à la hauteur d'eau dans les canaux, couplée à la durée de l'assèchement estival (relation positive) et, dans une moindre mesure, à la variabilité du niveau d'eau pendant l'hiver et pendant le printemps (tableau 17, figures 36 et b). La richesse en hydrophytes est expliquée pour 60% par les modèles d'analyses. Elle apparaît déterminée par la combinaison de 4 variables environnementales différentes : le niveau d'eau (relation positive), la conductivité de l'eau (relation positive), la proportion de boisements (relation négative), et l'épaisseur de vase (effet positif mais faible) (Fig. 36).

La composition des communautés végétales, décrite par les scores sur les deux premières composantes de l'ACP est très bien expliquée, à hauteur de 87 % et 83 % de la variance des scores d'ACP (tab 3), par des combinaisons de 4 et 5 variables environnementales (pour ACP1 et ACP2 respectivement).

Tableau 17 : Résultats des modèles testant l'influence des variables environnementales sur les descripteurs de la végétation des canaux (richesse spécifique totale, richesse spécifique en hydrophytes, indice de Shannon, composition spécifique approchée par les scores ACP1 et ACP2). Seules les variables significatives sont présentées. Pour chaque variable environnementale, le coefficient r<sup>2</sup> des effets fixes est précisé.

CV hiver : variation du niveau d'eau en hiver ; Haies : coefficient décrivant les haies, d'autant plus élevé que la haie est haute et compacte

Descripteur de la communauté	de la Variable environnementale	Estimateur (moyenne et CI 95%)	r <sup>2</sup>
Richesse spécifique totale	Hauteur d'eau juin	0.13 [0.08, 0.25]	0.45
	Durée d'assec	0.11 [0.02, 0.21]	
	CV hiver	0.12 [0.03, 0.21]	
Richesse hydrophyte	Hauteur d'eau juin	0.25 [0.05, 0.44]	0.61
	Proportion de boisements	de 0.23 [-0.53, -0.12]	
	Conductivité de l'eau	-0.32 [0.05, 0.41]	
	Épaisseur de vase	0.16 [0.02, 0.30]	
Exponentielle l'indice de Shannon	de pas de bon modèle	- -	< 0.06
PCA1	Hauteur d'eau juin	-0.15 [-0.21, 0.08]	0.87
	Proportion de boisements	de 0.11 [0.03, 0.18]	
	Haies	0.22 [0.12, 0.32]	
	Conductivité de l'eau	-0.08 [-0.16, -0.001]	
PCA2	Hauteur d'eau juin	-0.18 [-0.24, -0.12]	0.83
	Proportion de cultures	-0.08 [-0.13, -0.03]	
	Proportion de boisements	de 0.07 [0.01, 0.13]	
	Conductivité de l'eau	0.20 [0.14, 0.27]	
	Épaisseur de vase	0.06 [0.04, 0.11]	

Les variables environnementales qui expliquent ensemble la composition en espèces sont les suivantes : le niveau d'eau dans le canal, la proportion de boisements et de haies à proximité du canal, l'épaisseur de vase et la conductivité de l'eau. Les scores ACP1 positifs (communautés dominées par des espèces amphibiens) sont liées à une profondeur d'eau décroissante, des haies plus importantes, une forte densité de boisements (Fig. 36e).

Les scores ACP1 sont plus négatifs (communautés dominées par les hydrophytes) avec un niveau d'eau plus élevé, et dans une moindre mesure avec une augmentation de la conductivité de l'eau. Les scores de l'ACP2 distinguent principalement les communautés en fonction de la couverture des espèces hydrophytes dominantes.

Les scores positifs (dominance de *Stuckenia pectinata*) sont associés à une conductivité de l'eau plus élevée ainsi qu'à un régime hydrique avec de plus faibles hauteurs d'eau. L'influence de la proportion de

cultures et de boisements alentour, ainsi que de l'épaisseur de vase est significative mais d'ampleur limitée par rapport au niveau d'eau et aux variables paysagères (tableau 17, figure 36f).

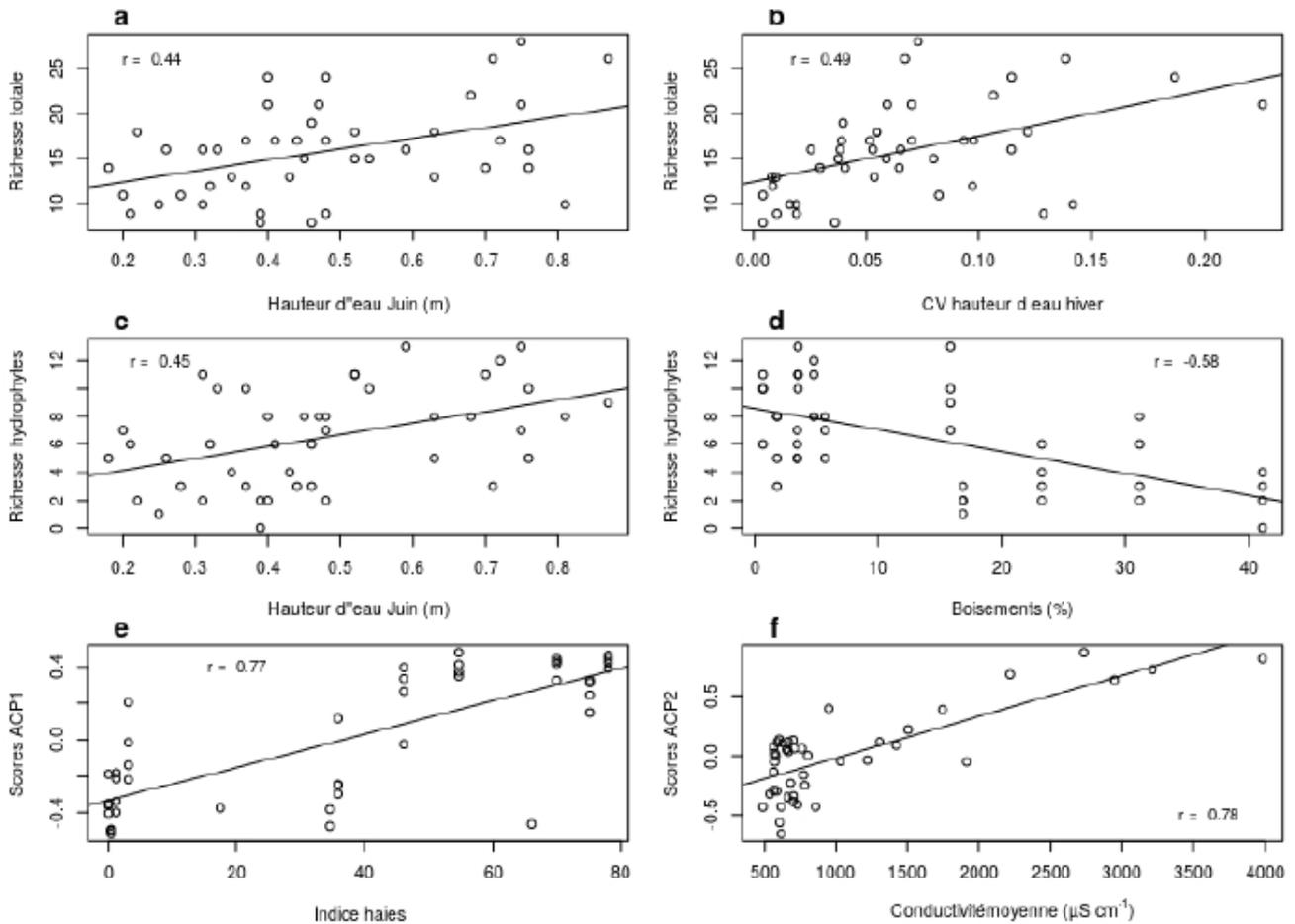


Figure 36 : Principales relations trouvées entre (i) un des descripteurs des communautés végétales des canaux (en abscisse) et (ii) la variable environnementale qui a été trouvée la plus explicative de sa variation entre sites

Les scores négatifs, associés aux communautés dominées par d'autres hydrophytes, en particulier *Ceratophyllum demersum*, sont liés à une faible conductivité et des hauteurs d'eau élevées. *C. demersum* a été observé dans des canaux significativement plus profonds (71 cm de profondeur moyenne) que les canaux dominés par *Stuckenia* (42 cm de moyenne,  $p < 0,001$  pour la différence entre les espèces).

## 7.4 Commentaires des résultats

Les communautés végétales des canaux des 11 secteurs ont été trouvées significativement influencées par des combinaisons de variables environnementales.

### *Rôle du régime hydrique*

Le niveau d'eau est apparu comme un prédicteur important pour la plupart des descripteurs de communautés végétales dans les canaux, ce qui est similaire aux résultats de Shaw *et al.* (2015) ainsi que Baláži & Hrivnák (2016) dans les canaux de plaines inondables d'Europe centrale.

Des hauteurs d'eau plus élevées favorisent la richesse spécifique, que ce soit pour les espèces hydrophytes ou pour toutes les espèces ensemble. Les données ne permettent pas de savoir si une période particulière avec une hauteur d'eau élevée était plus importante que d'autres, puisque de fortes corrélations existent entre les niveaux d'eau aux différentes périodes de l'année.

La composition spécifique de la végétation a été également trouvée fortement pilotée par les niveaux. Ils déterminent le groupe d'espèces qui domine les communautés : soit par des hydrophytes soit par des espèces amphibies.

La durée de l'assèchement, qui est généralement estival ou intervient au plus tard en début d'automne, tend à augmenter la richesse spécifique de la végétation. Cet effet positif pourrait s'expliquer par plusieurs phénomènes : réduction du niveau de compétition entre plantes par destruction de tout ou partie de la biomasse végétale lors de l'assec, levé des dormances de graines stockées dans le sédiment des canaux, minéralisation des composants organiques des sédiments augmentant ainsi la disponibilité en nutriments et diminuant la toxicité de sédiments gorgés d'eau. Une période d'assec induit sans doute un effet stressant sur les espèces d'hydrophytes pérennes, mais les effets positifs l'emportent puisque de très longues périodes d'assèchement (jusqu'à 144 jours) ont été observées sans impact négatif sur la richesse totale des communautés végétales.

### *Effets des haies et des boisements à proximité des canaux*

La proportion de boisements dans une zone aux alentours des canaux, et/ou l'indicateur de l'ampleur des haies, sont des facteurs influençant aussi bien la richesse spécifique que la composition spécifique des communautés végétales. Ces effets sont opposés selon le groupe d'espèces considéré : un effet négatif des plus forts taux de boisements a été trouvé sur la richesse en hydrophytes tandis que cet effet est positif sur la richesse en espèces amphibies. Ces effets des boisements restent mal compris, et pourraient être liés à l'association entre la densité des boisements avec d'autres variables environnementales, en particulier la densité du réseau de canaux.

*D'autres variables expliquent, dans une moindre mesure, la composition des communautés des canaux dans le Marais poitevin.* Nous avons constaté un effet positif de la conductivité de l'eau sur la richesse en hydrophytes, qui joue également sur la composition des espèces, en favorisant la domination de *Stuckenia*. Ces résultats montrent à minima que les espèces hydrophytes et amphibies tolèrent bien les niveaux de salinité de l'eau des canaux étudiés.

L'épaisseur de la couche de vase au fond des canaux s'est avérée avoir un effet positif sur la richesse en hydrophytes et être associée à des changements de communautés pour les hydrophytes. Cela est contradictoire avec certains résultats de la littérature indiquant que l'élimination de la vase par curage augmente la richesse en espèces végétales submergées (Twisk *et al.* 2003, Milsom *et al.* 2004). L'épaisseur de vase observée in situ, assez limitée, pourrait indiquer qu'aucun curage récent n'a perturbé les communautés.

Des effets attendus n'ont pas été trouvés : les niveaux d'éléments nutritifs dans l'eau n'ont pas été sélectionnés comme des facteurs déterminants de la végétation dans les canaux étudiés. Ceci pourrait s'expliquer par la faible variation de ces teneurs, tous les canaux étant globalement caractérisés par une eau riche en nutriments. En soutien à cette explication, on notera que les espèces composant les communautés végétales des canaux étudiés observées sont, dans l'ensemble, des espèces tolérantes à des niveaux élevés de trophie (Melzer 1999, Sondergaard *et al.* 2010).

Un impact négatif de l'écrevisse rouge de Louisiane était attendu sur la richesse de la végétation des canaux, sur la base de la littérature disponible qui rapporte sa consommation de plantes, les hydrophytes en particulier (Rodríguez, Bécares & Fernández-Aláez 2003), et de l'augmentation de la turbidité de l'eau due à son activité de bioturbation (Lodge *et al.* 2012). De tels impacts étaient attendus dans les sites étudiés, car des écrevisses ont été trouvées à proximité de chaque canal étudié. Aucun effet de l'abondance des écrevisses n'a été mis en évidence, ce qui pourrait être lié au fait que les écrevisses ont exercé un effet similaire quelle que soit leur abondance, nivelant ainsi leur effet sur les différentes stations et sites étudiés. Par ailleurs, leur abondance est positivement corrélée à la durée d'assèchement qui a un effet positif sur la richesse spécifique de la végétation : cette relation entre les deux variables peut masquer l'impact négatif des écrevisses sur la diversité végétale.

Un rôle déterminant du régime hydrique, en particulier de la hauteur d'eau dans les canaux et de la durée d'assèchement, a été mis en évidence. Des effets ont également été trouvés, plus faibles, dans une moindre mesure des effets significatifs des caractéristiques du paysage, en particulier la proportion de boisements et de terres cultivées.

Au contraire, les variables de qualité de l'eau n'apparaissent pas des prédicteurs fiables des communautés végétales, ce qui s'explique sans doute par la gamme eutrophe de toutes les stations d'étude sans exception.

On notera que, comme pour l'immense majorité des analyses sur des données récoltées sur le terrain, les modèles basées sur les variables environnementales mesurées expliquent au plus la moitié de la richesse spécifique totale, alors même qu'un effort important de caractérisation de l'environnement des stations et sites de suivi a été fait. Le reste des variations peut être lié à des phénomènes très locaux, ponctuels, et/ou à des effets d'interactions entre les variables environnementales considérées. Les modèles d'analyse de données utilisées incluent les variables environnementales principales, mais ne s'intéressent pas aux effets de leurs interactions, qui sont très complexes à interpréter.

#### *Les données environnementales considérées expliquent une part de variance limitée des contrastes de végétation des canaux*

On notera que, comme pour l'immense majorité des analyses sur des données récoltées sur le terrain, les modèles basées sur les variables environnementales mesurées expliquent au plus la moitié de la richesse spécifique totale, alors même qu'un effort important de caractérisation de l'environnement des stations et sites de suivi a été fait. Le reste des variations peut être lié à des phénomènes très locaux, ponctuels, et/ou à des effets d'interactions entre les variables environnementales considérées. Les modèles d'analyse de données utilisées incluent les variables environnementales principales, mais ne s'intéressent pas aux effets de leurs interactions, qui sont très complexes à interpréter.

## 7.5 Références citées

- Armitage, P. D., Szoszkiewicz, K., Blackburn, J. H. & Nesbitt, I. (2003). Ditch communities: a major contributor to floodplain biodiversity. *Aquat. Conserv. Mar. Freshwater Ecosyst.*, 13, 165–185.
- Baláži, P. & Hrivnák, R. (2016). The relationship between macrophyte assemblages and environmental variables in drainage and irrigation canals in Slovakia. *Biologia (Bratisl.)*, 71, 516–527.
- Biggs, J., von Fumetti, S. & Kelly–Quinn, M. (2017). The importance of small waterbodies for biodiversity and ecosystem services: implications for policy makers. *Hydrobiologia*, 793, 3–39.
- Bornette, G. & Puijalon, S. (2011). Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquat. Sci.*, 73, 1–14.
- Casanova M.T. & Brock M. A. 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* 147: 237–250.
- Chester, E. & Robson, B. (2013). Anthropogenic refuges for freshwater biodiversity: their ecological characteristics and management. *Biol. Conserv.*, 166, 64–75.
- Clarke, S. J. (2015). Conserving freshwater biodiversity: The value, status and management of high quality ditch systems. *Journal for nature conservation*, 24, 93–100.
- Favre-Bac, L., Lamberti-Raverot, B., Puijalon, S., Ernoult, A., Burel, F., Guillard, L. & Mony, C. (2017b). Plant dispersal traits determine hydrochorous species tolerance to connectivity loss at the landscape scale. *J. Veg. Sci.*, 28, 605–615.
- Higler, L. & Verdonshot, P. (1989). Macroinvertebrates in the Demmerik ditches (The Netherlands): the role of environmental structure. *Hydrobiological Bulletin*, 23, 143–150.
- Hinojosa-Garro, D., Mason, C. F. & Underwood, G. J. C. (2008). Macrophyte assemblages in ditches of coastal marshes in relation to land–use, salinity and water quality. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, 172, 325–337.
- Langheinrich, U., Tischew, S., Gersberg, R. M. & Lüderitz, V. (2004). Ditches and canals in management of fens: opportunity or risk? A case study in the Drömling Natural Park, Germany. *Wetlands Ecol. Manage.*, 12, 429–445.
- Lodge, D. M., Deines, A., Gherardi, F., Yeo, D. C., Arcella, T., Baldrige, A. K., Barnes, M. A., Chadderton, W. L., Feder, J. L., Gantz, C. A. & others (2012). Global introductions of crayfishes: evaluating the impact of species invasions on ecosystem services. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 43, 449–472.
- Meier, M., Gerlach, R., Schirmel, J. & Buhk, C. (2017). Plant diversity in a water–meadow landscape: the role of irrigation ditches. *Plant Ecology*, 218, 971–981.
- Milsom, T., Sherwood, A., Rose, S., Town, S. & Runham, S. (2004). Dynamics and management of plant communities in ditches bordering arable fenland in eastern England. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 103, 85–99.
- Papas, P. (2007). Effect of macrophytes on aquatic invertebrates – a literature review. Freshwater Ecology, Arthur Rylah Institute for Environmental Research, Technical Report Series No. 158, Melbourne Water, Melbourne, Victoria.
- Rasran, L., Vogt, K. & Hölzel, N. (2018). Ditches as species-rich secondary habitats and refuge for meadow species in agricultural marsh grasslands. *Appl. Veg. Sci.*, 21, 21–32.
- Rodríguez, C. F., Bécares, E., & Fernández-Aláez, M. (2003). Shift from clear to turbid phase in Lake Chozas (NW Spain) due to the introduction of American red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*). *Hydrobiologia*, 506, 421–426.
- Shaw, R. F., Johnson, P. J., Macdonald, D. W., & Feber, R. E. (2015). Enhancing the Biodiversity of Ditches in Intensively Managed UK Farmland. *PLoS one* 10, e0138306.
- Sondergaard, M., Johansson, L.S., Lauridsen, T.L., Jørgensen, T.B., Liboriussen, L. and Jeppesen, E. (2010). Submerged macrophytes as indicators of the ecological quality of lakes. *Freshwater biology*, 55, 893–908.
- Staniaszek-Kik, M., Zielińska, K. M., & Misztal, M. (2016). How do ditches contribute to bryophyte diversity in managed forests in East-Central Europe? *European Journal of Forest Research*, 135, 621.
- Twisk, W., Noordervliet, M. & ter Keurs, W. (2003). The nature value of the ditch vegetation in peat areas in relation to farm management. *Aquatic Ecology*, 37, 191–209.
- Whatley, M. H., van Loon, E. E., Vonk, J. A., van der Geest, H. G. & Admiraal, W. (2014). The role of emergent vegetation in structuring aquatic insect communities in peatland drainage ditches. *Aquatic Ecology*, 48, 267–283.

- Williams, P., Whitfield, M., Biggs, J., Bray, S., Fox, G., Nicolet, P. & Sear, D. (2003). Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biol. Conserv.*, 115, 329 – 341.
- Yang W., Yan J., Wang Y, Bo-Tao Zhang, Wang H. 2020. Seasonal variation of aquatic macrophytes and its relationship with environmental factors in Baiyangdian Lake, China. *Science of the total environment*, 708.

## 8. Comment exprimer les données du régime hydrique des canaux pour les comparer aux fuseaux de gestion de l'eau ?

Les travaux portant sur la caractérisation du régime hydrique et de la gestion de l'eau réalisés au cours du présent programme d'études et reportés ci-dessous (travaux déjà présentés dans le rapport de Crabot *et al.* (2022)) vont bénéficier, dès 2025, de travaux complémentaires (stage porté par l'EPMP) visant à consolider des indicateurs de gestion de l'eau. En effet, il est prévu d'appliquer des variables de gestion de l'eau au nouveau dispositif de suivi s'étendant à 34 secteurs depuis 2023. Les objectifs seront de proposer des indicateurs des effets des niveaux d'eau sur les habitats canaux et prairies (inondation, assèchement, etc.), d'évaluer les fuseaux de gestion de l'eau, et, enfin d'apprécier la gamme des situations hydrologiques.

Un des objectifs de ce programme de recherche est de fournir des données qui puissent être utiles aux gestionnaires du marais en précisant les liens entre la gestion des niveaux d'eau et l'expression des différents composants de la biodiversité. L'ensemble des résultats produits ont jusque-là considéré les métriques de régime hydrique telles que mesurées sur le terrain, et en les exprimant sur des périodes calendaires classiques (paramètres mensuels, référentiels d'altitude NGF).

Dans les analyses des données « biodiversité » en particulier, le régime hydrique est exprimé au plus près des données acquises sur le terrain puis formulé par des variables adaptées à l'analyse de la biodiversité considérée. Ici, il s'agit de chercher à proposer un **jeu de variables qualifiées de "régime hydrique - gestion"** adaptées aux spécificités de gestion du Marais poitevin.

Nous chercherons à répondre à **deux principaux objectifs** :

- **Formuler des variables qui reflètent au mieux les effets de la gestion de l'eau et/ou des préconisations issues des documents de planification (SDAGE, SAGES, DOCOB N2000 etc. ;**
- **Analyser les liens entre ces variables « régime hydrique gestion » qui reflètent la gestion des niveaux d'eau et la biodiversité du Marais poitevin** (voir la section 7 et le rapport de Crabot *et al.* 2022).

Précaution d'interprétation : Si ces variables sont par nature influencées par les opérations de gestion des niveaux d'eau dans les canaux/rivières, il est important de garder à l'esprit qu'elles sont aussi influencées par le climat, la configuration du casier hydraulique et d'autres variables spécifiques à chaque casier (nature du substrat, etc.).

Cette section du rapport présente le travail proposé pour exprimer les données de régime hydrique 'de terrain' en métriques exprimées en fuseaux de gestion de l'eau.

### 8.1 Généralités et objectifs

L'EPMP souhaite **évaluer l'effet du régime hydrique par le prisme de « principes de gestion »**.

On définit ici pour le Marais poitevin et de manière très synthétique le **régime hydrique** comme l'ensemble des caractéristiques décrivant la répartition de l'eau dans l'espace et dans le temps.

**A l'échelle des casiers hydrauliques**, où des ouvrages hydrauliques permettent des gestions différenciées des niveaux des canaux, le régime hydrique des canaux et fossés, et dans une moindre mesure dans les prairies humides, dépend de différents facteurs d'influences, parmi lesquels :

- La **gestion des niveaux d'eau des canaux** ;
- Les flux arrivant des bassins versants et la météo (affluents, sources, ruissellement, pluies, évaporation) ;
- La configuration et l'aménagement des casiers hydrauliques (topographie, nature du sol, configuration et état du réseau de canaux, technicité des ouvrages de régulation...).

**La gestion des niveaux d'eau** au sein des casiers hydrauliques consiste en différentes manœuvres d'ouvrages hydrauliques permettant d'effectuer des prises d'eau, d'évacuer, de maintenir ou de faire évoluer un niveau d'eau etc.

## 8.2 La gestion de l'eau et les préconisations mises en avant par les documents de planification

### 8.2.1 Les principes de gestion

Afin de mieux prendre en compte les enjeux liés à la biodiversité, l'EPMP oriente la gestion des niveaux d'eau en se basant sur des **principes de gestion**. Tenant compte en particulier de la disposition 7 C4 du SDAGE Loire-Bretagne, sur la base de « dire d'experts » naturalistes, et d'échanges avec les acteurs de l'environnement (associations de protection de la nature, gestionnaires d'espaces naturels, etc.), l'EPMP a transcrit ces préconisations de gestion en 7 principes de gestion que l'on peut regrouper en 3 leviers (Tableau 12). **Ces principes constituent une base de travail et sont amenés à évoluer et à être précisés en fonction des avancées des travaux.**

Tableau 12. Principes de gestion proposés par l'EPMP

#### **Levier 1, le marnage :**

**Principe 1a** - Respecter un marnage inter-saisonnier pour retrouver une certaine naturalité de la gestion avec possibilité d'assecs en été notamment des canaux tertiaires.

**Principe 1b** - Limiter le marnage intra-saisonnier.

#### **Levier 2, l'inondation :**

**Principe 2a** - Zcepter des crues d'hiver sur les zones prairiales et les marais mouillés.

**Principe 2b** - Conserver des baisses / parties basses des prairies en eau en hiver et début de printemps.

#### **Levier 3, l'alimentation :**

**Principe 3a** - Garantir le plus longtemps possible une alimentation des marais par les sources situées en périphérie de la zone humide (sources de bordure).

**Principe 3b** - Retarder autant que possible la réalimentation estivale.

**Principe 3c** - Conserver un petit courant d'eau dans le casier hydraulique toute l'année autant que possible.

## 8.2.2 Les fuseaux de gestion

Les principes de gestion se traduisent localement par des **fuseaux de gestion** qui encadrent (hors période de crise) une courbe de niveau d'eau dit « objectif » que le gestionnaire doit suivre autant que possible (Figure 37). Les **fuseaux de gestion** sont négociés par casier hydraulique en fonction des enjeux environnementaux et économiques mais aussi en fonction d'autres facteurs d'influences tels que ceux liés à la configuration et l'aménagement des casiers hydrauliques. Les acteurs impliqués dans les négociations sont les syndicats de propriétaires des marais, les associations naturalistes, les usagers (exploitants agricoles, bateliers, etc.). Ces fuseaux de gestion s'inscrivent dans le cadre des outils mobilisés dans le territoire (contrat de marais, règlement d'eau). Ces outils sont mis en place progressivement, avec une période expérimentale au cours de laquelle différentes configurations de fuseaux sont testées, puis une phase d'application définitive du fuseau. Bien entendu, le respect du fuseau de gestion peut être rendu plus difficile en cas de déficit de pluviométrie, de problèmes matériels, d'erreur de manipulation.

Les fuseaux sont articulés autour de **dates charnières qui encadrent les saisons de gestion** (Figure 37). Entre ces dates charnières, une cote « objectif » correspond au niveau ciblé. Elle est encadrée par des côtes « plancher » et « plafond » à respecter dans des conditions normales.

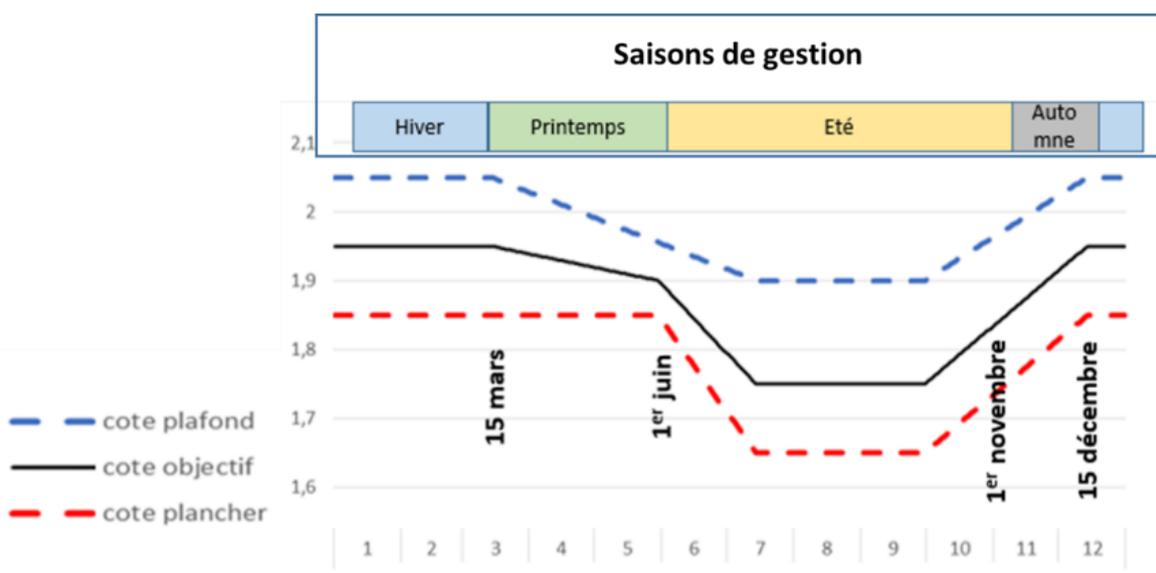


Figure 37. Profil type d'une cote ciblée (objectif) pour un niveau d'eau suivant un fuseau de gestion.

**Pour la période 2014-2021 sur les 11 sites de l'étude, les fuseaux sont disponibles sur les sites n° 1, 2, 3, 4, 7, 8, 9.**

*Remarque : sur 2 des 11 sites d'étude (n° 4 et 6), un autre dispositif, le protocole de gestion, cible l'inondation des prairies « perchées » via la rétention des eaux de pluie par batardeaux. Ces prairies plus hautes en altitude sont peu inondées par cote de gestion actuelle du canal.*

## 8.3 Proposition de variables régime hydrique « orientées gestion »

### 8.3.1 Les données brutes disponibles

Niveaux d'eau : sur les 11 sites de suivi de l'étude, des données quotidiennes du **niveau d'eau** dans un fossé par site et dans une zone basse de la prairie ont été mesurées depuis 2014. Ces données sont exprimées en mètre et ramenées au niveau général français (NGF IGN69).

Topographie du sol : Le raster issu de la campagne lidar LITTO3D de l'IGN (2012), corrigé par des mesures au D-GPS topographique réalisé in situ, permet de disposer d'un **modèle numérique de terrain (MNT)** avec une précision satisfaisante aux échelles des sites d'étude et des stations de suivis en prairie.

Altitude du fond des canaux : Des mesures répétées de hauteur d'eau dans des portions de canaux, croisées avec les niveaux d'eau mesurés dans le canal à la même date, permettent de calculer une altitude moyenne du fond de ces portions de canaux. **L'altitude du fond de canaux** (50 points « fond de canaux » sont suivis sur 10 portions par site d'étude).

**Aucune donnée ne permet à ce stade de rendre compte des effets du troisième levier de gestion « alimentation » (Tableau 25).**

### 8.3.2 De la variable « régime hydrique terrain » à la variable « régime hydrique gestion »

Le jeu de variables environnementales initial, dit 'de terrain', contient une famille de métriques dite « régime hydrique ». Elle englobe des métriques variées telles que : hauteur de lame d'eau dans un canal, coefficients de variations, durée d'assec ou d'inondation etc. mesurées la plupart du temps à la fréquence mensuelle.

A partir de ce lot de variables, la démarche consiste à :

- i) vérifier si une variable peut renseigner sur l'effet d'un principe de gestion ;
- ii) proposer le cas échéant une adaptation de la variable ;
- iii) si aucune variable ne renseigne un principe, proposer si possible une nouvelle variable.

Afin de refléter au mieux les effets de la gestion de l'eau, ce nouveau jeu de variables est conçu en suivant deux lignes directrices en adéquation avec les principes et les fuseaux de gestion :

- **tenir compte de la topographie** : exprimer les variables par rapport à des **cotes de références** basées sur la topographie (inondation, assecs) plutôt que par rapport à des cotes absolues (Figure 38 A).
- **raisonner les métriques** par rapport à des **saisons de gestion**, plutôt que pour des périodes prédéfinies (mensuelles, bimensuelles...) (Figure 38 B).

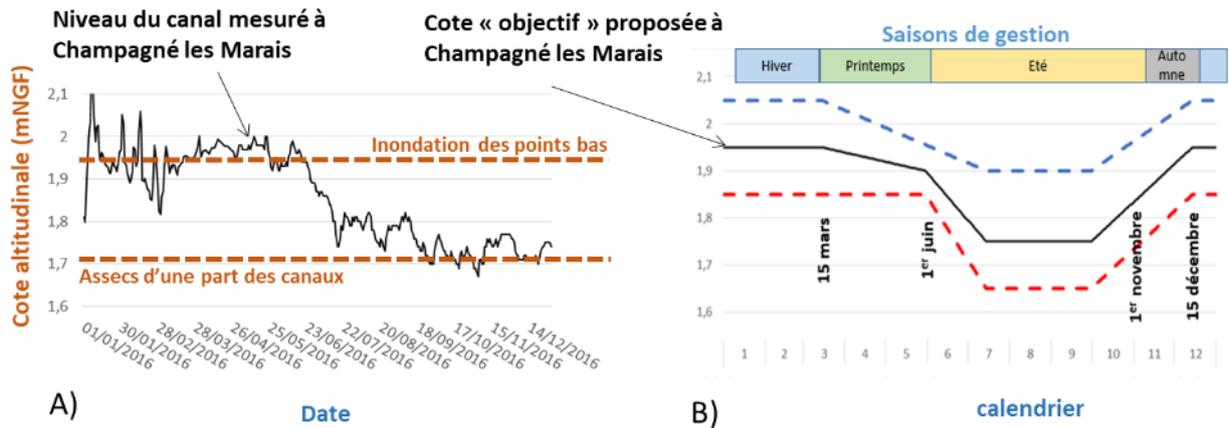


Figure 38. A, niveau du canal sur une année et cotes de références (pointillés marrons) ; B, fuseau de gestion « type » sur une année avec cote objectif (ligne noire), cote plafond (pointillés bleus) et cote plancher (pointillés rouges).

**Les cotes de référence :**

- Assec d’une partie des canaux : cote (NGF) en dessous de laquelle au moins 20% des 50 points « fond de canaux » d’un site sont asséchés.
- Points bas des prairies : c’est une altitude de référence calculée par site à partir de l’altitude la plus basse de la zone (qui correspond à 5% de la surface prairiale soit au fond des baisses) à laquelle on ajoute 10 cm pour couvrir la toposéquence hygrophile potentiellement présente (Figure 39).

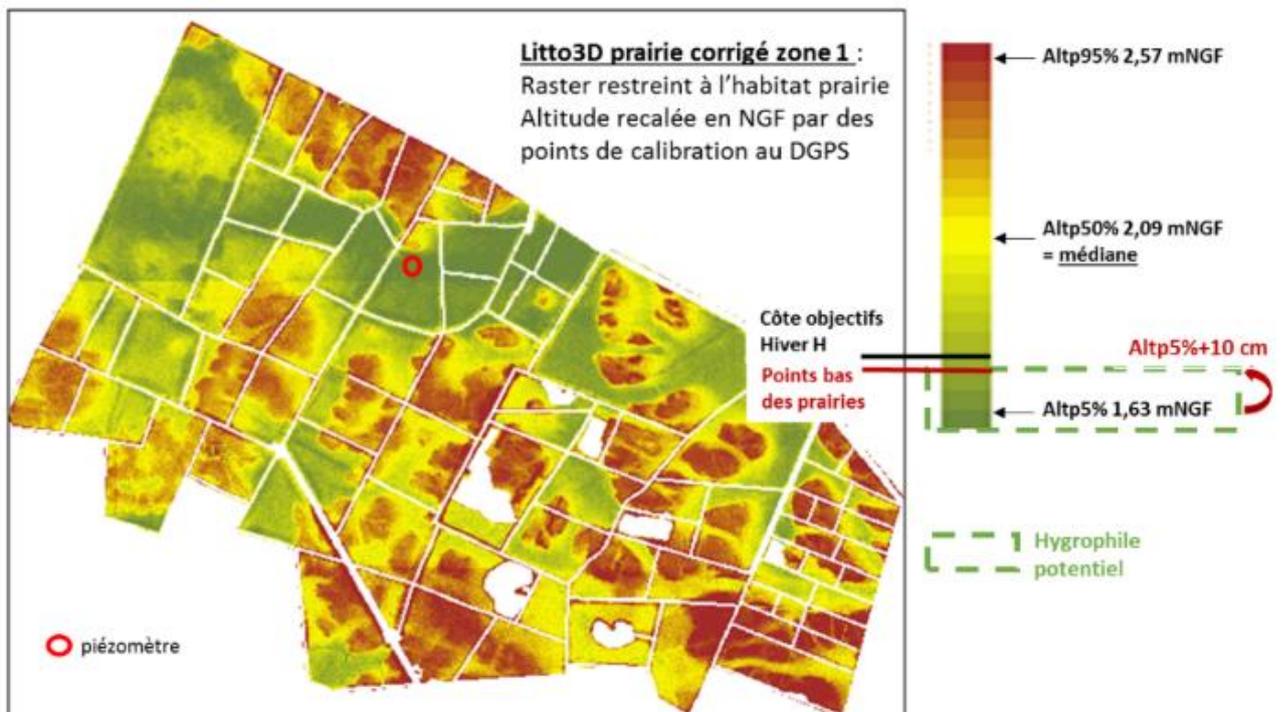


Figure 39. MNT du site d’étude 1 (Longeville sur mer) avec histogramme des altitudes et cotes de référence « point bas des prairies » et « objectif hivernal » du contrat de marais.

En fonction de la configuration topographique de la prairie et du site considérée, les niveaux d'eau des canaux atteignant les côtes des points bas des prairies ne correspondent pas aux mêmes surfaces d'inondations (Tab. 18). Cela s'explique d'une part par le profil et l'amplitude topographique de chaque site, et d'autre part par le degré de connexion entre eau du canal et prairie. En effet, certains points bas des prairies ne rentrent pas en connexion directement avec les eaux des canaux. Ces points bas qui se trouvent dans une situation de « baisses perchées » sont des sortes de cuvettes qui nécessitent un niveau plus élevé que le fond de la baisse pour être remplies par le canal. Ces cuvettes sont pour l'essentiel inondées par l'impluvium en période hivernale et printanière, mais leur régime hydrique peut être également influencé par la pression hydrostatique liée au niveau de la nappe d'eau dans le sol.

*Tableau 18. Surface prairiale concernée par l'inondation à la côte des points bas des prairies.*

Site	Point bas des prairies (mNGF)	Surface prairiale concernée par l'inondation (%)
1	1,73	13%
2	2,25	16%
3	1,92	10%
4	2,26	14%
5	1,93	14%
6	2,71	14%
7	2,18	22%
8	2,43	26%
9	2,17	16%
10	2,15	18%
11	2,51	13%

#### **Les saisons de gestion :**

Les saisons de gestion s'articulent autour de dates charnières. Les dates retenues sont les dates de référence du fuseau « type », résultant des négociations en amont de la mise en place des fuseaux de gestion. Elles doivent être cohérentes avec les saisons climatiques et avec les usages agricoles majoritaires.

- Automne : 1<sup>er</sup> novembre au 15 décembre
- Hiver : 16 décembre au 15 mars
- Printemps : 16 mars au 31 mai
- Été : 1<sup>er</sup> juin au 31 octobre
- Année de gestion : 1<sup>er</sup> novembre au 31 octobre

#### 8.3.3 Les variables retenues

Sur la base des variables « régime hydrique » initiales, de terrain, des dizaines de variables « orientées gestion » ont été calculées pour refléter le régime hydrique au regard des principes de gestion comme expliqué ci-dessus. Douze variables sont retenues car relativement peu corrélées entre elles, pour

caractériser le régime hydrique dans ses principes de gestion, tout en étant aisées à présenter et à interpréter. La liste des variables classés en fonction des leviers et principes de gestion est présentée dans le Tableau 19, et la matrice de leurs corrélations dans la Figure 39.

Tableau 19. Variables « régime hydrique gestion » retenues.

Levier	Principe de gestion	Variable RH gestion : Effet mesuré / côtes de références et saisons de gestion	Nom court
Marnage	1a - Hiver haut été plus bas	Différence entre les niveaux d'hiver et d'été Durée de l'assec d'une partie des canaux sur une année de gestion	AmpWiSu DurAssecYear
	1b - Limiter les fluctuations au sein des saisons	Fluctuations du niveau en hiver Fluctuations du niveau au printemps Nombre de jour au printemps pour atteindre le niveau d'été	Cvwi CVsp DnivSum
	2a - Accepter les crues	Niveau d'eau moyen en hiver / points bas des prairies	Nvwi
Inondation	2b - Conserver l'eau sur les prairies	Hauteur d'eau moyenne dans les canaux au printemps Niveau d'eau moyen au printemps / points bas des prairies Niveau d'eau moyen en été / points bas des prairies	Hosp Nvsp Nvsu
		Stress hydrique pour la végétation des points bas des prairies sur une année de gestion Stress anoxique pour la végétation des points bas des prairies sur une année de gestion Durée d'inondation des points bas des prairies au printemps	sevYear aerYear Durlowsp

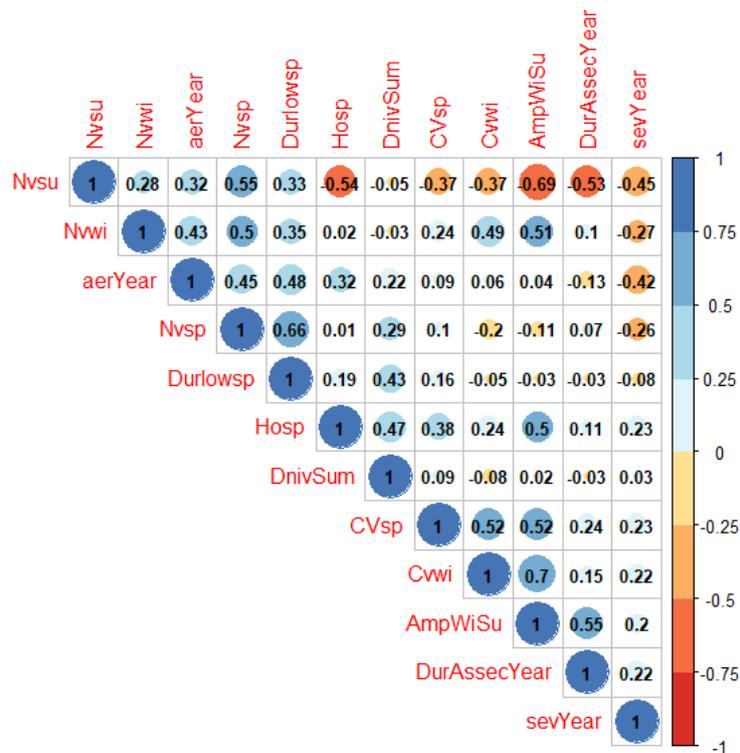


Figure 39. Matrice de corrélation des variables de régime hydrique 'orientées gestion' retenues.

## 8.4 Caractérisation des sites de suivi biodiversité sur le plan des caractéristiques du régime hydrique ‘orientées gestion’

### 8.4.1 Les variables du levier « marnage »

#### **Principe 1a : niveau d’hiver plus haut que le niveau d’été (AmpWiSu et DurAssecYear)**

L’amplitude entre les niveaux d’hiver et d’été est très marquée sur le site 11 (Figure 40) qui est également la zone présentant la plus forte amplitude topographique : de l’ordre de 2,70m, alors que les autres sites présentent une amplitude topographique entre 0,45 et 0,95 m. Les sites 5, 6, 8, 9 et 10 ont des amplitudes de niveau d’eau hiver/été les plus faibles, en particulier les années sans crue.

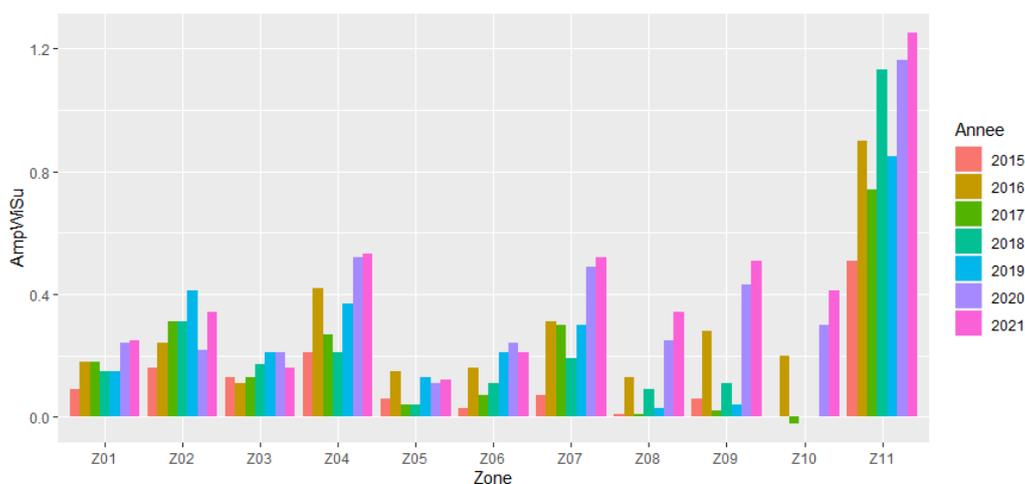


Figure 40. Différence entre les niveaux d’hiver et d’été en mètre (AmpWiSu).

Cinq sites sur les 11 présentent des assecs réguliers (Figure 41). Ces assecs sont de durée variable, plus longs sur les sites 7 et 11. L’effet année est important bien sûr, et on observe notamment des durées d’assecs importantes en 2019.

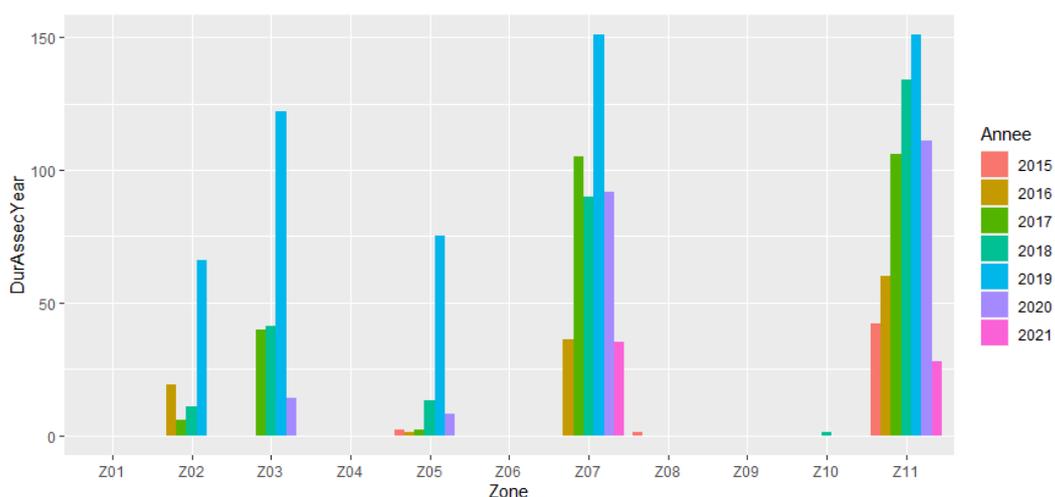


Figure 41. Durée de l’assec d’une partie des canaux sur une année de gestion en nombre de jours par année de gestion (DurAssecYear).

**Principe 1b : Limiter les fluctuations au sein des saisons (Cvwi, Cvsp et DnivSum)**

Les fluctuations de niveau d'eau dans les canaux, approchées par le coefficient de variation (CV) dépendent des années et des zones (Figures 42). Les années avec des CVs forts sont également les années avec des crues importantes.

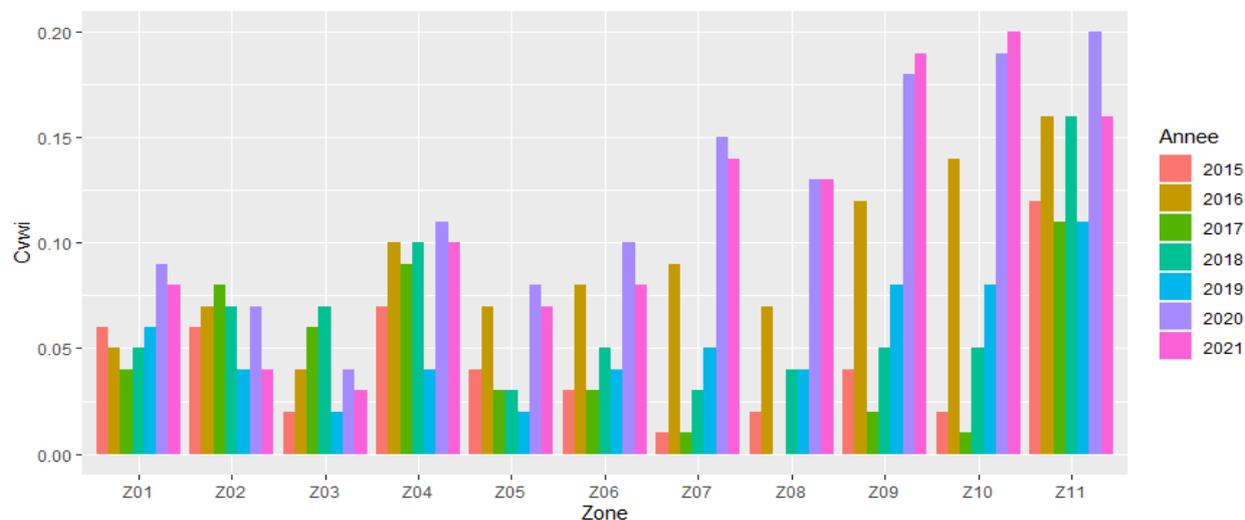


Figure 42. Coefficient de variation en hiver sans unité (Cvwi).

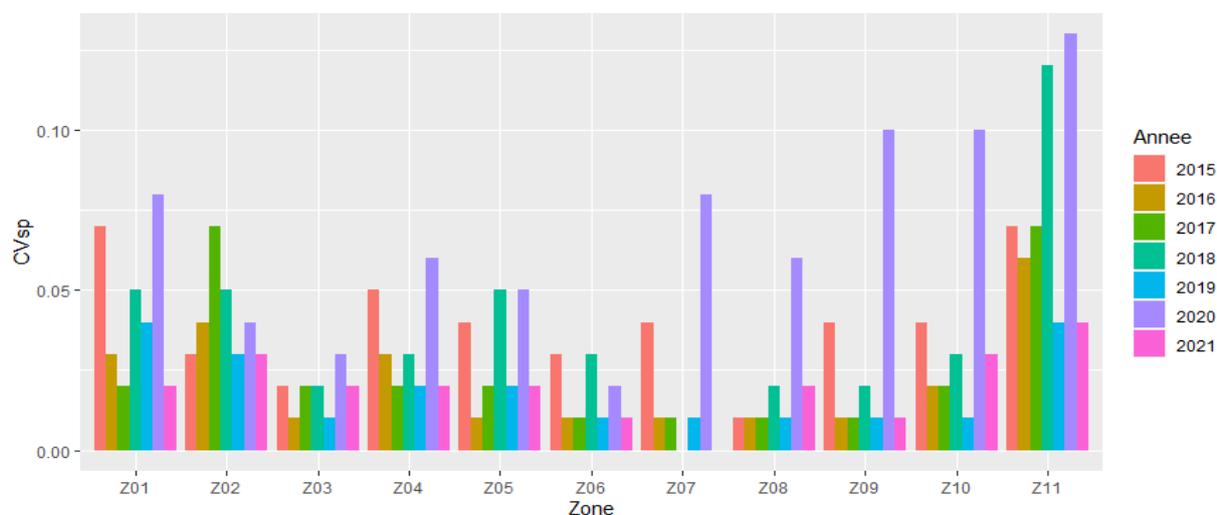


Figure 43. Coefficient de variation au printemps sans unité (Cvsp).

Certaines zones atteignent le niveau d'été très tôt au printemps, comme les sites 2 et 11 certaines années et les sites 7 à 10 (Figure 44).

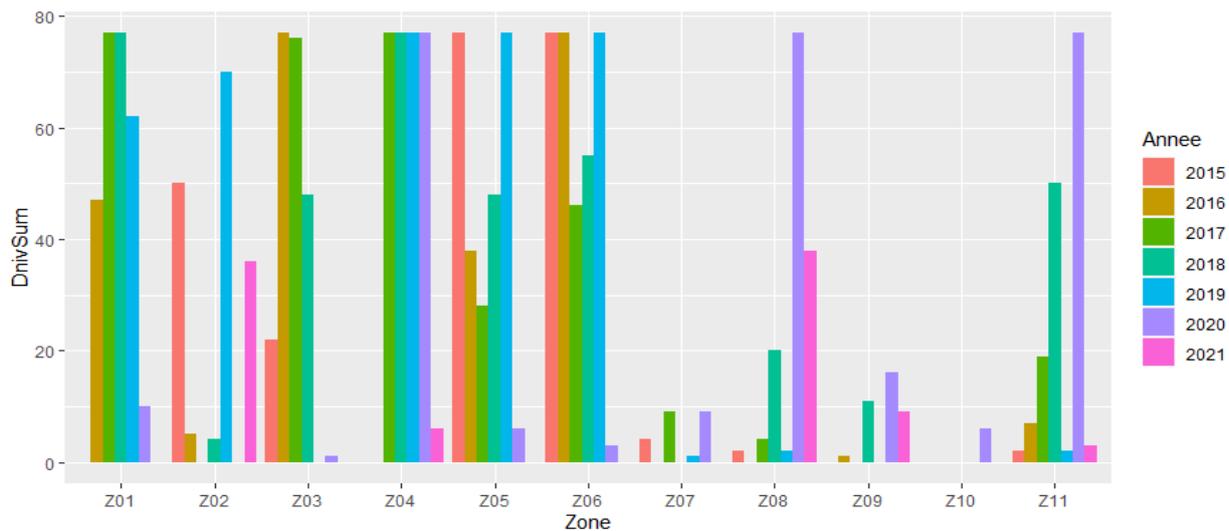


Figure 44. Nombre de jours au printemps pour atteindre le niveau d'été (DnivSum). Cet indicateur prend une valeur nulle quand le niveau d'été est atteint avant le début du printemps.

#### 8.4.2 Les variables du levier Inondation

##### 2a Accepter les crues (Nvwi)

En dehors des pics de crues, les niveaux d'eau sont gérés et maintenus à un niveau relativement élevé (sites 1, 3 ou 7 par exemple) ou bas (2, 5, 6, Figure 45). A noter les contrastes de niveaux au sein des zones de la Venise verte : du site 7, avec le niveau d'eau relatif le plus élevé, au site 10 qui présente le niveau le plus bas. Certaines zones sont moins impactées par les pics de crues que d'autres, que ce soit des zones classées en marais dits « mouillé » (site 2) ou « desséché » (sites 3 et 5).

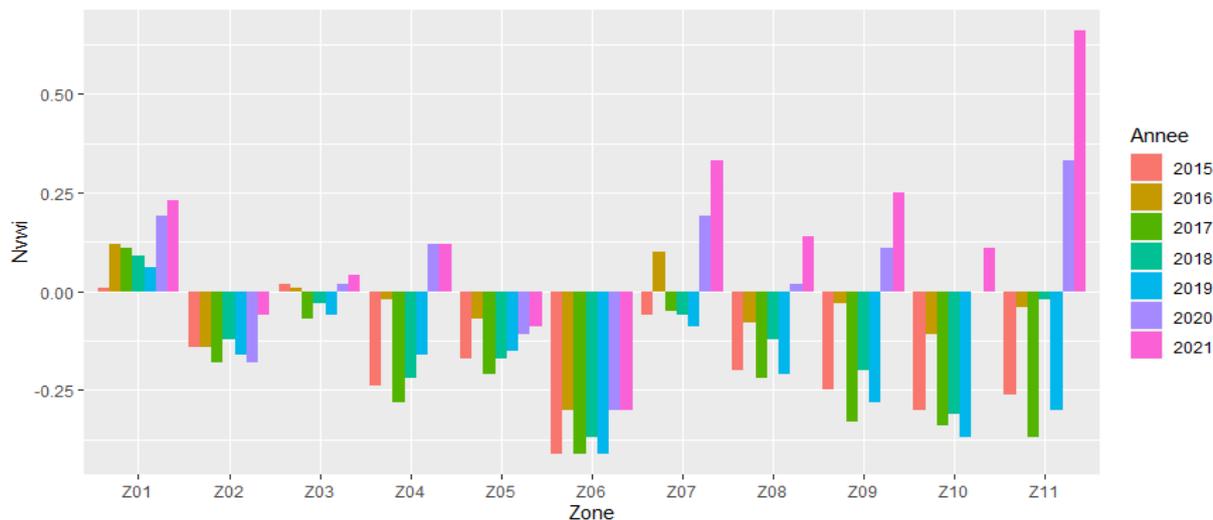


Figure 45. Niveau d'eau moyen en hiver par rapport aux points bas des prairies en mètre (Nvwi).

## **2b conserver l'eau sur les prairies au printemps et en été (Nvsp, Nvsu, Hosp, SevYear, AerYear et Durlowsp)**

La période printanière est une saison déterminante pour les activités agricoles avec des enjeux forts en mars et en avril. Certains points bas sont pâturés, voire cultivés tôt en saison et nécessitent un abaissement des niveaux d'eau pour des objectifs de portance des sols notamment. En fonction du taux de tourbe, les sols ne réagissent pas de la même manière à la présence d'eau, ce qui peut expliquer une part des différences de gestion des niveaux d'eau entre sites. On observe que seule le site 11 présente de la variabilité interannuelle sur les niveaux ou hauteurs d'eau au printemps (Figures 46, 47, 48). Malgré les variations climatiques, Nvsp, Nvsu et Hosp sont donc stables dans le temps dans les autres sites ; et pourraient donc constituer de bons indicateurs de la gestion et de la configuration des sites.

Concernant les niveaux relatifs au printemps et en été (Figures 46-47), les sites 1 et 3 ont les niveaux les plus hauts, les sites 6 et 11 ont les niveaux les plus bas, rejoints par les sites 2 et 4 pour l'été seulement. Dans les sites 5, 8, 9 et 10, les niveaux printaniers et estivaux restent équivalents.

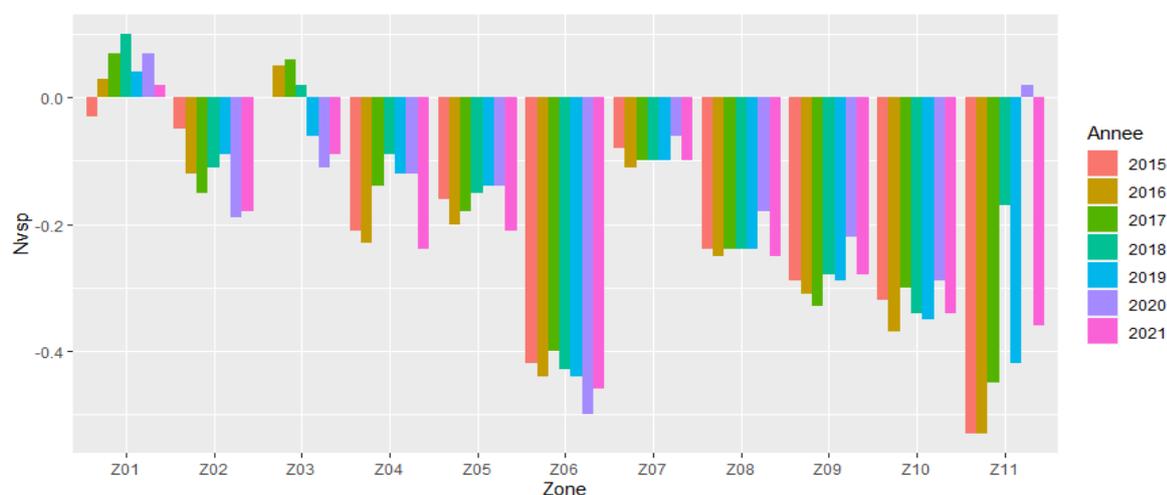


Figure 46. Niveau d'eau moyen au printemps par rapport aux points bas des prairies en mètre (Nvsp).

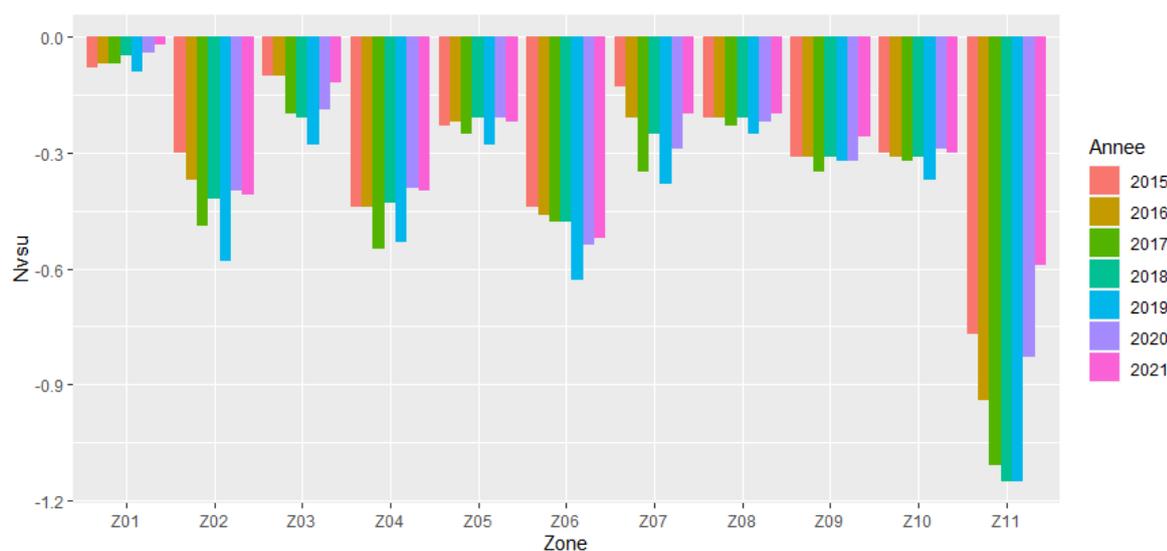


Figure 47. Niveau d'eau moyen en été par rapport aux points bas des prairies en mètre (Nvsu).

Les hauteurs d'eau au printemps dans les canaux (par rapport au fond des canaux, Figure 48) sont globalement plus importantes sur les sites 1, 2, 4, 6 et 11 que dans les autres sites étudiés.

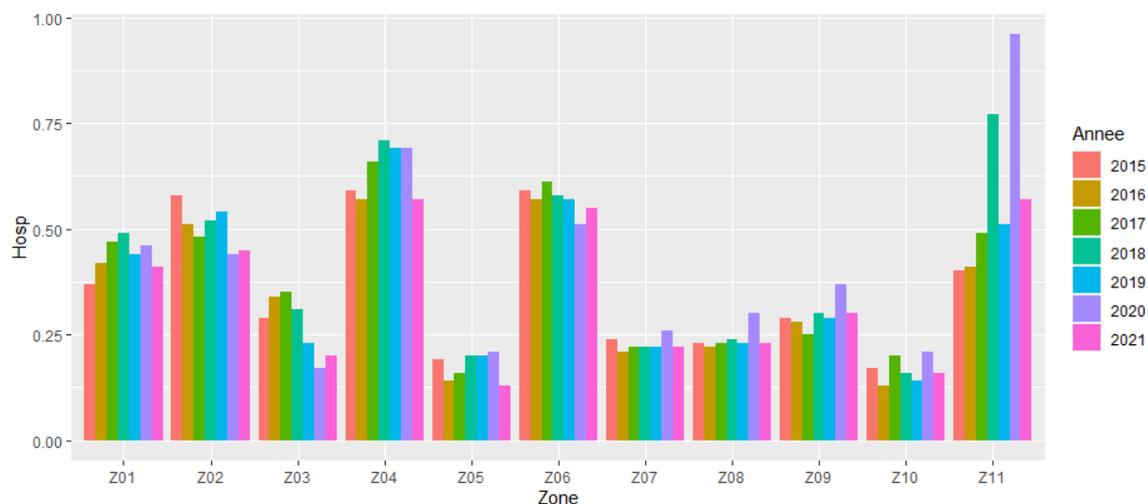


Figure 48. Hauteur d'eau moyenne dans les canaux au printemps en mètre (Hosp).

Les niveaux de stress hydrique (Figure 49) et de stress anoxique (Figure 50) sont mesurés dans les prairies sur la base de données piézométriques et de connaissances sur les enracinements de la végétation (voir chapitre sur la végétation prairiale pour plus de détail). Ces niveaux de stress varient entre années et entre sites. Le sites 8 est celui où le niveau de stress hydrique le plus faible, ce qui est à mettre en relation avec le caractère tourbeux de son sol. Le patron de variation interannuelle est identique sur les 10 autres sites.

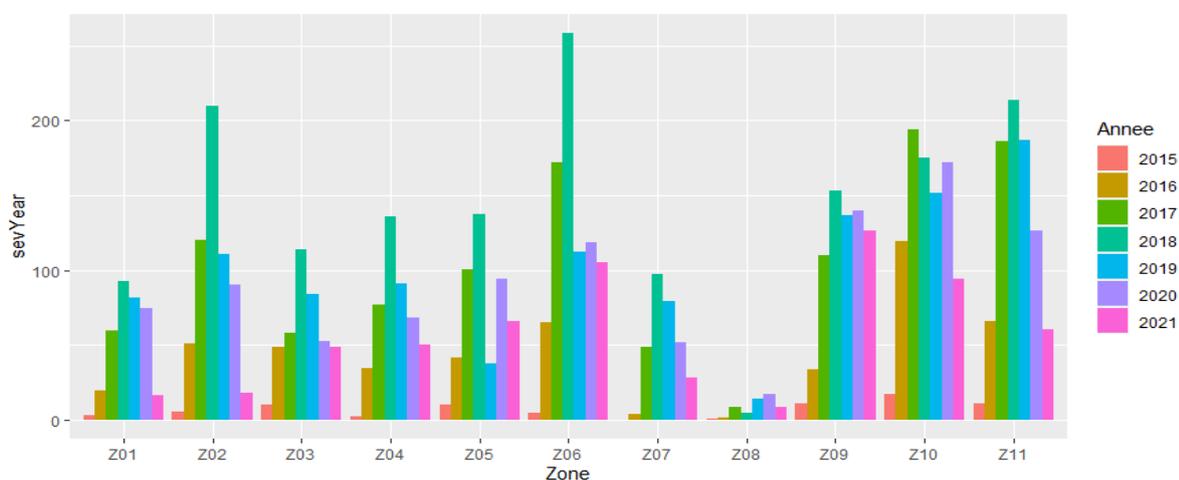


Figure 49. Stress hydrique (sans unité) pour la végétation des points bas des prairies sur une année de gestion (sevYear).

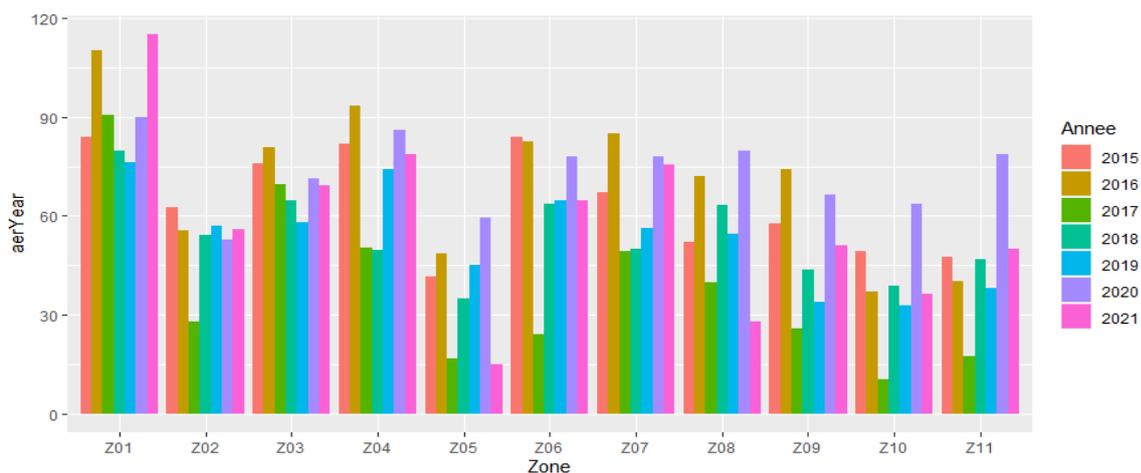


Figure 50. Stress anoxique (sans unité) pour la végétation des points bas des prairies sur une année de gestion sans unité

La durée d'inondation printanière des points bas des prairies est la plus élevée, et régulièrement notée, sur la période de suivi sur les sites 1 et 3 (Figure 51). Les prairies des autres zones sont inondées mais moins régulièrement et sur de plus courtes durées.

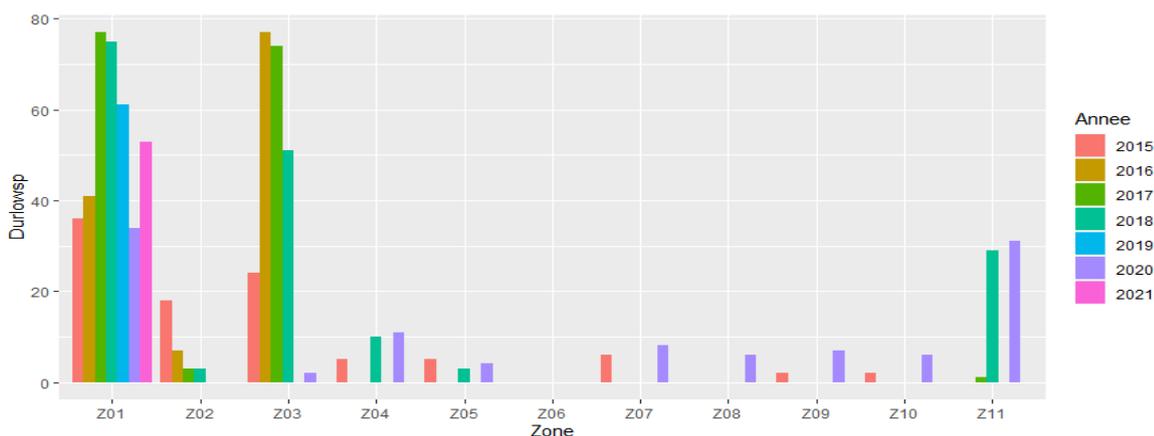


Figure 51. Durée d'inondation des points bas des prairies au printemps en nombre de jours (Durlowsp).

## 8.5 Les différences de gestion entre années au regard de ces variables orientées gestion

### Contrat de Marais : gestion des niveaux d'eau du canal

Nous ne disposons pas du recul temporel suffisant pour évaluer l'impact des règles de gestion de l'eau sur les métriques de régime hydrique de tous les secteurs étudiés. Cependant, certains fuseaux de gestion sont expérimentés depuis suffisamment de temps et/ou impliquent de réels changements de pratiques, sur les sites 1, 3, 7, sur certains « leviers de gestion » seulement.

### Protocole de gestion : rétention d'eau de pluie sur les prairies

Ce second dispositif contractuel vise à augmenter les surfaces et les durées d'inondation via la mise en place de batardeaux munis de rehausses pour retenir l'impluvium dans des baisses. Ces baisses aménagées retrouvent un patron d'inondation qui ressemble ainsi à celui, plus ancien, qu'il n'est plus possible d'obtenir sans aménagement avec la gestion contemporaine du niveau des canaux. Ces dispositifs sont mis en place progressivement sur les sites 4 et 6 (Tableau 20).

Tableau 20. Précisions sur la mise en place des dispositifs de gestion sur les différents sites.

	Site	Début expé.	Occurrence des changements
<b>Contrat de marais</b>	1 Longeville sur mer	2017	Des changements de RH sont apparus avant le contrat de marais, dès 2012/2013
	3 Champagné les marais	2014	2014
	7 Sainte Christine	2016	2016
<b>Protocole de gestion*</b>	4 Communal de Nalliers	2014	mise en fonction progressive de batardeaux
	6 Communal du Poiré	2014	mise en fonction progressive de batardeaux

*\*Pour la problématique « protocole de gestion », les métriques RH gestion, calculées à partir du niveau du canal et renseignant l'effet de la gestion du canal sur un site ne sont pas applicables à la prairie tant le niveau de gestion du fossé est bas par rapport aux prairies. Pour évaluer ce type de gestion, il faut se baser sur les données piézométriques en prairie, qui sont disponibles actuellement sur un point bas d'une prairie par site (baisse avec batardeau pour le site 4, baisse sans batardeau pour le site 6).*

#### 8.5.1 Contrat de marais : Site 1 - Longeville

Il est mis en place en 2017 mais fait suite à une tendance à l'allongement des périodes d'inondation constatée depuis 2012/2015. Il est le plus ambitieux car les courbes "objectifs" pour le niveau du canal sont bien au-dessus des cotes d'inondations prairiales (Figures 42-43). La configuration hydraulique rendant les vidanges et les évacuations difficiles font que cette zone est historiquement exploitée par une agriculture extensive presque 100% prairiale avec des surfaces pâturées importantes.

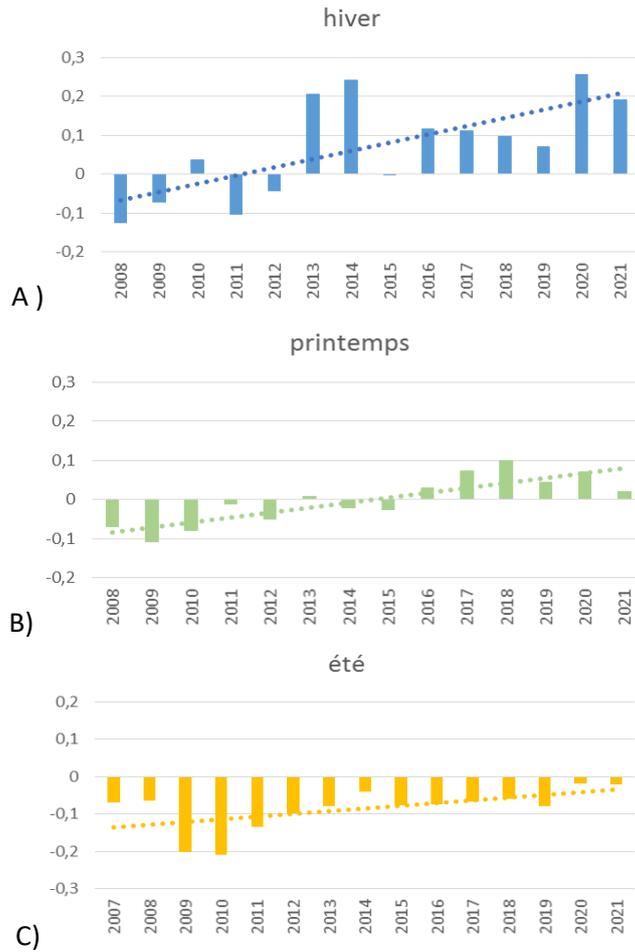


Figure 52 : niveaux d'eau (m) aux points bas de la prairie pour le site 1 depuis 2008, exprimés sur trois saisons de gestion : A) en hiver, B) au printemps, C) en été

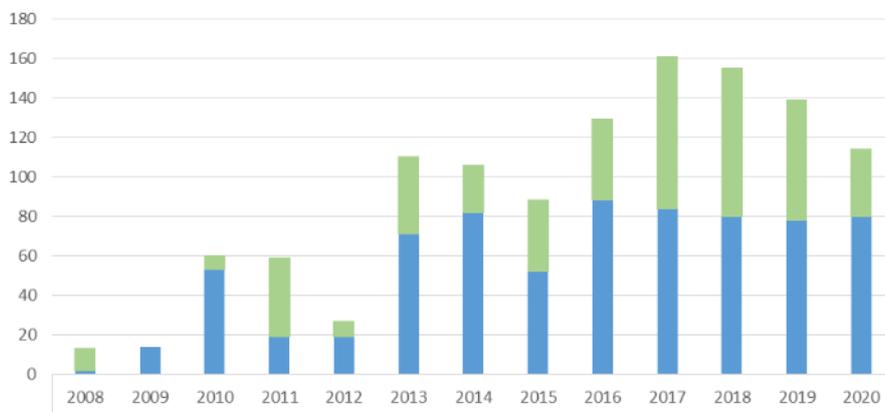


Figure 53. Durée d'inondation des points bas dans le site 1, en nombre de jours depuis 2008. durwi (bleu, non retenue) et dursp (vert).

### 8.5.2 Contrat de marais : Site 3 - Champagné les marais

Ce contrat de marais est en expérimentation depuis 2014. Comme pour le site 1, il est ambitieux sur les durées et les surfaces d'inondation et également pour les changements de pratique (Figures 54-55). Avant 2014, les niveaux hivernaux et printaniers étaient globalement aussi bas que les niveaux estivaux. Le niveau d'eau sur ce marais desséché est presque entièrement dépendant de la gestion, sauf en période d'étiage où les capacités de réalimentation sont réduites (pompage de la nappe avec quota).

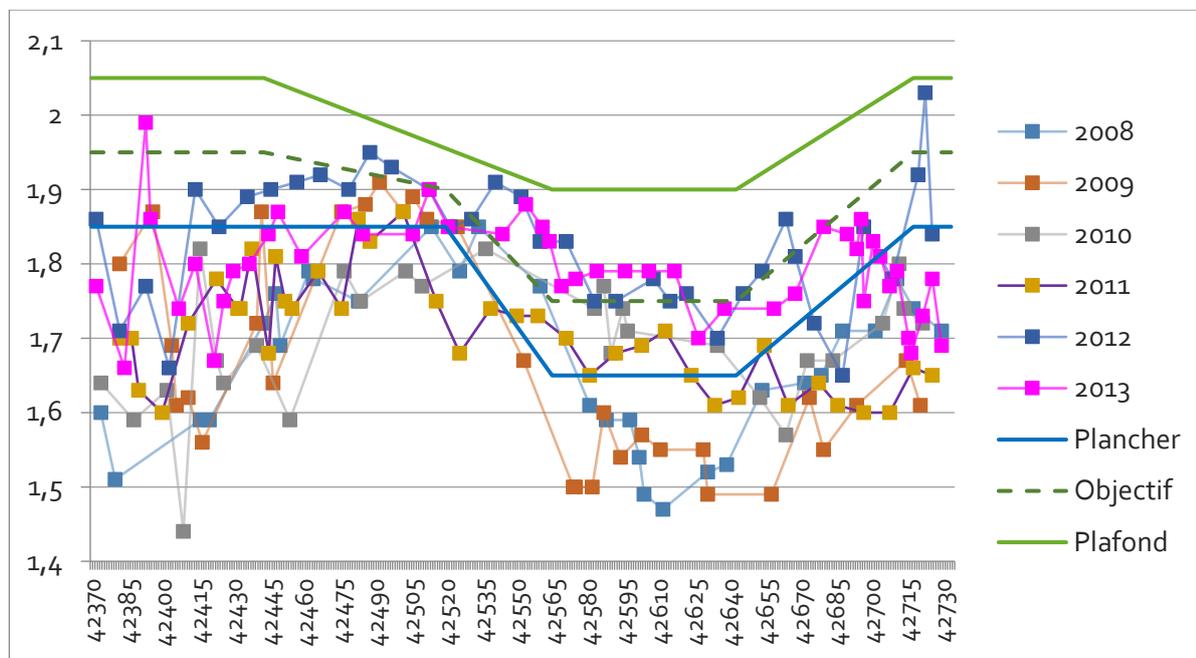


Figure 54. Fuseau de gestion et niveau d'eau dans le canal du site 3 (Champagné) avant le contrat de marais (de 2008 à 2013), mesuré ponctuellement. Niveau exprimé en m NGF IGN69.

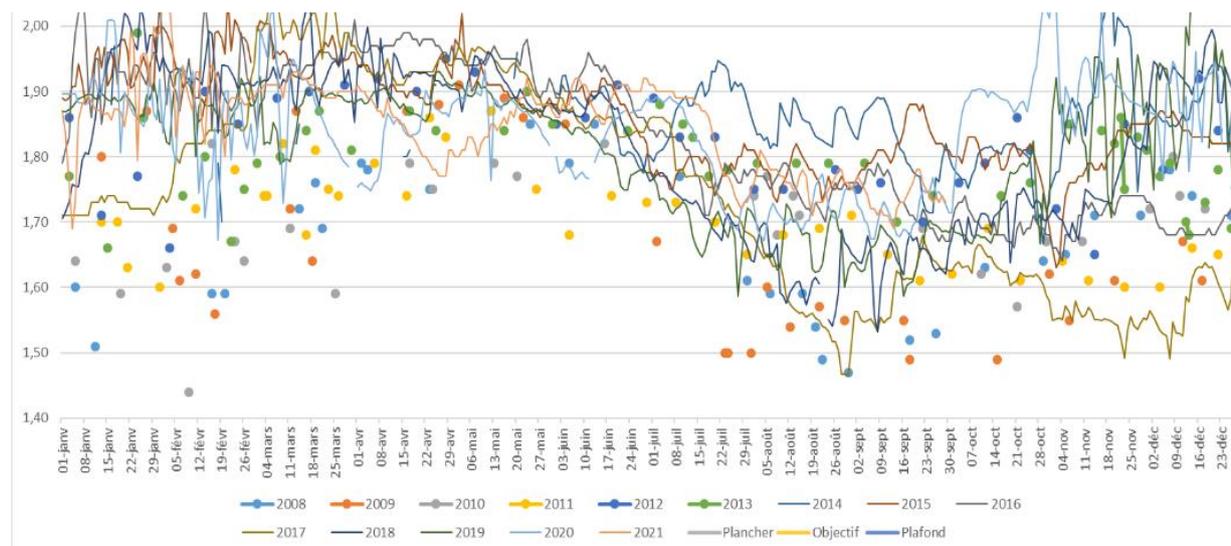


Figure 55. Evolution du niveau d'eau dans le canal de référence du site 3 (Champagné) avant (points) et après (lignes) la mise en place du contrat de marais. Niveau exprimé en NGF IGN69.

### 8.5.3 Contrat de marais : Site 7 - Sainte-Christine

Mise en place en 2016, le contrat de marais de la zone de Ste Christine prévoit la fin de la réalimentation estivale de cette partie du marais. La zone était auparavant réalimentée certaines années par la Sèvre via un canal qui permettait de faire revenir de l'eau de l'aval vers l'amont pour maintenir un niveau d'eau à une cote presque identique à la cote hivernale (profil de gestion de type « Venise verte »). Cet arrêt de la réalimentation génère des assècs systématiques (Figure 56). Depuis la mise en place du contrat, on constate également une légère hausse du niveau hivernal (environ 5 cm), ce qui replace le niveau hivernal au-dessus du niveau printanier.

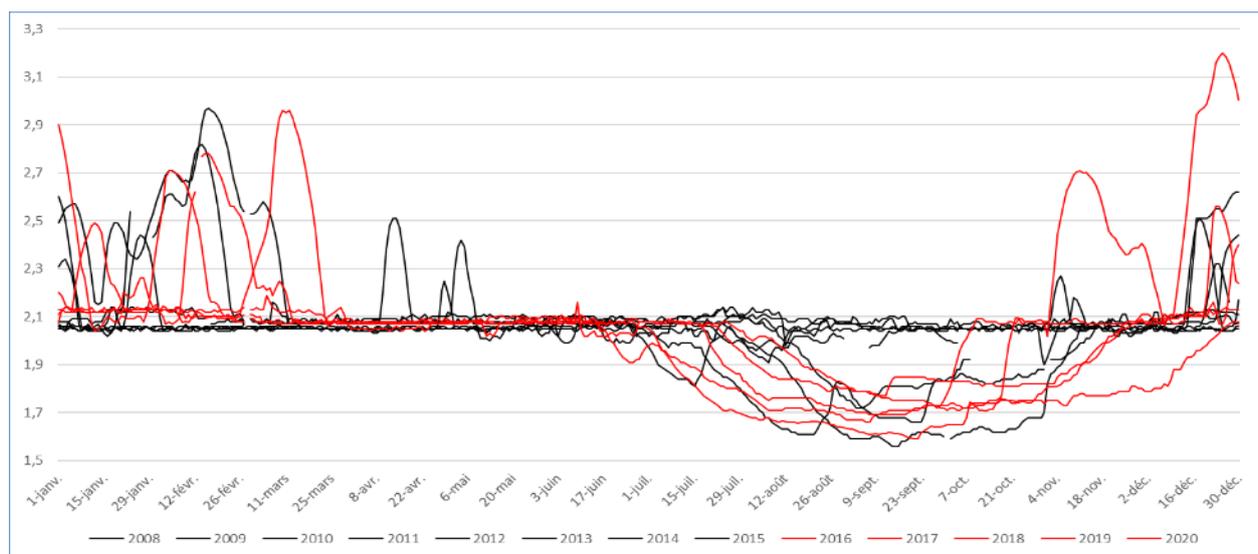


Figure 56. Niveaux de gestion sur le site 7 avant le contrat de marais (noir) et après le contrat de marais (rouge).

### 8.5.4 Protocole de gestion : Site 4 - Nalliers

Les batardeaux sont mis en place sur la majorité des baisses de la zone d'expérimentation de Nalliers dès 2014 (Figure 57), et sont devenus opérationnels entre 2014 et 2016. Les côtes de gestion sont différenciées en fonction des batardeaux. La baisse équipée d'un piézomètre à une cote de gestion théorique de 2,40m en hiver, qui est atteinte voire dépassée en période pluvieuse (Figure 58). Les inondations via le canal sont rares mais observées en cas de forte crue sur la baisse sud-ouest équipée d'un piézomètre et vraisemblablement sur l'ensemble des baisses : le niveau du canal et de la baisse est alors identique. Les stations VP 03 et 04 sont proches des piézomètres, les 05, 06, 07 sont dans la même baisse. Seules les stations 02 et 08 sont sur des baisses non aménagées.

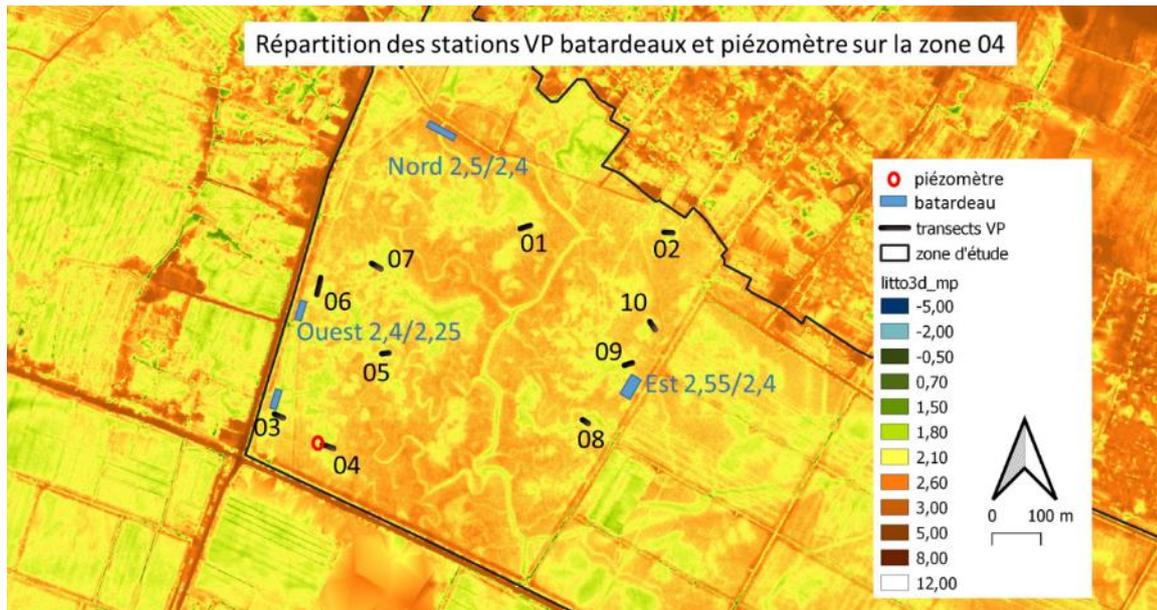


Figure 57. Localisation des stations de suivi de la végétation prairiale, des baisses aménagées et des cotes de gestion (en bleu en mNGF hiver/printemps) sur le site 04.

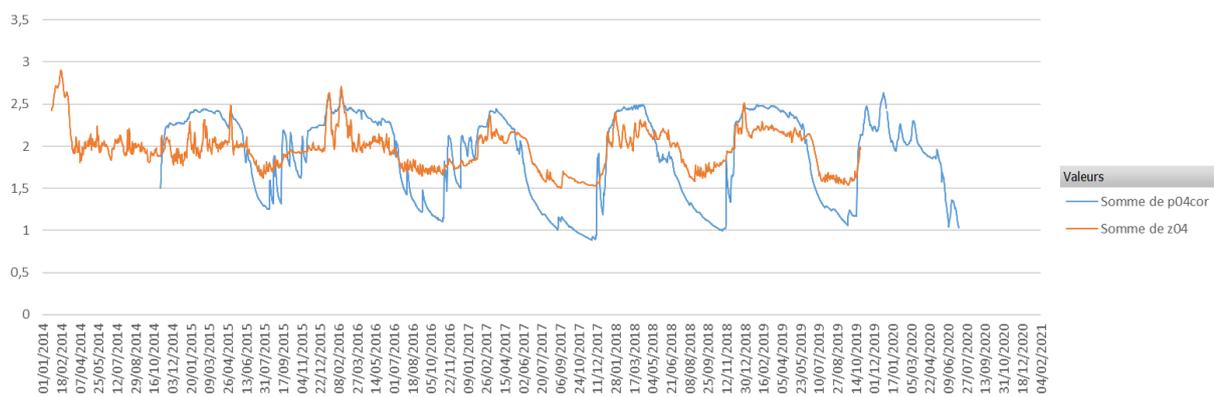


Figure 58. Niveau d'eau dans le canal (courbe orange) et dans la baisse équipée d'un piézomètre (courbe bleue) sur le site 04.

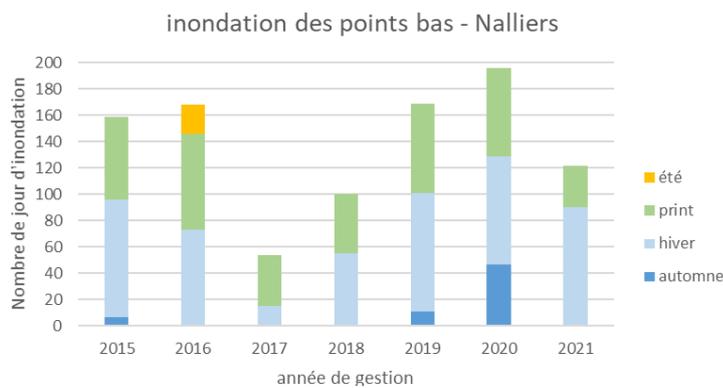


Figure 59. Durées d'inondation des points bas à Nalliers (site 4), mesurées via le piézomètre (baisse ouest équipée d'un batardeau).

### 8.5.5 Protocole de gestion : Site 6 - Le poiré

Les batardeaux sont mis en place au Poiré dès 2014 (voir carte figure 60), et sont devenus opérationnels progressivement entre 2014 et 2016. Les inondations via le canal sont très rares (Figure 61). La station VP 03 est dans la baisse équipée d'un piézomètre. Les stations 9 et 10 sont dans une baisse équipée d'un batardeau (baisse de l'observatoire), comme la station 7 (baisse sud). Les autres stations sont dans des baisses non équipées plus ou moins indépendantes.

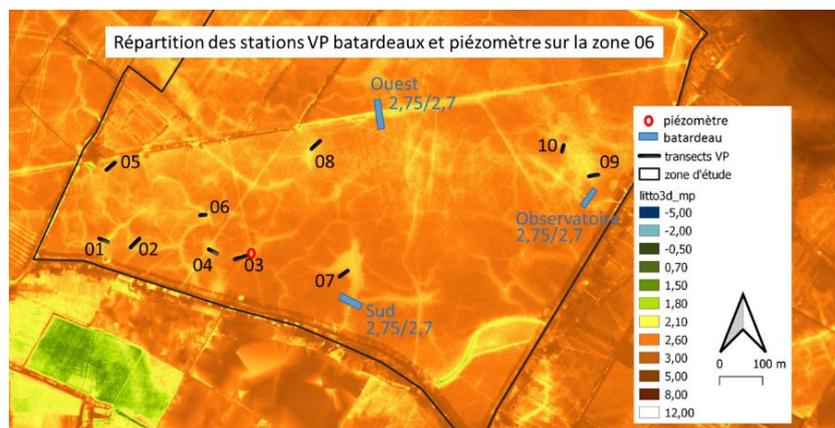


Figure 60. Cartographie des stations de suivi de la végétation prairiale (VP), des baisses aménagées et des côtes de gestion (en bleu en mNGF hiver/printemps) sur le site O6.

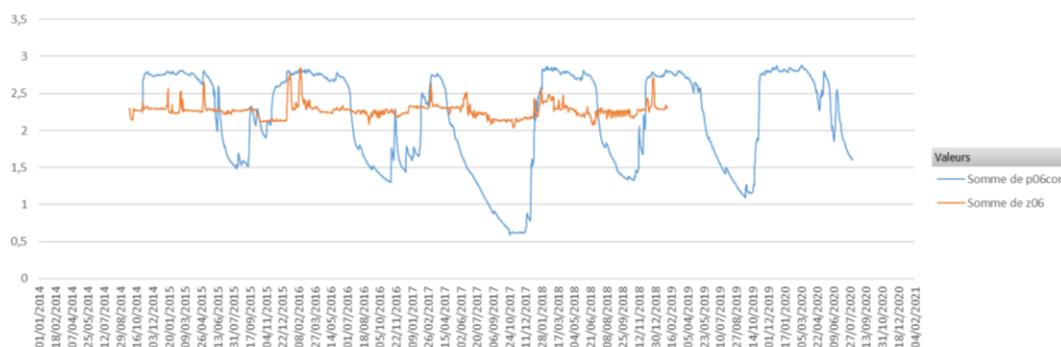


Figure 61. Niveau d'eau dans le canal (courbe orange) et dans la baisse équipée d'un piézomètre (courbe bleue) sur le site O6

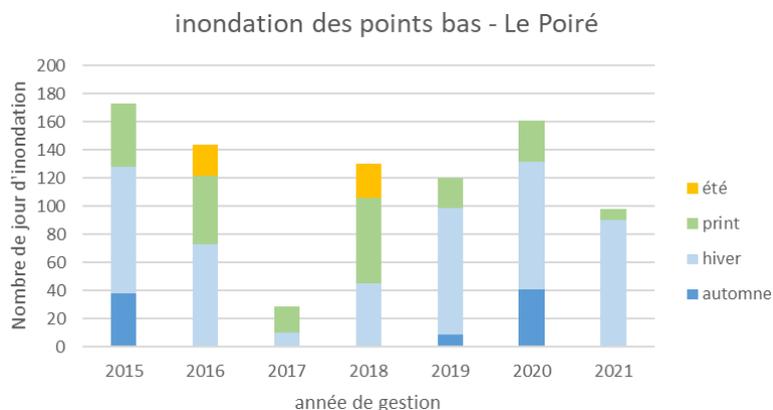


Figure 62. Durées d'inondation des points bas mesurés au Poiré via le piézomètre (baisse non équipée d'un batardeau).

## 8.6 Résumé des changements observés

On observe des tendances de changements de régime hydrique sur 5 des 11 sites étudiés. Pour deux d'entre elles, le changement a lieu au niveau de la prairie et non dans les canaux (sites 4 et 6). Pour les sites 1, 3 et 7, les changements affectent les canaux avec des répercussions sur les points bas des prairies (Tableau 21).

Tableau 21. Résumé des changements constatés depuis la mise en place des règles de gestion.

	Site	Changements quantifiables	Changements non quantifiables
<b>Contrat de marais</b>	1- Longeville-sur-mer	- Augmentation du niveau d'eau en hiver - printemps et été - Augmentation des durées d'inondation des prairies par le canal	
	3- Champagné-les-marais	- Augmentation du niveau d'eau en hiver depuis 2014 - Retour à une hiérarchie des niveaux hiver > printemps > été - Peu ou pas de changements sur les périodes printemps et été - Augmentation des durées d'inondation grâce au niveau hivernal	Les mesures de niveaux d'eau antérieurs à 2014 ne sont pas des chroniques continues mais des mesures ponctuelles (~tous les 5 jours)
	7- Sainte-Christine	- Les assecs deviennent systématiques dans les fossés dès 2017 - Remontées de 5cm en hiver - Marnage hiver/été - Modification du sevYear et aerYear	
<b>Protocole de gestion</b>	4- Communal de Nalliers		Augmentation de la durée d'inondation des baisses aménagées, pas de données avant 2014 pour qualifier ce changement
	6- Communal du Poiré		Augmentation de la durée d'inondation des baisses aménagées, pas de données avant 2014 pour qualifier ce changement

## 9. Sites avec des contrats de marais : analyse des données de biodiversité et des conditions environnementales connues

Cette section reprend le rapport de Mauchamp, Gore & Bonis (2024) dédié spécifiquement à cette question.

### 9.1 Introduction

Des protocoles particuliers de gestion des niveaux d'eau, tels ceux décrits dans les contrats de marais (CM), peuvent constituer des situations semi-expérimentales permettant d'étudier l'effet de certains paramètres environnementaux liés au régime hydrique. Ces modifications contrôlées du régime hydrique varient d'un site à l'autre : ainsi, le contrat de marais relatif au site de Champagné prévoit une modification de la gestion des canaux avec des niveaux d'eau encadrés par un « fuseau de gestion », avec des limites supérieures et inférieures. A Nalliers, le contrat de marais a conduit à la mise en place d'ouvrages retenant l'eau dans les baisses des prairies. Ces dispositions sont détaillées pour chaque site.

Pour apprécier l'effet des contrats de marais, nous analyserons les effets des modifications de régime hydrique observées sur trois communautés : la végétation des canaux, les odonates adultes en bordure de canaux et dans les prairies, et la végétation des prairies. Nous désignerons ces communautés par le terme générique de 'biodiversité'.

Nous détaillons ensuite les effets des contrats de marais site par site (voir tableau 22). Deux approches ont été utilisées pour chaque groupe taxonomique :

- Une comparaison entre le régime hydrique et la biodiversité du site sous contrat de marais avec le régime hydrique et la biodiversité des autres sites de suivi de la biodiversité. Il s'agit ainsi d'examiner si les zones avec contrats de marais se différencient des autres (comparaisons entre sites, par approche synchronique).
- Une analyse des données de biodiversité du site concerné par le contrat de marais au cours du temps. Chaque fois que possible, une comparaison sera faite entre une période de référence antérieure au contrat de marais. La période de "référence" devra être suffisamment longue pour bien décrire les communautés, et intégrer un certain niveau de fluctuations interannuelles qui est généralement observé.
- Enfin, la dernière partie est dédiée aux analyses des données acquises dans les « nouveaux sites » soumis à contrats de marais suivis depuis 2020. Pour ces sites, il est encore peu probable que des changements de biodiversité aient déjà eu lieu en lien avec les contrats de marais plus récents. Les 3 années de suivi (2020-2022) fournissent un jeu de données qui permettra néanmoins de le vérifier. Pour ces sites, les données décrivant la diversité de la végétation des canaux (diversité) et la diversité et valeur fourragère de la végétation prairiale seront présentées et analysées.

### 9.2 Régime hydrique et biodiversité dans les sites avec contrats de marais 2014-2021 : site par site

Pour chaque site, nous présenterons d'abord l'évolution du régime hydrique (RH) sur l'ensemble de la

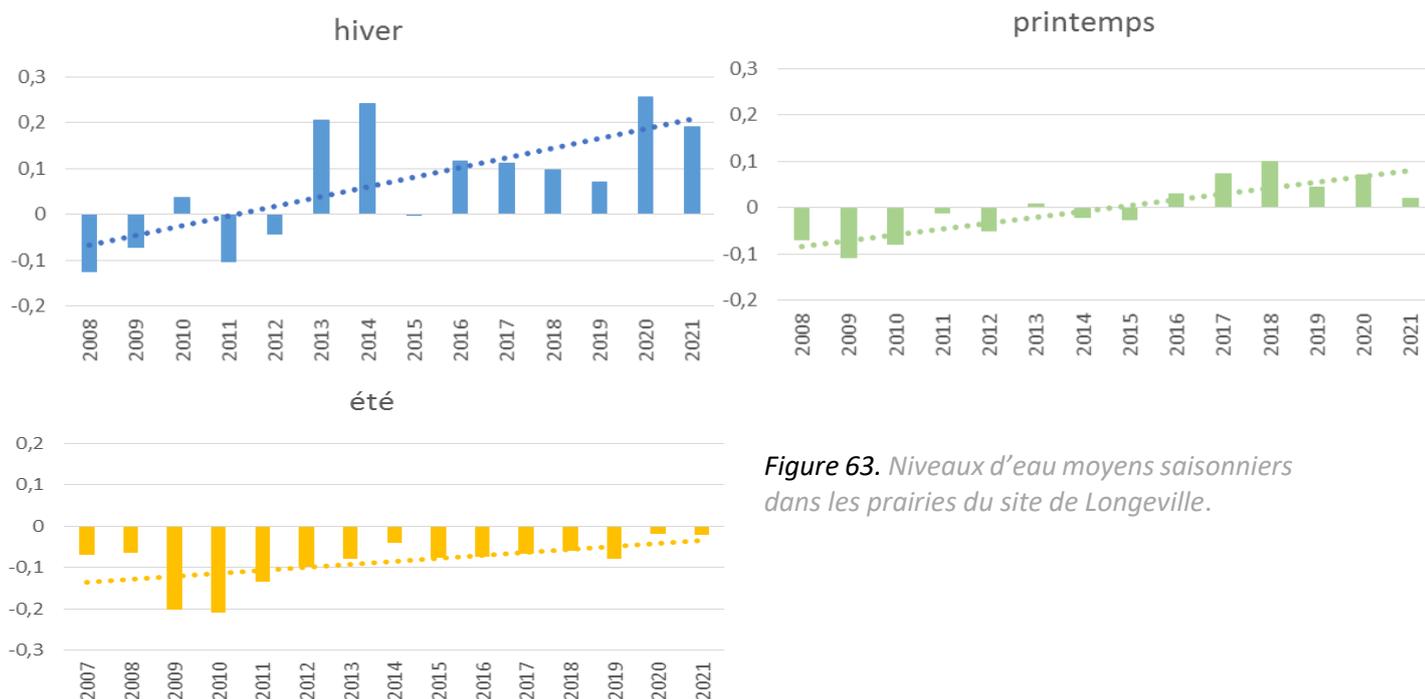
période 2014-2021, puis la composition spécifique des communautés végétales dans les canaux et les prairies. Cette dernière sera décrite par la projection des relevés de végétation sur les plans ½ des analyses multivariées de type ACP, et ce, pour les 8 années de données (2014-2021), complétée dans certains cas par les listes d'espèces. Des descriptions de l'état moyen des communautés sur une première période de "référence" (le plus souvent 2014-2018), avant mise en place des contrats de marais, seront suivies de l'analyse d'éventuels changements temporels sur toute la période 2014-2021 qui apparaissent synchrones avec le changement de gestion de l'eau. Dans les sites 4 et 6 (Nailliers et Le Poiré), la végétation aquatique des canaux ne sera pas considérée puisque les contrats de marais de ces sites ne concernent que les prairies (Tableau 22).

Tableau 22. Dates de mise en place et caractéristiques principales des contrats de marais

Site	Date	Timing des changements
1 Longeville sur mer	2017	Des changements de régime hydrique sont apparus avant le CM dès 2012/2013
3 Champagné les marais	2014	Dès 2014, changements de gestion des niveaux des canaux principaux
4 Communal de Nailliers	2014	Mise en fonction progressive de batardeaux : retenues d'eau dans les baisses des prairies
6 Communal du Poiré	2014	Idem site 4
7 Sainte Christine	2016	Dès 2016, arrêt de réalimentation estivale

### 9.2.1 Site de Longeville

Le contrat de marais de Longeville a été signé en 2017 mais des changements de régime hydriques ont été observés avant cette date sur cette zone. Ainsi, une augmentation graduelle de la durée d'inondation des prairies a été constatée entre 2010 et 2018 environ, et est particulièrement nette pendant l'hiver 2013 (Figure 63).



L'état de la biodiversité sur cette zone est le suivant.

**Végétation des canaux.** La richesse varie entre de 26 à 45 espèces par site, et par année. Le site 1 est le site le plus riche en espèces hydrophytes (18 espèces par an) avec le site 4 (18 esp) et le site 6 (17 esp). Longeville est en particulier la seule zone où l'on trouve encore des charophytes (parfois quelques observations ailleurs mais en 2019 seulement à Longeville, et seulement dans une station). On y trouve relativement peu d'algues malgré une augmentation en 2018. Le couvert par la végétation aquatique est élevé si l'on considère la moyenne sur toutes les années (proche de 40%). Quatre espèces végétales sont dominantes *Ceratophyllum demersum* > *Myriophyllum spicatum* > *Elodea* sp. > *Stuckenia pectinata*, avec des couverts importants (voir la Figure 64).

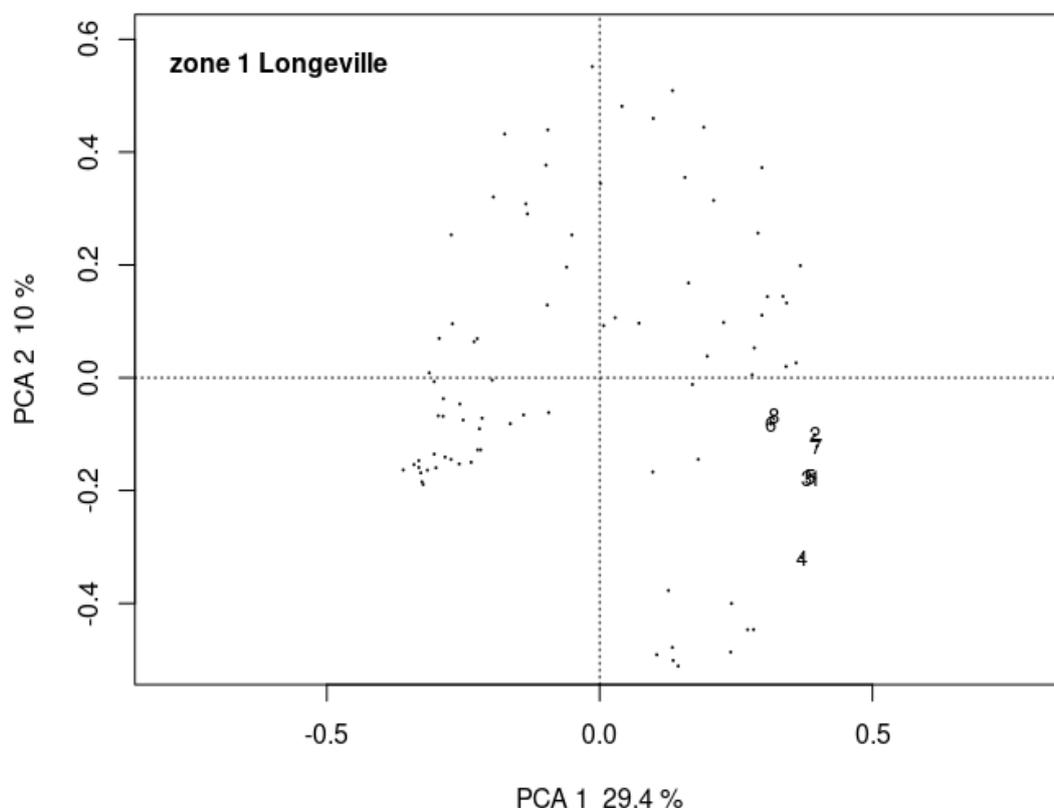


Figure 64. Positionnement des communautés de végétation aquatique de la zone 1 (chiffres) par rapport à tous les sites (points) suivis pendant 8 ans. « 1 » est l'année 2014 et « 8 » 2021.

**Odonates.** Longeville est un des sites où la plus forte richesse en odonates a été trouvée depuis le début de l'étude (avec les sites 6, 9 et 10 avec une variation d'ordre selon l'indice regardé, voir tableau 23). Elle présente par contre des indices de Shannon et de Simpson parmi les plus faibles, indiquant des communautés fortement dominées par deux espèces, *Erythroma viridulum* et *Ischnura elegans*. Les espèces dominantes sont légèrement différentes des autres sites d'étude, avec moins d'espèces et une proportion nettement plus forte d'*Erythroma viridulum* (65 % du total sur 5 ans). Aucune espèce n'est présente uniquement sur ce site 1, mais on y trouve la majorité des observations de *Crocothemis erythraea* (65.6%), *Orthetrum brunneum* (65%), *Sympetrum meridionale* (68%) et de *Ischnura pumilio* (64.8%).

**Végétation prairiale.** Il s'agit d'un des sites les plus riches en espèces végétales prairiales, quel que soit l'indice de biodiversité calculé. Le site 1 présente une large gamme de communautés, depuis des communautés mésophiles à des communautés typiquement hygrophiles, qui correspondent à une gamme de régime hydrique (et d'altitude) étendue, typique des prairies de l'ouest du marais.

**Végétation des canaux.** On note des fluctuations interannuelles de richesse et de composition, mais reste globalement stable sur l'ensemble de la période. La richesse, presque constante jusqu'en 2019 (15 à 18 espèces), a nettement baissé en 2020 (11 espèces) pour retrouver un niveau supérieur en 2021 (20 espèces) avec plus d'hélophytes. Les espèces hydrophytes flottantes ont totalement disparu entre 2019 et 2021. Les communautés restent dominées par *Ceratophyllum demersum* > *Stuckenia pectinata* > 2 élodées > *Myriophyllum spicatum*. Seule l'abondance de *Stuckenia* augmente en 2017 au détriment du cératophylle.

Le couvert total a baissé après 2014, ré-augmente en 2016, puis baisse de façon lente mais régulière entre 2016 et 2021. En 2021, le couvert total de la végétation représente la moitié de celui de 2016. Seul le couvert du cératophylle n'a pas diminué depuis 2016.

**Odonates.** La richesse en espèces varie beaucoup entre années (de 8 à 22 espèces), sans lien clair avec la mise en place du contrat de marais (CM). Les effectifs sont beaucoup plus élevés en 2018-2019 par rapport aux années précédentes, puis baissent nettement en 2020 et 2021, avec un retour aux effectifs les plus faibles observés en 2015 (Tableau 23). La baisse d'effectifs en 2020 et 2021 concerne la plupart des espèces, dont les dominantes *E. viridulum* et *I. elegans*. On peut néanmoins considérer qu'il s'agit toujours de la même communauté d'odonates. La diversité spécifique fluctue également entre les années, avec une baisse en 2020 et 2021, avec seulement 6 espèces observées en 2021, près du minimum (5 espèces en 2015). On notera qu'une nouvelle espèce d'odonate a été détectée en 2020 dans ce site ; il s'agit d'*Enallagma cyathigerum*, zygoptère rare mais régulière sur le marais.

**Tableau 23.** Effectifs des différentes espèces d'odonates observées au moins deux fois au cours du temps (somme des 2 stations) du site 1 (Longeville) entre 2014 et 2021.

	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
<i>Aeshna affinis</i>			2		2			
<i>Anax imperator</i>	3			1	4	4	1	
<i>Chalcolestes viridis</i>	1				3			
<i>Coenagrion scitulum</i>					2	1		
<i>Crocothemis erythraea</i>	14		9	22	51	7	7	12
<i>Enallagma cyathigerum</i>							2	
<i>Erythromma lindenii</i>	8		11	4	7	17		
<i>Erythromma viridulum</i>	297	27	571	407	832	708	12	134
<i>Gomphus pulchellus</i>				1	4	1		
<i>Ischnura elegans</i>	165	105	132	279	551	311	68	66
<i>Ischnura pumilio</i>					35		25	2
<i>Lestes barbarous</i>					6	1	3	
<i>Libellula depressa</i>					2			
<i>Orthetrum albistylum</i>			1	3	3	4	3	
<i>Orthetrum brunneum</i>				2	6	3		
<i>Orthetrum cancellatum</i>	16	8	18	21	41	20	12	24
<i>Platycnemis acutipennis</i>	4	6	4	6	22	12		
<i>Platycnemis pennipes</i>		3	1	5	4	5	6	1
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>			2		1			
<i>Sympetrum fonscolombii</i>					2	14		
<i>Sympetrum meridionale</i>				8	6	63		
<i>Sympetrum sanguineum</i>					3		2	
<b>Total</b>	<b>508</b>	<b>149</b>	<b>754</b>	<b>760</b>	<b>1588</b>	<b>1172</b>	<b>141</b>	<b>239</b>
<b>Richesse</b>	<b>8</b>	<b>5</b>	<b>13</b>	<b>13</b>	<b>22</b>	<b>16</b>	<b>11</b>	<b>6</b>

**Végétation prairiale.** La distribution des communautés sur l'ensemble du gradient hydro-mésophile ne semble pas changer au cours du temps (Figure 65). L'ensemble du gradient de méso à hygrophile est observé toutes les années du suivi. La richesse spécifique est stable, après un pic en 2015. Les valeurs de l'indice d'hygrophilie des espèces d'après Ellenberg (valeurs de F moyennes) sont parmi les plus élevées des 11 sites (Annexes), sur toute la période de suivi.

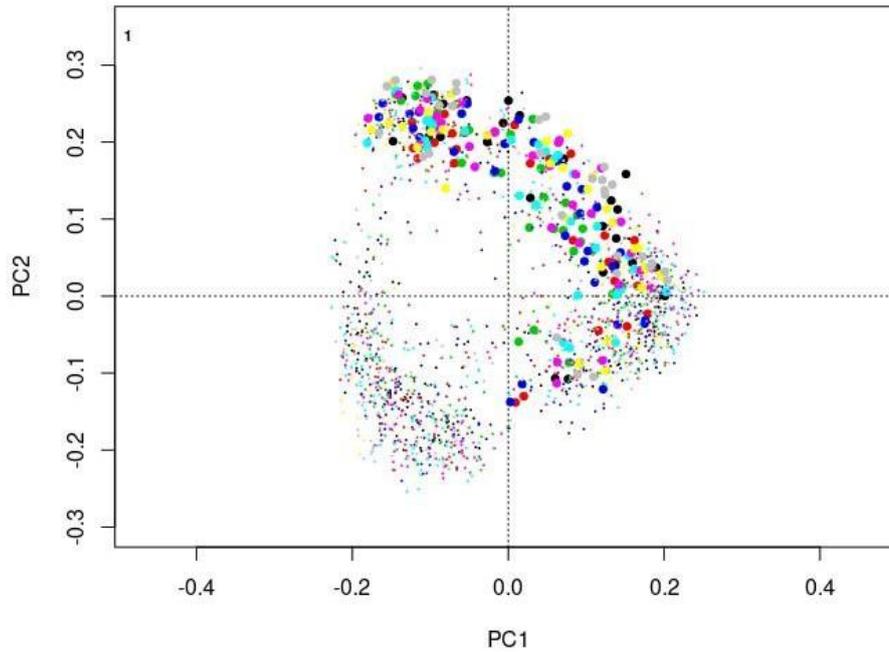


Figure 65. Positionnement des communautés végétales prairiales du site 1 (Longeville) au cours du temps sur le plan 1x2 de l'ordination : points de plus grosse taille de couleurs noir, rouge, vert, bleu, cyan, turquoise, jaune, gris pour 2014 à 2021. Les données des autres sites correspondent aux points de petite taille.

### 9.2.2 Site de Champagné

Le Contrat de marais a été mis en place en 2014. Dans cette zone, la gestion de l'eau vise à fixer des limites saisonnières minimales et maximales des niveaux d'eau dans le canal. Le contrat de marais a permis de remonter les niveaux d'eau en hiver (sauf année climatique très particulière comme en 2017). Pour le printemps et l'été, les niveaux d'eau semblent, en moyenne, peu différent avant et après la mise en place du contrat de marais (Figure 66).

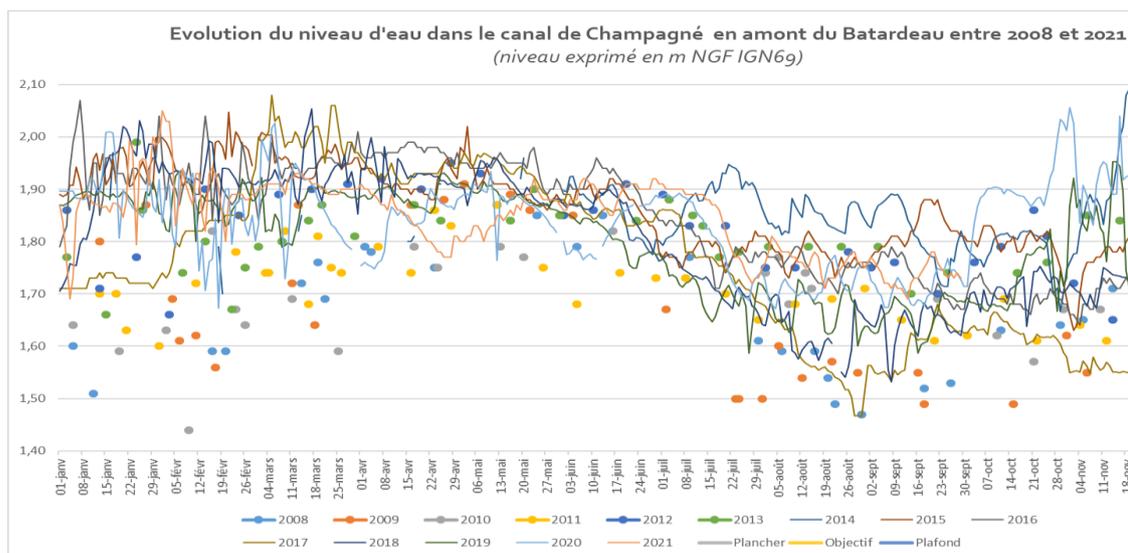


Figure 66. Niveaux d'eau dans le canal de référence du site 3 (Champagné) avant la mise en place du contrat de marais (points, avant 2014) et après la mise en place du contrat de marais (lignes, post 2014).

L'absence de données piézométriques dans les prairies avant 2014 ne permet pas de comparer leur régime hydrique avant/après le contrat de marais. Les données acquises depuis 2014 (Figure 67) montrent que ce site se caractérise globalement par une inondation limitée des points bas, plutôt en diminution les dernières années.

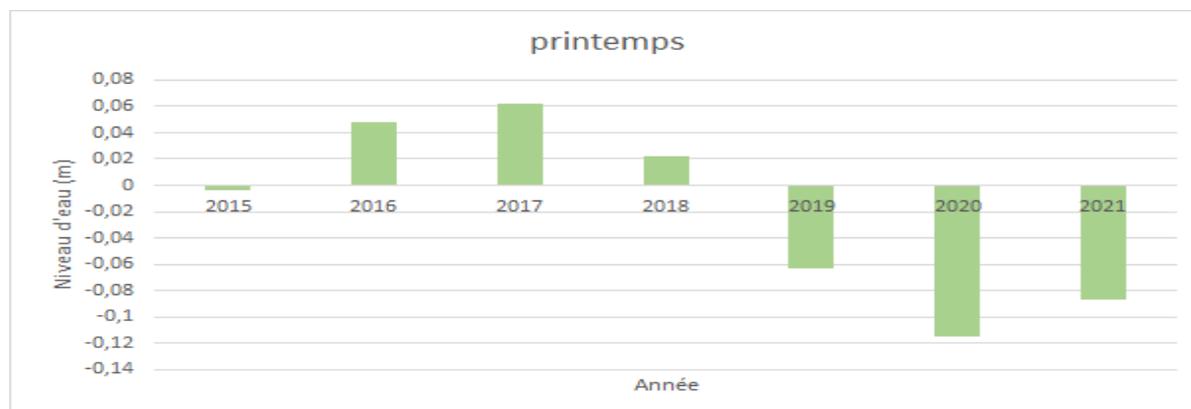


Figure 67. Niveau d'eau dans le canal du site 3 au printemps, exprimé par rapport aux points le plus bas de la zone, depuis 2015, date de la mise en place du contrat de marais : les prairies sont inondées lorsque le niveau d'eau est > à 0 (valeur relative).

L'état de la biodiversité sur cette zone est le suivant.

**Végétation des canaux.** Le couvert moyen par la végétation dans les canaux est le plus important dans ce site 3 (Champagné) des 11 sites étudiés. Elle présente une richesse moyenne à faible si l'on considère la richesse cumulée sur les années, et moyenne si l'on considère la richesse moyenne annuelle. La végétation des canaux de ce site est fortement dominée par *Elodea* et *Stuckenia pectinata*, deux espèces très compétitives.

**Odonates.** Site caractérisé par une richesse moyenne en odonates, et seconde en abondance. Il est très fortement dominé par 2 espèces, *E. viridulum* et *I. elegans*. On peut noter que Champagné abrite une proportion importante des individus observés de *Coenagrion scitulum* (31 sur un total de 80 dont 2/3 des observations de 2018). En dehors de ces particularités, il s'agit d'une communauté très proche de celle de Longeville mais avec dominance de *I. elegans*, comme dans la moyenne du marais.

**Végétation prairiale.** La richesse spécifique de la prairie est moyenne. Les communautés sont distribuées sur l'ensemble du gradient mésophile à hygrophile même s'il y a relativement peu de groupements franchement hygrophiles. L'inondation des zones basses y est une des plus longues des 11 sites suivis depuis 2014.

Les effets éventuels après mise en place du contrat de marais (2014) sont les suivants.

**Végétation des canaux.** La composition spécifique est stable jusqu'en 2017 puis la disparition brutale de l'élodée en 2018 s'accompagne d'une baisse de richesse. Ce changement pourrait être lié à une forte entrée d'eau de mer dans le casier hydraulique en été 2017. Déjà très rares en 2018 et 2019, les hydrophytes flottantes ont totalement disparu en 2020 et 2021. Les couverts de *Stuckenia* restent globalement stables malgré des fluctuations interannuelles, de même que les couverts de myriophylle et de *Potamogeton crispus*. En fin de période de suivi, la communauté est dominée par *Stuckenia*, suivie de *Myriophyllum*. Ces changements modifient un peu le positionnement des communautés sur

l'analyse (Figure 68) qui se positionnent plus bas sur l'axe 2 de l'ordination, axe qui est largement déterminé par *Stuckenia*.

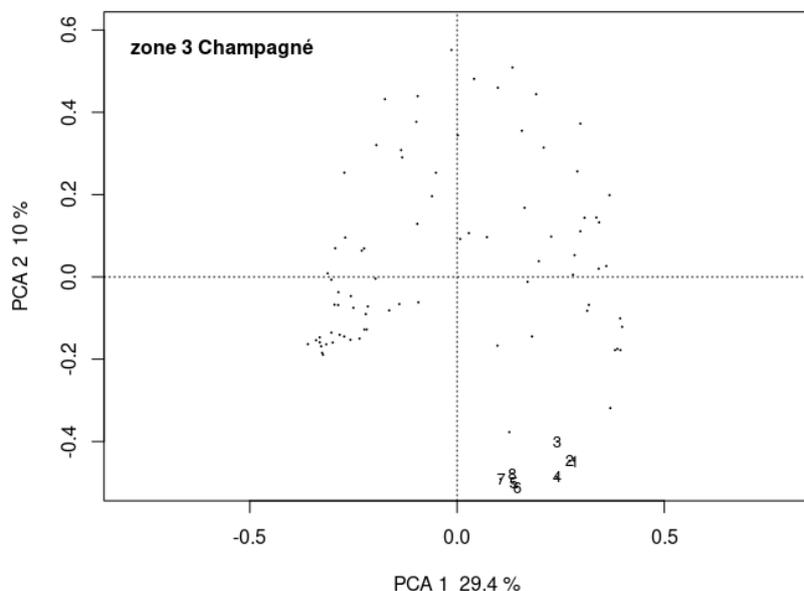


Figure 68. Positionnement des communautés de végétation des canaux du site 3 (les chiffres correspondent aux différentes années de suivi => « 1 » pour 2014, jusqu'à « 8 » pour 2021) dans l'analyse de l'ensemble des sites suivis pendant 8 ans.

**Odonates.** Les effectifs d'odonates adultes ont augmenté régulièrement dans ce site 3 jusqu'à 2017, puis ont diminué à partir de 2018 (Tab. 24). En 2021, l'effectif total est presque 100 fois inférieur au pic de 2017. La richesse spécifique en odonates a augmenté entre 2014 et 2017, puis elle a diminué nettement. On notera que cette tendance est proche de celle observée à Longeville (site 1).

Tableau 24. Abondances des odonates adultes répertoriées sur les 2 stations du site 3 de Champagné. Les espèces observées une seule fois ne figurent pas dans le tableau.

	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
<i>Anax imperator</i>		1		1	1		1	
<i>Chalcolestes viridis</i>		1			4			
<i>Coenagrion scitulum</i>		3		7	21			
<i>Crocothemis erythraea</i>	1		1	11				1
<i>Enallagma cyathigerum</i>	1	3	1				7	
<i>Erythronma lindenii</i>	3	3	24		4			
<i>Erythronma viridulum</i>	15	98	199	377	115	3	1	
<i>Ischnura elegans</i>	160	324	207	244	125	69	8	4
<i>Lestes barbarus</i>			1	2	11	3	1	
<i>Lestes dryas</i>					3			
<i>Lestes virens</i>	3							
<i>Libellula depressa</i>				1	1			
<i>Orthetrum albistylum</i>				1	1			
<i>Orthetrum cancellatum</i>	4	2	1	15	3	2		4
<i>Platycnemis acutipennis</i>	3	5		1				
<i>Sympetrum fonscolombii</i>	1				1	1		
<i>Sympetrum meridionale</i>				1		4		
Total	192	440	434	663	291	82	18	9
<b>Richesse</b>	<b>10</b>	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>13</b>	<b>13</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>3</b>

**Végétation prairiale.** La composition spécifique des relevés de végétation du site 3 reste assez stable d'une année à l'autre et n'est pas impactée par la mise en place du contrat de marais (Figure 69).

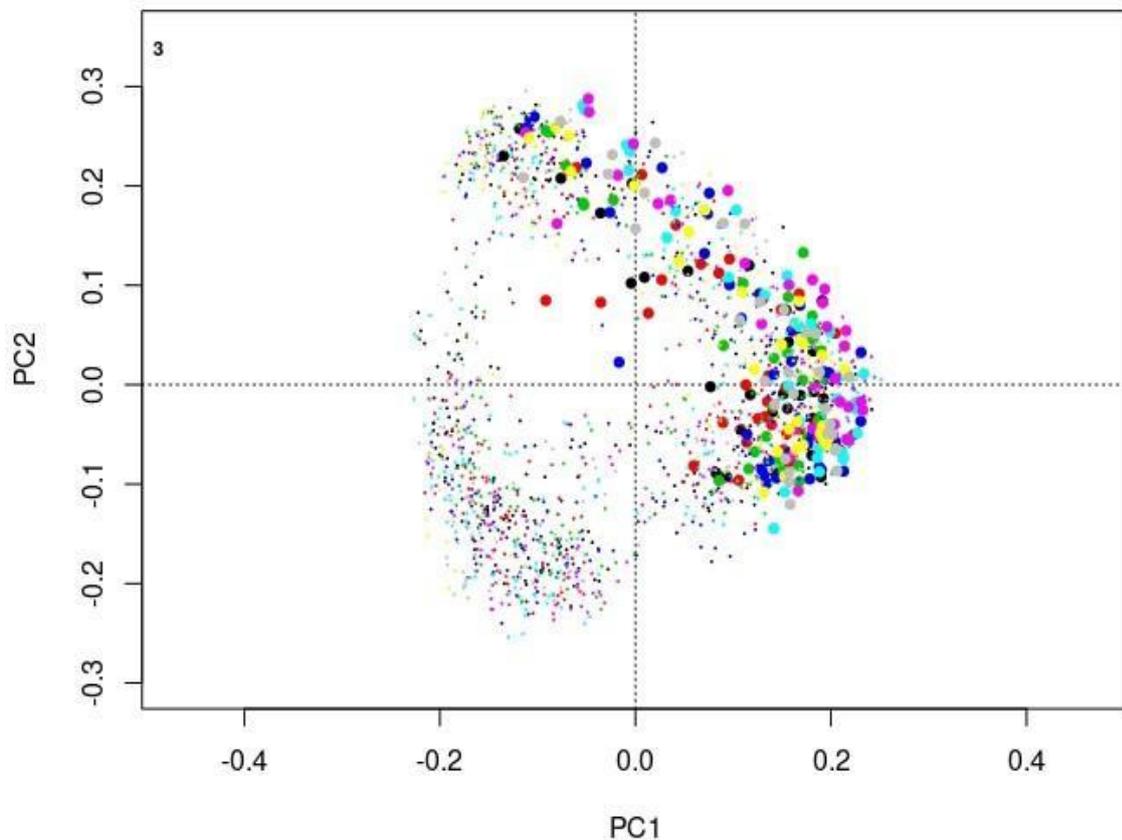


Figure 69. Positionnement des communautés végétales des prairies du site 3 (points colorés de grande taille) pour le site de Champagné sur le plan 1x2 de l'ordination. Couleurs noir, rouge, vert, bleu, cyan, turquoise, jaune, gris pour 2014 à 2021.

Les 25 espèces prairiales les plus abondantes ont été considérées pour analyser les contrastes avant/après mise en place du contrat de marais (Tableau 25). Parmi les espèces les plus hygrophiles, d'indice Ellenberg F le plus élevé, *Eleocharis palustris* et *Oenanthe fistulosa* sont présentes avec une plus grande abondance sur les stations basses. Ceci confirme leur plus longue inondabilité des stations les plus basses, qui devraient être les plus impactées par les changements de gestion de l'eau dans le canal. Pour l'instant, ces deux espèces hygrophiles ne montrent pas de changement de fréquence depuis la mise en place du contrat de marais.

**Tableau 25.** Occurrences annuelles moyennes entre 2014 (14) et 2021 (21) des espèces les plus communes des prairies du site 3 (Champagné) : les données sont présentées, d'une part pour les stations les plus hautes, moins inondées (stations à gauche) et d'autre part pour les stations les plus basses, à priori les plus longuement inondées (à droite). En gras sont indiquées les espèces les plus hygrophiles.

		Stations hautes (1, 2, 9, 10)									Stations basses (3-8)							
	F	14	15	16	17	18	19	20	21	14	15	16	17	18	19	20	21	
<i>Carex divisa</i>	7	6,8	5,0	7,9	7,6	13,6	13,5	14,9	13,6	10,8	13,9	12,5	12,5	11,0	12,5	14,7	12,1	
<i>Alopecurus bulbosus</i>	7	9,8	8,4	10,4	13,0	9,6	10,6	10,0	10,3	7,7	8,3	9,3	9,4	13,7	14,5	12,3	13,3	
<i>Elytrigia repens</i>	5	0,0	0,3	7,0	9,2	13,0	13,3	12,7	10,7	9,5	4,7	8,4	12,5	11,0	12,9	7,8	9,8	
<i>Lolium perenne</i>	5	10,8	14,1	18,5	15,7	5,7	7,0	7,8	8,3	1,5	5,5	7,1	7,4	14,6	13,7	16,8	13,6	
<i>Agrostis stolonifera</i>	6	0,1	6,0	3,9	5,3	9,2	7,9	15,0	9,7	2,6	6,2	7,5	9,6	6,2	2,4	11,7	8,8	
<i>Poa trivialis</i>	6	7,0	12,5	8,2	11,5	3,5	2,5	3,9	5,8	2,7	5,1	4,4	4,5	6,2	7,8	10,4	10,6	
<i>Juncus gerardi</i>	7	0,1	0,6	1,8	1,3	8,0	6,0	6,4	6,1	2,7	5,7	5,6	7,1	1,8	1,3	1,8	2,0	
<i>Bromus racemosus</i>	6	0,6	0,6	0,2	2,7	8,0	7,9	8,3	4,2	1,6	2,8	6,4	8,6	4,3	6,9	9,5	9,9	
<i>Ranunculus sardous</i>	7	3,4	4,4	2,1	0,9	5,4	8,7	5,1	4,9	1,5	4,0	2,9	4,7	2,6	6,8	3,5	7,5	
<i>Trifolium squamosum</i>	6	1,8	1,6	3,9	1,5	5,7	6,4	6,5	3,4	2,0	2,7	5,3	4,6	2,3	5,0	4,6	6,3	
<i>Alopecurus geniculatus</i>	7	3,9	2,0	0,1	2,5	3,9	4,0	2,9	5,2	3,3	1,1	3,0	2,6	2,5	1,8	3,8	7,3	
<i>Hordeum secalinum</i>	6	0,5	0,0	2,4	0,7	4,2	0,4	10,9	7,0	0,0	1,1	0,1	0,7	11,5	4,8	12,8	2,1	
<i>Gaudinia fragilis</i>	5	2,1	2,6	2,6	2,0	3,9	2,7	4,7	5,0	1,6	3,2	1,8	4,9	1,8	2,2	2,0	2,3	
<i>Hordeum geniculatum</i>	6	0,8	0,2	0,0	4,2	4,8	2,3	4,5	3,8	2,0	2,2	1,7	1,5	2,4	0,4	3,9	2,2	
<b><i>Trifolium michelianum</i></b>	8	<b>0,1</b>	<b>0,5</b>	<b>1,1</b>	<b>0,0</b>	<b>1,8</b>	<b>2,6</b>	<b>4,8</b>	<b>3,6</b>	<b>1,7</b>	<b>2,0</b>	<b>2,1</b>	<b>0,9</b>	<b>0,8</b>	<b>2,2</b>	<b>1,6</b>	<b>2,5</b>	
<b><i>Oenanthe fistulosa</i></b>	9	<b>0,1</b>	<b>0,4</b>	<b>0,3</b>	<b>0,0</b>	<b>2,7</b>	<b>3,2</b>	<b>3,3</b>	<b>1,9</b>	<b>2,8</b>	<b>2,3</b>	<b>1,8</b>	<b>2,4</b>	<b>0,3</b>	<b>1,3</b>	<b>0,5</b>	<b>0,4</b>	
<i>Trifolium resupinatum</i>	6	0,9	1,5	0,8	0,8	3,1	4,4	4,2	0,7	0,9	1,2	1,9	3,3	0,6	1,3	0,7	2,2	
<i>Cynosurus cristatus</i>	5	0,4	2,4	0,0	0,4	4,9	2,7	4,3	1,9	2,8	5,0	0,0	4,4	1,7	0,3	1,7	0,2	
<i>Holcus lanatus</i>	6	0,0	0,6	0,1	0,0	2,7	1,1	2,4	3,4	3,6	4,3	4,4	3,7	0,1	0,0	0,0	0,8	
<i>Vulpia bromoides</i>	4	1,8	0,1	0,0	0,0	1,3	3,6	4,1	4,3	1,7	2,5	0,0	0,0	0,7	2,4	0,5	4,0	
<b><i>Eleocharis palustris</i></b>	10	<b>0,0</b>	<b>0,0</b>	<b>0,0</b>	<b>0,0</b>	<b>1,9</b>	<b>2,0</b>	<b>2,4</b>	<b>1,4</b>	<b>1,5</b>	<b>0,2</b>	<b>1,6</b>	<b>1,9</b>	<b>0,0</b>	<b>0,1</b>	<b>0,0</b>	<b>0,3</b>	
<i>Poa annua</i>	5	6,0	3,6	6,0	2,8	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0	0,3	0,3	0,4	6,5	0,3	5,8	
<i>Trifolium fragiferum</i>	7	0,2	0,0	0,9	0,0	0,9	1,8	2,1	1,0	0,1	0,9	3,4	1,3	0,0	0,0	0,0	0,1	
<i>Plantago coronopus</i>	6	2,0	1,6	1,9	2,0	0,1	0,1	0,0	0,1	0,4	0,3	0,7	0,5	3,1	1,4	1,8	1,6	
<i>Trifolium ornithopodioides</i>	6	1,6	2,5	3,1	0,1	0,2	0,5	0,2	0,0	0,0	0,1	0,1	0,3	1,8	3,3	1,7	3,2	

Les espèces hygrophiles sont un peu plus fréquentes dans les stations 'basses', sans changement notable entre années. Dans le même sens, l'indicateur du caractère hygrophile des communautés locales (indice F moyen pondéré) ne change que faiblement après 2014 (Figure 70).

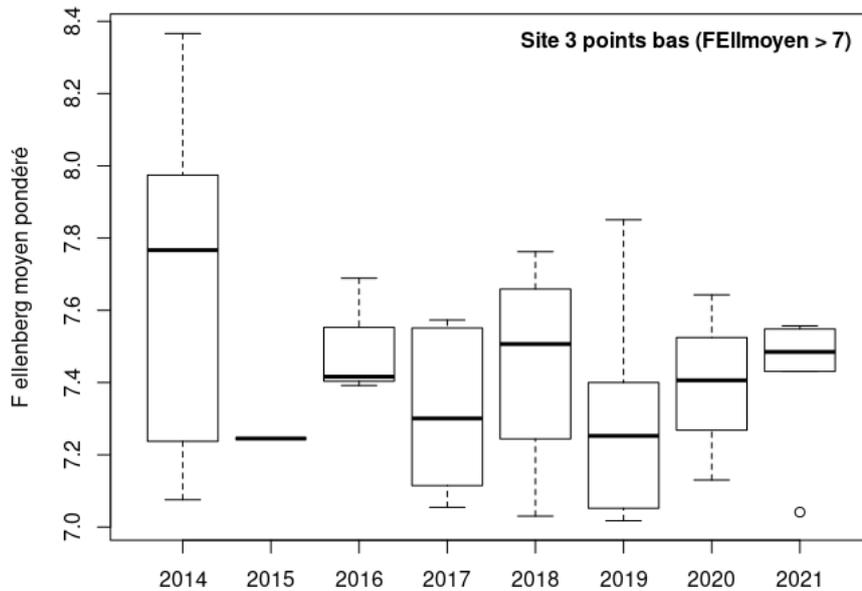


Figure 70. Variation du caractère hygrophile de la végétation des points bas du site 3 de Champagné ( $F_{moyen} > 7$ ) au cours des 8 années de suivis, valeur moyenne et écart type.

### 9.2.3 Sainte Christine

Le contrat de marais mis en place à partir de 2016 pour le site de Ste Christine consiste pour l'essentiel en l'arrêt des ré-alimentations des canaux sur la période estivale par de l'eau provenant de la Sèvre. Le régime hydrique s'est immédiatement modifié dans le sens d'une baisse des niveaux estivaux. (Figure 71).

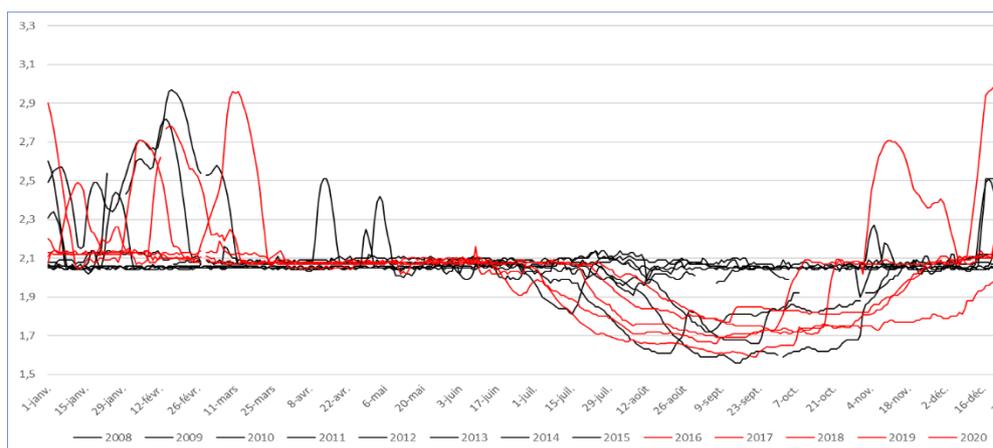


Figure 71. Niveaux d'eau des canaux gérés sur le site 7 (Sainte Christine) avant le contrat de marais (noir) et après le contrat de marais (rouge).

L'arrêt de la ré-alimentation estivale en eau se traduit par un léger changement de régime hydrique dans les prairies : tendance à la diminution du stress anoxique (Figure 72, à gauche), lié à la saturation en eau du sol. L'intensité du stress hydrique augmente après 2016 puis diminue à nouveau sur la période 2018-2021 pour revenir à des valeurs à peine plus fortes que celles de 2016 (figure 72, à droite).

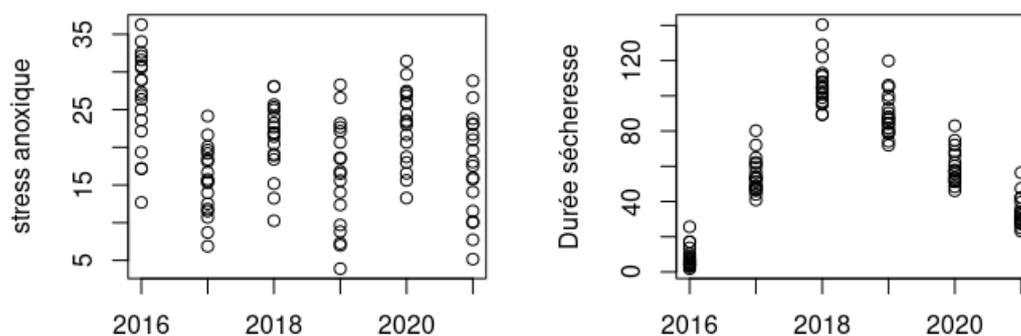


Figure 72. Evolution du régime hydrique pour tous les relevés des prairies du site 7 apprécié par l'intensité du stress anoxique qui approche la durée pendant laquelle le sol est engorgé d'eau.

**Végétation des canaux.** Entre 2014 et 2016, la végétation des canaux est plutôt riche en espèces, avec le 3ème rang pour la richesse cumulée, 5ème en richesse moyenne annuelle de l'ensemble des sites. Par contre, le couvert en végétation est très faible comme dans tous les autres sites. Une espèce hydrophyte flottante, *Callitriche obtusangula*, et deux lentilles d'eau, sont régulièrement présentes. Le couvert est dominé par des héliophytes avec surtout deux carex, *C. elata* et *C. riparia*, ainsi que le roseau *Phragmites australis*.

**Odonates.** Il s'agit du site le plus pauvre en odonates, tant sur le plan de la richesse spécifique qu'en termes d'effectifs. Les deux espèces qui dominent sont *I. elegans* et *Platycnemis pennipes* (Tableau 26).

Tableau 26. Évolution des effectifs d'odonates sur les 2 stations du site de Sainte Christine (#7) entre 2014 et 2021

	2014		2015		2016		2017		2018		2019		2020		2021	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Anax imperator</i>						1						1			1	
<i>Calopteryx splendens</i>						1										
<i>Calopteryx virgo</i>				1												
<i>Chalcolestes viridis</i>	1															
<i>Coenagrion puella</i>	10	2				4										
<i>Crocothemis erythraea</i>											2					
<i>Ischnura elegans</i>	5	1	2		4	6			2	1	6	1	13	5	7	2
<i>Ischnura pumilio</i>						1		2			4					
<i>Lestes barbarus</i>										1						
<i>Libellula depressa</i>				2	1		2	1								
<i>Orthetrum albistylum</i>				2		1				1					1	
<i>Orthetrum cancellatum</i>	2		3	2		1										
<i>Platycnemis pennipes</i>	14	7	4	14	14	31	2	10	1		1		2	3		
<i>Sympecma fusca</i>		2	1	2	1											
<i>Sympetrum sanguineum</i>	3	1		1	6											
Total	35	13	10	24	31	41	4	13	3	3	13	2	15	10	7	2
Richesse	6	5	4	7	7	6	2	3	2	3	4	2	2	4	1	1

**Végétation prairiale.** La richesse spécifique est moyenne par rapport aux autres sites, et stable. Les espèces dominantes ont des niveaux d'occurrence stables : *Agrostis stolonifera* > *Carex hirta* > *C. cuprina* > *Poa trivialis* > *Eleocharis palustris* pour les premières années. L'ordination montre des communautés végétales qui couvrent toute la gamme rencontrée en Venise verte (partie gauche du nuage de points). Elles sont néanmoins plutôt positionnées vers le pôle mésophile, avec une gamme plus réduite en ce qui concerne la végétation de type hygrophile (Figure 73).

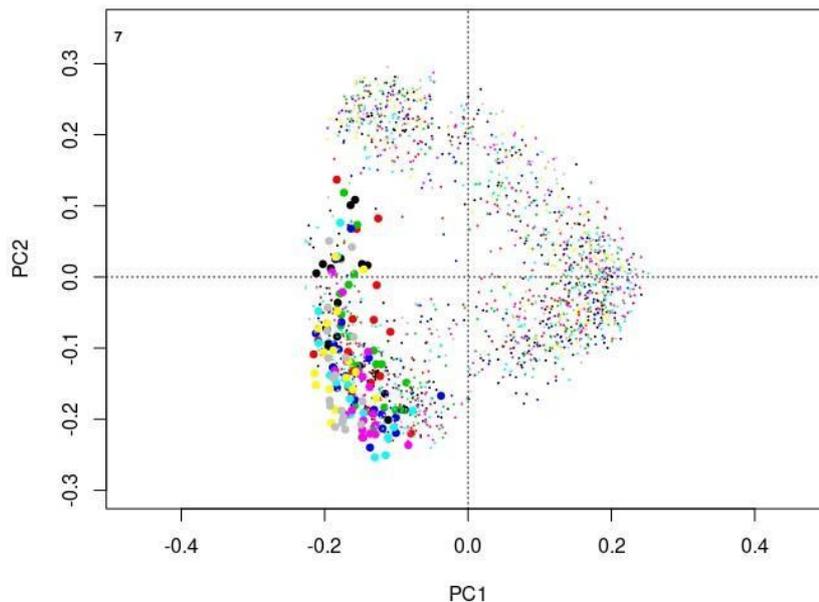
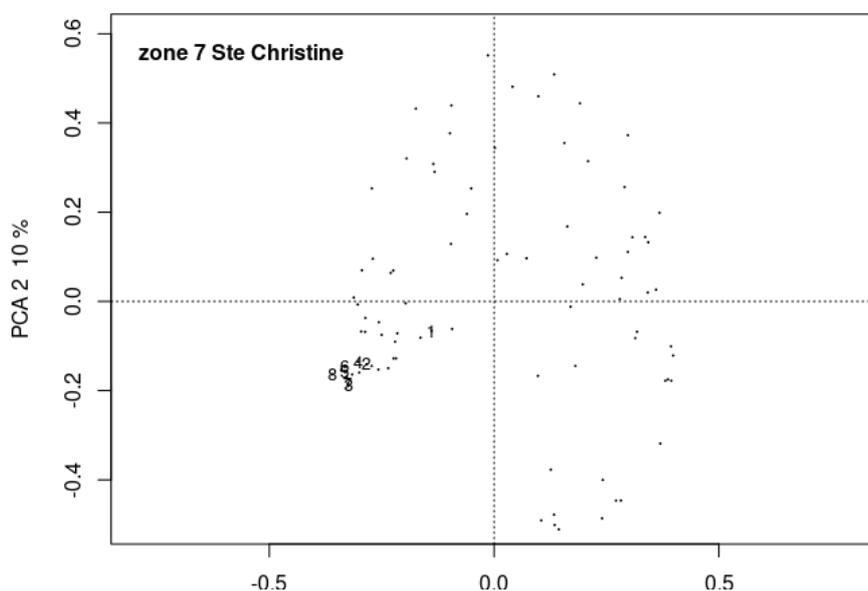


Figure 73. Positionnement des communautés du site 7 de Ste Christine pour toutes les années de suivi, sur le plan 1x2 de l'ordination. Couleurs noir, rouge, vert, bleu, cyan, turquoise, jaune, gris pour 2014 à 2021.

Les effets éventuels postérieurs à la mise en place du contrat de marais sur la biodiversité sont les suivants.

**Végétation des canaux.** La richesse fluctue autour de sa moyenne entre 2014 et 2018 et diminue fortement en 2020, avec seulement 4 espèces recensées. La richesse spécifique redevient plus forte (avec 10 espèces) en 2021. On note la disparition totale des hydrophytes fixées à partir de 2017 (4 espèces avec des couverts très faibles), puis des hydrophytes flottantes après 2019. La communauté végétale est alors totalement composée d'hélophytes *Carex elata* > *Phragmites australis*. Le changement est peu décelable sur les ordinations en raison du très faible couvert des hydrophytes avant 2016 (Figure 74). Le couvert total reste toujours faible. Il fluctue entre 1.5 % (2016) et 12% (2018) mais sans tendance nette. Le couvert total en 2021 (9,7%) est supérieur à celui de 2014 (8,1%).

Figure 74. Positionnement des communautés de végétation aquatique du site 7 par rapport à tous les sites suivis pendant 8 ans. « 1 » est l'année 2014 et « 8 » 2021.



**Odonates.** Dans ce site 7, on constate une grande variabilité de composition spécifique entre les différentes années d'échantillonnage : les espèces observées sur le secteur de Sainte-Christine sont en effet très différentes d'une année sur l'autre. Un changement net des communautés dans les 2 stations est observé autour de 2017. Il est marqué en particulier par la quasi-disparition de *P. pennipes* (Tableau 26). Ce changement est synchrone avec la modification du régime hydrique.

**Végétation prairiale.** Les communautés les plus hygrophiles sont observées lors des quatre premières années. En 2020 et 2021, les relevés les plus hygrophiles sont plus bas sur le nuage de points indiquant une légère tendance à un décalage vers le mésophile. Cette tendance est confirmée par la disparition des groupements les plus hygrophiles à partir de 2018, et par la diminution du nombre de communautés locales qui présentent un indice d'hygrophilie (F Ellenberg) supérieur à 7 (Figure 66).

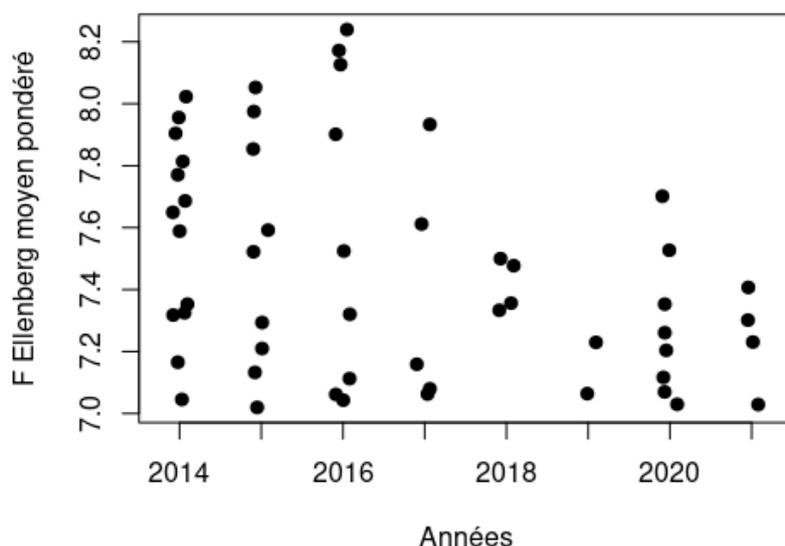


Figure 75. Evolution du caractère hygrophile de la végétation des points bas du site 7 Ste Christine ( $F$  moyen > 7). Chaque point est une communauté homogène.

#### 9.2.4 Site de Nalliers

Le contrat de marais dans ce site vise à augmenter la durée d'inondation sur certaines baisses de la prairie communale. Ce changement de régime hydrique est obtenu par la mise en place de batardeaux sur les exutoires des baisses qui maintiennent l'eau pluviale sur la prairie jusqu'à une cote haute hivernale, puis à une cote plus réduite au printemps jusqu'à assèchement estival. Les batardeaux ont été mis en place sur 4 dépressions ou baisses différentes en 2014 en raison des déconnexions entre baisses, ils sont pleinement efficaces à partir de 2016 (Figure 76).

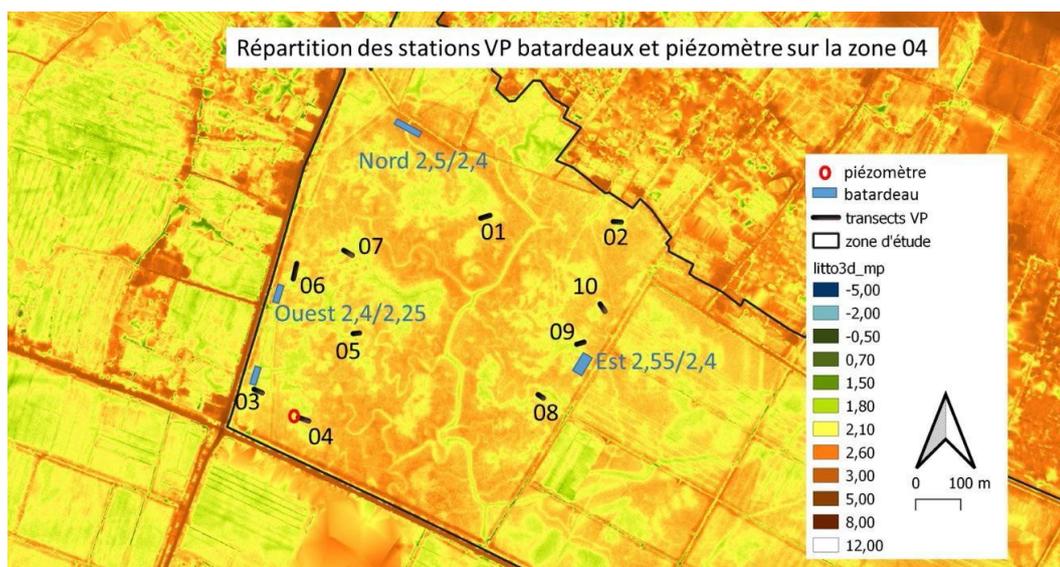


Figure 76. Cartographie des stations de végétation prairiale, des baisses aménagées et des cotes de gestion (en bleu en mNGF hiver/printemps) sur le site 04.

L'état de la biodiversité par groupe biologique est le suivant :

**Odonates.** Dans le site 4, les ouvrages de retenue d'eau sont proches des deux stations odonates. Le site a une richesse en odonates qui est faible pour chaque station, mais moyenne en cumulant les données des deux stations, avec 19 espèces au total. L'effectif total est fluctuant et stable, sans tendance au cours du temps. *I. elegans* est l'espèce dominante, plusieurs espèces du genre *Platycnemis* sont aussi relativement abondantes.

**Végétation prairiale.** C'est un site de richesse moyenne à faible. Les relevés se séparent nettement en 2 groupes, les uns hygrophiles et les autres plutôt mésophiles (Figure 68) sans relevés intermédiaires de type méso-hygrophile.

Les changements éventuels après mise en place du contrat de marais sont :

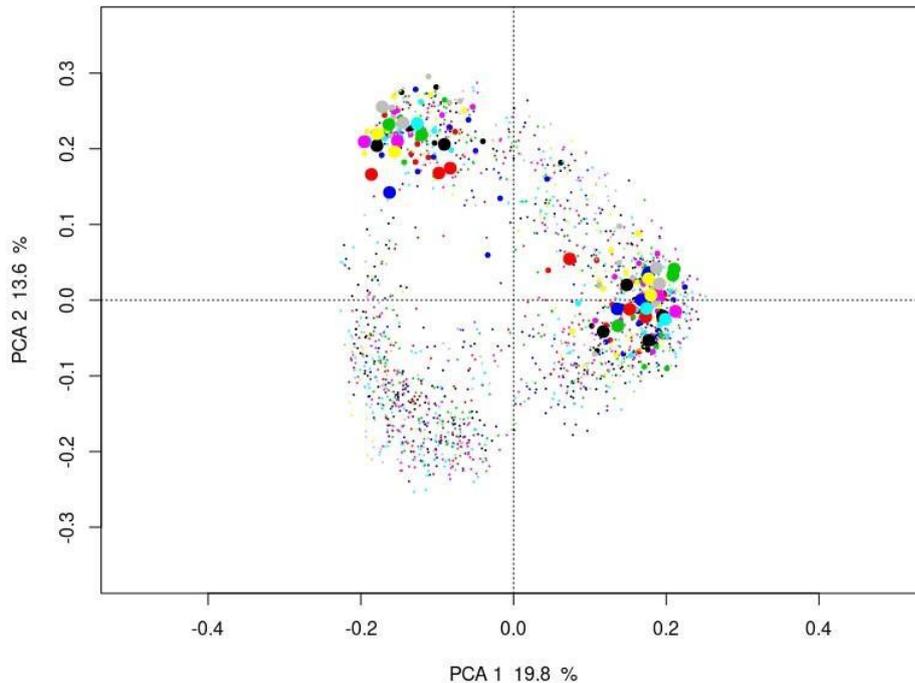
**Odonates.** Les ouvrages de retenue d'eau sont proches des deux stations odonates. L'effectif total est fluctuant mais les tendances au cours du temps sont peu nettes malgré la proximité aux ouvrages. Après la mise en place des batardeaux en 2014, une plus forte diversité en espèces est observée pendant plusieurs années. On note néanmoins une très forte baisse de la richesse spécifique comme des effectifs en 2020 et 2021, comme dans tous les sites suivis dans le marais (Tableau 27).

Tableau 27. Évolution des effectifs d'odonates du site 4

	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021
<i>Aeshna affinis</i>				1		1	2	
<i>Anax imperator</i>	1				3		1	1
<i>Calopteryx splendens</i>		1		4		3		
<i>Chalcolestes viridis</i>				1				
<i>Coenagrion puella</i>	4	5	2	20	2	20	3	
<i>Coenagrion scitulum</i>		17	4	12	9	15	1	
<i>Crocothemis erythraea</i>		1						
<i>Erythromma lindenii</i>	1	11		12	4	7		
<i>Erythromma viridulum</i>		34	16	50	7	49	2	
<i>Gomphus pulchellus</i>	1	1	1	1		5	2	
<i>Ischnura elegans</i>	150	77	86	163	108	125	67	6
<i>Lestes barbarus</i>							31	
<i>Lestes sponsa</i>		1	2	1		3		
<i>Libellula depressa</i>						1		
<i>Orthetrum cancellatum</i>			2				4	
<i>Platycnemis acutipennis</i>	84	12	14	44	7	8	22	8
<i>Platycnemis latipes</i>	3	46		1	1			2
<i>Platycnemis pennipes</i>	1	8	10	33	6	14	48	9
<i>Sympetrum fonscolombii</i>							5	
<i>Sympetrum meridionale</i>			7					
<i>Sympetrum sanguineum</i>	3			4	2	2		
<i>Sympetrum striolatum</i>		1				1		
Total	248	215	144	347	149	254	188	26
Richesse	9	13	10	14	10	14	12	5

**Végétation prairiale.** On ne distingue pas d'évolution globale nette au cours du temps qu'il s'agisse des relevés mésophiles (bas du nuage, Figure 77) ou des relevés plus hygrophiles (le haut du nuage, Figure 77). Les stations 2 et 8 devraient être peu affectées par le changement de régime hydrique, contrairement aux autres stations de suivi dans cette zone. Néanmoins, la végétation prairiale des stations 2 et 8 ne diffèrent pas des autres et les points de 2019 à 2021 (rose, jaune et gris) de ces stations ne sont pas moins hygrophiles. Les données ne permettent donc pas de différencier la végétation des basses équipées de batardeaux des basses non équipées.

Dans des prairies avec des basses largement déconnectées du réseau de canaux, l'inondation est sans doute conditionnée en premier lieu par la pluviosité, et secondairement par les ouvrages. L'abondance de pluie est déterminante pour que les batardeaux jouent pleinement leur rôle pour allonger la période d'inondation des basses équipées. Des années peu pluvieuses depuis leur mise en place ont pu limiter les effets de ces aménagements. Seuls des dispositifs de suivi des niveaux d'eau en continu (piézomètres équipés de sondes) permettraient de caractériser finement et avec fiabilité le régime hydrique avant/après la mise en place de ces ouvrages.



**Figure 77.** Distribution des groupements du site 4 de Nalliers sur le plan des composantes 1 et 2 d'une ACP sur les 8 années de données. Les couleurs indiquent les années (noir, rouge, vert, bleu, turquoise, rose, jaune et gris pour 2014 à 2021). Les points les plus fins sont les 11 sites.

*Les points moyens sont les stations de Nalliers dans des baisses équipées de batardeaux, et les plus gros les stations 2 et 8 dans des baisses non équipées.*

#### 9.2.5 Le Poiré

L'augmentation locale de l'inondation est recherchée par des batardeaux mis en place sur 3 baisses entre 2014 et 2016. Seules les stations de végétation prairiale 7, 9 et 10 de ce site intègrent des baisses équipées de batardeaux et pourraient donc être inondées plus longtemps. Il s'agit néanmoins d'une zone à topographie complexe avec des batardeaux peu étanches. Des observations de terrain (mesures fines du plan d'eau à une date au GPS différentiel) suggèrent une importante connectivité entre stations.

L'état de la biodiversité est :

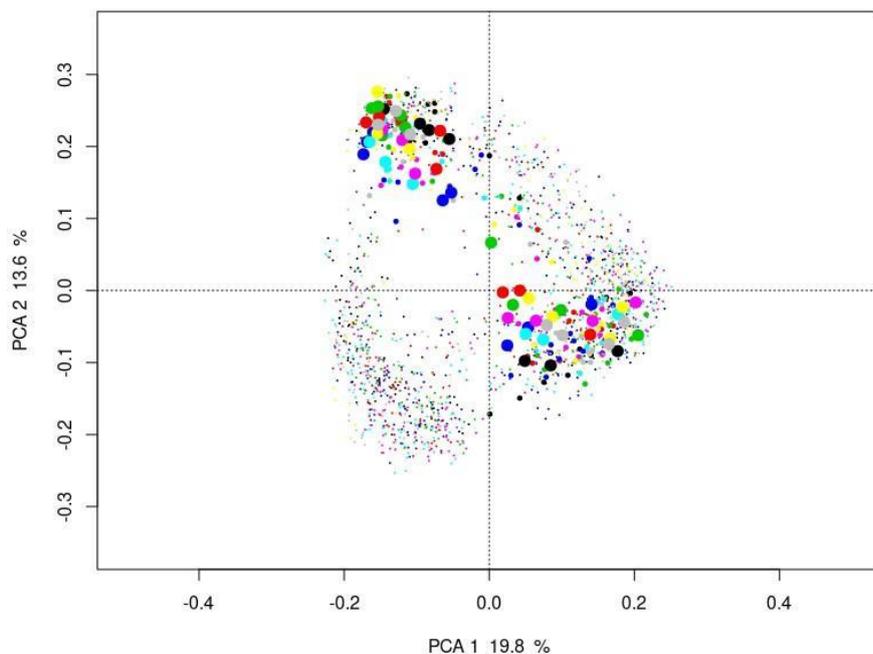
**Odonates.** La richesse en moyenne, assez élevée en moyenne annuelle avec des effectifs relativement élevés également.

**Végétation prairiale.** les relevés sont bien séparés en 2 ensembles correspondant aux points hauts et bas des baisses, avec des relevés intermédiaires sur les pentes (Figure 78).

*Les effets observés après mise en place du contrat de marais :*

**Odonates.** Aucune des 2 stations n'est proche d'ouvrages de retenue d'eau et aucun changement n'est observé.

**Végétation prairiale.** Les stations de végétation prairiale les plus proches des ouvrages sont les 7, 9 et 10. L'observation détaillée de l'ordination ne montre aucune tendance de changement (Figure 69).



*Figure 78. Distribution des groupements du site 4 de Nalliers sur le plan des composantes 1 et 2 d'une ACP globale sur les 8 années de données. Les couleurs indiquent les années (noir, rouge, vert, bleu, turquoise, rose, jaune et gris pour 2014 à 2021). Les points les plus fins sont les 11 sites. Les points moyens sont les stations du Poiré dans des baisses non équipées de*

*batardeaux, et les plus gros les stations 7, 9 et 10 dans des baisses équipées.*

De même que pour le site précédent, aucune différence n'est mise en évidence entre les baisses équipées de batardeaux et la baisse non équipée de batardeau.

### 9.3 Sites complémentaires sous contrats de marais suivis de 2020 à 2022.

#### Diagnostic de l'état initial

De nouveaux contrats de marais ont été mis en place en 2020-2021 dans des secteurs de prairies. Les nouveaux sites en contrats de marais sont au nombre de cinq, numérotés de 13 à 17 (13 Noailles, 14 La Bretonnière, 15 Saint Benoist, 16 Triaize et 17 Saint Michel).

Des inventaires floristiques ont été réalisés dans les canaux ainsi que dans les prairies suivant des protocoles similaires à ceux des suivis à long terme des 11 sites initiaux. Un protocole supplémentaire pour caractériser la ressource fourragère a également été mis en oeuvre sur certains transects prairiaux. Nous présenterons ici une brève analyse de ces données.

#### **Protocole : analyse de la qualité fourragère de la végétation prairiale**

Pour rappel, sur chaque nouveau secteur "contrat de marais" suivi sur le plan de la végétation prairiale, 3 stations sont réparties dans un lot de parcelles sélectionné par l'EPMP. L'objectif est de suivre l'ensemble de la séquence topographique (mésophile, méso-hygrophile et hygrophile) dans chaque station. Pour chaque station, un transect a été géoréférencé à l'aide d'un GPS centimétrique et est matérialisé par des bornes. Il est de longueur variable et couvre dans la mesure du possible toute la toposéquence. Chaque année du suivi, 20 quadrats de 25 cm x 25 cm sont positionnés de manière aléatoire dans chaque groupement homogène identifié. Pour chaque transect, un repérage des limites entre groupements est effectué (solution de base).

Concernant l'étude de fourrage, elle est réalisée pour une station par secteur. Des prélèvements de biomasse végétale (fourrage) sont effectués fin mars/début avril, avec 6 zones de prélèvement par station. Chaque zone de prélèvement est échantillonnée par 3 prélèvements de 20 cm x 20 cm pour analyse en laboratoire (au minimum 40 g de biomasse sèche (idéalement 100 g). Pour un secteur : 3 prélèvements x 6 zones x 1 station, soit 18 prélèvements.

Chaque prélèvement est séché à 60°C pendant 48h jusqu'à la stabilisation du poids avant pesée et analyse chimique selon les méthodes standardisées.

L'analyse fourragère comprendra la mesure des éléments suivants :

- Biomasse en matière sèche (MS)
- Teneur en matières azotées totales
- Digestibilité enzymatique (en %)
- Valeur alimentaire exprimée en UE, UF, PDI)

### 9.3.1 Végétation des canaux

Dans les canaux, les relevés sont effectués chaque année (2020, 2021 et 2022) sur les 4 sites 13-16 avec 6 stations par site (segments de canaux de 125 m de long, versus 10 stations pour les sites 1-11 lors des années 2014-2021. Pas de relevés sur le site n°17). Le reste du protocole est identique.

L'effort d'échantillonnage étant moindre (6 stations contre 10), les richesses spécifiques totales obtenues sur ces nouveaux sites ne peuvent pas être directement comparées à celles des sites 1-11. Les couverts moyens peuvent par contre être comparés, de même que les richesses moyennes par station. Enfin, les ordinations, étant largement basées sur les espèces dominantes qui sont, elles, suffisamment bien décrites par un nombre plus réduit de stations, permettent de comparer les sites.

Pour la comparaison avec les canaux des sites 1-11, nous avons repris les années 2019 à 2021 pour des calculs de richesses et de couverts moyens par station afin de comparer 3 années consécutives dans chaque cas.

Richesse spécifique : les nouveaux sites ne diffèrent pas en moyenne des 11 sites étudiés depuis 2014. Les valeurs de richesse totale et en hydrophytes se situent pour l'essentiel dans la fourchette observée dans les sites 1-11 (Tableau 28). Seul le site 16 est un peu plus riche, avec 4.2 espèces hydrophytes en moyenne par station.

Trois nouvelles espèces ont été observées dans les sites 13 (Noailles) et 14 (La Bretonnière) : *Equisetum fluviatile* (présente les 3 ans sur plusieurs stations du site 14 avec des couverts variant de 3 à 80%), *Ranunculus flammula* (présente uniquement en 2021, site 14 une présence à 62%) et l'hydrophyte fixée *Egeria densa* (présente en 2021 et 2022 sur le site 13 seulement avec des couverts atteignant 85 %, considérées comme envahissante en Vendée).

**Tableau 28.** Valeurs moyennes par station pour 3 années consécutives des richesses et des couverts de la végétation des canaux. Les sites 1-11 sont repris pour les années 2019-2021 pour servir de référence, et sites 13-16 en 2020-2022. Moy=moyenne, es= écart standard

Site	Richesse						Couvert								
	totale			hydrophytes			total			hydrophytes			h. flottantes		
	Moy.	es	max	Moy.	es	max	Moy.	es	Max	Moy.	es	max	Moy.	es	max
1	5.4	0.5	13	3.4	0.3	8	22.4	4.2	107.5	20.6	4.3	104.9	0	0	0.2
2	5.8	0.4	10	1.8	0.2	4	17.4	3.2	78.9	4.6	1	18.8	0	0	0
3	2.6	0.3	7	1.3	0.2	3	14.7	3.6	58.5	13.7	3.6	57.8	0	0	0.6
4	3.7	0.4	9	0.4	0.1	2	8.3	2.4	47.5	3.9	1.9	37.3	0	0	0
5	3.7	0.4	8	0.3	0.1	3	12.2	2.5	57.4	0	0	0	0	0	0.2
6	5.1	0.7	15	2.9	0.4	7	19.1	3.3	53.6	16.8	3.2	53.3	0.1	0	0.9
7	2.1	0.4	11	0	0	0	6.9	2	48.5	0	0	0	0	0	0
8	2.8	0.5	9	0.6	0.1	2	9.4	3.7	65.2	0.1	0	1.4	0.1	0.1	1.5
9	2.3	0.5	10	0.1	0.1	2	4	1.1	24	0.2	0.1	2.7	0	0	0
10	2.6	0.5	14	0.2	0.1	1	3.3	1	22.6	0.1	0	1.4	0	0	0.1
11	3.2	0.5	12	0.6	0.2	3	5.6	1.6	36.2	0.7	0.3	7.3	0.1	0.1	3.5
13	3.1	0.4	6	2.7	0.4	6	47.6	10.2	132	34.7	5.7	80.9	12.6	5	56.3
14	4.4	0.6	8	0.4	0.2	2	40.4	8.3	88.2	0.3	0.2	3.4	0.1	0.1	1.4
15	1.9	0.4	6	0.6	0.3	4	8	3.9	60.1	5.1	2.8	47.6	0	0	0
16	5.2	0.6	9	4.2	0.6	8	11	3	39.9	9	2.5	37.1	0.9	0.6	11

n = 30 pour 1-11 et n = 18 pour 13-16

Couverts moyens : les sites 13 (Noailles) et 14 (La Bretonnière) se différencient notablement par des couverts moyens par station plus élevés que les sites 1-11 (Tableau 29). Les deux tableaux suivants permettent de visualiser les principales espèces (ayant atteint au moins 1% de couvert moyen/station une année). Parmi les 5 espèces dominantes, 4 sont exotiques et toutes originaires du continent américain, la 5ème étant le cératophylle. La jussie (*L. peploides*), est présente chaque année essentiellement dans le site 14. L'élodée (2 espèces relativement faciles à confondre *E. canadensis* et *E. nutalii*) est présente essentiellement au site 13 et augmente nettement au cours du temps. La fougère flottante *Azolla* explose en 2022 également sur le site 13 (présente en 16 Triaize mais absente des sites 14 La Bretonnière et 15 St Benoist). Enfin *Egeria densa* est présente exclusivement sur le site 13 et augmente nettement au cours du temps (pics > 80 % en 2022). Les augmentations concomitantes de plusieurs espèces hydrophytes résultent en un doublement global du couvert entre 2020 et 2022.

**Tableau 29.** Couverts moyens des principales espèces dans les stations de suivi, a. pour les 3 ans (4 sites confondus) et b. pour les 4 sites (3 années confondus).

a. Type	Espèce	Code	2020	2021	2022	Moyenne	
Hélophyte	<i>Ludwigia peploides</i> *	LUDPEP	10.42	10.06	5.64	<b>8.71</b>	
hydrophyte fixée	<i>Elodea nuttallii</i> *	ELONUT	1.8	3.96	10.23	<b>5.33</b>	
hydrophyte fixée	<i>Ceratophyllum demersum</i>	CERDEM	3.96	1.8	5.07	<b>3.61</b>	
hydrophyte flottante	<i>Azolla filiculoides</i> *	AZOFIL	0.02	0	9.66	<b>3.23</b>	
hydrophyte fixée	<i>Egeria densa</i> *	EGEDEN	0	0.98	3.37	<b>1.45</b>	
hydrophyte fixée	<i>Myriophyllum spicatum</i>	MYRSPI	0.15	0.46	2.45	<b>1.02</b>	
Hélophyte	<i>Iris pseudacorus</i>	IRIPSE	1.4	0.53	0.62	<b>0.85</b>	
hydrophyte fixée	<i>Stuckenia pectinata</i>	STUPEC	0.43	1.17	0.56	<b>0.72</b>	
Toutes espèces			19.02	20.55	39.03	<b>26.2</b>	
b. Type	Espèce	Code	13	14	15	16	Moyenne
Hélophyte	<i>Ludwigia peploides</i>	LUDPEP	0.19	31.1	2.66	0.87	<b>8.71</b>
hydrophyte fixée	<i>Elodea nuttallii</i>	ELONUT	17.73	0	0.74	2.85	<b>5.33</b>
hydrophyte fixée	<i>Ceratophyllum demersum</i>	CERDEM	10.77	0.19	1.34	2.14	<b>3.61</b>
hydrophyte flottante	<i>Azolla filiculoides</i>	AZOFIL	12.25	0	0	0.65	<b>3.23</b>
hydrophyte fixée	<i>Egeria densa</i>	EGEDEN	5.81	0	0	0	<b>1.45</b>
hydrophyte fixée	<i>Myriophyllum spicatum</i>	MYRSPI	0	0	2.94	1.13	<b>1.02</b>
Hélophyte	<i>Iris pseudacorus</i>	IRIPSE	0	3.29	0	0.11	<b>0.85</b>
hydrophyte fixée	<i>Stuckenia pectinata</i>	STUPEC	0	0	0.05	2.84	<b>0.72</b>
Toutes espèces			47.63	38.14	8.05	10.99	<b>26.2</b>

**Communautés végétales des canaux** : les points des nouveaux sites peuvent être projetés sur l'espace des axes 1 x 2 de l'ACP des sites 1-11, permettant ainsi de les situer par rapport à cette référence. Les projections des sites sur le plan des axes 1-2 montrent que les nouveaux sont dans l'ensemble inclus dans le nuage des sites 1-11. Elles mettent en outre en évidence les variations à court terme des communautés, comme pour les sites 15 et 16.

### 9.3.2 Végétation prairiale

Les relevés portant sur la végétation prairiale ont été réalisés en 2020 et 2021 pour les 5 sites, et pour 4 en 2022 (13 à 16). Dans chaque site, trois stations de suivi ont été choisies (contre 10 dans le suivi « biodiversité »). Il en résulte une difficulté de comparaison dans la mesure où le nombre d'espèces présentes dépend beaucoup de l'effort d'échantillonnage. De même que pour la végétation aquatique, il est donc impossible de comparer directement les données de diversité (richesse spécifique) entre les données du suivi "biodiversité" et celles issues de ce suivi. Les résultats pourront en revanche être comparés entre années pour un même site et entre les sites 13 à 16.

Les caractérisations des communautés par les ordinations sont comparables entre les différents jeux de données dans la mesure où elles dépendent surtout des espèces dominantes qui elles sont correctement décrites même avec moins de points d'échantillonnage. L'examen des listes d'espèces apporte en outre des informations puisque quinze nouvelles espèces ont été ajoutées à la liste antérieure (Tableau 30). Une seule, *Cynodon dactylon*, fait partie des espèces dominantes, mais seulement dans le site 13 où elle est présente dans 50 à 100 % des quadrats. Deux nouvelles callitriches ont été observées, mais certaines identifications antérieures n'avaient été faites qu'au genre et nous ne pouvons pas exclure que ces derniers ajouts ne soient qu'une amélioration de la finesse de l'identification des espèces végétales.

*Tableau 30. Espèces ajoutées lors des inventaires des sites supplémentaires classées dans l'ordre de fréquence totale décroissante (en %).*

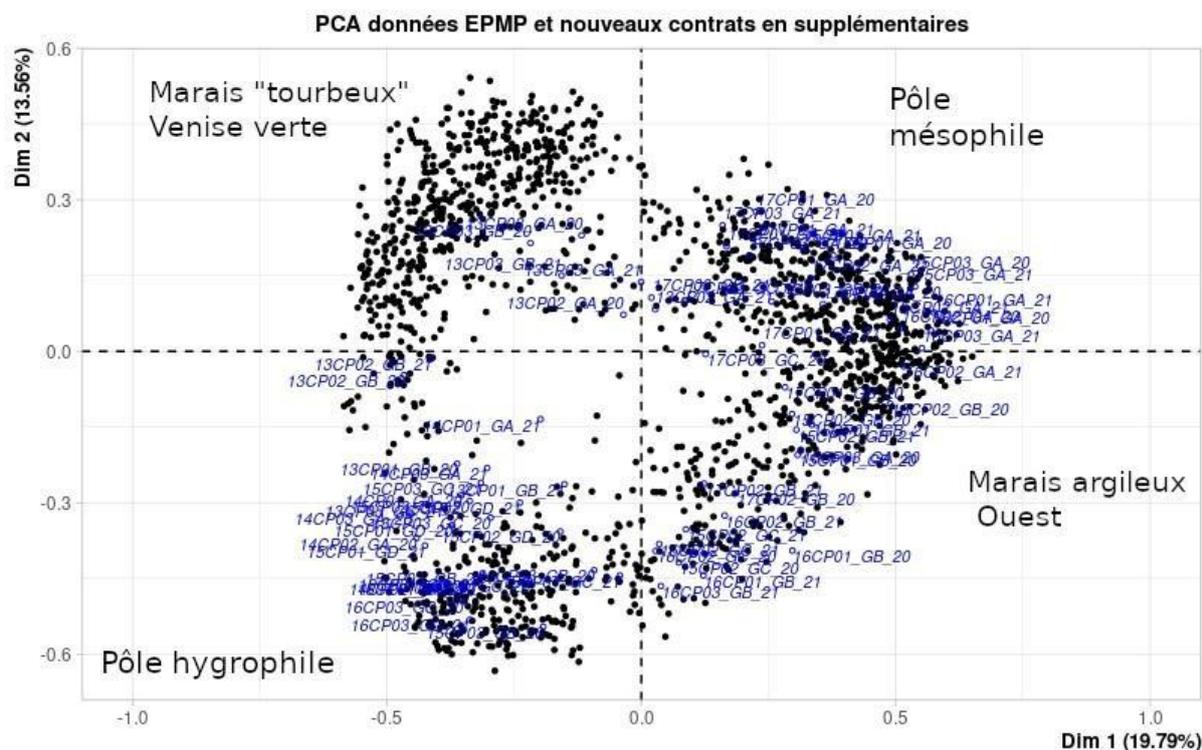
<b>Espèces Nouvelles</b>	<b>F</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>
<i>Cynodon dactylon</i>	7	30.2	0	0	0	0
<i>Potentilla argentea</i>	3	0	8.33	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	8	0	0	1.5	0	1.43
<i>Puccinellia foucaudii</i>	7	0	0	0	2.96	0
<i>Callitriche obtusangula</i>	11	0	0	0	2.22	0
<i>Galium album</i>	5	0.2	1.11	0	0	0
<i>Allium vineale</i>	5	0	0	1.09	0	0
<i>Callitriche platycarpa</i>	11	0	0	0.47	0	0
<i>Elytrigia acuta</i>	5	0	0	0.47	0	0
<i>Callitriche brutia</i>	9	0	0	0.31	0	0
<i>Myosotis scorpioides</i>	9	0	0	0.31	0	0
<i>Spergula marina</i>	8	0	0	0	0.19	0
<i>Spirodela polyrhiza</i>	11	0	0	0	0.19	0
<i>Alisma lanceolatum</i>	10	0	0	0.16	0	0
<i>Lythrum tribracteatum</i>	8	0	0	0.16	0	0

Les espèces dominantes sont globalement les mêmes qu'avant le contrat de marais, avec quelques différences dans les ordres d'abondance (Tableau 31). *Agrostis stolonifera* reste l'espèce la plus commune comme pour les 11 autres sites. *Lolium perenne* est nettement moins abondante ainsi que *Ranunculus repens*. *Glyceria fluitans* par contre est plus abondante en moyenne dans les nouveaux sites (15 vs 10%). Certaines des espèces dominantes discriminent clairement les nouveaux sites entre eux (ex. *Juncus gerardi* et *Carex divisa* qui séparent 13-14 de 15-17). Ces espèces contribuent à discriminer les sites et les relevés dans les ordinations.

L'analyse en composante principale (ACP non normée) donne aux espèces un poids qui dépend de leur abondance ou fréquence. La projection des nouveaux sites de suivi sur le nuage de points des données antérieures (sites 1-11 de 2014 à 2021) montre qu'une grande partie des communautés échantillonnées sur les sites 13-17 sont semblables aux prairies de la partie ouest du marais (partie inférieure droite du nuage sur la Figure 79), avec des contrastes nets d'hygrophilie entre les points-relevés du bas de l'ACP vers le haut. Néanmoins, un certain nombre de relevés correspondent à des communautés distinctes.

**Tableau 31.** Espèces dominantes (> 15 % de fréquence moyenne pour les sites 1-11 et le cumul des années 2014-2021) et leurs fréquences sur les nouveaux sites (13-17 et moyenne sur 2020-2022). En couleurs les espèces qui distinguent nettement 13-14 de 15-17, et en gras les spécificités du site 17.

Espèces dominantes	F	1 à 11	13	14	15	16	17	Moyenne
<i>Agrostis stolonifera</i>	6	62.94	72.86	93.33	46.88	53.89	48.93	63.18
<i>Lolium perenne</i>	5	38.78	34.52	0	19.22	8.89	6.07	13.74
<i>Poa trivialis</i>	6	33.22	48.33	1.67	14.22	8.7	<b>52.5</b>	25.08
<i>Carex divisa</i>	7	31.7	0	0	28.91	53.89	<b>69.64</b>	30.49
<i>Alopecurus bulbosus</i>	7	29.45	4.29	8.89	20.63	40.37	16.07	18.05
<i>Elytrigia repens</i>	5	25.53	0.48	0.56	6.41	12.96	<b>68.21</b>	17.72
<i>Trifolium fragiferum</i>	7	23.56	19.76	10	11.72	5.56	5.71	10.55
<i>Hordeum secalinum</i>	6	19.42	13.33	0	7.03	13.89	<b>53.93</b>	17.64
<i>Ranunculus sardous</i>	7	18.74	28.33	28.33	27.97	13.15	30.71	25.7
<i>Juncus gerardi</i>	7	17.7	0	0	24.22	34.26	1.43	11.98
<i>Ranunculus repens</i>	7	17.41	7.14	13.33	0	0	0	4.1
<i>Eleocharis palustris</i>	10	16.91	4.52	25	44.06	22.78	0	19.27
<i>Oenanthe fistulosa</i>	9	16.11	1.91	41.67	13.13	29.44	11.07	19.44



**Figure 79.** Ordination (analyse en composantes principales) des communautés de 11 sites pendant 8 ans de suivi (points noirs) sur laquelle ont été projetés les relevés des nouveaux contrats de marais numérotés comme suit « siteCP#transect\_relevé\_année ».

Les comparaisons des indices d'hygrophilie moyens pondérés des communautés permettent aussi une comparaison globale entre les sites 1-11 et les nouveaux sites (Figure 80).

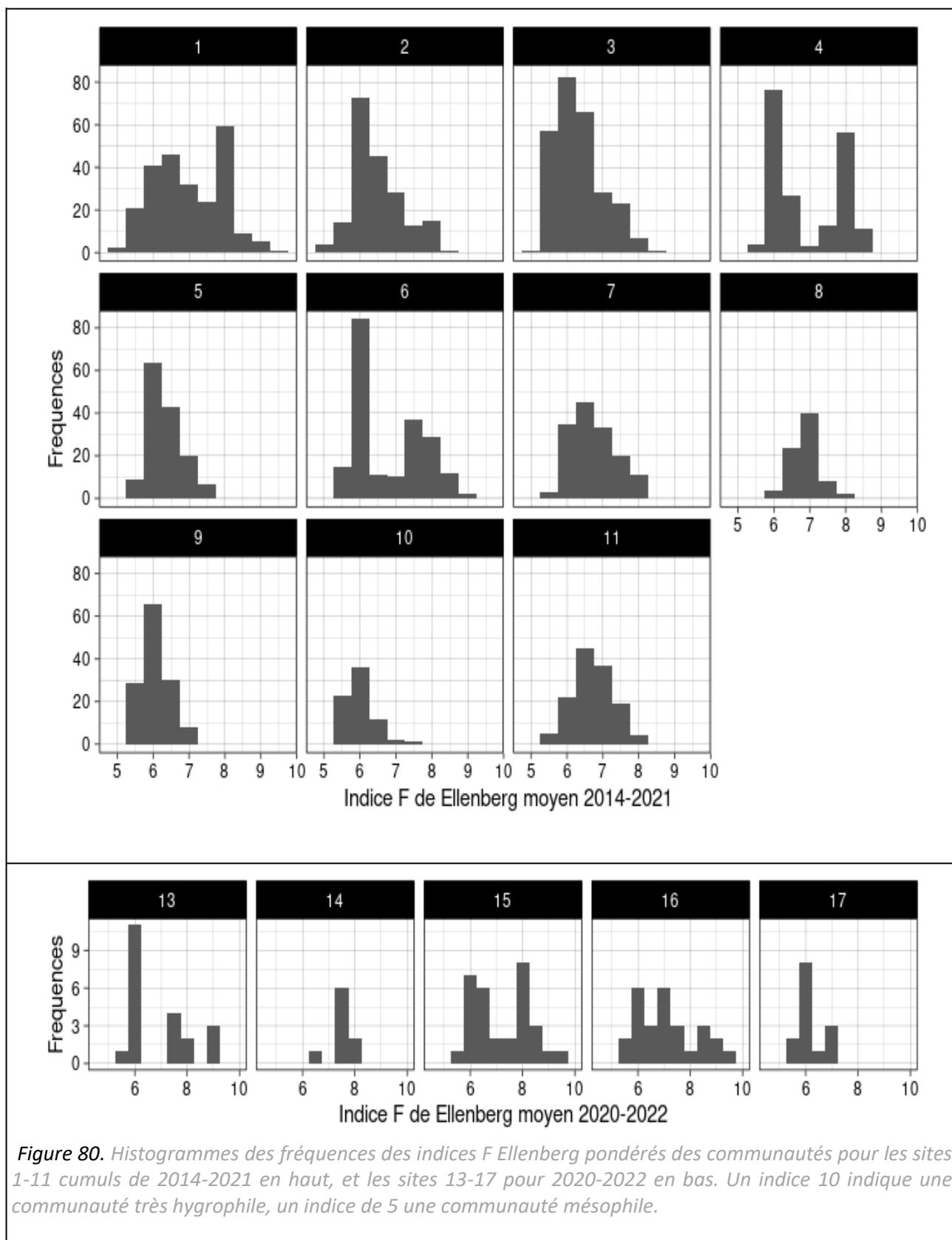


Figure 80. Histogrammes des fréquences des indices F Ellenberg pondérés des communautés pour les sites 1-11 cumulés de 2014-2021 en haut, et les sites 13-17 pour 2020-2022 en bas. Un indice 10 indique une communauté très hygrophile, un indice de 5 une communauté mésophile.

Dans la suite, les sites 13-17 seront projetés site par site de façon à analyser de façon plus fine les communautés végétales.

### **Site 13 (Noailles) et site 14 (La Bretonnière)**

Ces deux sites présentent des communautés particulières par rapport à l'ensemble 1-11. Le gradient d'hygrophilie est très limité sur le site 14.

Les communautés du site 13 (Figure 81) sont déjà représentées dans l'ensemble 1-11 mais rares. Pour les relevés mésophiles (haut du nuage de point) comme pour les relevés hygrophiles (bas du nuage), le site 13 s'inscrit de façon intermédiaire entre les ensembles du marais argileux et du marais tourbeux de la Venise verte.

Parmi les espèces dominantes, les deux sites sont en particulier caractérisés par l'absence totale de *J. gerardi* et *C. divisa*, deux espèces tolérantes au sel et caractéristiques des sites 1-6 du marais argileux. *Elytrigia repens* y est également très rare. *Ranunculus flammula* est relativement abondante dans les 2 sites alors qu'elle était quasiment absente de l'ensemble 1-11.

Contrastes entre ces deux sites :

Site 13 : Le site 13 présente à la fois des communautés hygrophiles et une zone plus mésophile. *Trifolium repens* et *Carex hirta* sont présents (absents de 14). *Cynodon dactylon*, 4ème espèce la plus abondante du site 13 était absente auparavant des sites 1-11 et est absente du site 14.

Site 14 (Figure 82) : il présente une végétation prairiale totalement hygrophile, avec tous les relevés situés dans la partie en bas à gauche du graphique d'ordination. On note l'absence de certaines espèces mésophiles importantes comme *Lolium perenne*, *Trifolium repens*, *Hordeum secalinum*, la rareté de *Poa trivialis*, et une dominante d'espèces hygrophiles.

*Oenanthe fistulosa*, la seconde espèce la plus abondante du site 14, est quasi absente du site 13. *Phalaris arundinacea* est la 4ème espèce du site 14 alors qu'elle est rare dans les sites 1-11 et absente dans le site 13. *Potentilla argentea* est relativement abondante dans le site 14, tandis qu'elle est absente du cortège des sites 1-11 ainsi que dans le site 13.

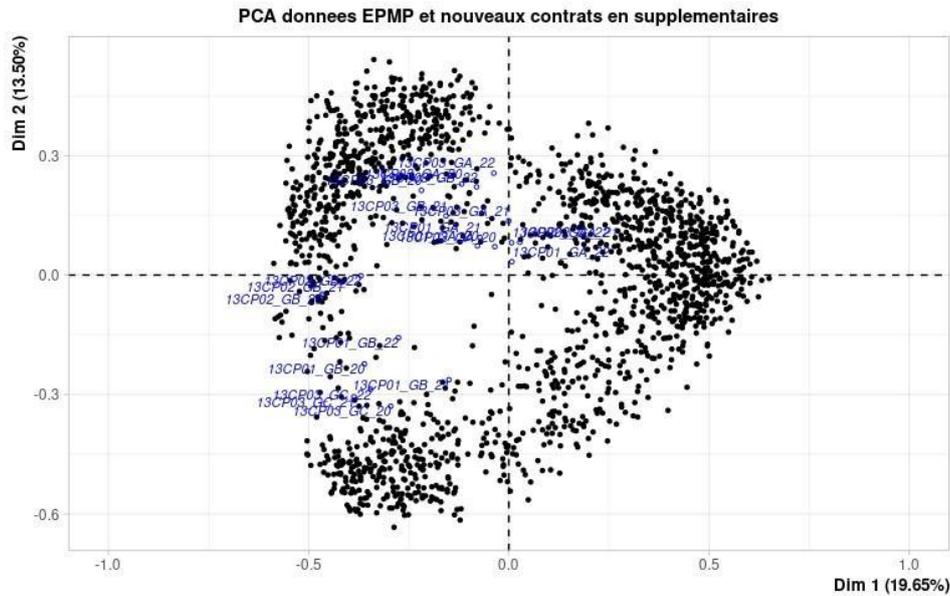


Figure 81. Ordination (ACP) des communautés de 11 sites pendant 8 ans de suivi (points noirs) sur laquelle ont été projetés les relevés du site 13 Noailles numérotés comme suit «siteCP#transect\_relevé\_année» (points bleus).

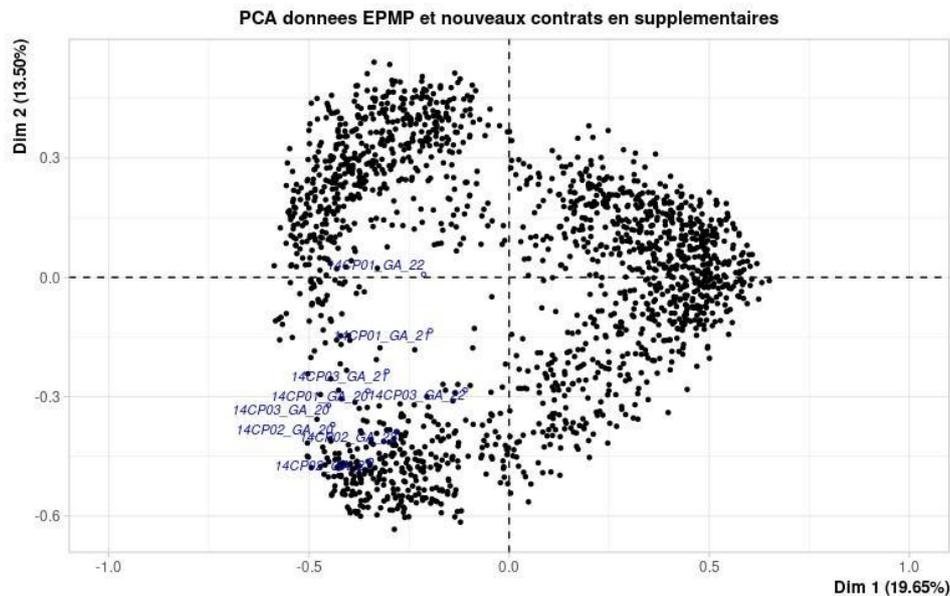


Figure 82. Ordination des communautés de 11 sites pendant 8 ans de suivi (points noirs) sur laquelle ont été projetés les relevés du site 14 La Bretonnière numérotés comme suit « siteCP#transect\_relevé\_année » (points bleus).

### Site 15 (Saint Benoist) et site 16 (Triaize)

Les sites 15 (Saint Benoist) et 16 (Triaize) présentent une végétation prairiale très proche des communautés recensées dans les 11 sites de suivi « Biodiversité » entre 2014 et 2021 (Figure 83). Ils présentent tous deux le net gradient allant de l'hygrophile au mésophile avec les communautés intermédiaires sub-halophiles à *Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus*, *Carex divisa* qui sont également dans de nombreuses prairies du marais argileux de l'Ouest.

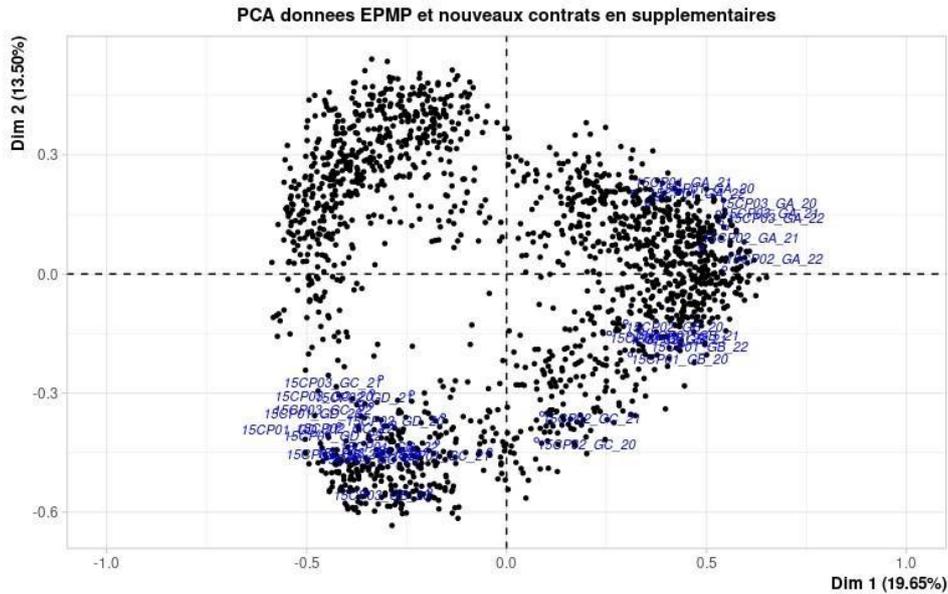


Figure 83. Ordinations (analyse en composantes principales) des communautés de 11 sites pendant 8 ans de suivi (points noirs) sur laquelle ont été projetés les relevés des sites 15 St Benoist (en haut) et 16 Triaize (en bas) numérotés comme suit « siteCP#transect\_relevé\_année » (points bleus).

#### Site 17 (Saint Michel)

Le site 17 (St Michel) est original et ne présente que la moitié la plus mésophile du gradient (voir Figure 84). Les quatre espèces dominantes (fréquence > 50%) ne sont pas les mêmes que pour la moyenne des sites 1-11. *Elytrigia repens* et *Hordeum secalinum* en particulier y sont plus fortement dominantes. En outre *Schedonorus arundinaceus*, *Atriplex prostrata* et *Festuca rubra* y sont fortement représentées.

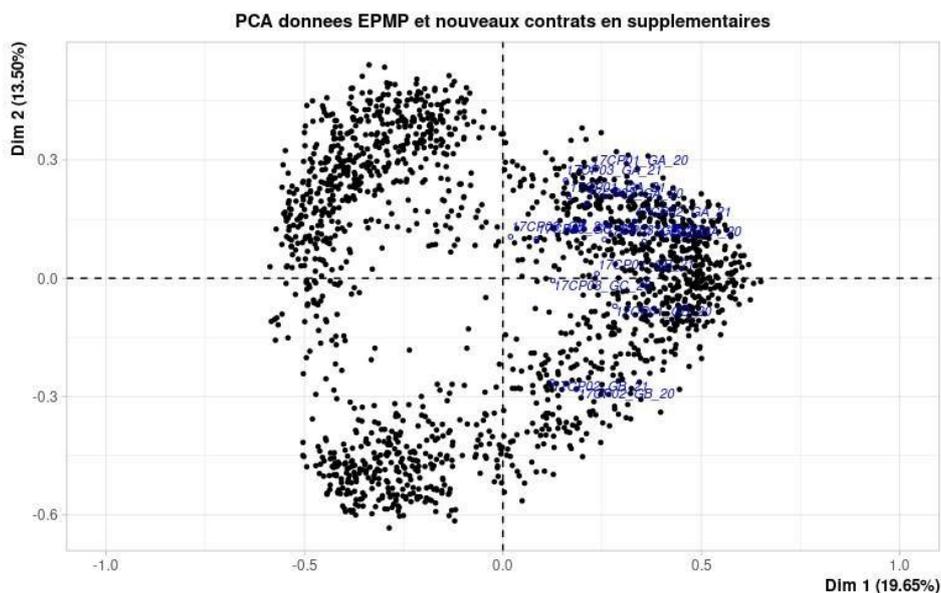
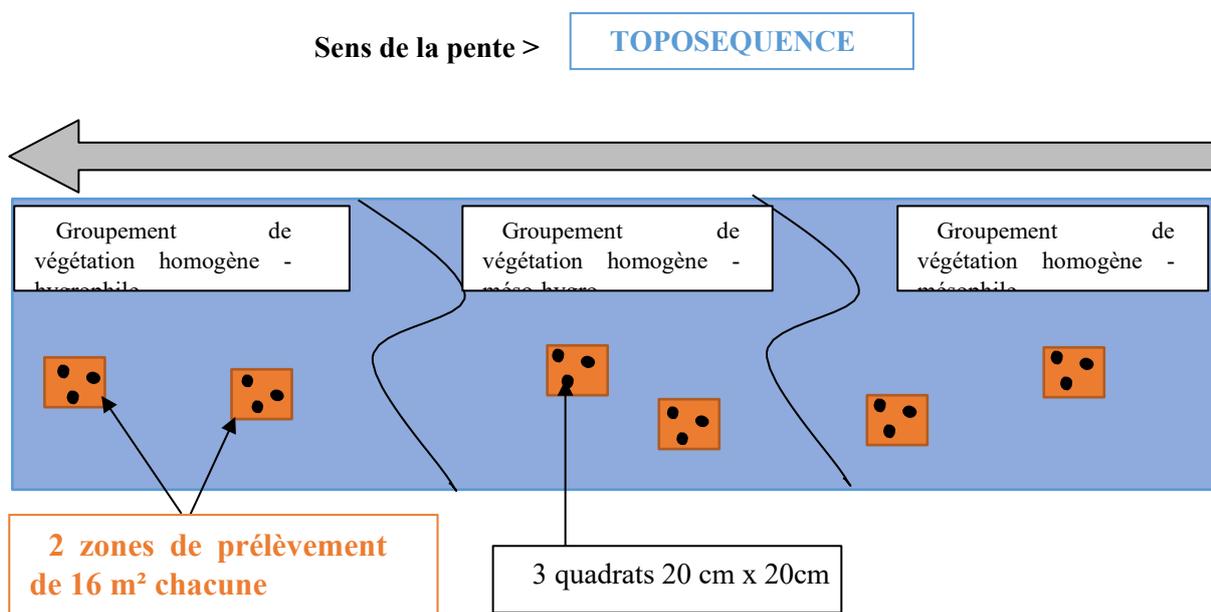


Figure 84. Ordination (analyse en composantes principales) des communautés de 11 sites pendant 8 ans de suivi (points noirs) sur laquelle ont été projetés les relevés du site 17 St Michel numérotés comme suit « siteCP#transect\_relevé\_année » (points bleus).

## 9.4 Valeurs fourragères de la végétation prairiale dans cinq sites (sites 13 à 17)

L'échantillonnage de la valeur fourragère des prairies dépend du nombre de communautés végétales (ou groupements) présentes puisque Les analyses sont réalisées par groupement de végétation homogène (voir Figure ci-dessous). Chaque prélèvement (idéalement au minimum 100 g) récolté à la cisaille est pesé, ensaché, puis transmis à un laboratoire pour analyse chimique. Le tableau ci-dessous précise l'effort d'échantillonnage et la figure en dessous la stratégie de la collecte des échantillons de biomasse. Dans les figures, les groupements sont désignés par des lettres avec A, pour mésophile, B pour méso- hygrophile et C pour hygrophile. Exception : sur le site 14, seule la communauté hygrophile a été considérée par l'opérateur de terrain, et il s'agit de végétation hygrophile.

Sites	Stations	Groupements homogènes	nombre de prélèvements de biomasse pour analyse fourragère
13	03	03_GA	6
	03	03_GB	6
	03	03_GC	6
14	01	01_GA	6
	02	02_GA	12
15	01	01_GA	6
	01	01_GB	6
	01	01_GC	6
16	01	01_GA	6
	01	01_GB	6
	01	01_GC	6
17	01	01_GA	6
	01	01_GB	12



## 9.5 Analyse des données de valeur fourragères dans les sites soumis à contrat de marais

L'analyse des données fourragères peut être exprimée pour différents paramètres, telle la teneur en azote totale (Figure 85) ou la digestibilité (Figure 86). La digestibilité est la donnée la plus intégrative. Les mesures réalisées montrent plusieurs effets significatifs : un effet du site, de l'année et du groupement, ainsi que plusieurs effets d'interaction. L'absence de données relatives au régime hydrique ne permet pas d'analyser ces données en fonction de la durée d'inondation ou d'anoxie du sol. Lorsque cette information est approchée par le coefficient d'affinité de la végétation pour l'humidité édaphique (CWMF), aucune relation significative n'est trouvée (Figure 86).

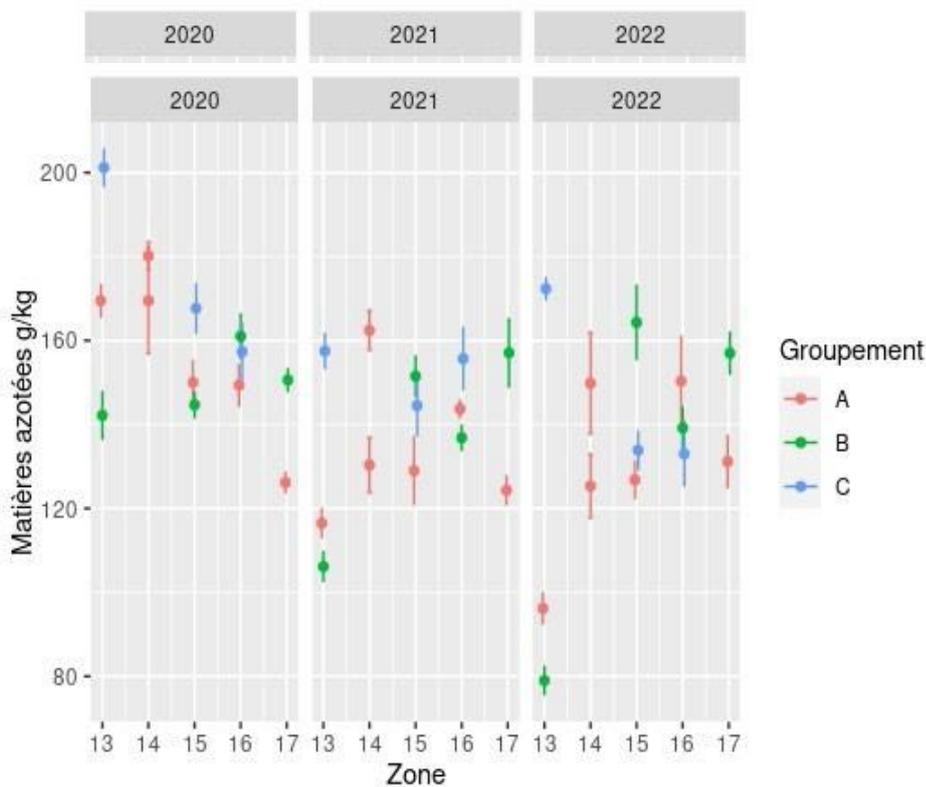


Figure 85. Teneurs en matières azotées totales de la végétation. Chaque point est la moyenne de 6 prélèvements (ou de 12 sur un des points 14 et 17).

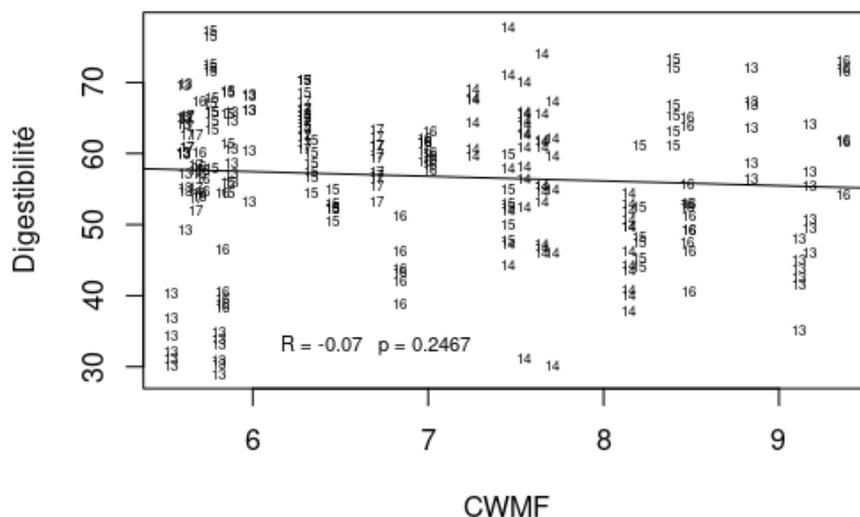


Figure 86. Relation entre la digestibilité du fourrage et le caractère humide du groupement approché par coefficient d'affinité de la végétation pour l'humidité édaphique (CWMF).

On observe que les teneurs en azote et le % de digestibilité sont corrélées entre elles (Figure 87), ce qui est tout à fait attendu.

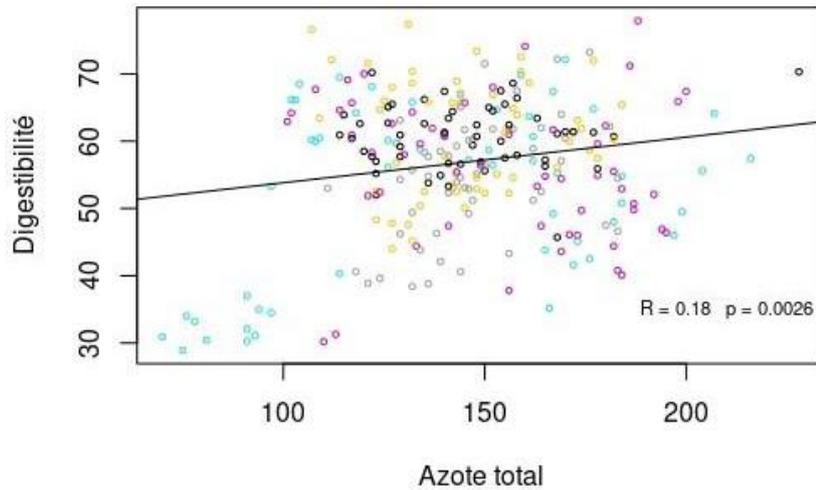


Figure 87. Relation linéaire significative ( $p < 0,01$ ) entre le niveau de digestibilité enzymatique et la teneur totale en azote de la biomasse végétale.

La relation entre la composition spécifique de la végétation et sa qualité fourragère nutritive a été approchée en projetant la teneur en azote totale du fourrage (code couleur) et sa digestibilité (taille du point) sur l'analyse des données de composition en espèces (Figure 88). Cette projection montre, en première analyse, que la qualité fourragère ne varie pas significativement avec la composition botanique pour la gamme de végétation considérée.

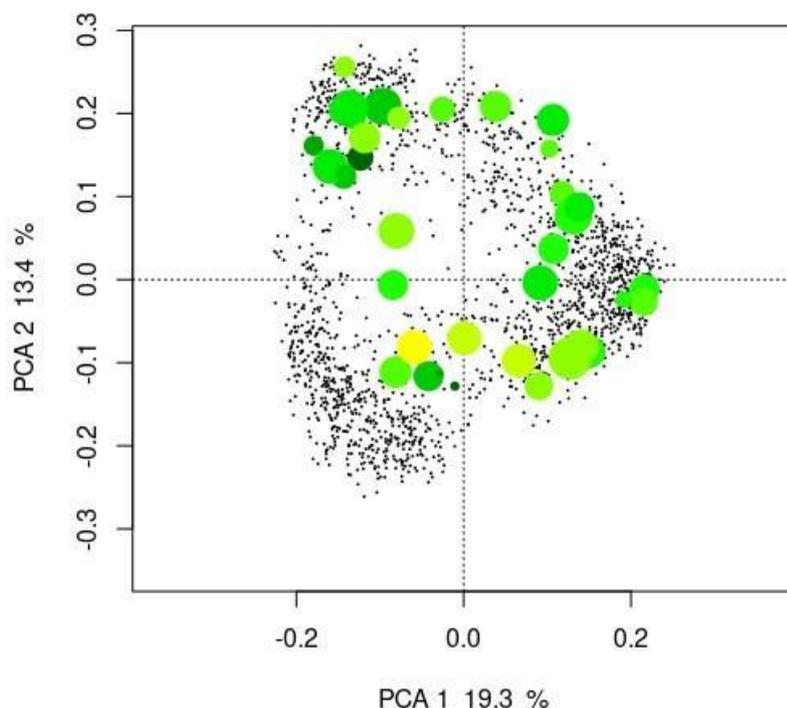


Figure 88. La teneur en azote (couleur jaune à noir pour des valeurs de 79 à 172 g/kg MS) et la digestibilité du fourrage (taille du point, proportionnelle au % de digestibilité qui varie entre 32 et 73%) sont projetées sur l'ordination des relevés de végétation.

## 10. Evaluer l'état de conservation des habitats naturels et de la biodiversité : généralités

Cette dernière section du rapport présente l'état de la réflexion actuelle, encore en développement, sur la question des indicateurs pertinents de l'état de conservation. Il s'agit de cibler en outre des indicateurs dont l'acquisition peut être réalisée avec une bonne faisabilité pour déterminer l'état de conservation des habitats naturels et de la biodiversité. La démarche en cours vise à analyser les principes qui encadrent la notion d'état de conservation en général, et à en étudier ensuite leurs pertinences pour des écosystèmes de marais tels que ceux trouvés sur le Marais poitevin. Une fois identifiés, les indicateurs d'état de conservation retenus seront calculés sur la base des jeux de données acquis dans le cadre des différents dispositifs de suivis 'biodiversité' sur les 11 sites entre 2014 et 2021, sur les 4 sites complémentaires entre 2020 et 2022 puis sur les 34 sites à partir de 2023 (<https://www.epmp-marais-poitevin.fr/etude-biodiversite/>).

### 10.1 Principes généraux

Le concept d'état de conservation s'inspire de la notion d'intégrité écologique soit la capacité d'un système à assurer un ensemble de fonctions géomorphologiques, hydrologiques, écologiques, assurant la pérennité de la biodiversité et des services associés (Borja *et al.* 2008, Flotemersch *et al.* 2016, Roche & Campagne 2017, Karpack *et al.* 2020). Il peut aussi s'agir d'une simple distance à un état de référence jugé favorable.

Pour autant l'état de conservation n'est pas toujours clairement bien défini. En la matière, ce sont les directives Européennes DHFF et DCE qui sont des références claires et explicites. Néanmoins, une multitude de méthodes est associée à de nombreux objets, approches, enjeux, qu'il est nécessaire de préciser (Birk *et al.* 2012a).

Pourquoi évaluer l'état de conservation ?

L'évaluation de l'état de conservation répond à un ensemble d'objectifs :

- connaître l'état d'un habitat avant, pendant, après une opération de gestion ;
- permettre de réagir face à un changement d'environnement, une menace ;
- comparer un habitat avec d'autres habitats, modèles,
- répondre à des obligations réglementaires (DHFF, DCE), et ainsi être en capacité de documenter l'état de conservation à l'échelle biogéographique et de réseaux de sites (exemple de Natura 2000).

Selon les études et demandes, les cibles de l'état de conservation sont assez variables (Figure 87) :

- les populations, définies à l'échelle spatiale ad hoc, allant jusqu'à l'espèce lorsque la totalité de l'aire de répartition est concernée (Garcia *et al.* 2002) ;
- les communautés au sens d'habitats (cf Natura 2000 ; Smart 2000, Verdonshot *et al.* 2012) ;

- les processus écologiques, soit une vision écosystémique, ainsi que la dimension abiotique indispensable au maintien durable de la biodiversité, des services écosystémiques. En la matière, le régime de gestion anthropique compatible avec un bon état de conservation est particulièrement important à préciser, en particulier pour des habitats semi-naturels dont le maintien, la stabilité, la valeur dépendent d'actions anthropiques (prairies, canaux, ..). La question se pose également pour les systèmes naturels qui remplissent des fonctions déterminantes pour limiter des effets anthropiques tels que la rétention de l'eau ou le stockage de carbone (Flotemersch *et al.* 2016).

L'évaluation complète de l'état de conservation requiert de préciser cibles, critères d'état de conservation et les pressions en jeu (Figure 89).

Il convient ainsi de:

- définir les cibles et leurs degrés de priorité, mesurer l'état observé pour les critères d'état de conservation ad hoc, à une échelle spatiale et temporelle ad hoc ;
- définir un état dit « de référence » des cibles de façon à comparer l'état observé à l'état de référence (Prober *et al.* 2002, Sttodart *et al.* 2006) ;
- déterminer les pressions auxquelles sont soumises les cibles, et si possible évaluer leurs poids respectifs ;
- identifier l'état des pressions qui est « a priori » favorable au bon état des cibles, souvent sous forme d'hypothèses sur les relations pressions-cibles pouvant nécessiter, parfois, des études spécifiques (DeLuca *et al.* 2004, Birk *et al.* 2012b). Il s'agit d'identifier les pressions qui peuvent être modifiées pour induire une modification de l'état des cibles.

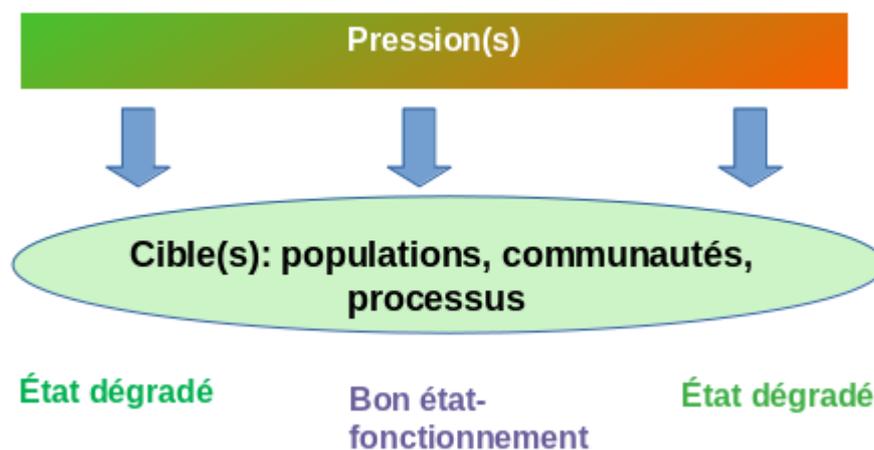


Figure 89. Les cibles et les grandes étapes de l'évaluation de l'état de conservation

#### 1. Mesurer l'état des cibles, base de l'évaluation :

- quoi et comment ? ;
- le choix des critères ;
- les protocoles d'acquisition des données pouvant être déterminants pour le résultat de l'évaluation.

## 2. Évaluer : interpréter l'état observé par rapport à un « bon » état

Le « bon état » est défini sur la base de connaissances générales issues de nombreux sites et de l'expertise d'ensemble de l'habitat en question. Un référentiel détaillé peut être obtenu par l'analyse de l'ensemble des jeux de données disponibles sur le site étudié. Il s'agit donc de recenser les données et éléments dont on dispose pour comparer l'état observé.

## 3. Connaître les pressions opérantes sur les cibles et correspondant à leur état observé

Cela requiert d'identifier des éventuelles clés de pilotage du système ciblé, si ces pressions sont contrôlables par la gestion. Il s'agit donc d'identifier, en particulier, les conditions qui menacent (menaces avérées ou potentielles) le bon état de la cible.

## 10.2 Résultats préliminaires de la démarche d'évaluation de l'état de conservation de la végétation aquatique des canaux :

Cette démarche d'évaluation de l'état de conservation a été appliquée, à titre d'exemple, au jeu de données portant sur la végétation aquatique des canaux (données disponibles jusqu'en 2022).

Les constats sont :

- Une quantité importante de données actuelles mais avec une très forte variabilité inter-sites et une quasi-absence de données de végétation aquatique dans la Venise verte,
- Un fond de données anciennes (1982 à 2003) mais acquises selon des méthodologies, des périodes d'échantillonnage et une intensité d'échantillonnage variables. La variabilité interannuelle constatée dans les jeux de données les plus contemporains témoigne qu'un référentiel basé sur une seule année est insuffisant,
- Un manque de connaissance sur les conditions environnementales anciennes susceptibles d'avoir impacté les communautés de végétation, comme par exemple, la disparition de *Hydrocharis morus-ranae* après 1986, la diminution drastique des lentilles d'eau depuis 2007, etc.,

L'absence de données anciennes sur les conditions environnementales rend très difficile l'interprétation des variations de recouvrement végétal au cours des années.

L'analyse par rapport aux données anciennes permet néanmoins de réaliser certains constats :

- Une richesse en hydrophytes fixées de l'ordre de 10 espèces peut correspondre à un « bon » état,
- Le couvert végétal très faible noté en Venise verte ne correspond pas à l'état antérieur,
- Le rôle des niveaux d'eau est important mais cela ne suffit pas pour expliquer la richesse spécifique et les taux de recouvrement végétal des canaux. Des espèces sont parfois présentes mais à très faible couvert végétal. Le contexte est tel que l'objectif de conservation est avant tout de restaurer / mettre en place des conditions de réinstallation du couvert végétal en général,
- Une réflexion sur les boisements, leur histoire, ainsi que sur le curage des canaux (données manquantes) est sans doute nécessaire comme clé d'interprétation supplémentaire.

### 10.3 Evolution de la biodiversité en lien avec la gestion de l'eau dans le Marais poitevin et évaluation de l'état de conservation : la nécessité d'une revue de la littérature scientifique

Les données pluriannuelles (2014-2021) et spatialisées (11 sites/casiers hydrauliques) disponibles sur la biodiversité dans l'ensemble du territoire concernent à la fois la composition et la structuration des communautés végétales (végétation aquatique des canaux, végétation prairiale) et animales (les odonates (stade adulte), les poissons des canaux, une espèce d'écrevisse introduite –l'écrevisse de Louisiane– et plus globalement la macrofaune des canaux, et, les limicoles prairiaux et les conditions environnementales, soit une partie des facteurs de pression sur ces communautés.

L'évaluation de l'état de conservation peut se faire à l'échelle des communautés (comme cela a été ébauché pour la végétation aquatique), ou bien pour l'ensemble des communautés. Un risque de raisonner pour l'ensemble des communautés est de gommer des disparités entre leurs états de conservation respectifs. En effet, il est possible qu'un état favorable pour l'une d'entre elles ne corresponde pas à un état favorable d'une autre communauté.

Un point fort des jeux de données du présent programme est son caractère spatio-temporel. Il constitue également une source de complexité supplémentaire. Ce jeu de données permet d'envisager l'évaluation de l'état de conservation de manière spatialisée, pour rechercher si certains sites sont plus ou moins favorables pour une communauté ou une autre, ainsi que l'évolution temporelle de ces états. La complexité de la dimension spatio-temporelle de ces jeux de données nous a conduit à réaliser un travail bibliographique qui n'est pas encore finalisé. A ce jour, environ 200 articles scientifiques portant sur l'évaluation de l'état de conservation ont été sélectionnés. Une partie d'entre eux a été examinée à l'aide d'une grille de lecture. Dans l'année qui vient, nous avons pour objectif de disposer d'une vision globale de la littérature relative aux grilles de lecture, approches et outils disponibles pour évaluer l'état de conservation du Marais poitevin en se basant notamment sur les jeux données acquis dans le présent programme.

### 10.4 Références

- Birk, S., Bonne, W., Borja, A., Brucet, S., Courrat, A., Poikane, S., Solimini, A., van de Bund, W., Zampoukas, N., & Hering, D. (2012a). Three hundred ways to assess Europe's surface waters: An almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive. *Ecological Indicators*, 18, 31–41.
- Birk, S., van Kouwen, L., & Wilby, N. (2012b). Harmonising the bioassessment of large rivers in the absence of near-natural reference conditions – a case study of the Danube River. *Freshwater Biology*, 57, 1716–1732.
- Borja A, Bricker SB, Dauer DM, et al. 2008. Overview of integrative tools and methods in assessing ecological integrity in estuarine and coastal systems worldwide. *Marine Pollution Bulletin*, 56, 1519–1537.
- DeLuca, W. V., Studds, C. E., Rockwood, L. L., & Marra, P. P. (2004). Influence of land use on the integrity of marsh bird communities of Chesapeake Bay, USA. *Wetlands*, 24, 837–847.
- Flotemersch, J. E., Leibowitz, S. G., Hill, R. A., Stoddard, J. L., Thoms, M. C., & Tharme, R. E. (2016). A watershed integrity definition and assessment approach to support strategic management of watersheds. *River Research and Applications*, 32, 1654–1671.

- García, M. B., Guzmán, D., & Goñi, D. (2002). An evaluation of the status of five threatened plant species in the Pyrenees. *Biological Conservation*, 103, 151–161.
- Hering, D., Feld, C. K., Moog, O., & Ofenböck, T. (2006). Cook book for the development of a Multimetric Index for biological condition of aquatic ecosystems: experiences from the European AQEM and STAR projects and related initiatives. *Hydrobiologia*, 566, 311–324.
- Karpack MN, Morrison RR, McManamay RA. 2020. Quantitative assessment of floodplain functionality using an index of integrity. *Ecological Indicators*, 111, 106051.
- Prober, S. M., Lunt, I. D., & Thiele, K. R. (2002). Determining reference conditions for management and restoration of temperate grassy woodlands: relationships among trees, topsoils and understory flora in little-grazed remnants. *Australian Journal of Botany*, 50, 687–697.
- Roche, P. K., & Campagne, C. S. (2017). From ecosystem integrity to ecosystem condition: a continuity of concepts supporting different aspects of ecosystem sustainability. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 29, 63–68.
- Smart, S. M. (2000). Ecological assessment of vegetation from a nature reserve using regional reference data and indicator scores. *Biodiversity and Conservation*, 9, 811–832.
- Stoddard, J. L., Larsen, D. P., Hawkins, C. P., Johnson, R. K., & Norris, R. H. (2006). Setting expectations for the ecological condition of streams: the concept of reference condition. *Ecological Applications*, 16, 1267–1276.
- Verdonschot, R. C. M., Keizer-Vlek, H. E., & Verdonschot, P. F. M. (2012). Development of a multimetric index based on macroinvertebrates for drainage ditch networks in agricultural areas. *Ecological Indicators*, 13, 232–242.

## 11. Médiation et production scientifiques

Le travail de médiation et de valorisation académique a été poursuivi au cours des deux années passées. Voici la liste détaillée de ce travail de communication mené aussi bien localement (EPMP, OPN) que lors de colloques ou bien par le biais de publications dans des journaux scientifiques à comité de lecture :

### Communications orales

Bonis A., Mauchamp A., Gore O., Paillisson J.M., Crabot J., Bergerot B. (2023) Différentes composantes du régime hydrique impactent les communautés végétales des prairies humides : une étude pluriannuelle dans le Marais poitevin. ECOVEG 16, Communautés végétales et socioécosystèmes dans un monde en transition. Marseille, le 05 Avril 2023.

Bonis A. (2023) Point sur la démarche mise en œuvre et les résultats obtenus dans l'étude « Suivi(s) de la biodiversité en lien avec la gestion de l'eau ». CA de l'EPMP, Luçon, le 24 Octobre 2023.

Gore O. (2024) Le régime hydrique dans le Marais poitevin. Mesure et intérêts du niveau d'eau, et, liens avec les outils de gestion. 16<sup>e</sup> Journée de l'Observatoire du Patrimoine Naturel du Marais poitevin. Niort, le 02 Février 2024.

Leclerc C., Crabot, J., Bergerot, B., Gore, O., Bonis A., Paillisson, J.-M. (2024) How environmental variables shape wetland food webs: insights from Marais poitevin ditches. SFE<sup>2</sup>, Freshwater ecology and biodiversity session, Lyon.

### Articles scientifiques

Bonis A., Mauchamp A., Gore O., Paillisson J.M., Crabot J., Bergerot B. (2023) Relations entre la gestion des niveaux d'eau et la composition spécifique de la végétation prairiale dans le Marais poitevin : retour d'expérience de quatre années de suivi. *Ecologia Mediterranea*, 49(2):71-86.

Crabot J., Bergerot B., Bonis A., Gore O., Mauchamp A., Paillisson J.-M. (2023). Do highly anthropized hydrological conditions in marshes influence fish communities according to their life-history strategies? *River Research and Applications*, 39(8), 1551–1577. <https://doi.org/10.1002/rra.4150>

Mauchamp A., Bonis A., Crabot J., Bergerot B., Gore O., Paillisson J.M. (2024) Interplay between Water Regime Components and Wet Grassland Plant Communities. *Wetlands*, 44:50. <https://doi.org/10.1007/s13157-024-01803-w>

Mauchamp A., Bonis A., Crabot J., Bergerot B., Gore O., Paillisson J.M. Environmental conditions can affect the spatiotemporal variation of invasive crayfish abundance in agricultural marshlands. *Aquatic Invasions* (sous presse).

Leclerc C., Crabot, J., Bergerot, B., Gore, O., Lacroix G., Bonis A., Paillisson, J.-M. Role of hydrology, aquatic vegetation, habitat size and connectivity in shaping food webs in a eutrophic agricultural marshland (en révision)

## **Rapport**

Mauchamp A., Gore O., Bonis A. (2024) Analyse des données de biodiversité et de conditions environnementales initiales Sites avec des contrats de marais contractualisés avant 2022. Programme d'étude sur l'évolution de la biodiversité en lien avec la gestion de l'eau dans le Marais poitevin. Rapport UMRs ECOBIO & GEOLAB, CNRS-Universités Rennes 1 & Clermont Auvergne, EPMP, 52 p.

## **Contribution à la dissémination des résultats**

L'équipe de recherche accompagne autant que possible l'EPMP dans son travail de communication/diffusion des résultats du programme à un large public. Ce travail sera poursuivi en 2025 et 2026.