



## 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

Etat des lieux sur les données 'biodiversité' dans les sites sous contrats de marais avant 2020

Par

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

décembre 2022

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



## Table des matières

1.	Analyses entre communautés de poissons et conditions environnementales.....	7
1.1.	Richesses et abondances.....	9
1.2.	Contrastes entre les zones d'étude et entre années.....	9
1.3.	Relations entre les communautés et les variables environnementales .....	11
1.4.	Bilan.....	15
1.5.	Références .....	17
1.6.	Annexe – Distribution des zones inondées des prairies sur les 11 zones.....	19
2.	Analyses des communautés d'odonates et conditions environnementales.....	23
2.1.	Richesse et abondance.....	23
2.2.	Comparaisons entre zones d'étude et entre années.....	25
2.3.	Relations entre les communautés d'odonates et les variables environnementales.....	29
2.3.1.	À l'échelle locale (diversité alpha).....	29
2.3.2.	Dissimilarité de composition entre sites (diversité beta) .....	30
2.3.3.	Traits fonctionnels.....	31
2.4.	Bilan.....	34
2.4.1.	Rôle prédominant du régime hydrique.....	34
2.4.2.	Influence de la structure du paysage.....	35
2.4.3.	Influence mineure des autres variables environnementales locales .....	36
2.4.4.	Conclusion .....	37
2.5.	Références .....	37
2.6.	Comparaison des données Odonates acquise dans ce suivi 'EPMP' avec les données de la littérature grise .....	40
2.6.1.	Synthèse sur les différences de protocoles.....	40
2.6.2.	Synthèse sur les espèces présentes dans les données .....	42
2.6.3.	Analyse multivariée .....	44
2.6.4.	Conclusions sur une possible évolution temporelle des communautés à partir de ces données	47
2.6.5.	Références.....	48
3.	Analyse de la végétation des prairies humides et ses interactions avec les conditions environnementales.....	49
3.1.	Introduction.....	49
3.2.	Méthodes.....	52
3.2.1.	Sites d'études et stratégie d'échantillonnage .....	52
3.2.2.	Echantillonnage des communautés végétales.....	53
3.2.3.	Caractérisation du régime hydrique et de la conductivité de l'eau du sol .....	53
3.2.4.	Analyses statistiques.....	54

3.3.	Résultats.....	56
3.3.1.	Patrons d'organisation des communautés végétales.....	56
3.3.2.	Contrastes environnementaux entre les deux marais et entre zones .....	58
3.3.3.	Les composants du régime hydrique comme forces majeures structurant la composition en espèces des communautés végétales.....	59
3.3.4.	L'importance relative des trois composants du régime hydrique pour les contrastes de communautés végétales .....	63
3.3.5.	Importance des contrastes intra-zone et entre zones pour la diversité spécifique végétale des marais.....	63
3.4.	Conclusion.....	64
3.5.	Résultats complémentaires .....	65
3.5.1.	Annexe 1.....	65
3.5.2.	Annexe 2.....	66
3.5.3.	Annexe 3.....	68
3.5.4.	Annexe 4.....	69
3.6.	Evolution de la végétation prairiale entre 2014 et 2021 .....	70
3.6.1.	Diversité spécifique .....	70
3.6.2.	Composition des communautés végétales de prairies.....	71
3.7.	Références .....	74
4.	Évolution de la végétation aquatique après 2018 .....	78
4.1.	Diversité.....	78
4.2.	Couverts.....	79
4.3.	Composition des communautés.....	80
5.	Analyses des données relatives à l'écrevisse rouge de Louisiane <i>Procambarus clarki</i> .....	81
5.1.	Cadre général .....	81
5.2.	Méthode d'acquisition des données.....	82
5.3.	Evolution des occurrences et abondances dans les différents sites et entre années.....	82
5.3.1.	Occurrences (présence/ nombre de pièges) .....	82
5.3.2.	Abondances .....	83
5.4.	Structures de tailles, âges et reproduction.....	85
5.5.	Analyse de l'effet éventuel des conditions environnementales sur les abondances d'écrevisses capturées.....	89
5.6.	Discussion et conclusions .....	92
5.7.	Références .....	92
6.	Macrofaune aquatique et réseaux trophiques.....	95
6.1.	La démarche.....	95
6.2.	Références .....	98
6.3.	Annexe : Bibliographie déjà parcourue sur les réseaux trophiques.....	99
7.	Pistes d'analyses des données limicoles EPMP-OPN.....	101

7.1.	Exploration des données.....	101
7.1.1.	Comparaison dates de passage entre enquête OPN 2021 et suivis EPMP en 2021 ..	101
7.1.2.	Effectifs d'oiseaux.....	102
7.1.3.	Comparaison entre nicheurs et non-nicheurs (jeu de données EPMP).....	102
7.1.4.	Phénologie.....	103
7.1.5.	Répartition spatiale .....	103
7.1.6.	Relation densité et durée/surface inondée.....	107
7.2.	Perspectives.....	105
7.3.	Bibliographie .....	105
7.4.	Annexe : Matériel et méthode.....	109
8.	Note sur les effets des conditions environnementales mis en évidence sur les communautés animales et végétales.....	111
8.1.	Démarche.....	111
8.2.	Synthèse sur les effets du régime hydrique .....	111
8.3.	Puissance explicative des modèles et interprétation.....	114
8.4.	Approcher les conditions environnementales globalement, en intégrant l'ensemble des conditions mesurées.....	119
9.	Comment exprimer les données du régime hydrique des canaux pour les comparer aux fuseaux de gestion de l'eau ? .....	123
9.1.	Généralités et objectifs .....	123
9.2.	La gestion de l'eau et les principes mis en avant par l'EPMP .....	124
9.2.1.	Les principes de gestion .....	124
9.2.2.	Les fuseaux de gestion .....	125
9.3.	Proposition d'un lot de variables « orientées gestion » .....	126
9.3.1.	Les données brutes disponibles.....	126
9.3.2.	De la variable « régime hydrique terrain » à la variable « régime hydrique gestion »	126
9.3.3.	Les variables retenues.....	128
9.4.	Caractérisation des zones de suivi biodiversité sur le plan des caractéristiques du régime hydrique 'orientées gestion'.....	130
9.4.1.	Les variables du levier « marnage » .....	130
9.4.2.	.Les variables du levier Inondation.....	132
9.5.	Les différences de gestion entre années au regard de ces variables orientées gestion.....	136
9.5.1.	Contrat de marais : Zone 1 - Longeville .....	136
9.5.2.	Contrat de marais : Zone 3 - Champagné les marais.....	137
9.5.3.	Contrat de marais : Zone 7 - Sainte-Christine.....	138
9.5.4.	Protocole de gestion : Zone 4 - Nalliers .....	139
9.5.5.	Protocole de gestion : Zone 6 - Le poiré .....	140
9.5.6.	Résumé des changements observés.....	142

10.	Sites avec des contrats de marais: analyse des données de biodiversité et des conditions environnementales connues.....	143
10.1.	Introduction .....	143
10.2.	États de la biodiversité observés dans l'ensemble des zones de suivi.....	143
10.2.1.	Végétation aquatique .....	144
10.2.2.	Communautés des Odonates.....	146
10.2.3.	Végétation prairiale .....	149
10.3.	Les contrastes de biodiversité avant-après contrat de marais .....	152
10.3.1.	Zone 1 : Longeville.....	152
10.3.2.	Zone 3 : Champagné .....	155
10.3.3.	Zone 7 : Sainte-Christine .....	160
10.3.4.	Zone 4 : Nalliers.....	163
10.3.5.	Zone 6 : Le Poiré.....	166
10.4.	Prairies bénéficiant de contrats de marais depuis 2020 ou après. Diagnostic de l'état initial	167
11.	Quelles relations entre les conditions du régime hydrique, exprimées sous forme de métriques « gestion de l'eau », et des données de biodiversité : analyses préliminaires.....	169
11.1.	Méthodologie .....	169
11.2.	Analyse succincte des résultats de partition de la variation et comparaison avec les résultats obtenus dans les analyses avec toutes les variables environnementales mesurées in situ	171
11.2.1.	En abondance.....	171
11.2.2.	En présence-absence .....	172
11.3.	Perspectives : la nécessité de comparer l'effet des métriques « gestion de l'eau » au regard des autres variables environnementales .....	172

## Préambule

Ce rapport vise à rendre compte du travail d'analyse des données observées en matière de communautés biologiques (ou groupes taxonomiques) réalisé entre 2020 et 2022 et, plus largement de la biodiversité dans le cadre du suivi engagé 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, ou 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, ou de niche écologique.

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 (cf transects végétation prairiale intra-site en particulier) et ii) sur le plan des méthodes statistiques (méthodes 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 sur la végétation des canaux et des prairies, sur les odonates et sur les poissons. Comme prévu dans la convention de recherche, des publications ont été soumises et portent parfois sur une partie seulement des années de suivi pour des questions de délais de rédaction des publications (cas de la publication sur la végétation des canaux, présentée dans le rapport Mauchamp et al. 2020<sup>1</sup>), et sur la végétation prairiale présentée dans ce rapport. Dans ce cas, une analyse complémentaire a été réalisée permettant d'analyser les données acquises après la rédaction de la publication, et examiner si elles étayaient ou nuancent les tendances mises en évidence précédemment. D'autres résultats restent encore en cours d'interprétation et ne sont donc pas encore publiés, tel le travail sur les populations d'écrevisses. Enfin, les analyses sur les limicoles requièrent des données caractérisant le régime hydrique sur des zones de surface importante, et ces données ne sont pas encore disponibles quoique de nombreuses réflexions et concertations aient été conduites en la matière. Les résultats relatifs aux 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 restent également préliminaires et nous remercions par avance le lecteur de les considérer comme telles.

Pour l'analyse du jeu de données sur la macrofaune aquatique, le choix a été fait d'adopter un axe d'analyse et de questionnement qui permettent de produire des résultats en dépit des nombreuses limitations de ces données (notamment liée aux difficultés de détermination des individus sur le terrain, voir rapport fin décembre 2017- janvier 2018). Ce rapport propose une introduction à la logique qui guide ce travail depuis cet automne 2022 et qui sera poursuivi en 2023.

<sup>1</sup> Mauchamp André, Gore Olivier, Bergerot Benjamin, Paillisson Jean-Marc et Anne Bonis, 2020, Analyse des déterminants de la composition spécifique et de la diversité floristique de la végétation des canaux du Marais poitevin : importance du régime hydrique et de la densité des boisements – 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 I & Clermont Auvergne, EPMP, 31 pages.

# 1. Analyses entre communautés de poissons et conditions environnementales

Les poissons ont été échantillonnés dans un canal par zone, 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 différentes zones.

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 1). 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. 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.

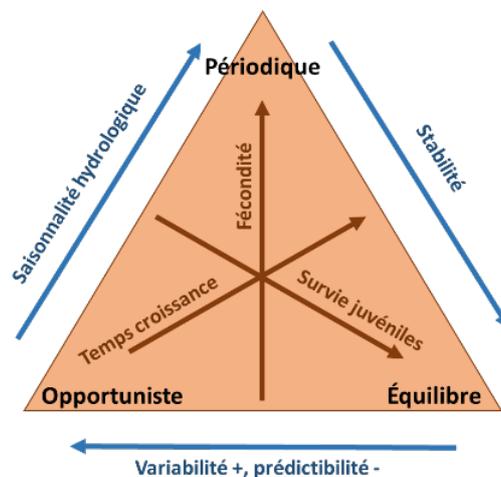


Figure 1. Illustration des trois principales stratégies d'histoire de vie des poissons (Winemiller & Rose, 1992; Mims & Olden, 2012). Les flèches intérieures représentent les compromis fondamentaux entre survie des juvéniles, temps de croissance et fécondité, qui définissent les trois principales stratégies (indiquées en noir). Les flèches extérieures résumes les relations attendues entre différents paramètres d'écoulement de l'eau et les stratégies d'histoire de vie.

Par ailleurs, il peut être pertinent d'étudier séparément la réponse à l'environnement des jeunes de l'année, susceptibles d'avoir des exigences écologiques particulières comparés aux poissons plus âgés et matures. Pour cette raison, nous avons établi pour chaque espèce si certains des individus observés pouvaient être des jeunes de l'année, sur la base de leur taille et en comparant à des valeurs de la littérature (Figure 2). Lorsqu'il y avait assez d'individus et que la répartition en classes de taille s'y prêtait, une analyse statistique a été menée : cela s'appelle une décomposition polymodale de l'histogramme longueur/fréquence d'individus. Pour tous les autres individus, la classification s'est

uniquement fondée sur la littérature. Les analyses entre variables environnementales et jeunes de l'année ont donné approximativement les mêmes résultats qu'en considérant l'ensemble des individus, mais avec un plus faible pouvoir explicatif. Pour éviter toute redondance, ces résultats ne sont pas représentés ici.

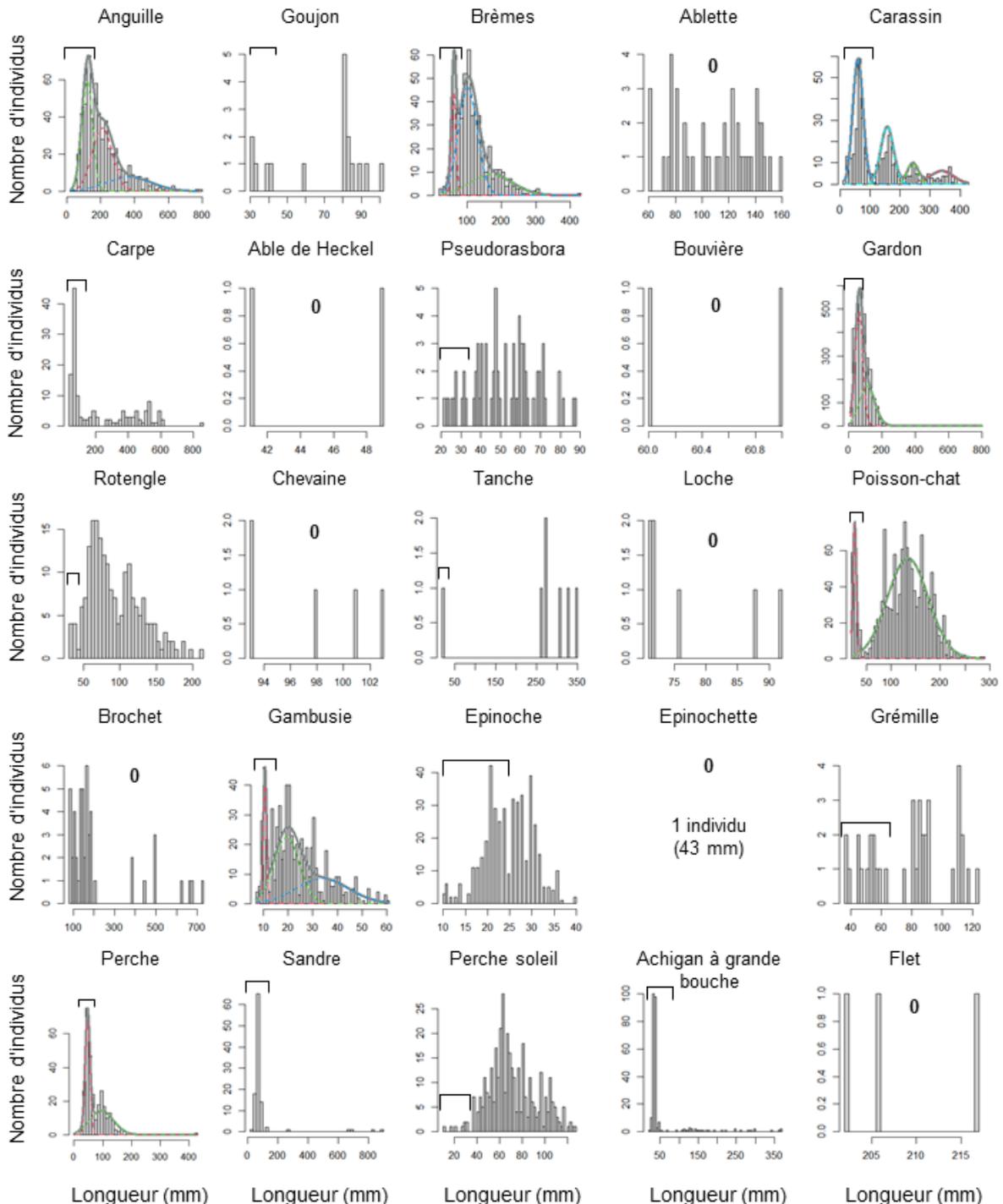


Figure 2. Histogramme longueur-fréquences pour chaque espèce. Le crochet indique la délimitation de la cohorte des jeunes de l'année. « Tous » indique que chaque individu échantillonné est un jeune de l'année, « 0 » indique qu'il n'y avait aucun jeune de l'année. Quand il était possible de réaliser une analyse polymodale, les gaussiennes correspondant aux différentes cohortes sont affichées. L'échelle des ordonnées varie selon les espèces.

### 1.1. Richesses et abondances

Au total, 8073 individus observés en 6 ans (2015-2020), appartenant à 25 espèces (Tableau 1. Poissons observés en cumulant toutes les années : abondance par site (1 à 11), and 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). Lorsque les informations différaient entre les sources, on a gardé la source fondée sur l'étude de l'écosystème le plus similaire au nôtre (zone biogéographique, type d'habitat, Tableau 1). Deux espèces représentaient la moitié des effectifs totaux observés : le Gardon (34% de tous les individus) et le Poisson-chat (16% des individus). Cinq espèces étaient présentes dans plus des trois quarts des échantillons : l'Anguille (99% des échantillons), les Brèmes (87%), le Poisson-chat (78%), le Gardon (77%), et la Perche soleil (77%). En moyenne 125 individus appartenant à 10 espèces étaient observés par canal et par an. Les communautés de poissons du Marais poitevin étaient composées de 10 espèces périodiques, 3 espèces d'équilibre et 12 espèces opportunistes (Tableau 1). Les espèces périodiques, d'équilibre et opportunistes représentaient respectivement 57%, 19% et 24% des effectifs totaux.

### 1.2. Contrastes entre les zones d'étude et entre années

Les effectifs de poissons les plus importants ont été observés sur les zones de Nalliers (zone 4), Chaillés-marais (zone 5) et Saint-Hilaire-la-Palud (zone 9) (Figure 3, Tableau 1). Les plus faibles effectifs étaient sur les zones de Luçon (zone 2) et Nuillé (zone 11). La richesse spécifique la plus élevée a été observée à Saint-Hilaire-la-Palud, et la plus faible à Longeville (zone 1).

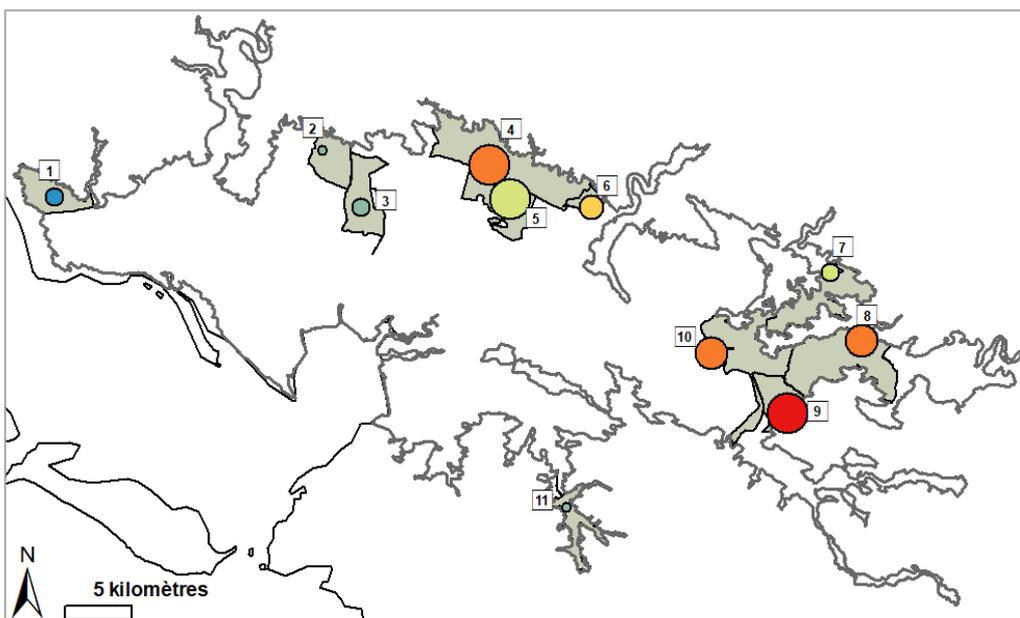


Figure 3. Carte de répartition quantitative des odonates sur les 11 canaux échantillonnés. La taille des cercles représente l'abondance cumulée en 6 ans, et la couleur représente le nombre d'espèces observées en 6 ans (le bleu représente les valeurs minimales et le rouge les valeurs maximales).

Ni le nombre d'espèces ni l'abondance des poissons ne présentent de tendance au cours du temps, que l'on examine les sites séparément ou tous les sites à la fois (Figure 4).

Tableau 1. Poissons observés en cumulant toutes les années : abondance par site (1 à 11), and 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: Czeplédi 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). Lorsque les informations différaient entre les sources, on a gardé la source fondée sur l’étude de l’écosystème le plus similaire au nôtre (zone biogéographique, type d’habitat).

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
	Chevaîne	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
	Épi nocte	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
Épi nochette	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			

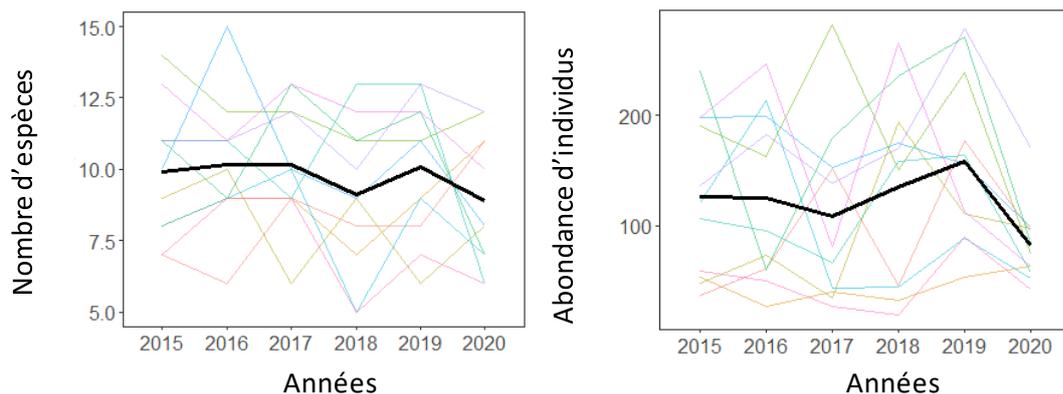


Figure 4. Evolution du nombre d'espèces et de l'abondance de poissons au cours du temps. Les lignes colorées représentent la tendance pour les 11 zones, la ligne noire épaisse représente la tendance moyenne sur tous les zones.

La Figure 4 indique que le nombre total d'espèces et d'individus observés sur un site variait en fonction des années, mais l'analyse en composante principale sur les abondances de poisson montre que la composition spécifique se distinguait bien d'un site à l'autre (ou d'un groupe de site à l'autre), et que cette distinction variait peu en fonction des années. Sur cette figure par exemple, les différents échantillons du site 5 sont tous groupés en bas à gauche (5\_15, 5\_16, 5\_17 et ainsi de suite). Cela indique que l'échantillonnage a permis de capturer une image représentative des communautés de poissons des différentes zones (Figure 5).

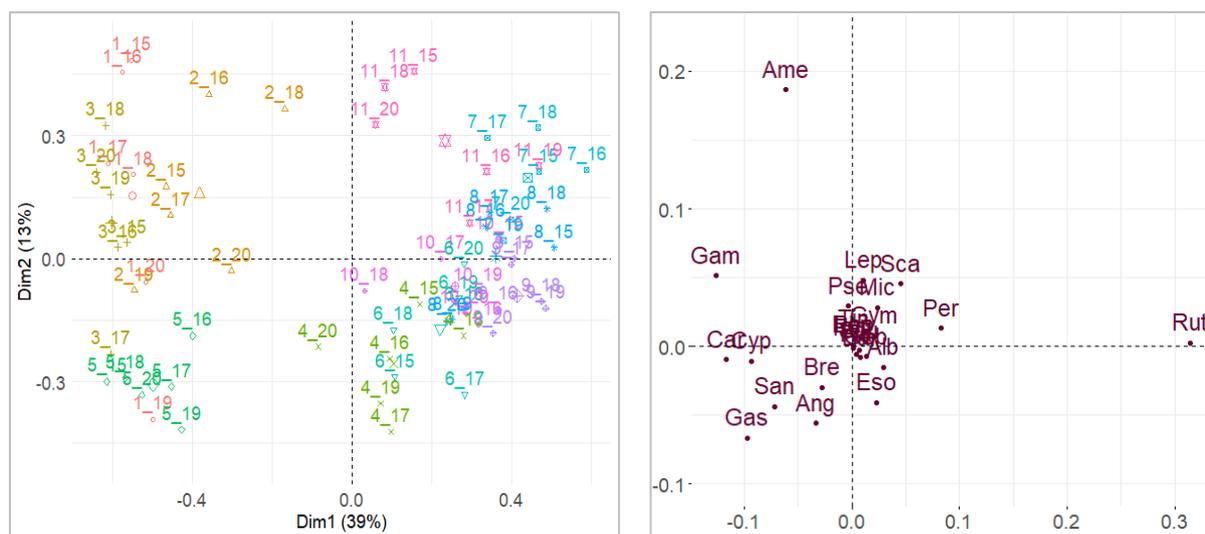


Figure 5. Analyse en composante principale sur les abondances de poissons avec les scores des échantillons (gauche) et les scores des espèces de poissons (droite). L'étiquette des échantillons est codée selon la façon suivante : site\_année, avec une couleur par site. L'étiquette des espèces est codée comme indiqué dans le Tableau 1.

### 1.3. Relations entre les communautés et les variables environnementales

Parmi les 24 variables environnementales jugées pertinentes pour les poissons, une procédure pour sélectionner les variables les moins corrélées (seuil de corrélation fixé à 0.7) n'en a écarté qu'une (la hauteur d'eau au printemps dans le canal poisson). Les autres variables comprennent : 9 variables de régime hydrique, 10 variables de physico-chimie de l'eau des canaux et 5 autres variables décrivant l'habitat des poissons (Tableau 2).

Les liens possibles entre l'environnement et la richesse spécifique d'une part, et l'abondance des poissons d'autre part, ont été étudiés avec des modèles linéaires généralisés (glm) mais aucune relation n'est ressortie significative.

Une autre approche a reposé sur une co-inertie. Cette analyse multivariée consiste ici à chercher une co-structure entre les variables environnementales et la composition spécifique des espèces. 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). Le graphique de la co-inertie montre que les sites étaient distribués de façon similaire dans l'ordination des variables environnementales et celle des communautés de poissons (Figure 6a), hormis le site de Nalliers (4) qui était plus proche du site du Poiré (6) en terme de composition spécifique en poissons mais plus proches des sites de La Ronde et de Sainte-Christine (10 et 7) en termes de conditions environnementales.

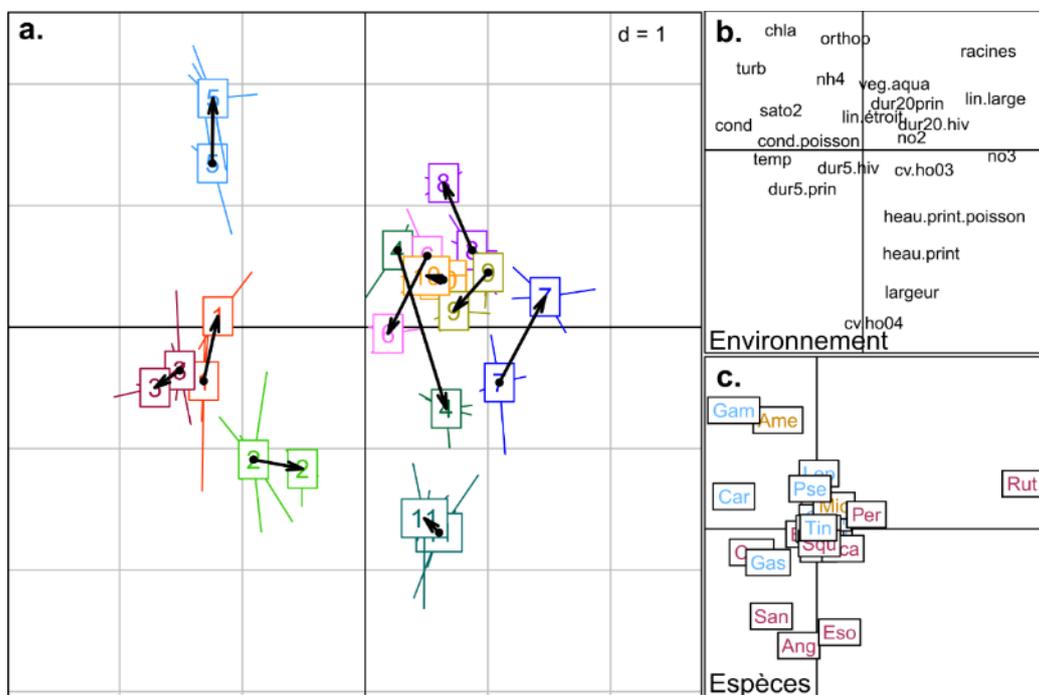


Figure 6. Résultats de l'analyse de co-inertie. (a.) Scores des sites pour 6 années (2015-2020). La base et la pointe de la flèche indiquent respectivement la position des sites tels que décrit par les variables environnementales et par les communautés de poissons, et leur longueur représente à quel point la distribution des sites diffère selon les deux ordinations. Poids canoniques (b). des variables environnementales et (c.) de la composition spécifique en poissons. Les couleurs rouge, brun clair et bleu des étiquettes représentent respectivement les espèces périodiques, d'équilibre et opportunistes. Les codes pour les espèces et les variables environnementales sont explicités respectivement dans le Tableau 1 et le Tableau 2.

Tableau 2. Gamme des valeurs des variables environnementales envisagées dans l'analyse des communautés de poissons, sur une période de 6 ans entre 2015 et 2020 (une seule valeur est renseignée s'il n'y avait pas de variation de la variable au cours du temps). Les mesures étaient faites à l'échelle de l'unité hydraulique, sauf indication du contraire (\* pour les mesures faites uniquement dans le canal d'échantillonnage des poissons).

Famille de variable	Variable	Abréviations	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	8.50	9.50	7.00	8.50	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	5	3.5	4	3.5	4	4	4	4	4	2.5	2.5	
	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											

Le premier axe de la co-inertie était principalement structuré le long d'une plus grande disponibilité en racines d'arbres et sous-berges à droite de l'ordination, et dans une moindre mesure par un plus grand linéaire de canaux large, une plus grande concentration en nitrate et des hauteurs d'eau plus élevées en hiver (Figure 6b). La partie gauche de l'ordination était caractérisée par des valeurs plus élevées de conductivité et de turbidité. Ce premier axe sépare en partie les zones de la Venise Verte à droite de sites du marais argileux à gauche. En termes d'espèces, le premier axe était principalement structuré par l'abondance du gardon avec des valeurs très élevées à droite, donc dans les sites plutôt à l'Est du Marais poitevin, et dans une moindre mesure par les abondances de carassin et de la gambusie sur la gauche de l'ordination (Figure 6c). Le deuxième axe de la co-inertie était corrélé négativement à deux gradients environnementaux : le coefficient de variation de la hauteur d'eau en avril et la largeur du canal. Cela correspondait à des abondances plus importantes d'anguilles, de brochets et de sandres. L'abondance des poisson-chats était toutefois au moins aussi structurante le long de ce second axe, auquel elle était positivement corrélée. La présence de poisson-chats est associée dans l'ordination à des valeurs plus élevées de turbidité et de couvert de végétation aquatique.

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. On a conduit trois tests deux à deux : 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 6c).

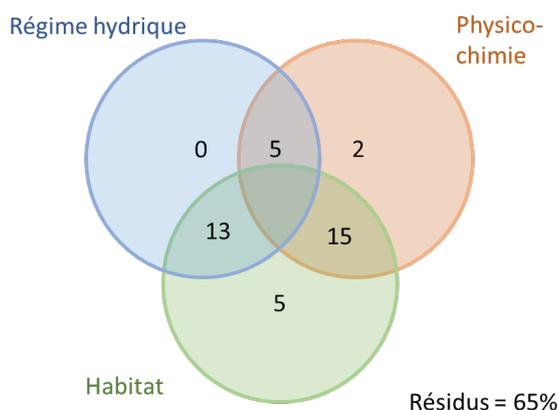


Figure 7. Contribution relative du régime hydrique (8 variables), de la physico-chimie de l'eau (10 variables), et d'autres variables d'écrivant l'habitat (5 variables) dans l'explication de la variation des communautés de poissons entre les différents canaux échantillonnés.

Enfin, pour évaluer dans quelle mesure les variables de régime hydriques pouvaient 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 le Tableau 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 expliquaient 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 7). 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.

#### 1.4. Bilan

Des études préliminaires sur les variables environnementales avaient montré que les variables de régime hydrique contribuaient grandement aux contrastes environnementaux entre les différentes zones étudiées, mais elles n'ont expliqué qu'une proportion faible de la composition en espèces de poissons (18% en prenant en compte les co-variations avec les autres variables environnementales).

La distribution des espèces périodiques, qui étaient les plus abondantes dans les canaux étudiés (représentant 57% des effectifs et 10 espèces sur 25), différait de celle des espèces opportunistes et d'équilibre. Le gardon contribuait le plus sur le premier axe, et l'anguille et le brochet sur le second, en réponse à des conditions environnementales spécifiques. Le gardon était le plus abondant dans les canaux présentant beaucoup d'embâcles et de refuges sous les berges, ce qui est cohérent avec ses attentes écologiques. D'autres espèces périodiques comme l'anguille et le brochet étaient associées à des variations fortes des hauteurs d'eau au mois d'avril (qui peuvent atteindre -0.74 mètre en trois semaines). Cela s'accorde avec les attentes des espèces périodiques, fortement adaptées à des environnements qui varient de façon saisonnière, comme observé en milieu lotique (Winemiller, 2011; Mims & Olden, 2012).

De façon surprenante, l'abondance des espèces périodiques n'était pas liée à la durée d'inondation printanière des prairies, bien que ces habitats soient essentiels pour des fonctions de nourricerie et d'alimentation pour ces espèces (Cucherousset *et al.*, 2007; Janáč *et al.*, 2010; Miyazono *et al.*, 2010). Par exemple, Janáč *et al.* (2010) ont trouvé que la durée d'inondation était la seule variable environnementale qui influençait la densité des jeunes de l'année de cyprinidés (brème, rotengle, gardon) dans des plans d'eau artificiels situés dans le lit majeur d'une rivière. Dans la présente étude, la durée d'inondation de 5% de la surface des prairies s'étalait de 3 à 120 jours au printemps selon les zones considérées (de 0 à 82 jours en considérant une surface de 20% des prairies), couvrant donc une large gamme de conditions d'inondation comme dans Janáč *et al.* (2010). Dans la littérature scientifique sur les milieux riverains, les conclusions diffèrent sur le rôle de la durée d'inondation d'une étude à l'autre. Par exemple, King *et al.* (2003) suggéraient qu'une inondation de quelques semaines à quelques mois pourrait être nécessaire pour que la plaine inondée soit colonisée efficacement par les poissons, Beesley *et al.* (2012) ont montré qu'une inondation de quelques jours à quelques mois ne permettait pas de prédire efficacement les abondances de poissons en milieu tempéré, et Janáč *et al.* (2010) montraient qu'une inondation de 90 jours suffisait à la colonisation de cyprinidés phytophiles. Ainsi, l'absence de relation significative entre la présence des espèces périodiques et les inondations printanières des prairies pourrait s'expliquer de trois façons : i) les prairies sont inondées suffisamment longtemps (jusqu'à 120 jours) mais la répartition des zones inondées est trop fragmentée pour être efficacement colonisées par les poissons (Voir Annexe section 1.6), et/ou ii) indépendamment de la durée d'inondation, la température de l'eau, la hauteur d'eau et de manière générale les autres conditions environnementales (substrat, végétation,... voir Cucherousset *et al.*, 2007b) sont au moins aussi essentiels dans la colonisation des prairies par les poissons. De plus, une rapide baisse des niveaux d'eau, comme on peut parfois l'observer dans le Marais poitevin, peut être néfaste pour les poissons présents dans les zones inondées (Foubert *et al.*, 2019), résultant *in fine* dans l'absence d'effet de l'inondation des prairies sur la composition des poissons dans les canaux adjacents. Des travaux ultérieurs seraient nécessaires pour trancher sur ces questions.

Les poissons opportunistes, groupe qui comptait le plus d'espèces (12 espèces sur 25 au total) comme la gambusie, l'épinoche ou la perche soleil, étaient les plus abondants dans les canaux étroits, turbides, et végétalisés. Cela correspond à des observations faites dans des plaines d'inondation (Miyazono et al. 2010) ; cette étude montre que la turbidité peut bénéficier à des espèces petites en limitant la prédation par les poissons piscivores. De façon similaire, la végétation offre des refuges aux espèces petites comme les gambusies et une zone nourricière. Nous avons également trouvé que les espèces opportunistes étaient plus abondantes dans les zones où la hauteur d'eau était la moins variable, en contradiction avec certains articles de la littérature (Mims & Olden, 2012). Cependant, si les espèces opportunistes peuvent normalement bénéficier d'une forte variabilité hydrologique, elles évitent les zones avec une variation prédictible et saisonnière de l'hydrologie (Mims & Olden, 2012). Ainsi, les canaux du Marais poitevin qui présentent des variations importantes à chaque printemps pourraient ne pas convenir à des espèces opportunistes. Par ailleurs, bien que d'autres études aient montré que l'inondation des prairies pouvait bénéficier à des petites espèces opportunistes qui colonisent rapidement les milieux temporaires et y trouvent refuge des grosses espèces prédatrices (Poizat & Crivelli, 1997; Hohausová, Lavoy & Allen, 2010; Volcan & Guadagnin, 2020), nous n'avons pas trouvé de telle association. Cette absence d'association entre la distribution des espèces opportunistes et la durée d'inondation des prairies pourrait relever du fait que les prairies inondées ne conviennent pas à la colonisation des poissons, comme discuté plus haut pour les espèces périodiques. De manière générale, aucune des variables de régime hydrique n'a influencé la distribution des espèces opportunistes entre les 11 canaux étudiés, indiquant que dans la gamme des valeurs étudiées, les opportunistes ne répondaient pas au régime hydrique.

Le groupe des espèces d'équilibre n'était représenté que par trois espèces : le poisson-chat, l'achigan à grande bouche et la bouvière, le premier étant très largement prédominant (84% des effectifs d'espèces d'équilibre et deuxième espèce la plus abondante du jeu de données derrière le gardon). Cette sous-représentation de la stratégie d'équilibre est typique de la zone biogéographique de l'Europe de l'Ouest (Pont et al., 1995). Ainsi, les résultats obtenus pour le groupe des espèces d'équilibre représentent majoritairement l'écologie du poisson-chat et n'est probablement que peu représentatif de la niche écologique des espèces d'équilibre dans leur ensemble. L'abondance de poisson-chat était négativement corrélée à la variation de la hauteur d'eau en avril mais pas d'autres variables de régime hydrique. Cela s'accorde avec des études en milieu lotique montrant qu'une variabilité trop importante de l'hydrologie nuisait aux espèces d'équilibre (Winemiller, 2011; Mims & Olden, 2012). L'abondance de poisson-chat était également corrélée au couvert de végétation aquatique et à la turbidité, ce qui sont des paramètres bien connus de l'habitat de cette espèce (Braig & Johnson, 2003; Cucherousset *et al.*, 2006).

La part inexpliquée de la variation de la composition des communautés de poisson a atteint 65%. Cela peut en partie être imputé à la forte mobilité des poissons, souvent capables de partir lorsqu'ils rencontrent des conditions environnementales défavorables comme un assèchement progressif (Cucherousset, Paillisson & Roussel, 2013). Les interactions interspécifiques et intraspécifiques dépassaient le cadre de la présente étude, mais elles peuvent aussi probablement influencer la composition des communautés de poissons dans les zones humides (Hanson et al., 2005). Par exemple, lorsque les poissons prennent refuge dans les canaux permanents parce que les autres habitats aquatiques commencent à s'assécher, les phénomènes de densité-dépendance pourraient être un facteur important déterminant les communautés de poissons (Rehage & Trexler, 2006) et affaiblir les relations avec les conditions environnementales. De plus, nous avons observé un remplacement de presque la moitié des espèces entre certaines années dans les canaux, mais c'était principalement du fait d'espèces occasionnelles ou rares. Une forte variation interannuelle des abondances de poisson est observée communément, notamment en lien avec les variations interannuelles de température ou de débit (Piffady et al., 2010).

En conclusion, le régime hydrique n'était pas un prédicteur important de la composition des communautés de poissons ou de leurs stratégies d'histoire de vie dans les canaux étudiés du marais poitevin. Le régime hydrique du marais est si contraint (abattement drastique des niveaux d'eau au début du printemps et niveaux d'eau bas en été) qu'il ne joue pas de rôle déterminant sur les poissons. D'autres travaux sont nécessaires pour couvrir une gamme plus large de conditions hydrologiques, et notamment des fluctuations plus proches d'une dynamique naturelle (ex : une plus grande variation interannuelle). Par exemple, limiter l'abattement des niveaux d'eau du Marais au début du printemps pourrait raisonnablement résulter en une augmentation de 6cm de la profondeur d'eau dans les canaux permanents et des zones inondées significativement moins fragmentées dans les prairies (Annexe section 1.6). De telles conditions seraient plus bénéfiques pour des poissons comme les espèces périodiques.

## 1.5. Références

- 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., Borchering 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>

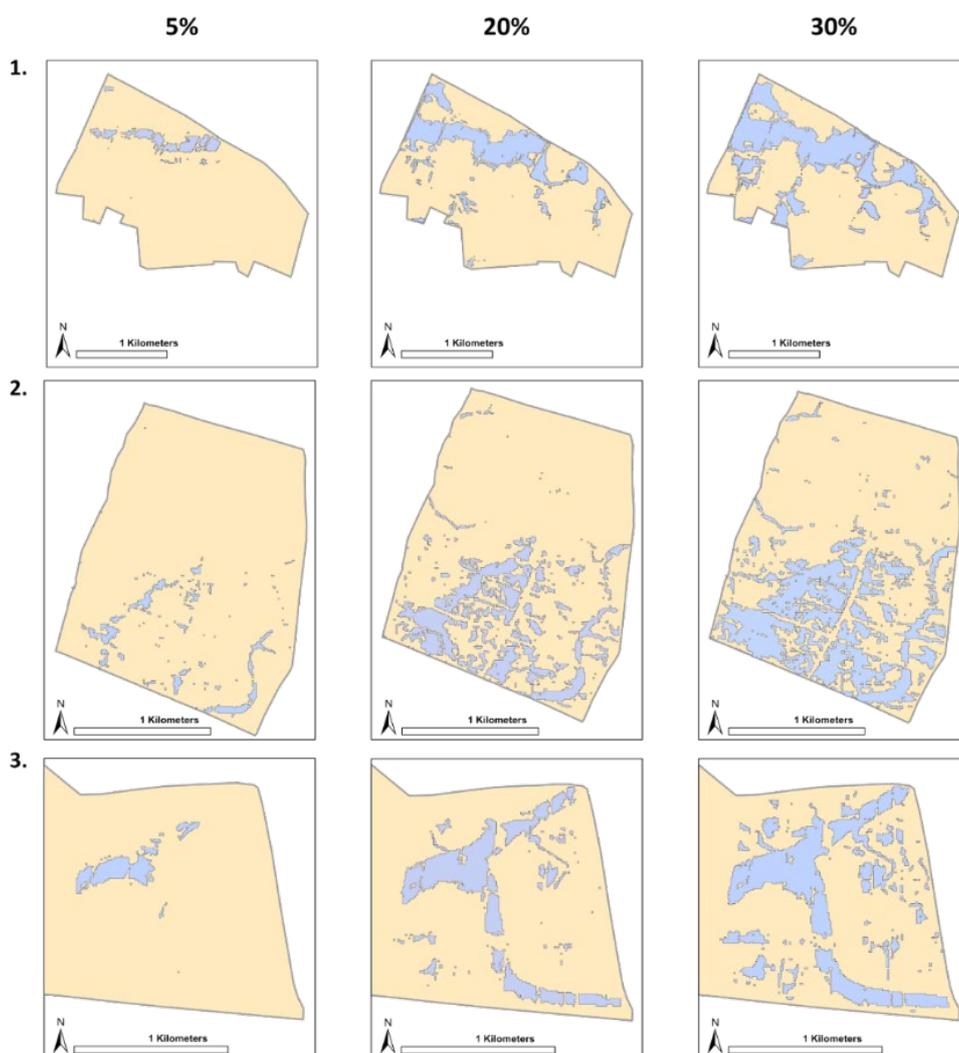
## 1.6. Annexe – Distribution des zones inondées des prairies sur les 11 zones

Dans cette étude, le lien entre composition des communautés de poissons et la quantité d'habitats aquatiques temporaires accessibles aux poissons, représentée par la durée d'inondation en jours d'au moins 5% (représentant une profondeur d'eau maximale de 6 à 21cm selon les sites) ou 20% (profondeur d'eau maximale de 14 à 44cm) de l'ensemble des prairies d'un site. Dans cette annexe sont représentées les cartes des prairies inondées pour les 11 zones, pour les deux quantiles choisis (5% et 20%). Les résultats sont également fournis pour le quantile de 30% de surface inondée (soit 6 cm de profondeur d'eau en plus en moyenne) comme scénario possible de gestion de l'inondation des prairies.

Puis, des métriques paysagères communes ont été calculées pour décrire la forme des zones inondées : taille moyenne, indice du patch le plus grand (proportion de la surface de la zone inondée la plus grande comparée à la surface totale de la prairie), et nombre de zones inondées sur la prairie.

Sur la plupart des sites, l'inondation ne résultait globalement pas en une large surface continue mais plutôt en de nombreuses petites zones inondées. Par exemple, pour le seuil de 20%, la zone inondée la plus grande représentait 1 à 11% de la prairie selon les sites. La taille moyenne des zones inondées augmentait respectivement de 174% et de 51% en passant des seuils de 5 à 20%, et de 20 à 30% d'inondation prairiale. Pour les mêmes seuils, l'indice du patch le plus grand augmentait respectivement de 516% et 109%. Le nombre de zones inondées augmentait de 156% en passant de 5% à 20% de prairie inondée puis atteignait un plateau.

### 1 – Carte de la distribution des zones inondées sur tous les sites pour les quantiles 5%, 20%, 30%

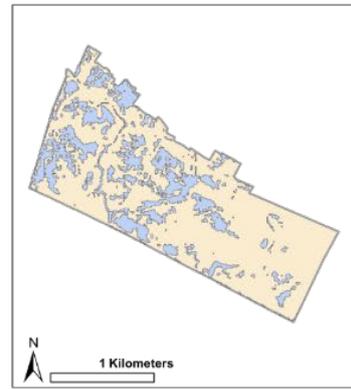
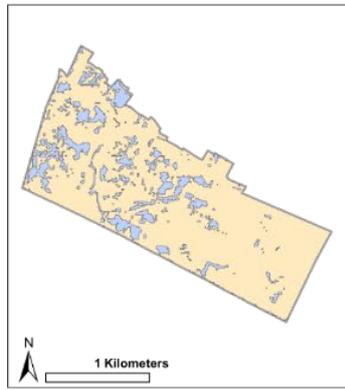
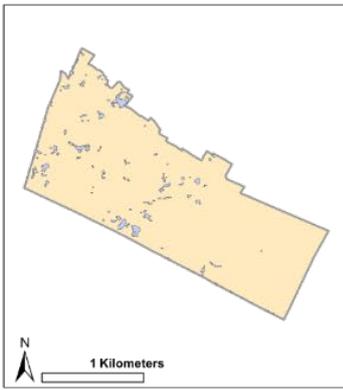


5%

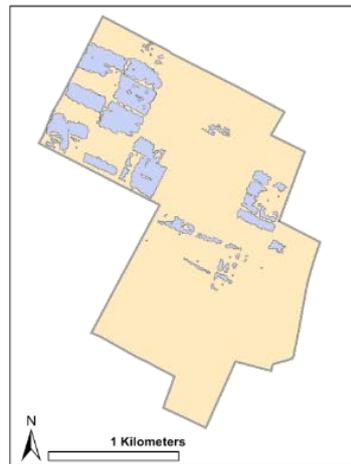
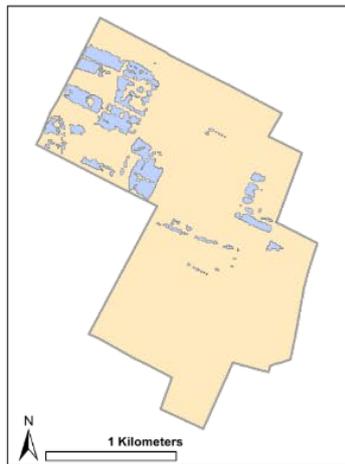
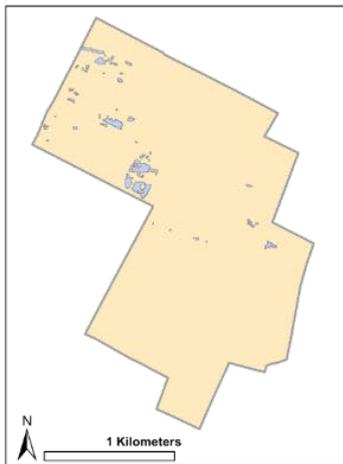
20%

30%

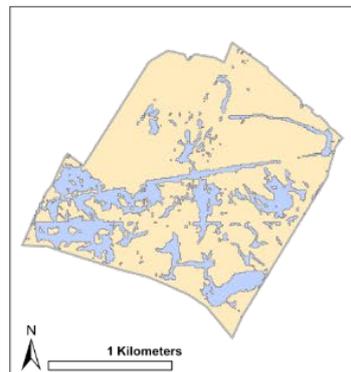
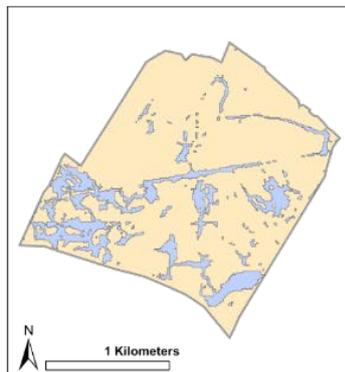
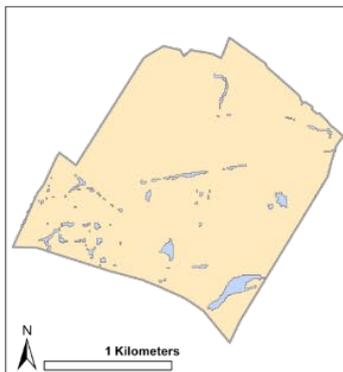
4.



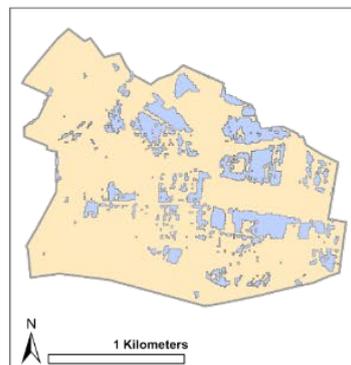
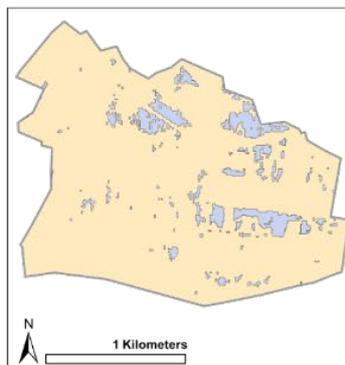
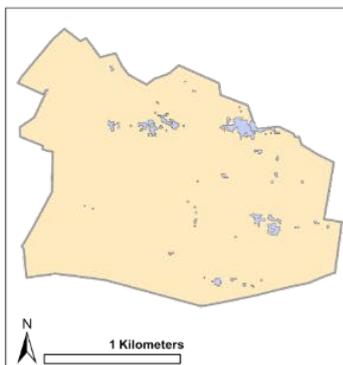
5.



6.



7.

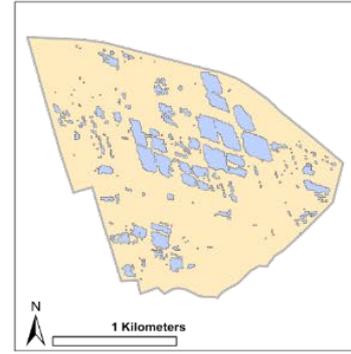
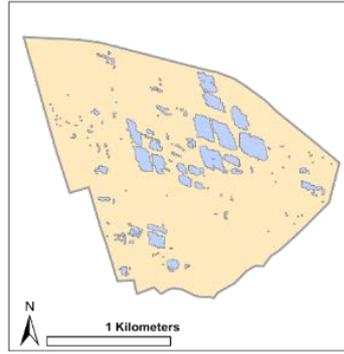
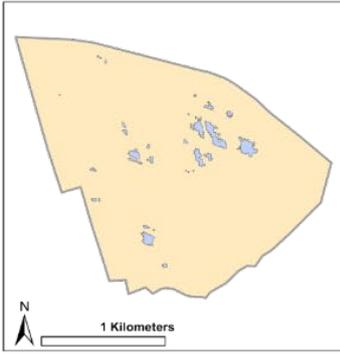


5%

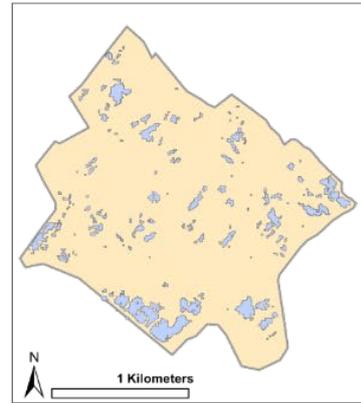
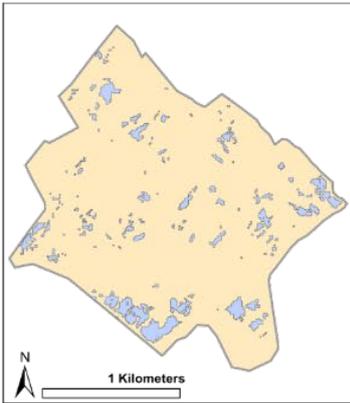
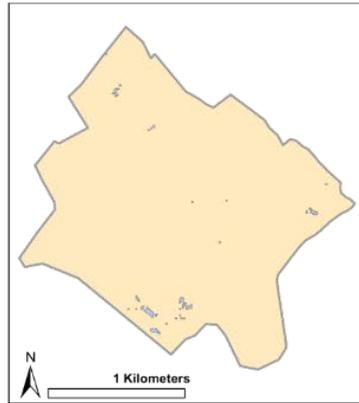
20%

30%

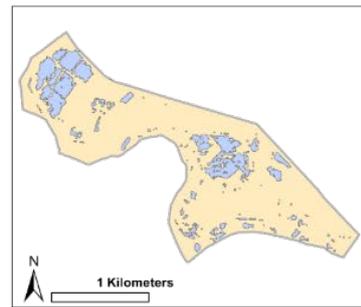
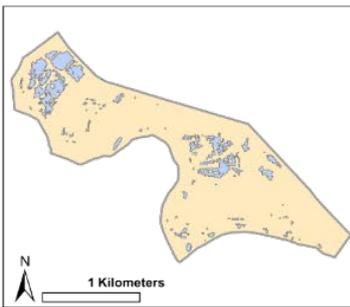
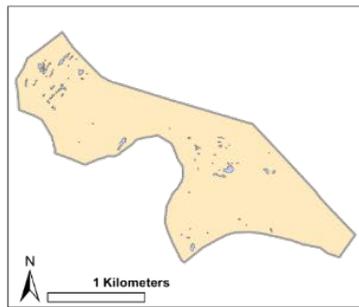
8.



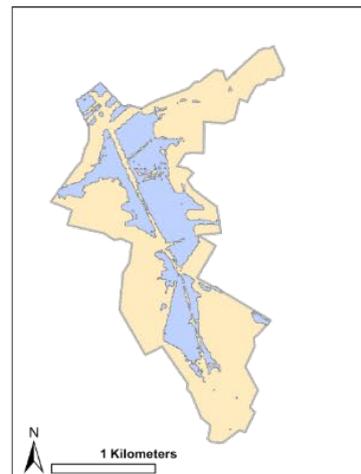
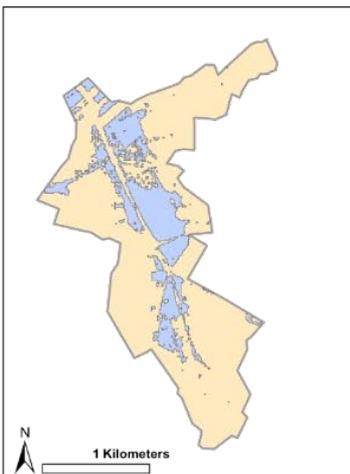
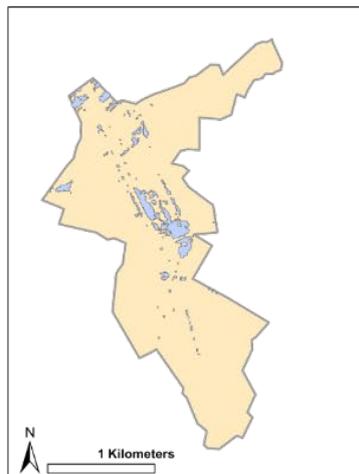
9.



10.

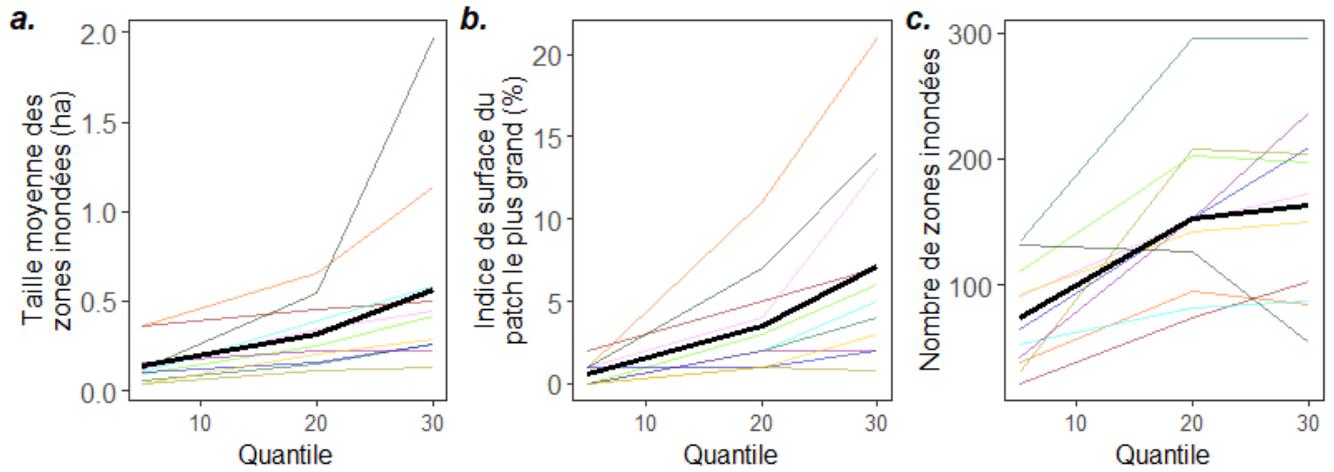


11.



## 2- Métriques paysagères caractérisant les zones inondées sur tous les sites pour les quantiles 5, 20, 30%

Différentes couleurs ont été utilisées pour les 11 sites, et les lignes noires épaisses représentent la moyenne pour tous les sites.



## 2. Analyses des communautés d'odonates et 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 zones étudiées, permettant d'appréhender d'éventuels contrastes au sein même d'une zone.

### 2.1. 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 échantillonnés 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 (3 espèces de Zygoptères et 5 d'Anisoptères).

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'Aesche bleue, l'Anax porte-selle, la Libellule à quatre taches, l'Orthétrum bleuissant, et la Cordulie à taches jaunes (Tableau 3).

Tableau 3. 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	
	Agriion jouvencelle	<i>Coenagrion puella</i>	101	11	
	Agriion mignon	<i>Coenagrion scitulum</i>	106	10	
	Agriion porte-coupe	<i>Enallagma cyathigerum</i>	19	6	
	Agriion de Vander Linden	<i>Erythromma lindenii</i>	282	14	
	Naïa de aux yeux rouges	<i>Erythromma najas</i>	52	5	
	Naïa de au corps vert	<i>Erythromma viridulum</i>	4151	12	
	Agriion élégant	<i>Ischnura elegans</i>	5467	22	
	Agriion 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	
	Agriion orangé	<i>Platycnemis acutipennis</i>	1121	17	
	Agriion blanchâtre	<i>Platycnemis latipes</i>	347	10	
	Agriion 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	Aesche affine	<i>Aeshna affinis</i>	94	13
		Aesche bleue	<i>Aeshna cyanea</i>	2	2
Aesche mixte		<i>Aeshna mixta</i>	4	4	
Anax empereur		<i>Anax imperator</i>	58	16	
Aesche 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 cancellatum</i>	482	21	
Orthétrum bleuisant		<i>Orthetrum coerulescens</i>	2	1	
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	

## 2.2. Comparaisons entre zones d'étude et entre années

La carte de distribution des odonates sur le Marais poitevin (Figure 8) montre des disparités entre sites. Certains sites présentent à la fois beaucoup d'espèces et des effectifs importants comme la zone de Longeville tout à l'Ouest (zone 1) ou le Poiré (zone 6), et d'autres à l'inverse comptent à la fois peu d'individus et peu d'espèces comme la zone de Sainte-Christine (zone 7). Entre les deux, certains sites présentent des effectifs importants mais peu d'espèces différentes comme à Champagné-les-marais (zone 3), et certains à l'inverse présentent des effectifs plus faibles mais une grande diversité spécifique comme à La Ronde (zone 10).

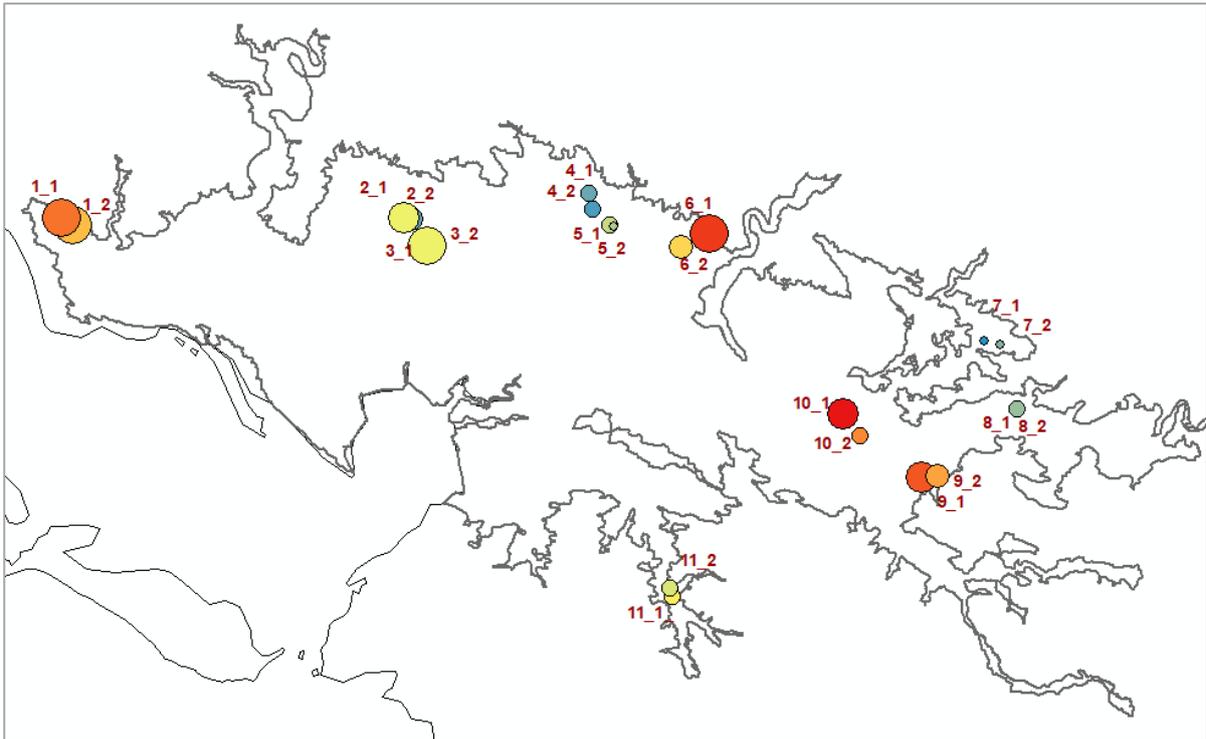


Figure 8. Carte de répartition quantitative des odonates sur les 22 transects échantillonnés. La taille des cercles représente l'abondance cumulée en 8 ans, et la couleur représente le nombre d'espèces observées en moyenne par an (le bleu représente les valeurs minimales et le rouge les valeurs maximales).

On retrouve les patrons discutés précédemment sur la Figure 9. Par exemple, les abondances sont relativement faibles sur la zone 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 (zones 1 à 3 particulièrement), et à l'inverse des effectifs d'Anisoptères plus importants dans certaines zones 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.

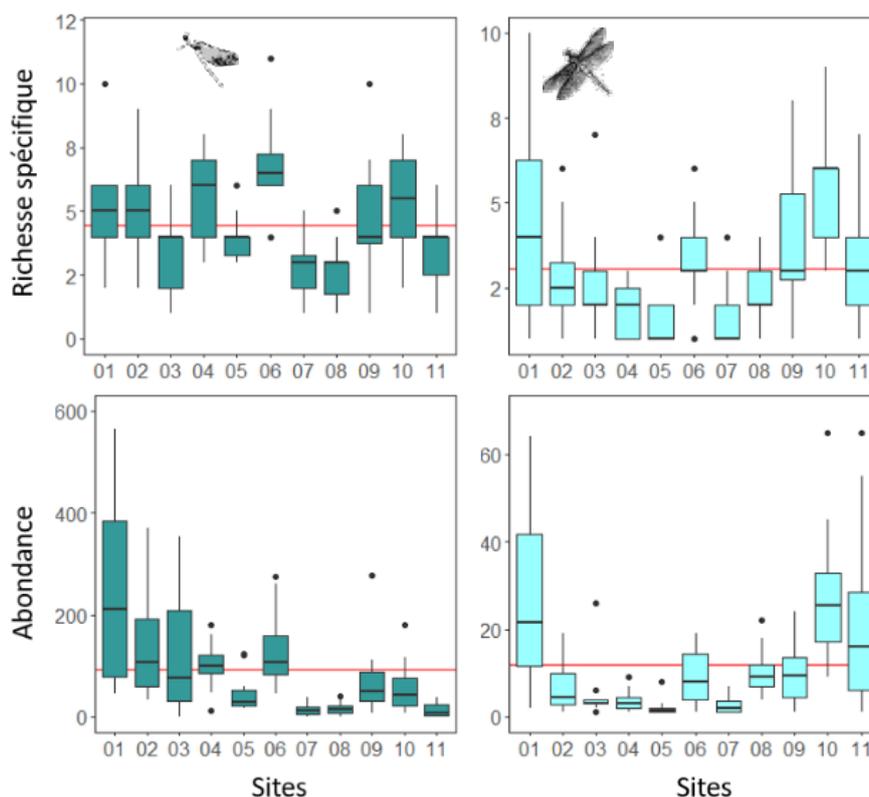


Figure 9. Nombre d'espèces (haut) et effectif (bas) des Zygoptères (gauche) et des Anisoptères (droite) sur les 11 zones étudiées de 2014 à 2021. La ligne rouge sur chaque graphique représente la moyenne toutes années et tous zones confondues.

Une analyse en composante principale sur les relevés d'odonates a mis en évidence quelques contrastes de composition spécifiques entre certains sites (Figure 10). Ainsi les zones de Longeville et Champagné et dans une moindre mesure celui de Luçon (1,3 et 2) se distinguent nettement des zones 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 Naiade au corps vert. Les zones 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 10 indique une grande variabilité de composition spécifique entre les différentes années d'échantillonnage : les espèces observées sur la zone de Sainte-Christine étaient donc très différentes d'une année sur l'autre. La zone de Nuailly (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.

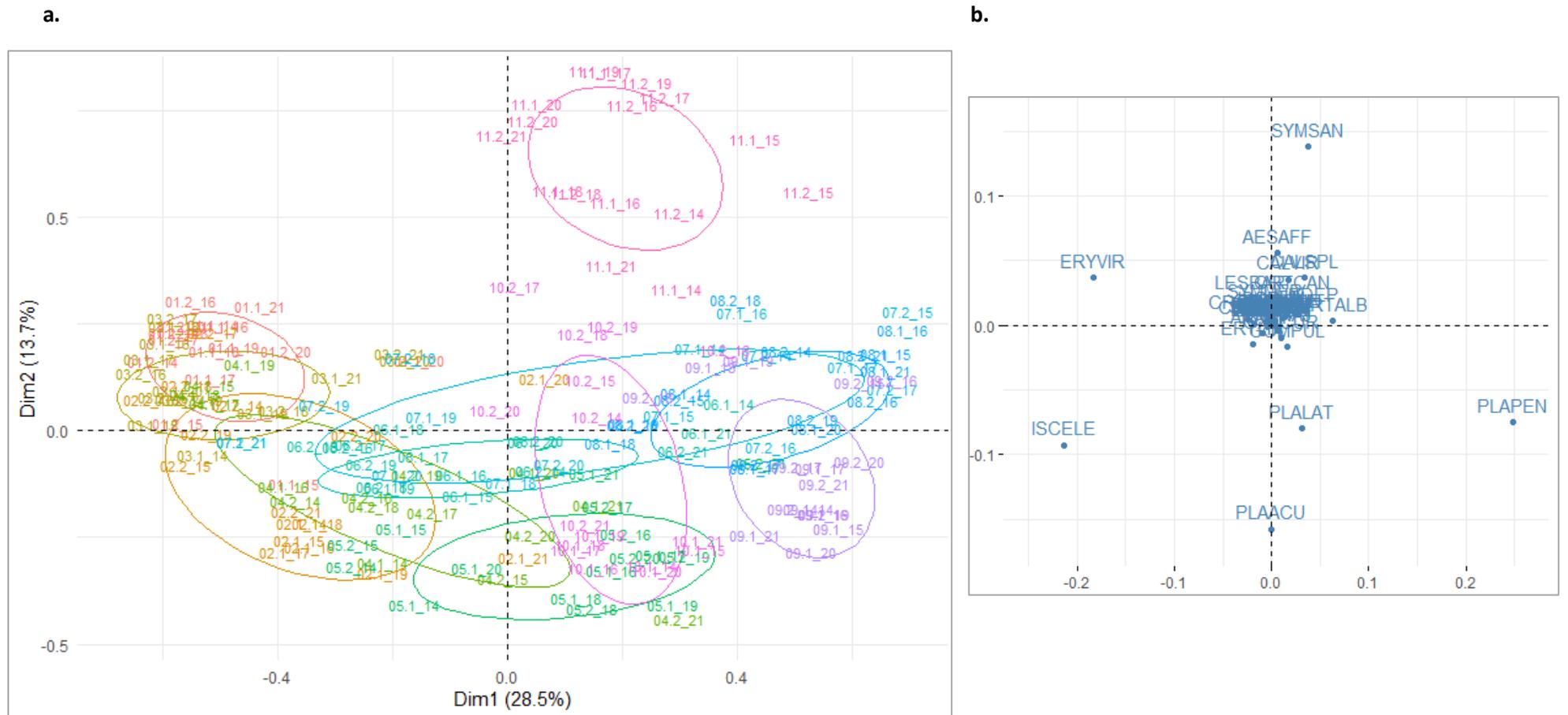


Figure 10. Analyse en Composante Principale sur les observations d'odonates de 2014 à 2021 avec (a.) la distribution des relevés et (b.) la distribution des espèces. Le code des relevés correspond à la zone (1 à 11), puis au transect (1 ou 2), et enfin à l'année (14 à 21).

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 11). On note que pour la zone de Longeville (courbe rouge-orangée sur le graphique inférieur dans la Figure 11), les années 2018 et 2019 ont présenté des abondances exceptionnellement élevées. Cela correspondait principalement à des effectifs très importants de Nâïade 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.

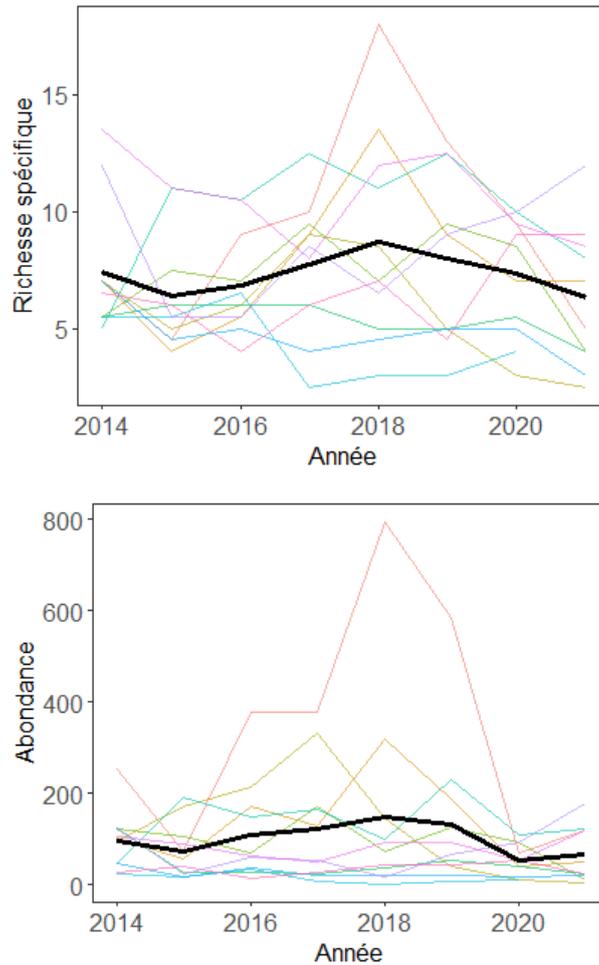


Figure 11. Evolution du nombre d'espèces et de l'abondance des odonates sur 8 ans. Les lignes colorées représentent la tendance pour les 11 zones de 2014 à 2021, la ligne noire épaisse représente la tendance moyenne sur toutes les zones.

### 2.3. Relations entre les communautés d'odonates et les variables environnementales

Parmi les 33 variables environnementales jugées pertinentes pour les odonates, une procédure pour sélectionner les variables les moins corrélées (seuil de corrélation à 0.7) 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 500 m 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 l'abondance des écrevisses. Les odonates étant composés de deux sous-ordres 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 (les Anisoptères et les Zygoptères) séparément.

#### 2.3.1. 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. Quatre variables environnementales ressortent comme significativement corrélées à la richesse spécifique totale des communautés d'odonates (Tableau 4). Sur ces 4 variables, la durée d'assèchement présente un effet négatif prépondérant et trois variables paysagères sont également corrélées négativement à la richesse : le couvert de boisement, le couvert de prairie et le linéaire de canaux.

En considérant uniquement la richesse spécifique en Zygoptères, la durée d'assèchement, le couvert de prairies et de boisements présentent le même effet négatif que pour la richesse totale, quoique la contribution relative de chaque variable diffère un peu par rapport au modèle avec toutes les espèces (Tableau 4). La richesse spécifique des Zygoptères est en outre corrélée négativement au couvert de cultures dans la zone, 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 4. Résultats des modèles linéaires généralisés (GLM) sur la richesse spécifique locale.

	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		

### 2.3.2. Dissimilarité de composition entre sites (diversité beta)

La dissimilarité de composition en odonates (i.e. la diversité bêta) entre deux localités 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 des contrastes environnementaux. En effet, on peut avoir une richesse spécifique (diversité alpha) similaire dans 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 analyses de la diversité Bêta (GDM) expliquent respectivement 22%, 19% et 10% de la déviance totale de la dissimilarité de composition taxonomique pour, respectivement, toutes les espèces, les Zygoptères et les Anisoptères. Les résultats sont similaires en considérant les espèces dans leur ensemble ou en considérant uniquement les Zygoptères (Tableau 5, Figure 12). La distance géographique explique une grande part des dissimilarités de composition entre sites ou zones, c'est-à-dire que les sites les plus proches ont 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 à la durée d'assèchement entre les espèces. L'indice de haies (indicateur de densité de la ripisylve) influence également les dissimilarités de compositions en odonates et en Zygoptères, mais dans une moindre mesure. La dissimilarité de composition en Anisoptères était en revanche influencée par la concentration en nitrite de l'eau du canal, et par la densité de la végétation herbacée sur les hauts de berge.

*Tableau 5. Résultats des modèles généralisés de dissimilarité (GDM) sur la diversité beta. La proportion de déviance 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 12).*

	<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

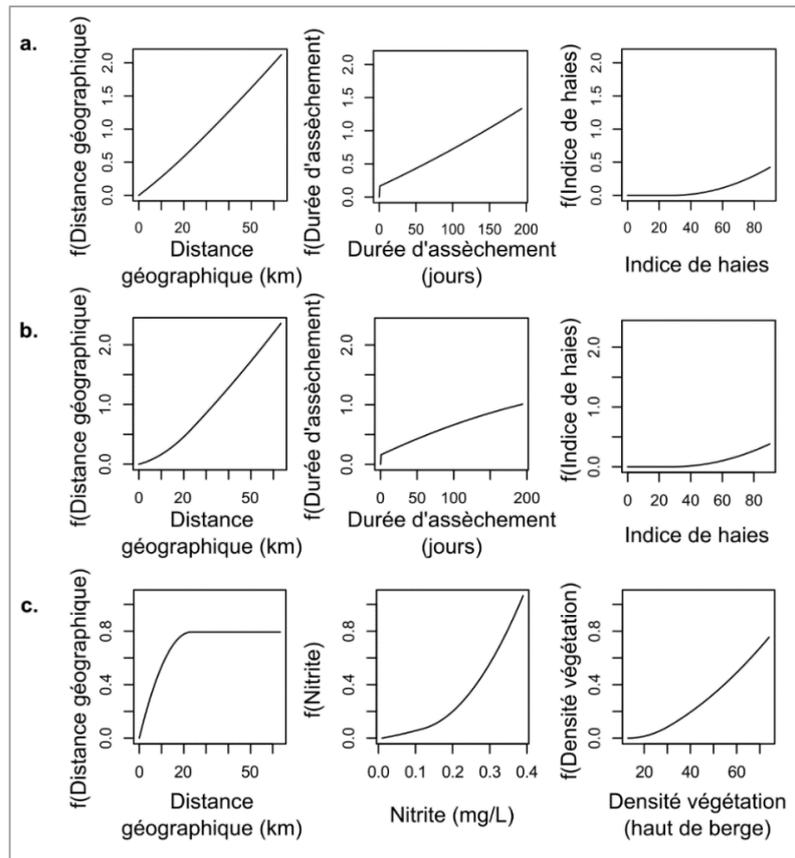


Figure 12. Courbes obtenues dans les modèles généralisés de dissimilarité (en présence-absence) pour toutes les espèces (a), les Zygoptères (b) et les Anisoptères (c). La pente de la courbe indique le taux de turnover (remplacement) d'espèces le long de chaque gradient, en maintenant toutes les autres variables environnementales constantes par ailleurs.

### 2.3.3. 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 13).



Figure 13. 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

Une première partie de ce travail a consisté à compiler des informations issues de la littérature 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, 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 »).

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 expliquent 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).

La Figure 14 présente les scores des sites, des espèces, des variables environnementales et des traits fonctionnels dans la co-inertie : notons qu'il est normal que la distribution des espèces diffère de celle de l'ACP en Figure 10 qui ne visait pas à refléter une éventuelle co-structure avec l'environnement et les traits fonctionnels. 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 14c). Le premier axe était également hautement corrélé avec l'indice de haies (densité de la ripisylve).

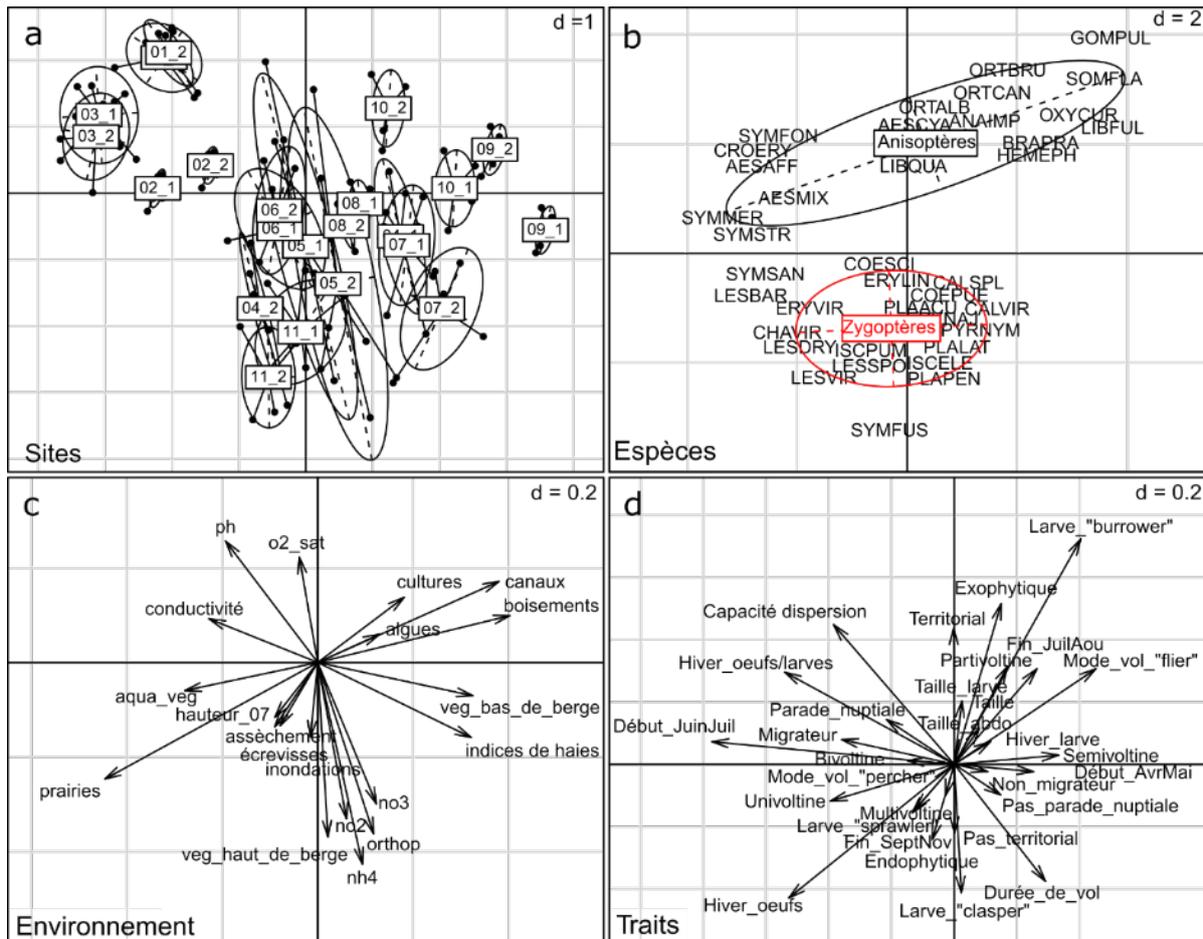


Figure 14. Deux premiers axes de l'ordination résultant de l'analyse RLQ avec (a) les scores des transects pour chaque année, (b) les scores des espèces et la projection des coefficients des variables environnementales (c) et des traits (d). La valeur de  $d$  indique la taille des mailles de la grille (0.2, 1 ou 2).

La 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 sont négativement corrélés avec le vol tardif, l'univoltinisme et la capacité de dispersion (Figure 15a). La combinaison de traits formant le syndrome de traits du premier axe de la RLQ est 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 15b).

Le second axe de l'ordination est principalement structuré le long d'un gradient de qualité de l'eau et de densité de la végétation sur les hauts de berge (Figure 14c). Les principaux traits structurant ce second axe sont la stratégie larvaire, le mode d'oviposition, la taille adulte et la capacité de dispersion. Ces traits forment un second syndrome de traits (Figure 14d) qui a principalement discriminé les Anisoptères des Zygoptères (Figure 14b). Dans l'analyse du quatrième coin, la capacité de dispersion est positivement corrélée au gradient de qualité de l'eau (Figure 15a) et aucune variable environnementale n'est significativement corrélée au syndrome de trait du second axe.

La composition spécifique apparaît significativement associée aux conditions environnementales ( $p < 0.001$ ) mais pas aux traits des espèces ( $p = 0.126$ ). Il n'y a pas non plus de relation bivariée entre

variable 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.

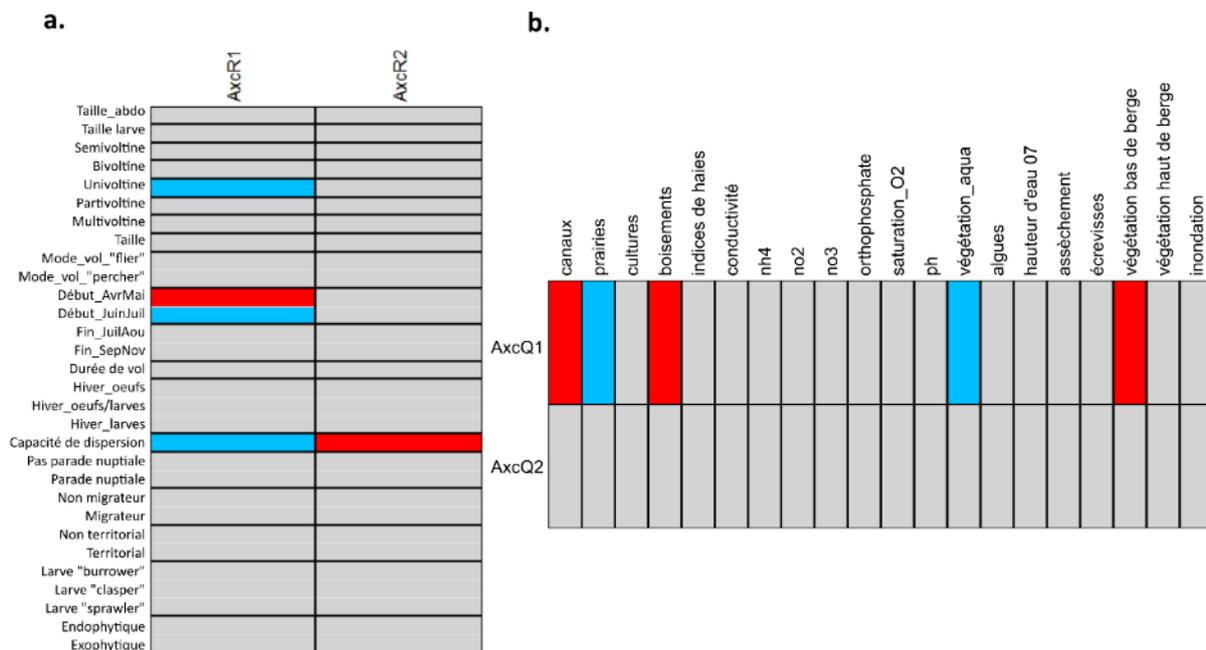


Figure 15. Combinaison des résultats de la RLQ et de l'analyse du quatrième coin : relation entre les variables environnementales et les traits. (a) Tests entre les deux premiers axes d'ordination des variables environnementales (AxcR1 et AxcR2) et chaque trait. (b) Tests entre les deux premiers axes 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.

## 2.4. Bilan

### 2.4.1. Rôle prédominant du régime hydrique

Les variables de régime hydrique, et plus précisément la durée d'assèchement des canaux et la hauteur d'eau des canaux, ont été trouvées comme les principales variables environnementales associées aux contrastes de communautés 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 montrent que des assèchements de mare 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 ont également été trouvés comme le meilleur prédicteur de la dissimilarité de composition en odonates entre zones. Cet effet des assèchements sur la diversité alpha et beta des odonates est déjà connu 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 observés 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'ont été trouvées influencées par les assèchements. En revanche, les assèchements impactent fortement les espèces de Zygoptères, réduisent leur diversité à l'échelle locale et augmentent les contrastes de composition spécifique entre sites. Limiter la durée des assèchements dans les canaux pourrait donc promouvoir la diversité locale des espèces de Zygoptères.

Les analyses fonctionnelles ont mis en évidence 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 ne sont en revanche pas significativement corrélés à la durée des assèchements dans l'analyse. Une explication pourrait être 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 présente 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).

#### 2.4.2. Influence de la structure du paysage

Les couverts de boisement, de prairie et le linéaire de canaux sont 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). Les pourcentages des différentes occupations du sol s'équilibrent, 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 qui bénéficie de façon optimale aux Zygoptères. Cette hypothèse ne peut être examinée 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 a été trouvé négativement corrélé à la richesse spécifique locale, et n'influçait 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 liée au fait que, dans ces données, le linéaire de canaux est très 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 respective de ces 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 résultats obtenus ne valident pas cette prédiction puisque la richesse spécifique des Zygoptères, et non celle des Anisoptères, varie avec les variables paysagères, et la diversité beta des deux groupes n'est au contraire liée qu'à des variables locales. Dans les zones considérées (zones tampon de 500 m autour des transects), 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 ainsi montré que les Zygoptères pouvaient répondre aux variables paysagères lorsque l'on considère des zones de paysage de 400 mètres autour des stations d'étude, tandis que les Anisoptères ne commençaient à répondre au paysage que lorsqu'un paysage plus large, dans des buffers de 1600 mètres, était considéré. 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, nous avons montré que la diversité beta des odonates augmente 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 atteint rapidement un plateau pour les Anisoptères. De plus, le fait que les analyses sur les contrastes entre sites (GDM) étaient bien moins prédictives pour les Anisoptères que pour 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 l'importance 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.

#### 2.4.3. 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 ont été trouvées 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 dans les canaux a été trouvé 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 des canaux soit trop limitée dans nos données 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).

#### 2.4.4. Conclusion

Le régime hydrique apparaît comme le facteur prépondérant pour expliquer les patrons de diversité des odonates. Les variables paysagères présentent 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. Tous les résultats 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.

## 2.5. 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, Ligue 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>

## 2.6. Comparaison des données Odonates acquise dans ce suivi 'EPMP' avec les données de la littérature grise

Cette section vise à comparer les relevés d'Odonates des données EPMP à des échantillonnages d'Odonates sur le même territoire par le passé. Parmi les rapports de la littérature grise qui ont été consultés, ceux qui ont été retenus pour cette comparaison devaient principalement fournir l'information de la localisation géographique précise de l'observation d'une espèce. Les sources de données différant notamment par leur emprise géographique et leur protocole, la section 2.6.1 résume les caractéristiques de chaque jeu de données. La source exacte des différents rapports est fournie en fin de ce chapitre, section 2.6.5.

### 2.6.1. Synthèse sur les différences de protocoles

La Figure 16 représente la répartition des points des différents jeux de données. Ceux du jeu de données de l'OPN (2012-2018) et les transects EPMP correspondent à des relevés GPS, tous les autres points ont été placés sur la commune renseignée dans les protocoles. Les sites du jeu de données de Le Quellec 1992 sont répartis sur la Vendée. Le jeu de données OPN (2012, 2015, 2018) présente l'échantillonnage le plus exhaustif, surtout dans les zones au Sud (secteurs qualifiés de « marais intermédiaire ») et tout à l'Est du marais (secteurs qualifiés de « fond de vallée humide »). Les marais à l'Ouest de Luçon ont été échantillonnés au cours de divers protocoles (e.g. marais de Chasnais prospecté par Fouillet 1988, Thomas 2007, Fouillet & Maillard 1995 et Thomas 2011)

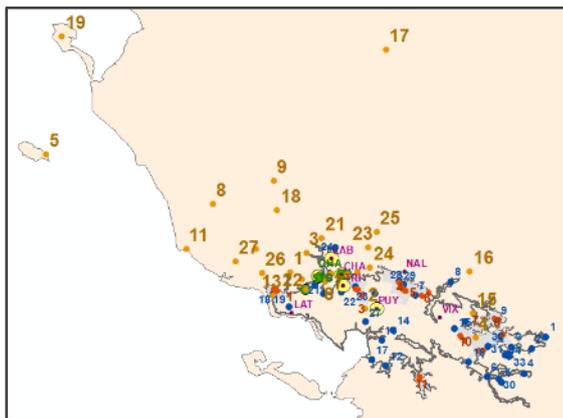
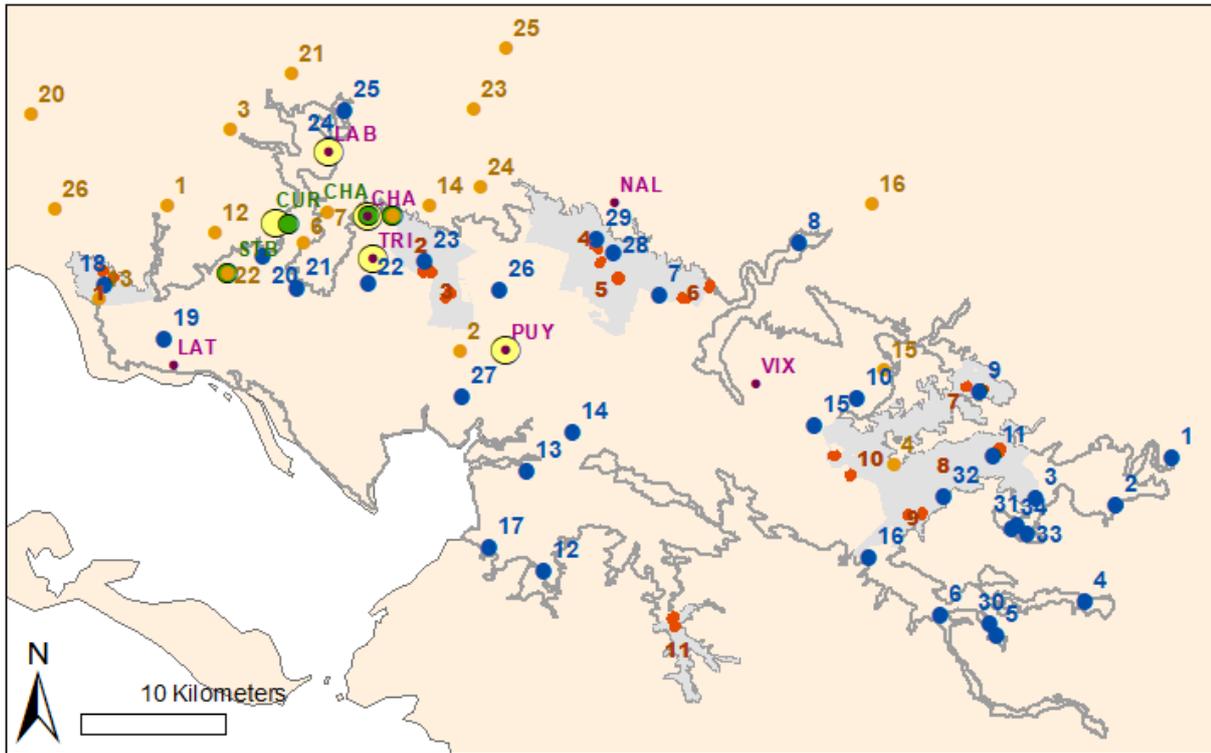
Le Tableau 6 compare les protocoles des différentes sources de données retenues pour cette section. Il ne rappelle pas les conditions d'échantillonnages des données Odonates de l'EPMP que l'on pourra retrouver au chapitre 2. Les données les plus similaires à celles de l'EPMP sont celles de l'OPN : le protocole est semblable, plus de sites ont été échantillonnés mais moins régulièrement (une fois tous les 3 ans pour l'OPN et une fois par an pour l'EPMP). Quelques points ressortent du Tableau 6 sur les protocoles :

- Des emprises spatiales variées. Ex : Le Quellec 1992 et Goyaud 2001 sur toute la Vendée, et Herbrecht & Angot 2014 uniquement sur un marais de Guérande (Loire Atlantique).
- Des différences dans les habitats prospectés. Ex : forêts dans Le Quellec 1992 et Fouillet 1988, marais salants dans Herbrecht & Angot 2014.
- Des différences d'effort d'échantillonnage, quand il est renseigné. Ex : les relevés de Thomas 2011 et ceux de Fouillet & Maillard 1995 ont été effectués sur des surfaces de 1 à 3 hectares, contre des transects de 500m pour l'EPMP et l'OPN.
- Des données en présence-absence ou en abondance, des classes d'abondance différemment définies. Ex : chez Fouillet & Maillard 1995, le nombre d'individus est renseigné s'il y en a moins que 5, sinon il y a une indication 10- ou 10+ ; dans Herbrecht & Angot 2014, il y a 5 classes.
- Des données en présence-absence issues de protocoles. Ex : suivi de Thomas 2005, 2007 sur des marais communaux. D'autres issues d'observations opportunistes (e.g. Le Quellec 92 qui a joint des explorations de terrain à des données opportunistes, ou Goyaud 2001 qui a rassemblé des données d'observations ponctuelles de 1985 à 2000).

Bien qu'elles soient en abondance et sur un habitat similaire à ceux prospectés dans le cadre du suivi de l'EPMP, les données de Terrisse & Jourde 2006 ne sont pas considérées dans certaines analyses car elles ne concernent que des exuvies (beaucoup moins d'espèces échantillonnées)

Tableau 6 : Descriptif des jeux de données extraits de la littérature grise

Auteur	Année (terrain)	Organisme	Localisation	Nombre de sites	Aire d'un site	Adultes ou larves	Abondance ou P/A	Habitat	Echantillonnage
Goyaud	1985-2000	Sté Française d'Odonatologie	Vendée	76 mailles (sélection de 11 sur MP)	~100km <sup>2</sup>	na	P/A	Divers	15 années d'observations recoupées par la SFO
Fouillet	1988-1989		Ouest et centre du MP	7		adultes	classes abondances	bois et friches avec réseaux canaux, milieu arrière dunaire,	
Le Quellec	1990	Sté Française d'Odonatologie	Vendée	27	na	na	P/A	Divers	Observations menées en 1990-1991 (sans précision), recoupées avec des observations de plusieurs observateurs
Fouillet, Maillard	1995	ADEV, PNR MP	Autour de Luçon	5	1 à 3 ha	adultes	classes abondances	prairies inondées et réseaux de fossés	D'avril à août, un passage mensuel a été réalisé sur l'ensemble des stations avec relevé des effectifs par espèces des adultes présents. Parcours d'1h/1h30 environ. Observations faites à vue ou par captures au « filet à papillons »
Thomas	2005	Suivi communal, PIMP	Autour de Luçon	4	?	adultes	P/A	baisses, fossés et canaux, mares	?
Terrisse, Jourde	2006	CREN Poitou-Charentes	Brouage	9	10m <sup>2</sup>	exuvies	abondance	baisses connectées et déconnectées, fossés et canaux	7 passages. identification exuvies à la bino (GERBEN et STERNBERG, 1999 ; HEIDEMANN et SEIDENBUSCH, 2002).
Thomas	2007	Suivi communal, PIMP	Autour de Luçon	13	?	adultes	P/A	baisses, fossés et canaux, mares	?
Thomas	2011	PIMP, OPN	Autour de Luçon	5	1 à 3 ha	adultes	abondance	prairies inondées et réseaux de fossés	D'avril à août, un passage mensuel a été réalisé sur l'ensemble des stations avec relevé des effectifs par espèces des adultes présents. Parcours d'1h/1h30 environ. Observations faites à vue ou par captures au « filet à papillons »
Herbrecht, Angot	2014	GRETIA	Guérande	38 bassins	300m <sup>2</sup> à 2ha	les deux (surtout adultes)	classes abondances	Marais saumâtre, fossés	juin-juillet, entre 10h00 et 17h00. Parfois capture au filet et relâché pour identification à l'espèce. Dans quelques rares cas, prélèvement pour identification ultérieure en laboratoire
Doré, Mercier, etc	2012, 2015, 2018	DSNE, LPO, LNV, CDV, PNR MP	Tout MP	30-34	transsect 500m	adultes	abondance	rivières, ruisseaux, fossés, canaux, dépressions, mares	Chaque site fait l'objet de 4 passages (aller et retour d'une heure par passage) durant la saison soit un par mois de début mai à fin août. Les prospections ont été effectuées à l'aide d'une paire de jumelles à mise au point rapprochée et un filet (capture puis relâché immédiat) pour d'éventuelles confirmations dans les déterminations



### Légende

- Fouillet 1988-1989 (classes d'abondance)
- Le Quellec 1992 (présence/absence)
- Thomas 2005-2007 (présence/absence)
- Fouillet 1995 - OPN 2011 (classes d'abondance/abondances)
- OPN 2012 - 2015 - 2018 (abondances)
- Transects EPMP (2014 à 2018) (abondances)
- Secteurs EPMP

Figure 16. Carte des sites des différents jeux de données. Les jeux de données suivants ne sont pas représentés: les sites de Herbrecht & Angot 2014 à Guérande (trop excentrés), les sites de l'Atlas de Vendée de Goyaud (mailles très larges et imprécises), et les sites de Terrisse & Jourde à Brouage en 2006 (prospection d'exuvies et non d'adultes). Une version élargie de la carte est fournie (bas) pour inclure plus de sites de Le Quellec 1992. Les données de Fouillet & Maillard 1995 et Thomas 2011 (OPN) sont groupés sur la figure car ils ont été échantillonnés au même endroit.

#### 2.6.2. Synthèse sur les espèces présentes dans les données

Sur l'ensemble du jeu de données EPMP, on capture une bonne partie des espèces observables dans le Marais Poitevin (42 espèces sur 54 au total, soit 78%). Huit espèces de moins ont été observées que dans les données OPN qui comportent trois fois plus de sites, dont des habitats qui ne sont pas prospectés dans le cadre du suivi EPMP (ex : fond de vallée humide). La diversité spécifique sur chaque zone par an (10 espèces/ zone/ an en moyenne) est similaire à celle obtenue dans le jeu de données OPN (11 espèces en moyenne), elle est en revanche plus faible que dans d'autres jeux de données (respectivement 19, 16 et 20 espèces pour Fouillet 1988, Fouillet & Maillard 1995 et Thomas 2005-2007). Cela peut s'expliquer par les différences de protocoles d'échantillonnages (ex : 1 à 3 ha échantillonnés et peut-être un passage supplémentaire pour Fouillet & Maillard 1995 et Thomas 2005-2007, cf. Tableau 6).

Espèces	Fou88	LeQ92	Fou95	goy 85-00	Ter06	Tho 0507	Tho11	opn 12-18	Her14	epmp 14-21	Total
Calopteryx splendens		x		x				x		x	4
Calopteryx virgo	x	x		x		x	x	x	x	x	8
Coenagrion puella	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	10
Coenagrion mercuriale		x		x				x		x	4
Coenagrion pulchellum	x	x	x	x				x			5
Coenagrion scitulum	x	x	x	x		x	x	x	x	x	9
Ceragrion tenellum	x	x	x	x				x			5
Enallagma cyathigerum		x		x				x		x	4
Erythromma lindenii	x	x	x	x		x	x	x		x	8
Erythromma najas				x				x		x	3
Erythromma viridulum	x	x	x	x		x	x	x		x	8
Ischnura elegans	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	10
Ischnura pumilio	x	x	x	x				x		x	6
Lestes barbarus	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	10
Lestes dryas	x	x	x	x		x		x	x	x	8
Lestes magrostigma		x		x							2
Lestes sponsa		x		x				x	x	x	5
Lestes virens	x	x	x	x		x		x	x	x	8
Lestes viridis	x	x	x	x		x	x	x	x	x	9
Platycnemis acutipennis	x	x		x		x	x	x		x	7
Platycnemis latipes	x	x		x		x	x	x		x	7
Platycnemis pennipes	x	x	x	x		x	x	x		x	8
Pyrrhosoma nymphula	x	x	x	x	x			x		x	7
Sympetma fusca	x	x	x	x		x		x	x	x	8
Aeshna affinis	x	x	x	x	x	x		x	x	x	9
Aeshna cyanea	x	x	x	x				x		x	6
Aeshna isoceles	x		x	x					x		4
Aeshna mixta		x	x	x				x		x	5
Hemianax ephippiger							x	x		x	3
Anax imperator	x	x	x	x		x	x	x	x	x	9
Anax parthenope								x			1
Boyeria irene								x			1
Brachytron pratense	x	x	x	x		x		x		x	7
Cordulegaster boltonii		x						x			2
Crocothemis erythraea	x	x	x	x		x		x	x	x	8
Gomphus pulchellus	x	x		x		x		x		x	6
Libellula depressa	x	x	x	x		x		x	x	x	8
Libellula fulva	x	x	x	x				x		x	6
Libellula quadrimaculata		x						x	x	x	4
Onychogomphus forcipatus		x		x				x			3
Onychogomphus uncatus								x			1
Orthetrum albistylum		x		x		x	x	x		x	6
Orthetrum brunneum		x						x		x	3
Orthetrum cancellatum	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	10
Orthetrum coerulescens		x						x		x	3
Oxygastra curtisii								x		x	2
Somatochlora flavomaculata	x			x				x		x	4
Somatochlora metallica	x	x		x				x			4
Sympetrum flaveolum		x									1
Sympetrum fonscolombii		x		x				x	x	x	5
Sympetrum meridionale	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	10
Sympetrum sanguineum	x	x	x	x		x	x	x	x	x	9
Sympetrum striolatum	x	x	x	x	x	x		x	x	x	9
Sympetrum vulgatum	x	x		x							3
Nombre total d'espèces	34	46	28	44	8	25	17	50	21	42	

Tableau 7. Occurrences des espèces dans les différents jeux de données (tous sites confondus). Le code couleur donne à titre indicatif les espèces les moins (orange clair) et les plus (orange foncé) fréquentes au sein d'un jeu de données. Les noms en gris rappellent les espèces absentes des données EPMP. (Voir tableau page précédente)

Les 12 espèces observées sur le marais mais absentes des données EPMP (Tableau 7) sont des espèces menacées ou des espèces moins susceptibles d'être observées dans des habitats de canaux tels que prospectés par l'EPMP:

- 1 fait l'objet d'un Plan National d'Action : *Lestes magrostigma* (espèce en danger, très rare et inféodée au milieu saumâtre),
- 6 autres espèces sont également sur Liste Rouge: *Coenagrion pulchellum* (quasi-menacée en France et en PC, espèce d'étang et de lac), *Ceriagrion tenellum* (quasi-menacée en Poitou-Charentes, espèce de petits rivières ou tourbières), *Aeshna isoceles* (espèce en danger en PC, espèce de mare et milieu saumâtre), *Boyeria irene* (quasi-menacée en PC, eaux courantes ombragées), *Somatochlora metallica* (quasi-menacée en France et vulnérable en PC, espèce de milieux tourbeux), et *Sympetrum vulgatum* (espèce en danger critique dans le PC, espèce d'étangs et lacs).
- 5 autres espèces sont soit d'eaux courantes (*Onychogomphus forcipatus*, *Onychogomphus uncatius*, *Cordulegaster boltonii*), de milieux tourbeux plutôt en altitude (*Sympetrum flaveolum*, très rare dans le MP), ou de mare ensoleillée, milieu saumâtre (*Anax parthenope*, très rare dans le MP).

À l'inverse, certaines espèces rarement observées (dans moins de 3 jeux de données) ont été observées dans le cadre du suivi EPMP (Tableau 7): *Oxygastra curtisii* (quasi-menacée en PC, fait l'objet d'un PNA, espèce de cours d'eau), *Hemianax ephippiger* (espèce migratrice), *Erythromma najas* (espèce en danger en PC, espèce d'eau stagnante, lacs) et *Orthetrum coerulescens* (espèce de petits cours d'eau).

### 2.6.3. Analyse multivariée

Une analyse factorielle a été réalisée sur l'ensemble des données en présence-absence (à l'exception des données de Terrisse & Jourde 2006 portant sur les exuvies). Les relevés de Thomas 2005 et Thomas 2007 sont groupés ; cela représentait donc neuf jeux de données. Les cortèges d'espèces des différents jeux de données se recoupent beaucoup, indiquant que des espèces similaires ont été observées par les différents échantillonnages. La projection de l'AFC sur les deux premiers axes présente une faible inertie expliquée (14%), suggérant en revanche que les espèces conjointement observées ne sont pas toujours les mêmes selon les échantillons (au sein d'un jeu de données ou entre jeux de données).

Les données de Le Quellec 1992 forment la plus grande ellipse (Figure 17) : ces données comptent les points les plus éloignés de la zone humide du Marais poitevin tels que les Sables d'Olonnes (site 11), île d'Yeu (5), Damvix (4), ou La Roche-sur-Yon (9). Ce ne sont pas des sites particulièrement riches ou pauvres, ni avec des espèces rares, ce sont plutôt des sites où manquent les espèces les plus fréquentes observées dans le marais, et qui présentent souvent au moins une espèce relativement peu commune (ex : *A. cyanea* sur le 11, ou *I. pumillio* sur le 4). Les données de l'OPN forment la deuxième plus grande ellipse. Cette ellipse est surtout structurée selon l'axe 2, tiré par les sites qui correspondent à des fonds de vallée humide, et présentent des espèces d'eaux courantes (ex : *C. boltonii*, *O. uncatius* ou *B. irene*), rares dans le reste du Marais poitevin.

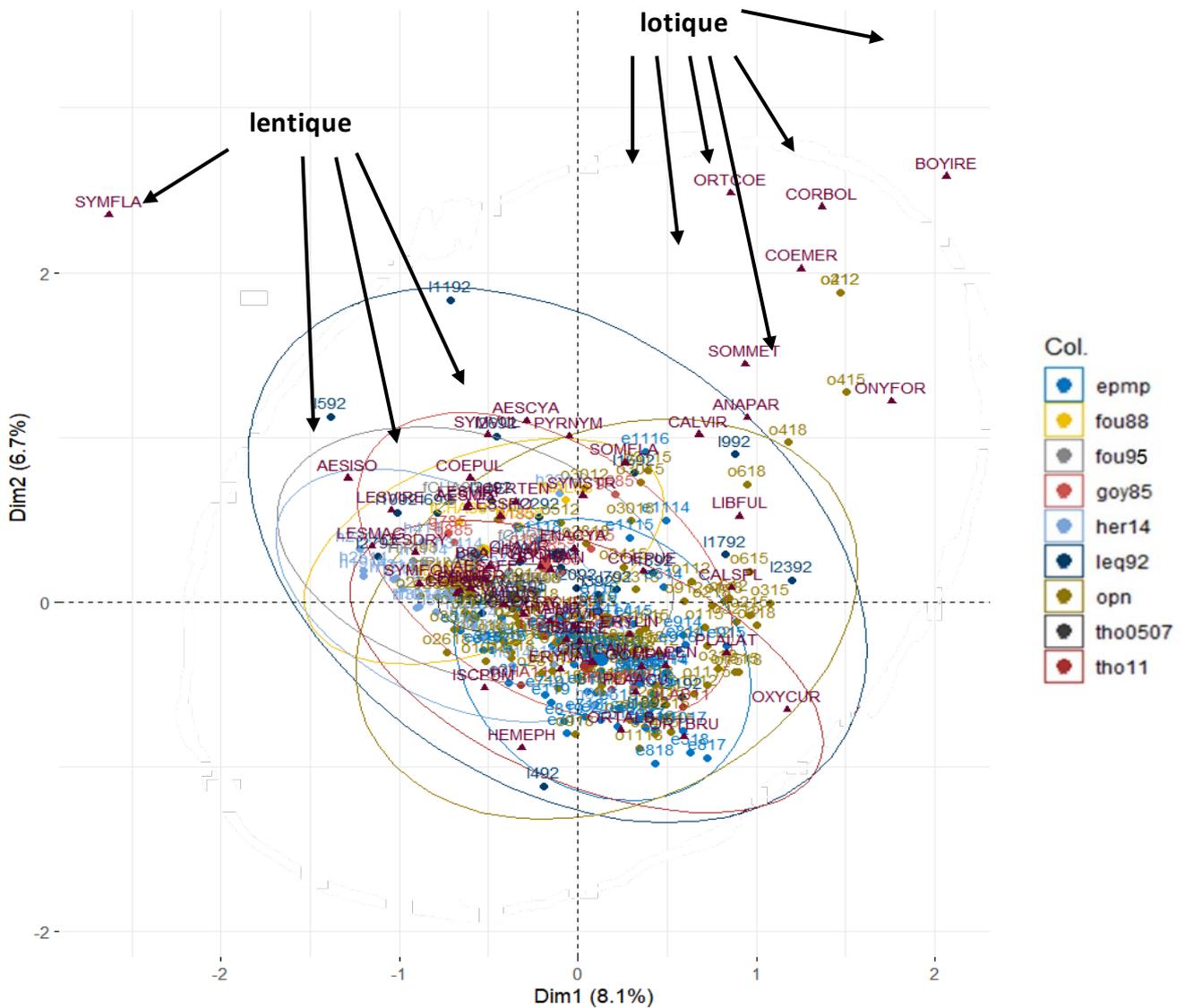


Figure 17. AFC sur 9 jeux de données en présence-absence. Les espèces sont indiquées en pourpre en majuscule (trois premières lettres du nom de genre et trois premières lettres du nom d'espèce, voir liste d'espèces Tableau 7). Chaque couleur correspond à un jeu de données. Un point représente un relevé pour une année : le code correspond à la première lettre du nom de la source, l'identifiant du site (un numéro ou quelques lettres) puis les deux derniers chiffres de l'année d'échantillonnage. Les relevés avec uniquement une espèce observée à une date ont été retirés (3 relevés pour Le Quellec 1992 et 3 relevés pour Herbrecht & Angot 2014). À titre indicatif, la préférence d'habitat entre milieu lotique ou lentique a été indiquée pour quelques espèces.

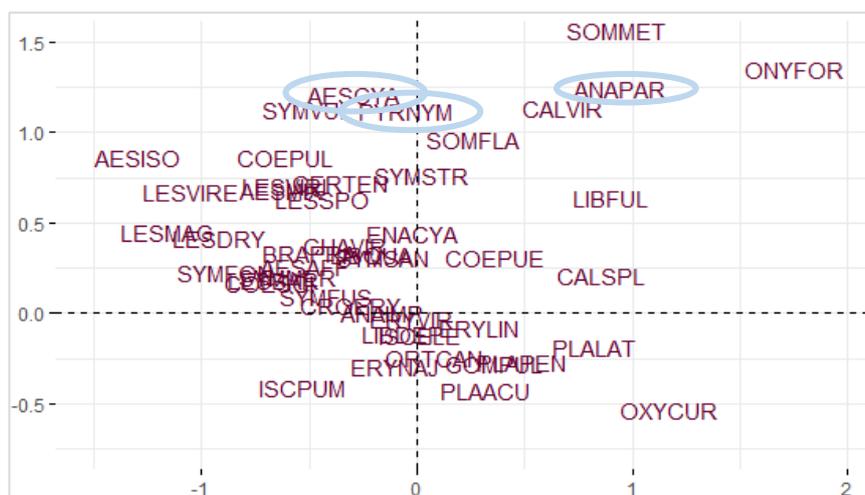
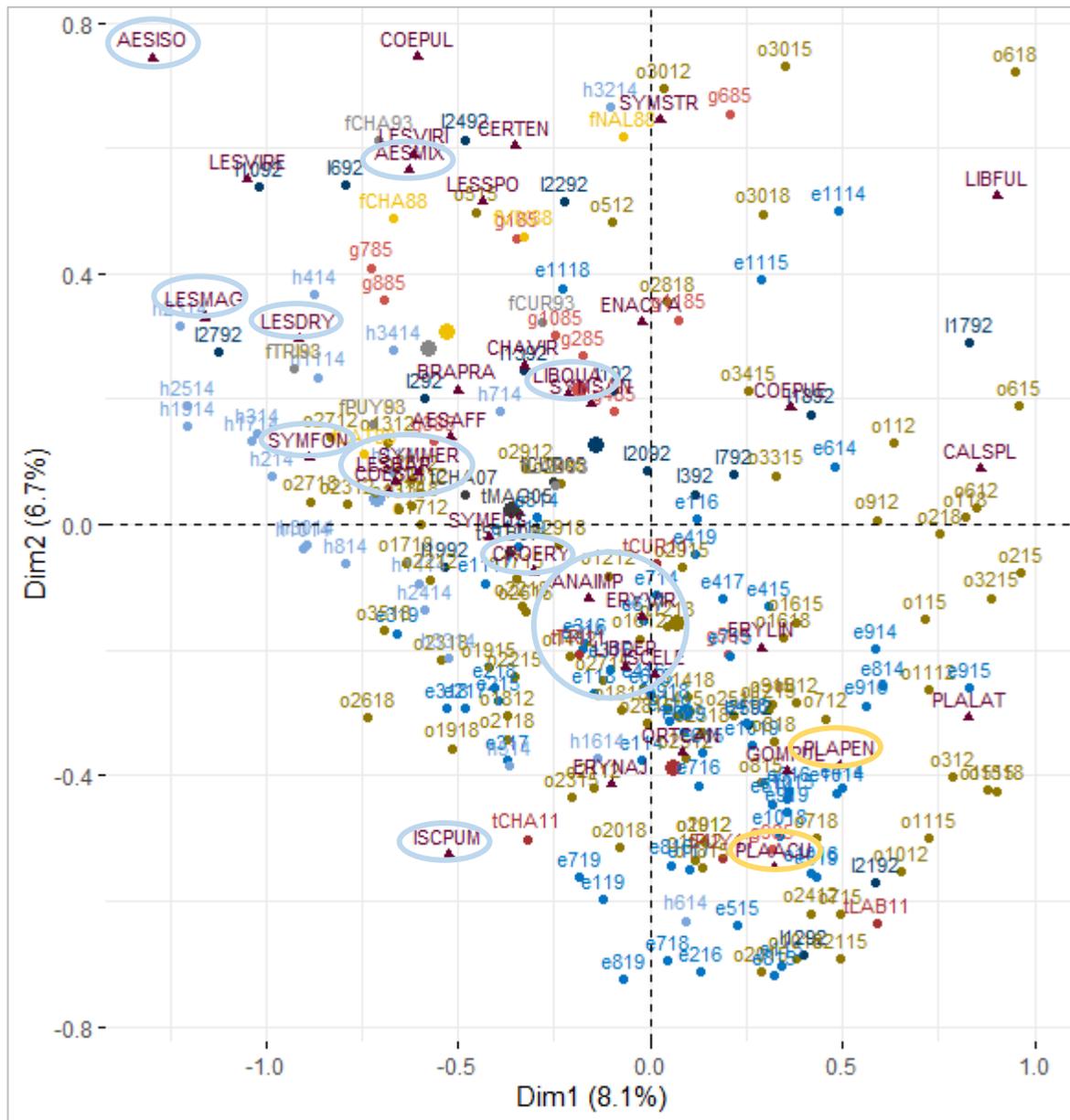


Figure 18. AFC sur 9 jeux de données en présence-absence (zoom sur le centre de la Figure 17). Le graphe du bas ne présentent que les espèces pour la lisibilité. Les espèces entourées en bleu correspondent à des espèces inféodées ou tolérantes au caractère saumâtre d'un habitat. Les espèces entourées en jaune (en bas à droite) évitent les milieux saumâtres.

**Structure de l'axe 1 de l'AFC :** Cet axe est au moins en partie structuré selon la préférence des espèces pour les milieux lenticules ou lotiques (Figure 17). On retrouve en haut à droite de la Figure 18 le site de l'étude par Le Quellec du bord de la Sèvre (site 17), les mailles 6 et 11 de l'Atlas de Goyaud correspondant à la partie à l'extrême Est du Marais, les sites de l'OPN situés en fonds de vallée humide (1, 5, 6, 30), et le site 11 de l'EPMP situé au Sud-Est.

Cet axe est aussi vraisemblablement structuré par la tolérance aux milieux saumâtres. En effet, la partie gauche de l'AFC concentre des espèces (entourées en bleu dans la Figure 18) telles que *L. magrostigma* qui est inféodée aux milieux saumâtres, des espèces fréquentes de ces milieux (ex : *A. isocele*, *L. barbarus*, *I. pumilio*), et des espèces tolérantes au caractère saumâtre (ex : groupe en bas *A. imperator*, *E. viridulum*, *I. elegans*, *L. depressa*). Les sites d'Herbrecht & Angot, à Guérande, sont également concentrés à gauche du graphe. À l'inverse, certaines espèces connues pour n'être jamais trouvées en milieu saumâtre, entourées en jaune (*P. pennipes*, *P. acutipennis*), sont situées à droite sur la figure.

**Structure de l'axe 2 de l'AFC :** Cet axe est en partie structuré le long d'un gradient de richesse spécifique. On trouve en haut à gauche les sites Fouillet 1988, Fouillet & Maillard 1995 et Thomas 2005-2007 qui comptent 18 espèces en moyenne par site pour les 3 jeux de données. À l'inverse on y voit très peu de sites qui suivent l'EPMP (10 espèces / échantillon). Les échantillons de Thomas 2011 se situent plutôt dans la partie inférieure de la Figure 18: c'est cohérent avec une observation de son rapport selon laquelle il avait observé une richesse spécifique plus basse que sur les mêmes sites par le passé (Fouillet & Maillard 1995). L'explication alors proposée reposait sur l'occurrence d'assecs précoces en 2011, et sur l'arrivée de l'écrevisse (mais impossible à prouver). Les sites situés le plus bas sur le graphique (sites EPMP 8-2019, 7-2018, 2-2016, site 6 de Herbrecht & Angot 2014, site OPN 23-2015) sont parmi les plus pauvres en espèces.

**Autres remarques :** Dans l'AFC, les assecs ne ressortent pas comme ayant un effet structurant. Les espèces sensibles sont plutôt en bas à droite, mais certaines (ex : *C. puella*) sont mêlées avec des espèces connues pour être relativement résistantes aux assecs (lestes, aeshnes). Il n'y a pas non plus de signal de milieu tourbeux. Les espèces typiques (*L. sponsa*, *A. cyanea*, *P. nymphula*) sont plutôt en haut de l'AFC, et cela ne concorde pas avec la répartition des sites tourbeux.

En complément, une analyse en composante principale a été conduite avec les données en abondance. Six jeux de données comportaient une information en abondance, en reportant soit le nombre exact d'individus soit des classes d'abondance : il a donc fallu homogénéiser au mieux l'information. Les résultats ne sont pas présentés ici car ils étaient sensiblement similaires aux résultats en présence-absence. En revanche, contrairement aux analyses en présence-absence, les données en abondance suggèrent une certaine structuration des communautés d'odonates selon le caractère temporaire des milieux aquatiques, et dans une moindre mesure, leur caractère tourbeux.

#### 2.6.4. Conclusions sur une possible évolution temporelle des communautés à partir de ces données

Il est délicat de conclure sur des évolutions temporelles en se fondant sur des sources très différentes de données, surtout au vu de la variabilité interannuelle qu'on peut observer même avec des échantillonnages d'odonates avec un même protocole, et au vu des habitats différents parfois échantillonnés. Au demeurant, la superposition générale des différents relevés considérés (en tout cas ceux globalement dans la même aire géographique) suggère qu'il n'y a pas eu de bouleversements des compositions spécifiques à l'échelle du Marais poitevin.

On peut noter en outre, quelques changements ponctuels. Par exemple :

- *Sympetrum vulgatum*, classé aujourd'hui comme « en danger critique d'extinction ou déjà éteint » en Poitou-Charentes, a été observé dans trois jeux de données, mais n'a effectivement pas été ré-observé dans les jeux de données postérieurs aux années 90 (Tableau 7).
- À l'opposé, *Hemianax Ephemigiger* n'a été recensé que dans les jeux de données après 2011, or il y a eu un afflux migratoire d'*Hemianax Ephemigiger* sans précédent en France cette année-là et ils utilisaient particulièrement la voie de migration côtière atlantique (Lambret & Deschamps, 2013).

En revanche, avec les données de la littérature grise traitées ici, il n'est pas possible de relier de façon quantitative une éventuelle évolution de la distribution de telle ou telle espèce à un facteur environnemental précis.

#### 2.6.5. Références

- Fouillet P. **1988**. Les Libellules et les Papillons diurnes des réserves naturelles Vendéennes de l'île de Charouin et des bois de Nalliers-Mouzeuil. Etude pour le Parc Naturel Régional du Marais Poitevin, val de Sèvre et Vendée, 18p.
- Fouillet P. **1989**. Inventaire des peuplements entomologiques des dunes et marais de la Belle-Henriette (La Tranche sur Mer, Vendée). Rapport pour le Parc Naturel Régional du Marais Poitevin, val de Sèvre et Vendée, 18p.
- Le Quellec J.-L. **1992**. Contribution à l'inventaire des Odonates de la Vendée. *Martinia*, 8 (3): 57-79.
- Fouillet P. & Maillard Y. **1995**. Etude du peuplement d'invertébrés aquatiques et d'odonates des prairies inondées et des réseaux de fossés de l'ouest du Marais poitevin. ADEV et Parc Naturel Régional du Marais Poitevin Val de Sèvre et Vendée, 57p.
- Goyaud C. **2001**. Atlas de répartition des Libellules (Odonata) de Vendée (1985-2000). *Le naturaliste vendéen*, 1: 19-35.
- Thomas A. **2005**. Marais communaux. Inventaires complémentaires Odonates et Orthoptères, Lairoux / Curzon – Magnils-Reigniers – Le Poiré-sur-Velluire – Angliers. Life 04 Nat/FR/000087, Parc Interrégional du Marais Poitevin, 45p.
- Terrisse J. & Jourde P. **2006**. Expertise biologique des acquisitions du conservatoire d'espaces naturels de Poitou-Charentes en Marais de Broue. Conservatoire d'Espaces Naturels de Poitou-Charentes, 51p.
- Thomas A. **2007**. Marais communaux. Inventaires complémentaires Odonates, lepidoptères diurnes et Orthoptères St Benoist-sur-Mer – Lairoux / Curzon – Chaisnais - Magnils-Reigniers – Nalliers – Marais Garreau – Poiré-sur-Velluire – Baude – Nuaille-d'Aunis – St Sauveur-d'Aunis – Le Gué-d'Alléré – Anais – Courçon. Life 04 Nat/FR/000087, Parc Interrégional du Marais Poitevin, 45p.
- Thomas A. **2011**. Etude et comparaison des peuplements d'odonates des prairies inondées et des réseaux de fossés de l'ouest du marais poitevin (1993-2011). Parc Interrégional du Marais Poitevin, 25p.
- Lambret P., Deschamps C. **2011**. Bilan de La Migration d'*Hemianax Ephemigiger* (Burmeister, 1839) En France En 2011 (Odonata, Anisoptera: Aeshnidae). *Martinia, Hors-série*, 29–46.
- Herbrecht F. & Angot D. **2014**. Caractérisation de l'odonatofaune du marais de Careil-Mouzac (Guérande-FR44) et recherche du Leste à grands stigmas [*Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836)]. Rapport GRECIA pour Cap Atlantique, 35 p.
- Deux-Sèvres Nature Environnement, Ligue pour la Protection des Oiseaux, Les Naturalistes Vendéens, Conseil Départemental de Vendée et 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, 61 p.

### 3. Analyse de la végétation des prairies humides et ses interactions avec les conditions environnementales

Le texte ci-dessous reflète largement les analyses conduites dans le cadre d'un manuscrit en anglais qui a été soumis à une revue académique et est en cours d'examen par des pairs. Il concerne la végétation prairiale des zones 1-4 et 6-11 en raison de particularités des prairies de la zone 5. Il utilise les données relevées entre 2016 et 2019 (en 2014 et 2015, certaines données environnementales manquaient encore).

Il sera suivi d'un complément qui intégrera les données des relevés de 2021 et 2022. En effet, en raison de la Covid, les relevés de 2020 ont été très incomplets.

#### 3.1. Introduction

Les prairies fournissent une importante production agricole, et occupent de 30 à 35% de la SAU sur l'ensemble de l'Union européenne (Smit et al. 2008). Les prairies méritent en outre une attention particulière pour leur valeur écologique (Evans 2006, García-Feced *et al.* 2015). Les prairies semi-naturelles en particulier, accueillent une faune et une flore remarquable, qui contribuent largement à la biodiversité régionale (Wilson *et al.* 2012, Habel et al. 2013, Dengler et al. 2014, Bengtsson et al. 2019), tout en fournissant une large gamme de services écosystémiques (Hooper *et al.* 2005, Balvanera et al. 2006, Bengtsson et al. 2019). Au sein des prairies semi-naturelles, les prairies humides (ou inondables) peuvent contribuer à l'adaptation des territoires à l'élévation du niveau de la mer et au changement climatique, via leur rôle dans la régulation des masses d'eau et le stockage de carbone (Bullock et Acreman 2003, Bengtsson *et al.* 2019).

En dépit de leur intérêt socio-économique et écologique, les prairies humides ont été, et sont encore, menacées de destruction ou de dégradation de leur état, et ceci, dans le monde entier et plus particulièrement en Europe (Krause *et al.* 2011, Janssen *et al.* 2016). Les menaces sur ces prairies sont liées aussi bien à leur conversion en culture (Duncan et al. 1999), à l'enrichissement en nutriments des sols (Goodwillie et al. 2020), à l'abandon de usages (Joyce 2014), et aux modifications de leur régime hydrique par la gestion anthropique.

Le contrôle du régime hydrique des rivières, des canaux et des zones humides est maintenant largement répandu (Maltby 2006). Ce contrôle est particulièrement répandu dans les régions agricoles où se trouvent une mosaïque d'habitats dans laquelle les prairies humides, les marais, boisements sont présents, entourés de canaux, simultanément avec des cultures (Acreman et al. 2007, Thompson et al. 2009). Dans ce type de paysage, le contrôle du régime hydrique est en général conçu pour réduire la fréquence et la durée d'inondation des terres arables et zones urbanisées en hiver et au printemps (Duncan et al. 1999). Cet objectif est atteint i) en réduisant le niveau de l'eau dans les habitats aquatiques permanents auxquels les cultures et prairies sont connectées ; ii) en limitant les transferts d'eau entre ces habitats aquatiques et les cultures et prairies et/ou iii) en accélérant l'évacuation de l'eau hors des cultures et prairies après leur inondation.

Ce type de contrôle anthropique du régime hydrique peut fortement menacer biodiversité des prairies humides, mais aussi leurs fonctionnement (Gowing et al. 2002, Toogood et al. 2008, Dengler et al. 2014, Janssen *et al.* 2016, Schneider et al. 2017). L'effet négatif attendu d'un tel contrôle anthropique du régime hydrique sur les communautés végétales des prairies humides est lié à la réduction de la durée d'inondation et d'anoxie du sol, ainsi qu'à l'augmentation attendue de la sécheresse du sol en période estivale. Ces composants du régime hydrique interviennent fortement dans la « niche hydrologique » des espèces (Gowing et al. (1997) Silvertown *et al.* 1999 and Araya et al. 2011) and constituent donc des déterminants clés de la composition et de la diversité des communautés végétales des prairies humides (Casanova et Brock 2000, Toogood et Joyce 2009, Zelnik et Čarni 2013, Maher et al. 2015).

Les longues périodes d'inondation des prairies peuvent filtrer et donc exclure de nombreuses espèces végétales, conduisant à des communautés appauvries en espèces dans des conditions de longue période d'inondation (Wassen *et al.* 2002, Maher et al. 2015, Garssen et al. 2015, but see Violle et al. (2011).

Néanmoins, en dépit d'un corpus de connaissance important existe sur les relations entre le régime hydrique et les communautés des prairies, les différents effets du régime hydrique sur les différentes caractéristiques des communautés végétales restent peu connus (Large et al. 2007). Elles doivent être approfondies et consolidés sur quatre points en particulier :

la réponse des communautés végétales aux variations de régime hydrique en prairies n'est pas directe ni simple, dans la mesure où une large diversité de mécanismes peut intervenir dans la tolérance des plantes à l'inondation à l'échelle individuelle (Voeselek et al. 2006, Colmer et Voeselek 2009, Bastrup-Spohr et al. 2015). Par ailleurs, la réponse des plantes peut être influencé par des interactions entre la réponse le déficit en oxygène du sol d'une part et à la sécheresse d'autre part (Silvertown *et al.* 1999, Araya *et al.* 2011) et par l'impact du régime hydrique sur les interactions biotiques entre plantes (Bartelheimer *et al.* 2010, Merlin *et al.* 2015) (Leyer 2005, Toogood *et al.* 2008, Oddershede et al. 2019).

Le régime hydrique en prairies lui-même requiert d'être mieux caractérisé, c'est-à-dire décrit par ses différents composants (anoxie du sol, inondation, sécheresse) sur la base de données collectées in situ, de façon à pouvoir étudier leurs effets sur les caractéristiques des communautés végétales locales (Wright et al. 2017). De nombreuses études ont en effet caractérisé les liens entre régime hydrique et végétation des prairies sur la base du type géomorphologique des zones inondables (sensu Brinson 1993) (Gwin et al. 1999, Barret et al. 2010), ou en considérant ces relations à une échelle très large et globale (Erwin et al 2006). Dans la mesure où les contrastes locaux des conditions environnementales peuvent avoir un effet important sur les patrons de la biodiversité végétale (Marion et al. 2010, Stein et al. (2014), cette caractérisation locale et in situ est donc très importante et reste encore peu disponible.

Les relations entre les niveaux d'eau dans les canaux et rivières et le régime hydrique dans les prairies humides déterminent l'influence que la gestion anthropique présentera sur le régime hydrique des prairies humides et donc sur la biodiversité végétale. Ces relations peuvent être fortes, faibles voire absentes selon les configurations locales, avec un caractère fortement idiosyncratique.

Les connaissances disponibles en la matière ont pour l'essentiel été acquis dans des plaines alluviales, où les niveaux d'eau des fleuves et rivières prédisent très fortement le régime hydrique dans les

prairies auxquelles elles sont connectées (Thompson 2004, Leyer 2004, Large et al 2007, Gaberščik et al. 2018). Néanmoins, dans de nombreuses autres configurations, le régime hydrique des prairies ne dépend pas, ou très peu, du niveau d'eau dans le cours d'eau à proximité (Bradford & Acreman 2003, Armstrong & Rose 1999) et de leur contrôle anthropique. Il convient donc d'explorer, dans les sites d'intérêt, quels sont les liens qui relient les niveaux d'eau dans les canaux ou rivière et le régime hydrique dans les prairies.

Au sein même des prairies, le régime hydrique peut varier sous les effets intriqués de contrastes de niveau altitudinal, de distance au cours d'eau/canal, de son niveau d'eau comme du niveau de la nappe du sol, des précipitations et de l'évapotranspiration (Hollis et al. 1993, Acreman et al. 2007, Colomer et al. 2019). L'ampleur de ces variations intra-prairies sur le régime hydrique, et leur importance sur les patrons des communautés végétales par rapport à la gestion des niveaux d'eau dans les canaux méritent également d'être étudiées.

Cette étude a été conduite dans le Marais poitevin, région, où les prairies humides sont reconnues d'une importance majeure, à la fois pour la biodiversité et comme support d'une pratique pastorale traditionnelle (Duncan et al 1999, Godet et Thomas 2013, EPMP 2015). Dans cette région, le niveau d'eau des canaux est généralement classiquement contrôlé dans l'objectif de favoriser les semis dans les terrains cultivés, avec des niveaux d'eau bas en hiver et au printemps. De fortes disparités de gestion de l'eau peuvent néanmoins exister d'un site à l'autre, et les conditions de régime hydriques au sein des prairies restent très peu connues. Quelle est l'ampleur des effets des contrastes de régime hydrique existant dans les prairies sur la diversité, la composition et le caractère hygrophile des prairies humides reste donc une question clé largement inexplorée, comme le degré du pilotage du régime hydrique des prairies par le niveau d'eau dans les canaux ou rivière adjacentes.

Pour répondre à ces deux questions, les deux sources principales de variation du régime hydrique doivent être prises en compte (Raulings et al. 2010, Grasel et al 2021): les variations entre les prairies suite aux contrastes éventuels de gestion de l'eau et de configuration géomorphologique qui vont de prairies isolées à des prairies bien connectées au réseau de canaux ou à un cours d'eau (Acreman et al. 2007, Mauchamp et al, 2021) et d'autre part les variations intra-prairies qui sont majoritairement pilotées par un gradient de niveau d'élévation de l'ordre de 80 cm à 1 m.

Dans ce travail, les résultats suivants sont recherchés :

- La mise en évidence des effets du régime hydrique local dans la prairie sur les communautés végétales locales, avec un impact attendu sur la composition, la diversité et le caractère hygrophile.
- L'évaluation de l'importance respective de l'anoxie du sol, de l'inondation (lame d'eau au-dessus du sol) et de l'intensité du stress hydrique sur la composition et diversité des communautés végétales. Les résultats de la littérature prédisent un effet positif de la durée d'inondation sur le caractère hygrophile mais un effet négatif sur la diversité en espèces. En dépit de la diversité des situations, nous attendons un lien fort et direct du niveau d'eau dans les canaux/cours d'eau et avec la durée d'inondation et d'anoxie du sol au niveau des points bas des prairies, et en conséquence, un effet également fort des niveaux d'eau dans les canaux -particulièrement au printemps- sur la composition et le caractère hygrophile des communautés végétales prairiales.

- Enfin, nous avons étudié l'importance des contrastes de régime hydrique au sein des prairies, liés aux contrastes d'altitude à par rapport aux contrastes entre prairies plutôt liés à la gestion de l'eau et à la configuration géomorphologique.

### 3.2. Méthodes

#### 3.2.1. Sites d'études et stratégie d'échantillonnage

Les communautés végétales ont été étudiées dans deux marais situées dans la région du Marais poitevin : un marais dit tourbeux (peat-marsh), et un marais au sol plus nettement argileux (clay-marsh), voir Figure 19.

Ces deux marais diffèrent par leur pool d'espèces végétales, les caractéristiques de leur sol et de la nappe d'eau. Le marais argileux présente une nappe d'eau saumâtre tandis que la nappe d'eau est douce à sub-saumâtre dans marais dit tourbeux. La nappe d'eau permanent est à deux mètres de profondeur, avec une salinité variant entre 7 et 17 g/L (Dudoignon et al. 2016) et sa végétation induit des espèces littorales (Bouzillé 1992, Marion et al. 2010). Le marais 'tourbeux', plus à l'est, présente un sol argileux mais avec une épaisseur très organique, tourbeuse, d'une épaisseur entre 0,50 à 1 mètre, et sa salinité à deux mètres de profondeur varie de 2 à 7 g.L<sup>-1</sup> (Dudoignon et al. 2016).

Dans chacun de ces deux marais, 5 zones d'environ 300 ha ont été choisies au sein de 5 casiers hydrauliques indépendants, qui visent à rendre compte de la gamme de gestion de niveau d'eau dans le marais (Figure 19). Ces zones sont composées des paysages typiques du Marais poitevin, présentant une mosaïque de zones cultivées (entre 0 et 50% de la surface), de prairies humides (entre 40 et 100%) et des boisements (1 à 60%), le tout étant quadrillé par des canaux ou des rivières avec une densité de 40 à plus de 200 m ha<sup>-1</sup>. Les prairies humides sont globalement de type 'connectées avec des cours d'eau' (Brinson 1993) à l'exception de deux sites où les dépressions inondables sont largement isolées du réseau de canaux (sites 4 and 5).

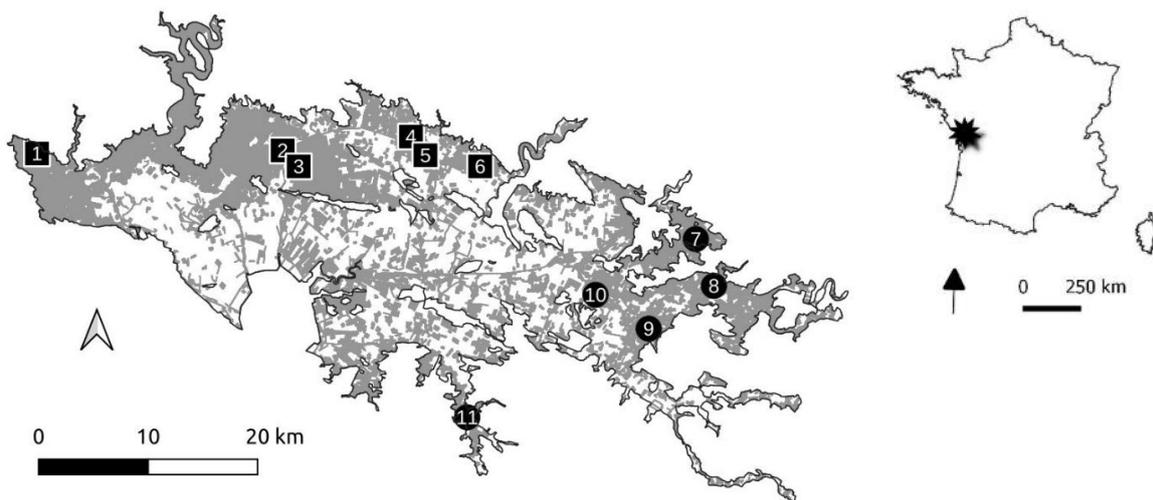


Figure 19. Localisation des 11 zones d'étude dans le Marais poitevin. Les zones 1-6 correspondent au marais argileux sur bri (le 5 n'est pas intégré dans les analyses), et 7 à 11 correspondent à des sols à composante organique plus importante. Numérotation conforme aux tables. Les prairies sont représentées en gris.

### 3.2.2. Echantillonnage des communautés végétales

Dans les prairies humides de chaque zone, 10 transects ont été mis en place comme autant de répliques, pour échantillonner les communautés végétales. Dans tous les sites d'étude, les prairies sont pâturées chaque année entre avril à novembre au plus, avec un chargement bas à modéré (1.4 to 2 unités de bétail par an). Les prairies ne sont pas fertilisées ni sur-semées. Les transects sont placés le long du gradient principal d'altitude, et s'étend entre 15 à 50 m de long selon la topographie.

Un premier travail sur le terrain a consisté à identifier des communautés végétales homogènes le long de ces transects, et entre 1 à 6 communautés végétales ont été identifiées.

Chacune des communautés végétales homogènes locales a été décrite entre mi-mai et mi-juin, chaque année, sur 4 années entre 2016 et 2019, de façon à prendre en compte les variations interannuelles éventuelles de la végétation et du régime hydrique.

Des données ont également été acquises en 2021 sur ce même dispositif de suivi.

Les communautés végétales homogènes ont été décrites par un relevé exhaustif des espèces présentes sur 20 quadrats de 50×50-cm (référence taxonomique TAXREF v12, Gargominy *et al.* 2018), et leur fréquence totale sur les 20 quadrats.

### 3.2.3. Caractérisation du régime hydrique et de la conductivité de l'eau du sol

Des piézomètres ont été mis en place pour suivre le niveau d'eau dans le sol. Couplées avec des données d'altitude en chaque point des relevés de végétation, les données piézométriques permettent de caractériser les trois dimensions du régime hydrique : la durée d'inondation, la durée d'anoxie du sol et l'intensité de la sécheresse.

Il s'agit de piézomètres de 50 mm de diamètre, sous forme de tubes de polyéthylène de haute densité, insérés dans le sol jusqu'à une profondeur de 2 mètres. Dans chaque site, le piézomètre a été placé au niveau le plus bas en altitude, et équipé d'une sonde de suivi de pression (Solinst Levellogger Junior Edge 3001) pour l'acquisition de la donnée du niveau de l'eau dans le piézomètre. Les données piézométriques utilisées dans les analyses sont des données journalières.

Le niveau altitudinal le long de chacun des transects a été dérivé du modèle numérique de terrain à 1x1 m de résolution produit par l'IGN (Litto3D) et corrigé à partir de données altitudinales de terrain obtenues avec un GPS centimétrique, permettant d'obtenir une précision de l'ordre de 2 cm. Le niveau d'altitude de chaque communauté végétale étudiée le long des transects a été déterminé grâce à ces données et exprimé par rapport au point le plus bas du transect concerné. Il s'agit donc d'altitude relative (voir méthode dans Rapinel *et al.* 2018b).

Les trois caractéristiques du régime hydrique, la durée d'inondation, la durée d'anoxie du sol et l'intensité de la sécheresse, ont été mesurées pour chaque point d'échantillonnage des communautés végétales.

Le SEVaer mesure le stress anoxique dans la zone racinaire, et est mesurée par l'intégrale de la courbe du niveau de la nappe d'eau dans le sol entre la surface et une profondeur seuil de - 40 cm sous la surface du sol, là où la plupart des racines sont trouvées (Gowing *et al.* 1997). Cette valeur est calculée

en considérant la période entre mars et juin, chaque année, avant le suivi des communautés végétales, en excluant les périodes où la lame d'eau dépasse 10 cm d'eau au-dessus du sol.

Les périodes avec plus de 10 cm d'eau au-dessus de la surface du sol sont prises en compte dans la variable 'durée d'inondation' (ou flooding duration). Il s'agit du nombre de jours avec une lame d'eau > à 10 cm au-dessus du sol, sur la période entre mars et juin chaque année ("dur10"). Cette composante du régime hydrique des prairies décrit la submersion d'une part importante des organes végétatifs aériens des végétaux, en particulier dans des prairies pâturées

L'intensité de la sécheresse (SEVdry), correspond à l'intégrale de la courbe de niveau d'eau dans le sol sous le seuil de -42 cm sous la surface, c'est-à-dire les niveaux où la nappe d'eau n'est généralement plus accessible pour les racines des plantes. Nous avons calculé les valeurs cumulées de SEdry sur la période précédant le suivi de la végétation, juillet année n-1 à mai année n. En effet, les déficits d'alimentation en eau du sol interviennent principalement en été et en automne (Gowing *et al.* 1997).

Outre le régime hydrique dans les prairies, nous avons mesuré le niveau d'eau dans le canal adjacent à la prairie, suivie quotidiennement par une sonde installée dans un limnigraphe. Les valeurs moyennes mensuelles (WLDitch) ont été calculées et exprimées par rapport à l'altitude minimale de chaque site.

Au niveau des communautés végétales décrites, la conductivité de l'eau du sol (SWC) a été mesurée en mai 2015, avec une sonde « HH2 moisture meter » and « W.E.T. sensors » (Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK). La conductivité du sol est suffisamment stable entre années (Amiaud *et al.* 1998, Bonis *et al.* 2005) pour pouvoir utiliser cette donnée mesurée en mai 2015 comme donnée moyenne sur la période d'étude dans son ensemble.

#### 3.2.4. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel libre R 3.6.2 (R Core Team 2019).

Les analyses ont été réalisées en considérant indépendamment le marais tourbeux et argileux correspondant aux zones 1-4 et 6 d'une part et 7-11 d'autre part.

Les données « végétation » et de régime hydrique considérées dans les analyses statistiques sont celles obtenues sur le terrain entre 2014 et 2019. L'année 2020 a été une année sans mesures complètes (crise covid) mais des données ont été récoltées sur le terrain en 2021.

Les patrons généraux de la composition spécifique des communautés végétales dans les deux marais ont été étudiés par une analyse d'ordination non-dimensionnelle (NDMS). Cette analyse considère toutes les espèces qui, ensemble, représentent 90% des fréquences cumulées dans chaque marais. Cette méthode NDMS est particulièrement robuste et adaptée pour décrire les communautés d'espèces (Minchin 1987, fonction metaNMDS, package vegan, Oksanen *et al.* 2017).

Les scores de chaque communauté locale décrite sur un transect sur les deux axes de cette analyse NDMS (NDMS1 et NDMS2) rend compte de leur composition spécifique et ont été utilisés par la suite pour analyser ces données dans des modèles.

Le caractère hygrophile des communautés végétales a été approchée par la valeur agrégée à l'échelle de la communauté de la valeur indicatrice Ellenberg F (community-weighted Ellenberg flooding values,

CWM<sub>r</sub>) sur la base des valeurs indicatrices revues par Hill et al. (1999), pondérées par la fréquence de chaque espèce dans la communauté végétale.

La diversité des communautés végétales a été décrite par la richesse spécifique et par l'indice de Shannon, transformé par une exponentielle selon les recommandations de Jost (2006) pour donner plus de poids aux espèces abondantes.

Pour explorer les facteurs environnementaux qui déterminent la composition en espèces des communautés végétales, leur diversité, richesse et caractère hygrophile, des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMMs) ont été construits, avec l'année en facteur aléatoire (fonction lmer du package lme4, Bates *et al.* 2015). Avant cette étape de modélisation, les éventuelles fortes corrélations entre certaines variables environnementales ont été détectées telles que supérieures à 0,7 (Dormann *et al.* 2013). Les variables environnementales retenues pour les modèles sont celles avec un coefficient de corrélation inférieur à 0,7 avec les autres variables (toutes les combinaisons deux à deux ont été testées).

Par ailleurs, les corrélations entre les différents composants du régime hydrique ont été analysées, en cherchant en particulier les déterminants du régime hydrique en prairies et en particulier ses liens avec les niveaux d'eau dans les canaux adjacents.

Les corrélations entre les différents composants du régime hydrique, la pluviométrie et les niveaux d'eau dans les canaux ont été étudiés dans deux configurations : i) sur les points bas dans les prairies, dont on attend que le régime hydrique soit étroitement relié au niveau dans le canal adjacent et ii) pour tous les points de la prairie pour explorer un éventuel effet général du niveau d'eau dans le canal. Dans ce cas, les données de deux zones avec des 'baisses perchées' ont été exclues des analyses puisqu'aucune relation directe entre ces prairies et le canal n'est probable.

Les modèles sont caractérisés par des lois de distribution différentes selon les variables d'intérêt modélisées. Pour les scores NMDS (1 et 2) qui rendent compte de la composition spécifique des communautés végétales, la distribution des erreurs est de type Gaussienne, de même que pour les CWM<sub>r</sub>, tandis qu'une distribution de Poisson a été utilisée pour les indices de diversité.

Les variables indépendantes sont les mesures du régime hydrique dans la prairie (dur10, SEV<sub>aer</sub> and SEV<sub>dry</sub>). La conductivité du sol a été prise en compte pour les modèles relatifs aux communautés du marais argileux seulement, puisque qu'elle est toujours très faible dans le marais tourbeux, bien inférieure à la tolérance de la plupart des espèces végétales (voir Tableau 8). Pour les scores NMDS1 et les valeurs indicatrices Ellenberg CWM<sub>r</sub>, les modèles avec les trois composants principaux du régime hydrique ont été comparés i) avec des modèles dans lesquels a été ajouté l'altitude des communautés végétales, et ii) également avec des modèles avec l'altitude comme seule variable explicative. Ces comparaisons permettront de déterminer l'importance de l'altitude en tant que telle, sans relation avec le régime hydrique. Enfin, un 3<sup>ème</sup> modèle complet ajoute le niveau d'eau dans le canal adjacent (Wlditch) au modèle complet, pour explorer son effet éventuellement complémentaire avec les autres variables locales.

Des procédures (Dredging et model averaging) permettant de choisir les meilleurs modèles ont été mises en œuvre (package MuMin, Bartoń 2016). Elles permettent d'identifier les modèles qui ajustent le mieux les données à expliquer (ici les caractéristiques des communautés végétales) avec les

variables explicatives proposées (données environnementales et en particulier du régime hydrique). La qualité explicative de chaque modèle est appréciée par la valeur du critère AIC, corrigée pour les échantillons de petite taille (Burnham et Anderson 2002). Les estimateurs qui permettent d'approcher l'importance des variables explicatives proposées sont calculés ensuite sur la série de modèles retenus sur la base de leur  $\Delta AIC_c < 3$ , ou sur la base du poids du critère Akaike  $> 0.10$ . Les effets des variables explicatives sont considérés comme significatifs quand leurs estimateurs présentent un intervalle de confiance à 95% qui exclut la valeur zéro.

Les modèles ont été comparés entre eux sur la base de leurs valeurs d'AICc et la valeur de corrélation  $r^2$  pour les effets fixes (valeur  $r^2$  marginale, calculée avec la fonction `squaredGLMM` du package `MuMin`, Bartoń 2016, Nakagawa *et al.* 2017).

La diversité beta, qui quantifie les contrastes de composition spécifique entre les communautés végétales locales, a été approchée par une partition de la diversité, avec la procédure « DivPart » du package `entropart` (Marcon and Hérault 2015). Cette procédure décompose la variance totale de la diversité (diversité Gamma) en deux parts de variance qui sont indépendantes : part de variance alpha et part de variance beta. La part de variance beta est le nombre de communautés ne partageant aucune espèce communes (Jost 2007, 2010). Pour chacun des deux marais (argileux et tourbeux), la partition de la diversité a été réalisée de façon à distinguer la part de variance beta existant intra-zone et entre zones d'études. Cela a été fait i) en considérant les occurrences de espèces cumulées à l'échelle des zones : dans ce cas la diversité alpha caractérise chaque zone et la diversité beta quantifie la contribution des contrastes de composition spécifiques entre zones à la diversité globale (gamma). La partition a également été conduite en considérant l'échelle de la communauté végétale, avec la diversité alpha caractérisant chaque communauté locale et la diversité beta incluant les contrastes de communautés intra zone (cf contrastes d'altitudes notamment) et entre zones. La diversité beta est d'autant plus forte dans ce cas que les gradients d'altitudes -au sein des prairies, mais aussi entre prairies- sont forts. Enfin, une troisième partition a été réalisée en ne considérant que les relevés de végétation réalisés au niveau des points bas des prairies, pour enlever l'effet des contrastes intra-zone liée notamment à l'altitude.

### 3.3. Résultats

#### 3.3.1. Patrons d'organisation des communautés végétales

Un total de 266 espèces végétales a été répertorié sur l'ensemble du jeu de données (254 et 227 dans le marais argileux et tourbeux respectivement). 90% de toutes les occurrences correspond à respectivement 35 et 28 espèces dans les marais argileux et tourbeux. Dans chacun des deux marais, les espèces dominantes sont pour l'essentiel des espèces pérennes (68% dans le marais argileux et 89% dans le marais tourbeux). La richesse spécifique varie entre 31 et 97 espèces par zone, et ne présente pas de différence significative entre les deux marais, ni entre années (analyse de variance à deux facteurs, avec effet 'marais' et 'années',  $p$  toujours  $> 0.05$ ). A l'échelle des communautés locales, la richesse en espèces varie entre 5 et 36 espèces pour la surface de 5 m<sup>2</sup> échantillonnés. Les relevés réalisés sur les zones du marais tourbeux ont une richesse spécifique légèrement plus élevée sur dans

le marais argileux. Les contrastes de richesse et de diversité spécifique sont significatifs entre zones pour les deux marais (anova à 2 facteurs emboîtés : sites dans les marais,  $p < 0.001$ , Tableau 9)

Tableau 8. Valeurs moyennes (et gamme de valeurs entre crochets) des variables environnementales mesurées au niveau de chaque communauté échantillonnée (dix transects avec une à six communautés échantillonnées par transect). Les zones sont numérotées comme en Figure 19. L'altitude moyenne relative au point le plus bas de chaque zone est indiquée, ainsi que les niveaux d'eau dans les canaux en mars mesurés à l'échelle d'une zone.

	Site	Altitude (m)		Durée inondation dur10 (day)		Déficit aération SEV <sub>aer</sub> (cm day)		Sécheresse SEV <sub>dry</sub> (cm day)		Conductivité eau du sol SWC (mS cm <sup>-1</sup> )		Niveau eau canal mars WL <sub>canal</sub> (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]
	6	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	7	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]
	8	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]
	9	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]
	10	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]
	11	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]
Argileux vs tourbeux		< 0.001		< 0.001		< 0.001		NS		< 0.001			
Sites / argileux		NS		< 0.001		NS		< 0.001		NS			
Sites / tourbeux		< 0.001		NS		< 0.001		< 0.001		NS			

Tableau 9. Moyenne annuelle (et gamme de valeurs entre crochets) de la richesse spécifique et de la diversité de Shannon, fondées sur le décompte de l'occurrence des espèces pour les 10 zones de 2016 à 2019, par communauté et par zone.

	Site	Richesse spécifique		Indice de Shannon	
Marais argileux	1	17	[5-30]	12	[3-19.4]
	2	20	[9-35]	13.7	[5-23]
	3	15	[5-34]	10.6	[3.1-22]
	4	17	[9-29]	12.2	[5.4-21.8]
	5	16	[7-27]	10.3	[4.5-17.9]
Marais tourbeux	6	18	[9-31]	12.3	[4.8-19.9]
	7	18	[11-21]	12.8	[7.8-16.3]
	8	23	[9-36]	15.6	[5.6-22.8]
	9	19	[8-28]	12.4	[4.9-17.9]
	10	16	[9-23]	11.7	[7.1-16.4]

### 3.3.2. Contrastes environnementaux entre les deux marais et entre zones

Le régime hydrique dans les prairies présente des différences globales entre les deux marais. La durée d'inondation des prairies est en moyenne plus longue dans le marais argileux que dans le marais tourbeux, comme la période d'anoxie du sol (Tableau 8, Anova,  $p < 0.001$  for dur10 and SEVaer) tandis que l'intensité de la sécheresse du sol est similaire dans les sites des deux marais (Anova,  $p = 0.93$ ). Des différences ont aussi mis en évidence entre les zones au sein de chacun des marais, en ce qui concerne la durée d'inondation (dur10) dans le marais argileux, l'anoxie du sol (SEVaer) dans le marais tourbeux ; les différences entre zones sont également significatives en matière d'intensité du stress hydrique dans le sol pour chacun des marais (Tableau 8).

Les niveaux d'eau dans le canal adjacent aux prairies apparaissent faiblement corrélés aux variables (ou composants) du régime hydrique dans les prairies (source Annexe 1,  $r$  dans  $[-0.2 - 0.2]$ ). Seule la durée d'inondation (dur10) a été trouvée significativement reliée au niveau d'eau dans le canal mais le sens de cette relation varie selon les zones. La relation est négative dans le marais argileux ( $r = -0.5$ ,  $p < 0.001$ ) mais positive dans les zones du marais tourbeux ( $r = 0.6$ ,  $p < 0.001$ ). Cette relation apparaît similaire que seuls les points bas des prairies soient pris en compte ou l'ensemble des points d'échantillonnage (Annexe 1, Figure 20). Cependant, si seuls les zones de prairies qui présentent une relation avérée avec le canal adjacent sont prises en compte (donc sans les zones 4 et 6), alors la relation entre le niveau du canal et la durée d'inondation des prairies est, comme attendu, positive et ce, dans les deux marais ( $r = 0.3$  and  $r = 0.5$  pour respectivement dans le marais argileux et tourbeux) (Annexe 1).

La conductivité du sol (WC) diffère significativement au sein des zones et entre zones (Tableau 8, Anova  $p < 0.001$ ), avec une variabilité intra-zone particulièrement large. La valeur moyenne maximale est de  $5.2 \text{ mS.cm}^{-1}$  et présente une valeur maximale locale à  $22.8 \text{ mS.cm}^{-1}$  dans le marais argileux, alors que les valeurs sont toujours très faibles dans le marais tourbeux (Tableau 8).

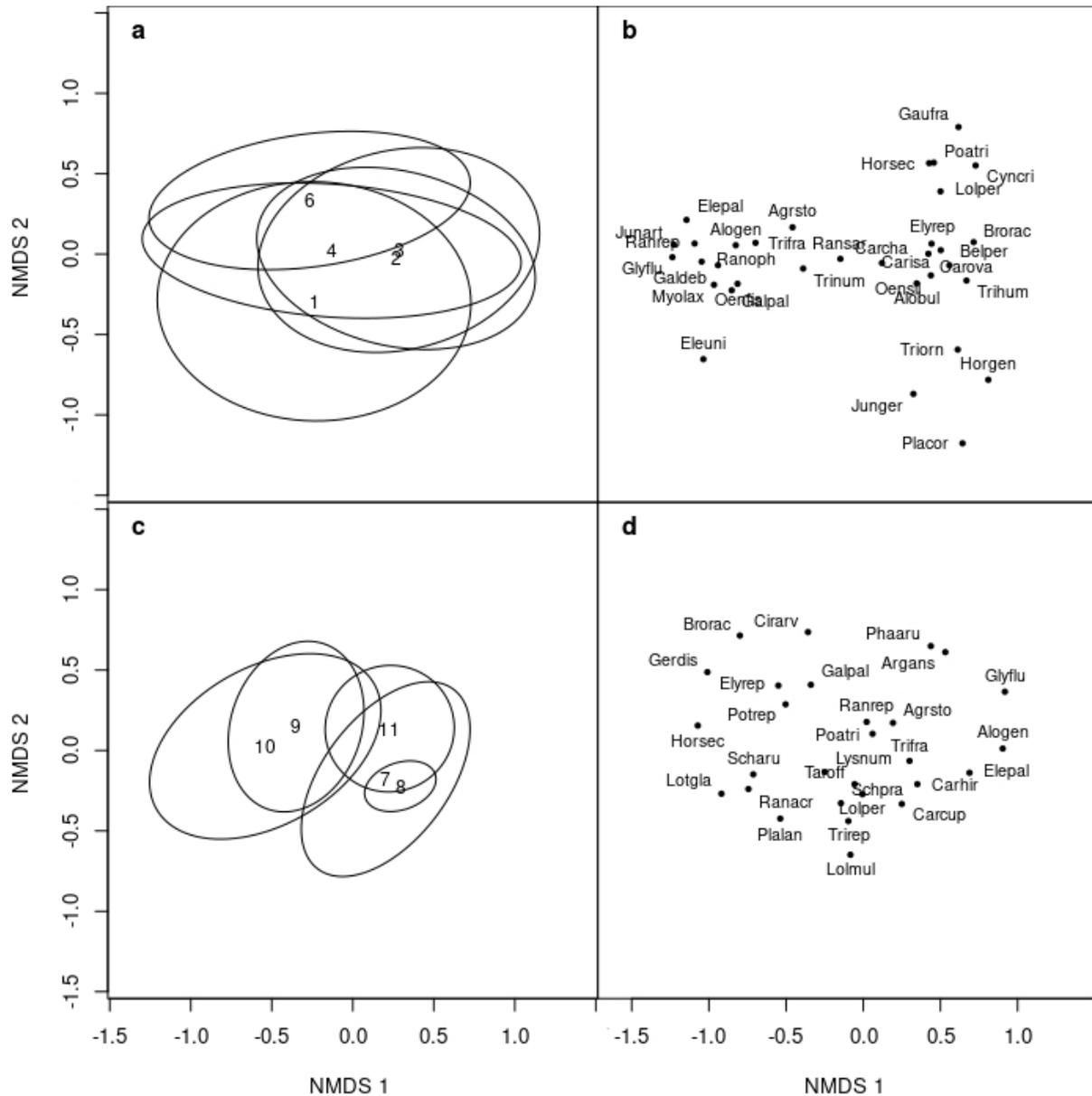


Figure 20. Ordinations (NMDS) des communautés échantillonnées dans 5 zones au sein de chacun des marais argileux (a, b) et tourbeux (c, d). Données cumulées de 2016-2019. Valeurs de stress de 0.18 et 0.20, respectivement. a et c: ellipses des intervalles de confiance à 75% calculées pour chaque zone; b et d: projections des espèces dominantes qui totalisent 90 % de toutes les occurrences. Voir Annexes pour une liste des noms complètes des espèces correspondant aux codes de 6 lettres utilisés ici

### 3.3.3. Les composants du régime hydrique comme forces majeures structurant la composition en espèces des communautés végétales

Les résultats de l'ordination par la méthode NMDS (Figure 20) montrent que de larges contrastes existent dans la composition en espèces des communautés locales, et dans leurs fréquences relatives. Ces contrastes sont importants intra-zone dans le marais argileux (Figure 20a) tandis que la variabilité intra-zone reste nettement plus limitée dans le marais tourbeux de façon générale. Dans les marais tourbeux, les communautés végétales varient majoritairement entre zones, en distinguant en particulier les zones 9 et 10 d'une part et les zones 7, 8 et 11 d'autre part (Figure 20c). Pour chaque

marais, le premier axe de l'ordination (ndms1, Figure 20) discrimine les communautés avec des espèces nettement hygrophiles (*Eleocharis palustris*, *Oenanthe fistulosa* ou *Glyceria fluitans*) de celles dominées par des espèces mésophiles (*Hordeum spp.*, *Bromus racemosum*) (Figure 20b). Les valeurs F d'Ellenberg ( $CWM_F$ ) varient en parallèle le long de cet axe 1 (voir Annexe 3).

Le second axe de l'ordination (NMDS2) semble organiser les données de végétation selon leur tolérance à la conductivité du sol dans le marais argileux, mais seulement pour les communautés non hygrophiles (i.e. pour les scores élevés sur le 1<sup>er</sup> axe, Figure 20c). Des espèces tolérantes à la salinité, telles *Juncus gerardi*, *Hordeum geniculatum*, présentent des scores négatifs sur cet axe tandis que des espèces glycophytes telles *Gaudinia fragilis* ou *Cynosurus cristatus* ont des scores positifs (Figure 20b et valeurs de S Ellenberg dans Annexe 2). Dans le marais tourbeux, le 2<sup>e</sup> axe de l'ordination ne capture qu'une part limitée des contrastes de végétation, sans sens écologique évident.

La **modélisation de la composition des communautés végétales** par les trois composants du régime hydrique aboutit à un ajustement des données de bon niveau, avec au moins 50% de la variance de cette composition spécifique, approchée par les scores sur l'ordination (NDMS1 et NDMS2), qui est expliqué, pour les deux types de marais (Figure 20b et d, Tableau 10).

Le caractère hygrophile de la végétation, approché par la valeur de l'indicateur  $CWM_F$ , est également très bien prédite pour les deux marais. Pour le marais argileux, le modèle incluant les caractéristiques du régime hydrique, la salinité du sol et l'altitude de la communauté végétale, est le plus explicatif. La seule prise en compte du niveau altitudinal n'est à contrario pas suffisante pour bien expliquer le caractère hygrophile de la végétation. L'altitude relative n'est donc pas un bon substitut ou un bon 'résumé de l'ensemble des contrastes le long de ce gradient et prédit donc moins bien la valeur de l'indicateur F comme la composition (cf ndms1) que le régime hydrique définit par les variables dur10, SEVaer et SEVdry (AICc plus élevé, Tableau 10). Dans le marais tourbeux, la capacité explicative de l'altitude des communautés pour leur composition est faible.

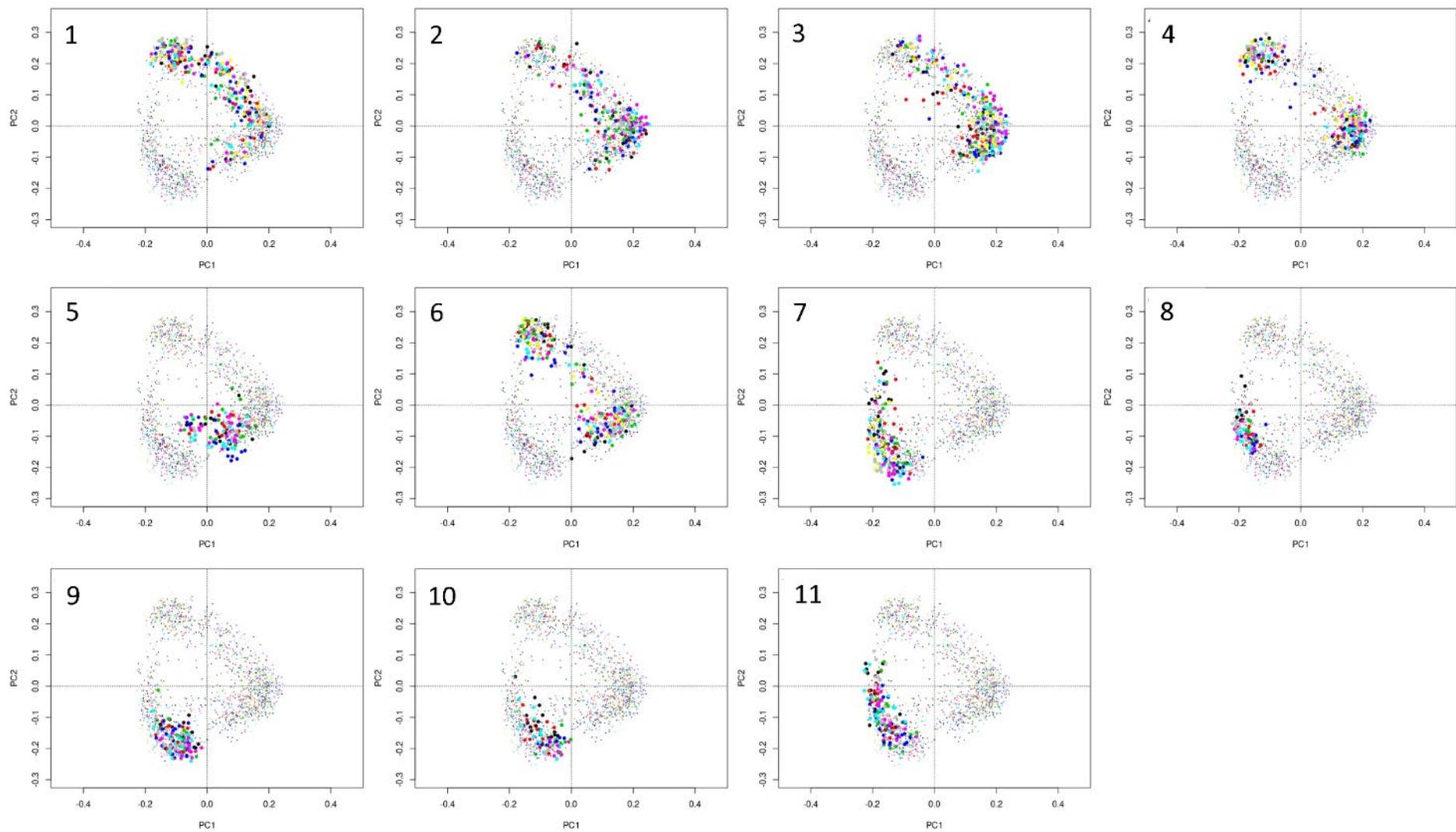


Figure 21. Projection des scores des relevés de végétation prairiale des 11 zones d'études sur les deux premiers axes d'ACP. Chaque figure présente la projection de l'ensemble des relevés ainsi que les relevés d'une zone particulière, sous la forme de points de plus grande taille. Pour les relevés de la zone concernée, les couleurs différencient l'année de réalisation des relevés : noir (2014), rouge (2015), vert (2016), bleu turquoise (2017) rose (2018) jaune (2019) et gris (2021). Le numéro de la zone concernée est indiqué en haut à gauche de chaque graphique

Tableau 10. Estimateurs de la procédure "Model-averaged" (avec leurs intervalles de confiance) des variables qui permettent d'expliquer (d'ajuster) la variation des descripteurs des communautés végétales de prairies: les scores sur les deux axes de l'analyse NMDS (nmds1 et nmds2), la valeur agrégée de l'indicateur d'Ellenberg pour l'humidité F ou CWM<sub>F</sub>, la richesse spécifique et l'indice de diversité de Shannon.

Plant community descriptor	Flooding duration (dur10)			Anoxic stress (SE <sub>vaer</sub> )			Drought stress (SE <sub>dry</sub> )			Soil water conductivity (SWC)			Elevation (Alt <sub>grz</sub> )			Water Level canal			R <sup>2</sup> fixed	R <sup>2</sup> all	
	mean	2.5%	97.5%	mean	2.5%	97.5%	mean	2.5%	97.5%	mean	2.5%	97.5%	mean	2.5%	97.5%	mean	2.5%	97.5%			
Clay marsh	nmds1												0.38	0.34	0.42				0.44	0.45	
		-0.30	-0.34	-0.21	-	-	-	0.27	0.21	0.33										0.48	0.56
		<b>-0.29</b>	<b>-0.32</b>	<b>-0.25</b>	-	-	-	<b>0.31</b>	<b>0.25</b>	<b>0.37</b>	<b>0.09</b>	<b>0.06</b>	<b>0.13</b>							<b>0.51</b>	<b>0.60</b>
		-0.12	-0.16	-0.07	0.09	0.05	0.13	0.12	0.08	0.18	0.11	0.07	0.13	0.31	0.26	0.35				0.62	0.62
		-0.13	-0.19	-0.07	0.08	0.04	0.13	0.12	0.07	0.16	0.11	0.08	0.14	0.30	0.25	0.35	-0.06	-0.11	-0.02	0.62	0.62
Clay marsh	nmds2	-	-	-	-0.09	-0.12	-0.07	0.25	0.20	0.29										0.323	0.55
		-	-	-	<b>-0.07</b>	<b>-0.10</b>	<b>-0.04</b>	<b>0.23</b>	<b>0.19</b>	<b>0.28</b>	<b>-0.08</b>	<b>-0.11</b>	<b>-0.06</b>							<b>0.36</b>	<b>0.57</b>
		0.07	0.04	0.10	-0.07	-0.09	-0.04	0.20	0.14	0.27	-0.09	-0.11	-0.06	0.07	0.02	0.14				0.37	0.53
														-0.55	-0.60	-0.50				0.50	0.51
		0.37	0.31	0.41	-	-	-	-0.50	-0.58	-0.47										0.49	0.59
Clay marsh	CWM <sub>F</sub>	<b>0.35</b>	<b>0.30</b>	<b>0.40</b>	-	-	-	<b>-0.53</b>	<b>-0.62</b>	<b>-0.24</b>	<b>-0.08</b>	<b>-0.12</b>	<b>-0.03</b>							<b>0.51</b>	<b>0.61</b>
		0.19	0.14	0.25	-	-	-	-0.25	-0.35	-0.14	-0.11	-0.15	-0.07	-0.38	-0.50	-0.34				0.61	0.64
		0.24	0.15	0.32	-0.08	-0.14	-0.02	-0.16	-0.22	-0.09	-0.11	-0.15	-0.07	-0.41	-0.48	-0.33	0.23	0.17	0.29	0.65	0.65
		<b>-0.08</b>	<b>-0.09</b>	<b>-0.05</b>	-	-	-	<b>0.05</b>	<b>0.02</b>	<b>0.8</b>	<b>-0.04</b>	<b>-0.06</b>	<b>-0.02</b>	-	-	-				<b>0.17</b>	<b>0.19</b>
		<b>-0.11</b>	<b>-0.13</b>	<b>-0.07</b>	-	-	-	-	-	-	<b>-0.05</b>	<b>-0.08</b>	<b>-0.03</b>	-	-	-				<b>0.15</b>	<b>0.15</b>
Peat marsh	nmds1																			0.09	0.09
		<b>0.55</b>	<b>0.46</b>	<b>0.63</b>	<b>0.12</b>	<b>0.08</b>	<b>0.25</b>	<b>-0.12</b>	<b>-0.17</b>	<b>-0.07</b>				-0.14	-0.19	0.09				<b>0.46</b>	<b>0.61</b>
		0.67	0.57	0.76	0.27	0.17	0.35	-0.17	-0.22	-0.12				0.15	0.09	0.21				0.48	0.73
	0.59	0.43	0.75	0.24	0.15	0.34	-0.17	-0.21	-0.12				0.12	0.05	0.19	0.09	0.08	0.19	0.49	0.73	
	nmds2	<b>0.20</b>	<b>0.1</b>	<b>0.28</b>	-	-	-	<b>0.08</b>	<b>0.04</b>	<b>0.16</b>				-	-	-				<b>0.18</b>	<b>0.24</b>
														-0.31	-0.37	-0.24				0.23	0.25
		<b>0.74</b>	<b>0.61</b>	<b>0.85</b>	<b>0.35</b>	<b>0.23</b>	<b>0.46</b>	<b>-0.12</b>	<b>-0.18</b>	<b>-0.06</b>										<b>0.5</b>	<b>0.60</b>
	CWM <sub>F</sub>	0.74	0.61	0.85	0.35	0.23	0.46	-0.12	-0.18	-0.06				-	-	-				0.5	0.60
		0.72	0.58	0.86	0.35	0.24	0.46	-0.12	-0.18	-0.06				-	-	-	0.08	0.01	0.15	0.51	0.61
		<b>-0.17</b>	<b>-0.24</b>	<b>-0.11</b>	-	-	-	-	-	-				-	-	-				<b>0.12</b>	<b>0.17</b>
Shannon index	<b>-0.18</b>	<b>-0.26</b>	<b>-0.11</b>	-	-	-	-	-	-				-	-	-				<b>0.09</b>	<b>0.12</b>	

Dans le Tableau 10, le modèle principal est indiqué en caractère gras, avec les trois composants du régime hydrique, ainsi que la conductivité du sol (SWC) pour le marais argileux. Pour chaque descripteur, les modèles sont ordonnés par leur valeur d'AICc. Les effets sont significatifs quand la valeur '0' n'est pas incluse dans l'intervalle de confiance de l'estimateur. Un tiret indique que la variable a été incluse dans le modèle mais non retenue faute d'une contribution suffisante à l'ajustement des données. La valeur du coefficient de corrélation (r<sup>2</sup> marginal) est donnée pour les effets fixes et pour les modèles complets, avec l'année en facteur aléatoire, ainsi que la valeur AICc minimale pour permettre la comparaison entre les modèles. Aucune interaction entre les variables environnementales n'a été trouvée significative.

Le niveau d'eau dans le canal est une variable explicative retenue de la composition spécifique (nmds1) et du caractère hygrophile (CWM<sub>F</sub>) lorsque au moins deux composants du régime hydrique de la prairie sont inclus dans le modèle (Tableau 10). Cette variable 'niveau d'eau dans le canal' n'améliore

néanmoins que très faiblement la proportion de variance expliquée et la qualité du modèle, hormis pour le caractère hygrophile de la végétation dans le marais tourbeux où il présente un effet plus fort. Dans tous les cas, les effets du niveau d'eau dans le canal adjacent à la prairie vont dans le sens des descripteurs du régime hydrique de la prairie (Tableau 10).

Les contrastes de composition spécifique, approchés par nmds 1 et  $CWM_F$  sont bien prédits par les composants du régime hydrique, et ajouter la salinité du sol au modèle améliore le modèle mais n'augmente que faiblement la part de variance expliquée (avec par exemple un  $r^2$  qui varie seulement de 0.50 à 0.53 pour nmds 1 selon si le modèle est avec ou sans la salinité du sol). Les contrastes de composition spécifique des communautés végétales, capturés par le second axe de l'ordination (cf nmds2) sont correctement prédits par l'intensité de la sécheresse du sol en été pour le marais argileux, avec en outre la durée d'inondation dans le marais tourbeux mais les modèles expliquent une plus faible part de la variance que pour nmds1.

Aucun des modèles testés, construits avec les variables environnementales (Tableau 10) n'a produit de bons ajustements des données de richesse spécifique ou de diversité spécifique (indice de Shannon) (Tableau 10). Les meilleurs modèles expliquent au plus seulement entre 9 et 18 % de la variance totale, avec la prise en compte des trois composants du régime hydrique et de la conductivité du sol.

#### 3.3.4. L'importance relative des trois composants du régime hydrique pour les contrastes de communautés végétales

Les effets de chacun des trois composants du régime hydrique en prairies sur la composition spécifique et le caractère hygrophile de la végétation sont d'ampleur différente, en fonction du marais et du descripteur de la communauté considérée.

Dans le marais argileux, la durée d'inondation ( $dur_{10}$ ) et l'intensité de la sécheresse ( $SEV_{dry}$ ) apparaissent comme les principaux déterminants de la composition spécifique des communautés végétales, alors que dans le marais tourbeux, les trois composants sont d'importance similaires (Tableau 10).

De même, le caractère hygrophile de la végétation est lié positivement à la durée d'inondation et à l'intensité de la sécheresse estivale dans le marais argileux, sans effet de l'anoxie ( $SEV_{aer}$ ) tandis que les trois variables ont été sélectionnées dans les modèles pour le marais tourbeux, même si la durée d'inondation présente nettement le plus fort effet (Tableau 10).

Les contrastes de composition spécifique sur l'axe 2 sont surtout prédits par la sécheresse estivale dans le marais argileux, et par la durée d'inondation et la sécheresse dans le marais tourbeux.

La diversité spécifique des communautés dépend peu du régime hydrique avec une tendance légère à une diminution avec de plus longues inondations (Tableau 10).

#### 3.3.5. Importance des contrastes intra-zone et entre zones pour la diversité spécifique végétale des marais

Les différences de composition spécifique, favorables à la diversité beta, se trouvent plutôt en intra-zone dans le marais argileux, et ce, en lien avec les contrastes d'altitude au sein des prairies. Au contraire, la diversité beta dans le marais tourbeux est augmentée par les contrastes entre les zones appartenant à des unités hydrauliques différentes tandis que ces contrastes entre zones n'impactent que faiblement la diversité beta dans le marais argileux. Ces résultats sont concordants avec la taille

des ellipses de la Figure 20, montrant de larges variations intra-zones dans le marais argileux au contraire du marais tourbeux.

Les résultats des analyses de la variance de la diversité beta entre les facteurs intra- et inter-zones (Tableau 11) suggèrent donc que la diversité régionale (diversité beta) repose pour l'essentiel sur les contrastes intra-prairies dans le marais argileux et sur les contrastes entre zones (et par extension entre unités hydrauliques) dans le marais tourbeux.

*Tableau 11. Partition de la diversité spécifique : valeurs de diversité alpha, beta et gamma, qui sont des composantes indépendantes et leur décomposition est multiplicative (gamma = alpha x beta). Les valeurs de p sont données pour les différences entre les deux marais. La partition a été réalisée i) en cumulant toutes les données à l'échelle des zones, ii) à l'échelle de chacune des communautés végétales locales, et iii) pour les communautés végétales locales ais seulement aux points bas (points situés à une altitude de 10 cm maximum au-dessus le point le plus bas de la zone.*

Echelle	Marais	alpha	P	beta	p
Zone (effet inter-zones)	argileux	72,2	< 0.001	1,8 (a)	0.01
	tourbeux	54		2,2 (a)	
Communautés échantillonnées	argileux	19,8	0.01	7,7 (a+b)	0.01
	tourbeux	21,7		6,3 (a+b)	
Communautés points bas	argileux	17.4	0.003	4.9	NS
	tourbeux	21.3		4.5	

### 3.4. Conclusion

Ces analyses montrent que le régime hydrique explique bien les contrastes de composition de la végétation prairiale dans les deux zones de marais étudiées, avec des effets importants de l'inondation hivernale et printanière mais également de la sécheresse estivale. Les sources de contrastes qui peuvent augmenter la diversité régionale sont liées aux contrastes de régime hydrique pour l'essentiel également dans les deux marais mais l'origine de ces contrastes diffère entre eux : majoritairement intra-zone, au sein des prairies et en lien avec le gradient d'altitude dans le marais argileux, et majoritairement entre zones dans le marais tourbeux, avec un effet probablement lié aux contrastes de régime hydrique entre les casiers hydrauliques dans ce cas.

Les patrons de diversité et de richesses spécifique ne sont, au contraire, que très peu expliqués par le régime hydrique et les variables environnementales complémentaires (cf salinité du sol) : ces descripteurs des communautés ne constituent donc pas de bons indicateurs de la réponse de la végétation au régime hydrique. Ils résultent d'une diversité de processus (filtres abiotiques et biotiques) qui ne sont pas facilement prévisibles et qui dépendent largement des conditions très locales, à un grain spatial très fin probablement.



### 3.5.2. Annexe 2

Fréquence moyenne de l'occurrence des espèces de plantes représentant plus de 90% des occurrences pour chaque marais. Les valeurs couvrent une gamme de 0 à 20. La première colonne correspond au code à 6 lettres pour chaque espèce de plante tel qu'utilisé dans les figures. Les indices d'Ellenberg d'humidité (F) et de salinité (S) distinguent les espèces hydrophytes ( $F \geq 8$ ) et les espèces tolérantes au sel ( $S \geq 3$ ) (source: Hill et al. 1999). Les espèces à cycle de vie court ou bisannuelles sont marquées par un astérisque.

Espèces Code	Nom scientifique	Ellenberg		Zones Marais argileux					Marais tourbeux				
		F	S	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Espèces dominantes du 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 du 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

---

Espèces dominantes dans les deux marais

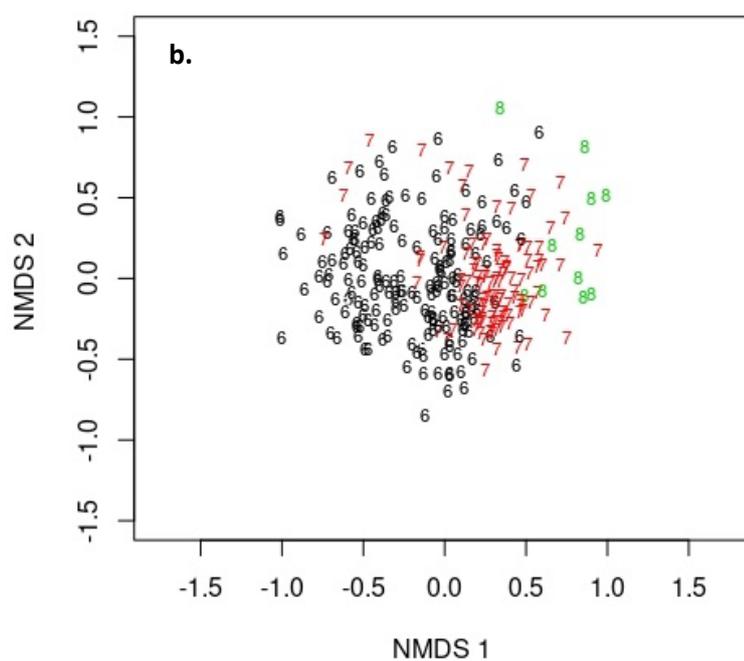
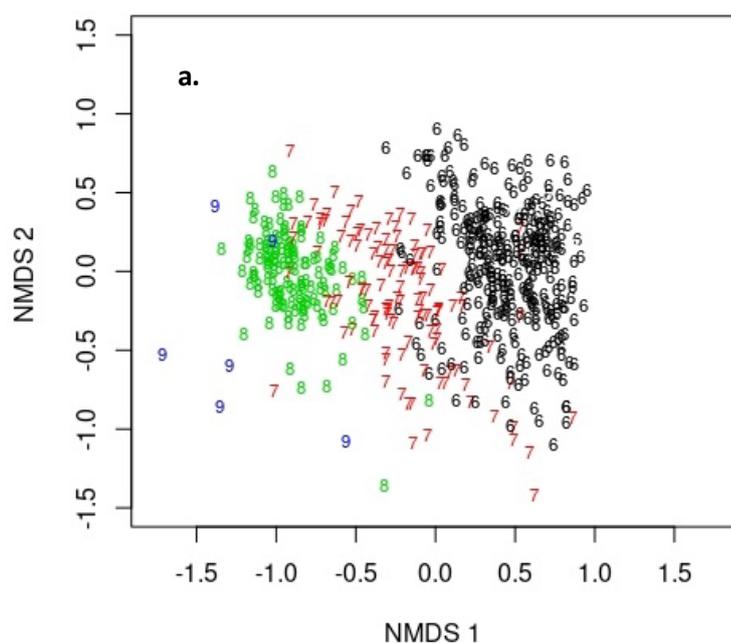
---

Agrsto	<i>Agrostis stolonifera</i>	6	1	10.8	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

---

### 3.5.3. Annexe 3

Les positions des communautés échantillonnées sur les deux premiers axes de la NMDS, basées sur les données de 2016 à 2019 dans **(a.) le marais argileux et (b.) le marais tourbeux**. Les valeurs et les couleurs correspondent à la **valeur arrondie de la moyenne des indices F d'humidité d'Ellenberg** pour chaque communauté (« community weighted mean »). Les valeurs en bleu et vert indiquent les communautés hygrophiles, et les noires les communautés rarement inondées.





### 3.6. Evolution de la végétation prairiale entre 2014 et 2021

Les relevés de végétation jusqu'à 2019 ont été analysés pour les rapports précédents et pour une publication soumise dans le journal *Applied Vegetation Science* (révision par les pairs en cours). En 2020, seule une partie des relevés a été réalisée (zones 1-4, 6 et 7). Par contre, tous les relevés ont été faits en 2021 avec le même protocole.

#### 3.6.1. Diversité spécifique

La diversité spécifique estimée à partir de données de terrain dépend beaucoup de l'effort d'échantillonnage, c'est à dire dans notre cas du nombre de quadrats relevés pour chaque communauté. En général, pour toutes les années et toutes les localisations, 20 quadrats ont été utilisés pour décrire chaque communauté locale et les comparaisons entre ces communautés locales sont donc possibles. Ces efforts d'échantillonnage ont en outre été exactement identiques toutes les années, nous pouvons donc comparer les diversités spécifiques des prairies au cours du temps pour chaque zone.

Les analyses montrent une stabilité globale de la diversité spécifique au cours du temps (Figure 22, effet année non significatif). Quelques changements sont observés pour la richesse spécifique mais aucun n'est significatif sur le plan statistique. La tendance la plus forte est celle de la zone 7 ( $r^2 = 0.41$ ,  $p = 0.08$ ). Il en est de même pour l'indice de Shannon (données non montrées).

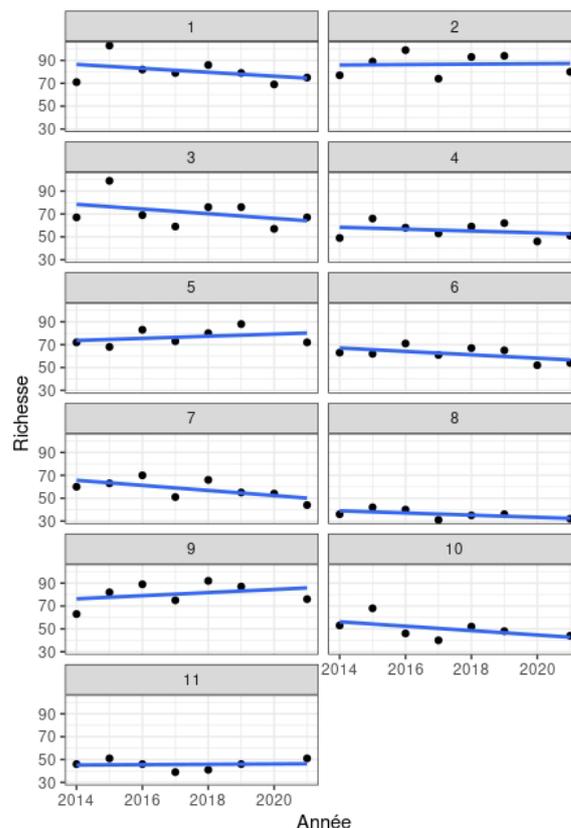


Figure 22. Richesse spécifique moyenne des communautés locales des prairies de 2014 à 2021, pour chacune des 11 zones étudiées. Les zones 5 et 8-11 n'ont pas fait l'objet d'acquisition de données en 2020.

### 3.6.2. Composition des communautés végétales de prairies.

La composition des communautés a été décrite chaque année par des ordinations sur la base des relevés de végétation effectués sur le terrain entre mai et juin. La distribution des points sur le plan 1x2 des ordinations illustre la composition spécifique moyenne des communautés.

Comme décrit suite à l'analyse des données de 2015-2019 (voir ci-dessus), les relevés 2014-2021 ont été soumis à une NMDS, séparément pour les prairies sur bri (zones 1-6) et sur tourbe (zones 7-11). La zone 5 est pris en compte dans cette analyse.

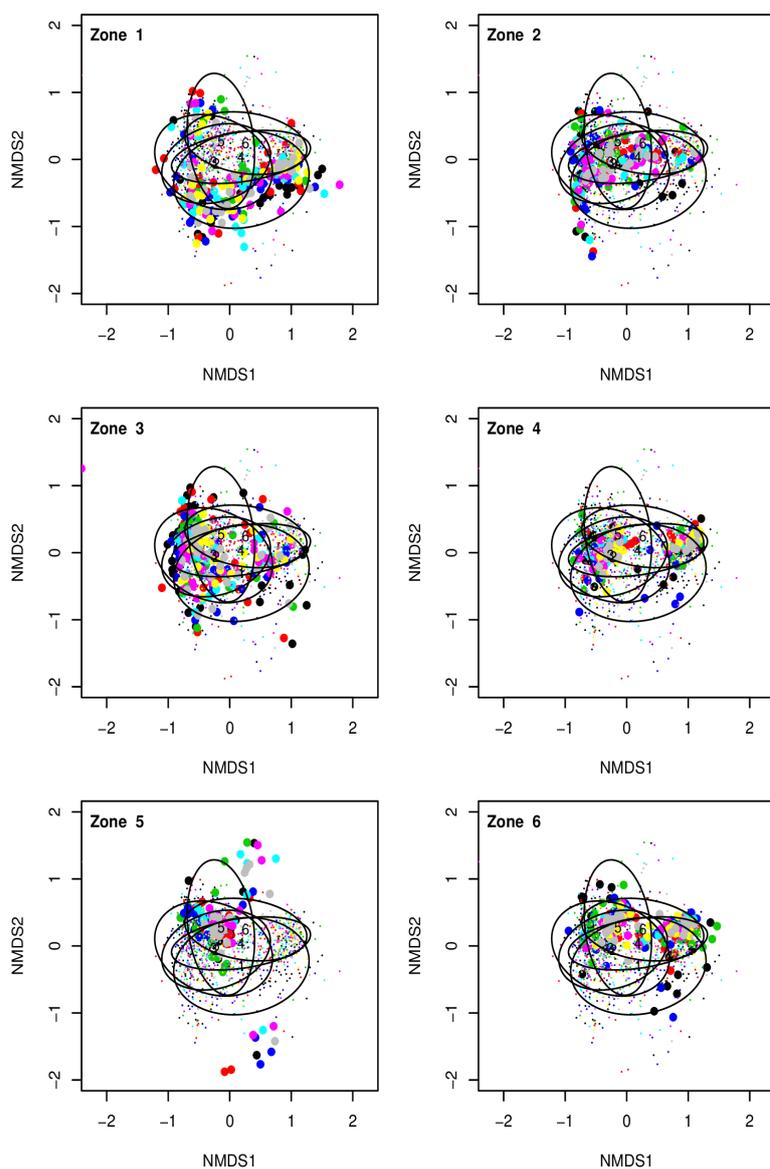


Figure 23. Chacun des graphes présente la répartition des relevés de végétation de l'ensemble des prairies sur bri des zones 1 à 6 sur le plan 1x2 de l'ordination NMDS, et pour toutes les années de suivi (la couleur des points indique l'année du relevé). Les figurés de grande taille correspondent aux relevés dans la zone d'intérêt (1 à 6) qui peut ainsi être comparés aux relevés des autres zones (figurés de petite taille). Code couleur pour les années : noir (2014), rouge (2015), vert (2016), bleu (2017), turquoise (2018), cyan (2019), jaune (2020) et gris (2021). Les ellipses indiquent les intervalles de confiance des nuages de points des différentes zones à 75 %.

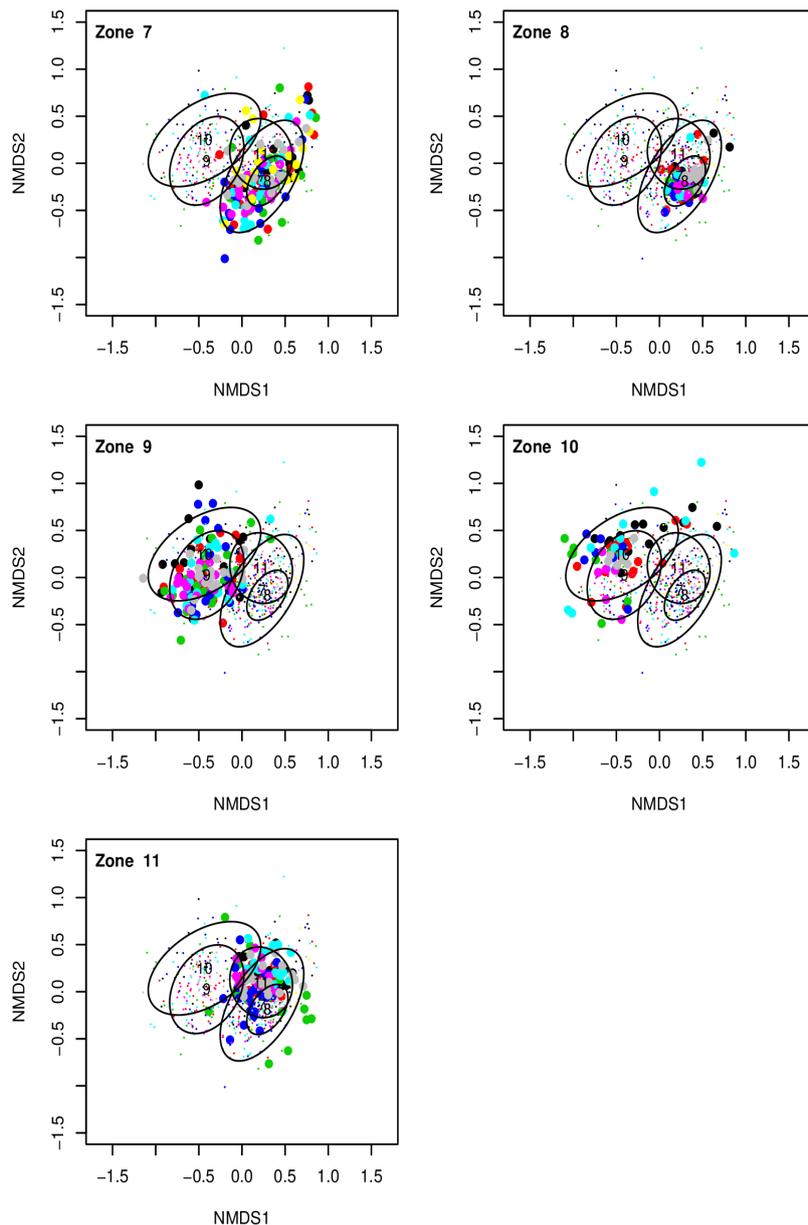


Figure 24. Distribution des relevés de végétation des zones 1 à 6 sur le plan 1x2 de l'ordination NMDS. Seule la zone 7 a fait l'objet de relevés de végétation en 2020 (points jaunes). Voir légende figure 21 pour les détails.

Les Figure 23 et Figure 24 montrent que les relevés de l'année 2021 (points gris) sont proches de ceux des années précédentes, globalement bien centrés par rapport à l'ensemble des points pour chaque zone. Aucun décalage d'un côté ou de l'autre de l'axe NMDS1 n'est détecté, ce qui indiquerait soit une perte, soit un gain, d'hygrophilie (voir la Figure 16).

La Figure 23 souligne bien le caractère particulier de la végétation de la zone 5, qui a amené à l'exclusion de l'analyse précédente. Les données de la zone 5, correspondant à l'ellipse verticale, sont en effet fortement dispersées le long de l'axe 2, indiquant l'absence de gradient d'hygrophilie (axe NMDS1).

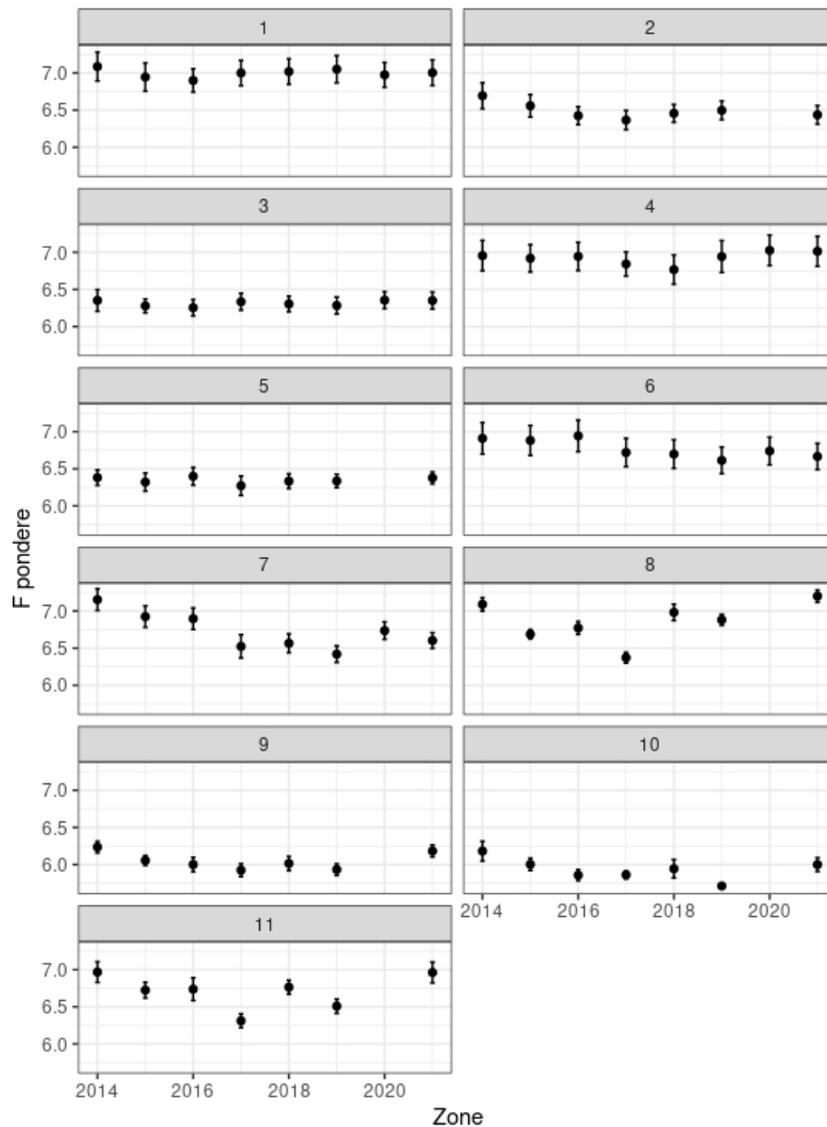


Figure 25. Évolution au cours du temps des indices F Ellenberg moyens pondérés approchant le caractère hygrophile des communautés végétales en considérant les données globales, toutes altitudes et stations confondues, pour chacune des 11 zones. Moyenne et erreur standard par zone et par an.

Le caractère hygrophile des communautés végétales a été mesuré par l'indice F de Ellenberg moyen pondéré par les abondances des différentes espèces. Cet indice moyen permet de détecter d'éventuels changements au cours du temps (Figure 25). Ces indices sont nettement différents d'une zone à l'autre et montrent également de la variabilité entre les années, mais sans présenter de tendance directionnelle. Ce résultat confirme l'absence d'effet 'année' obtenue sur la base de l'ordination des relevés de végétation.

Le même constat s'impose en prenant en compte uniquement les points bas de chaque station / transect, c'est à dire 10 points par zone (Figure 26), qui correspondent aux localisations les plus basses en altitude et donc les plus fortement inondées dans chaque station de suivi. Les valeurs des indices F pondérés sont légèrement plus élevées pour la végétation de ces points bas que lorsque toutes les communautés sont prises en compte (exemple :  $CWM_F = 7$  pour toutes les communautés pour la zone 1 mais  $CWM_F = 8$  si seuls les points bas sont considérés). La particularité de la zone 5 est ici encore soulignée, avec des points bas des F moyen pondéré  $< 6.5$ , donc non hygrophiles (Figure 25, zone 5).

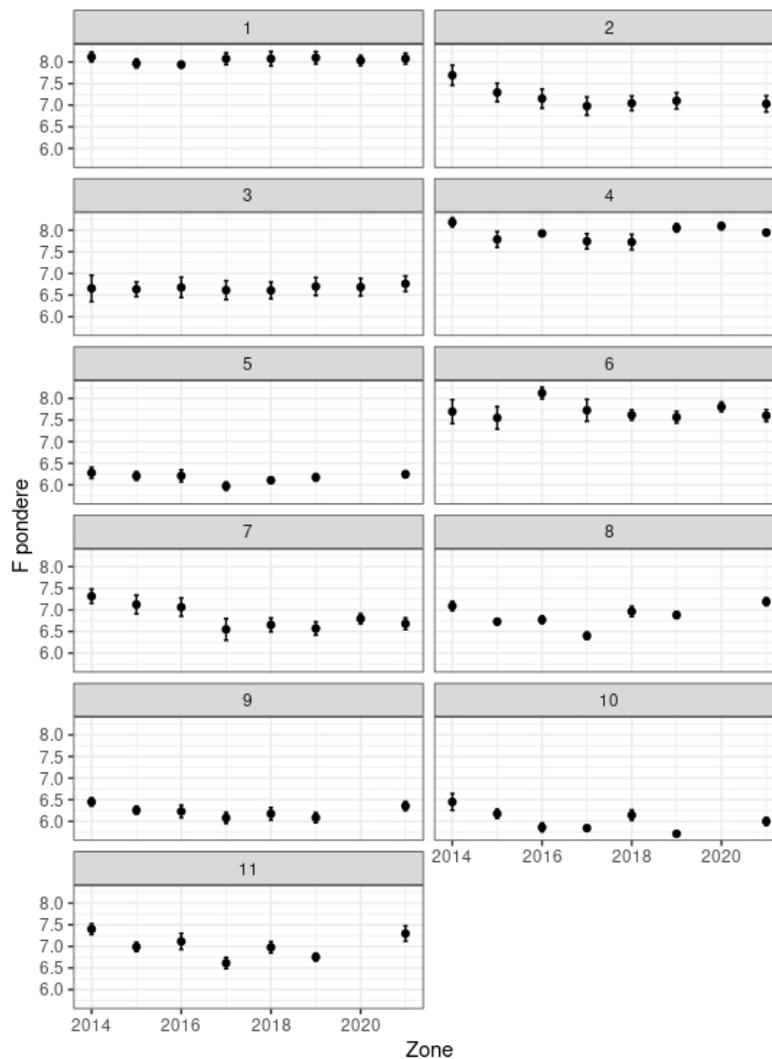


Figure 26. Même analyse avec seulement le point le plus bas de chaque station (10 par zone). Noter la gamme réduite de variation de la valeur  $CWM_F$  ( $F$  pondéré) en ordonnée.

### 3.7. Références

NB : sont incluses ici des références non citées dans ce rapport, mais qui sont utilisées pour la discussion 'académique' de ces résultats.

Acreman, M. C., Fisher, J., Stratford, C. J., Mould, D. J. & Mountford, J. O. (2007). Hydrological science and wetland restoration: some case studies from Europe. *Hydrol Earth Syst Sc*, 11, 158-169.

Alexander, C., Deák, B. & Heilmeier, H. (2016). Micro-topography driven vegetation patterns in open mosaic landscapes. *Ecol Indic*, 60, 906-920.

Amiaud, B., Bouzillé, J.-B., Tournader, T. & Bonis, A. (1998). Spatial patterns of soil salinities in old embanked marshlands in western France. *Wetlands*, 18, 482-494.

Araya, Y. N., Silvertown, J., Gowing, D. J., McConway, K. J., Linder, H. P. & Midgley, G. (2011). A fundamental, eco-hydrological basis for niche segregation in plant communities. *New Phytol*, 189, 253-258.

Armstrong A, Rose S. 1999. Ditch water levels managed for environmental aims: effects on field soil water regimes. *Hydrology and Earth System Sciences* 3:385–394.

- Baatrup-Pedersen, A., Jensen, K. M. B., Thodsen, H., Andersen, H. E., Andersen, P. M., Larsen, S. E., Riis, T., Andersen, D. K., 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.
- Baastrup-Spohr, L., Sand-Jensen, K., Nicolajsen, S.V. and Bruun, H.H. (2015), From soaking wet to bone dry: predicting plant community composition along a steep hydrological gradient. *J Veg Sci*, 26: 619-630.
- Bailey-Serres, J. & Colmer, T. (2014). Plant tolerance of flooding stress – recent advances. *Plant, Cell & Environment*, 37, 2211-2215.
- Barber, R., Leeds-Harrison, B., Lawson, S. & Gowing, D. (2004). Soil aeration status in a lowland wet grassland. *Hydrol Process*, 18, 329 – 341.
- Barrett R, Nielsen D L, Croome R. 2010. Associations between the plant communities of floodplain wetlands, water regime and wetland type. *River Res Appl* 26:866–876.
- 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.
- Bhatnagar S, Gill L W, Waldren S, Sharkey N, Naughton O, Johnston P, Coxon C, Morrissey P, Ghosh B. 2021. Ecohydrological metrics for vegetation communities in turloughs (ephemeral karstic wetlands). *Ecohydrology* 2316.
- Bischoff, A. (2002). Dispersal and establishment of floodplain grassland species as limiting factors in restoration. *Biol Conserv*, 104, 25 - 33.
- Bissels, S., Hölzel, N., Donath, T. W. & Otte, A. (2004). Evaluation of restoration success in alluvial grasslands under contrasting flooding regimes. *Biol Conserv*, 118, 641 - 650.
- 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.
- Colmer, T. D. & Voesenek, L. A. C. J. (2009). Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Funct Plant Biol*, 36, 665-681.
- Colomer J, Pérez-Haase A, Carrillo E, Ventura M, Ninot J M. 2019. Fine-scale vegetation mosaics in Pyrenean mires are driven by complex hydrological regimes and threatened by extreme weather events. *Ecohydrology* 12:2070.
- Di Bella, C. E., Jacobo, E., Golluscio, R. A. & Rodríguez, A. M. (2014). Effect of cattle grazing on soil salinity and vegetation composition along an elevation gradient in a temperate coastal salt marsh of Samborombón Bay (Argentina). *Wetl Ecol Manag*, 22, 1-13.
- Douma et al. 2012. Quantifying the functional responses of vegetation to drought and oxygen stress in temperate ecosystems. *Functional Ecology* 2012, 26, 1355–1365,
- Dwire, K. A., Kauffman, J. B., Brookshire, E. N. J. & Baham, J. E. (2004). Plant biomass and species composition along an environmental gradient in montane riparian meadows. *Oecologia*, 139, 309-317.
- 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.
- Gallier J. D. 2012. Microstructure – hydromechanical property relationship in clay dominant soils. Pages 51–72 in Aydinalp C, editor. *An Introduction to the Study of Mineralogy*. INTECH open access publisher.
- Gardarin A et al. 2014. Plant trait–digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands. *Journal of Applied Ecology* 51:1207–1217.
- Goodwillie, C., M. W. McCoy, and A. L. Peralta. 2020. Long-term nutrient enrichment, mowing, and ditch drainage interact in the dynamics of a wetland plant community. *Ecosphere* 11(10)
- Gowing, D., Lawson, S., Youngs, E., Barber, R., Rodwell, S., Prosser, V., Mountford, O. & Spoor, G. (2002). The water regime requirements and the response to hydrological change of grassland plant communities. DEFRA Commissioned Project BD1310.

- Gustavsson, E., Lennartsson, T. & Emanuelsson, M. (2007). Land use more than 200 years ago explains current grassland plant diversity in a Swedish agricultural landscape. *Biol Conserv*, 138, 47-59.
- Gwin S E, Kentula M E, Shaffer P W. 1999. Evaluating the effects of wetland regulation through hydrogeomorphic classification and landscape profiles. *Wetlands* 19:477–489.
- Jarvis, S. G., Rowe, E. C., Henrys, P. A., Smart, S. M., Jones, L. & Garbutt, A. (2016). Empirical realised niche models for British coastal plant species. *Journal of Coastal Conservation*, 20, 107-116.
- 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.
- Large A R G, Mayes W M, Newson M D, Parkin G. 2007. Using long-term monitoring of fen hydrology and vegetation to underpin wetland restoration strategies. *Applied Vegetation Science* 10:417–428.
- Leyer, I. (2004). Effects of dykes on plant species composition in a large lowland river floodplain. *River Res Appl*, 20, 813-827.
- Leyer, I. (2005). Predicting plant species' responses to river regulation: the role of water level fluctuations. *J Appl Ecol*, 42, 239-250.
- Loucougaray, G., Bonis, A. & Bouzille, 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.
- 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.
- Marion, B., Bonis, A. & Bouzillé, J.-B. (2010). How much does grazing-induced heterogeneity impact plant diversity in wet grasslands? *Ecoscience*, 17, 229-239.
- 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.
- Moran, J., Sheehy Skeffington, M. & Gormally, M. (2008). The influence of hydrological regime and grazing management on the plant communities of a karst wetland (Skealaghan turlough) in Ireland. *Appl Veg Sci*, 11, 13-24.
- Müller, I. B., Buhk, C., Lange, D., Entling, M. H. & Schirmel, J. (2016). Contrasting effects of irrigation and fertilization on plant diversity in hay meadows. *Basic Appl Ecol*, 17, 576-585.
- Oddershede, A., Violle, C., Baattrup-Pedersen, A., Svenning, J.-C. & Damgaard, C. (2019). Early dynamics in plant community trait responses to a novel, more extreme hydrological gradient. *Journal of plant ecology*, 12, 327-335.
- Pennings, S. C., Grant, M.-B. & Bertness, M. D. (2005). Plant zonation in low-latitude salt marshes: disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *J Ecol*, 93, 159-167.
- 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 Biol* 55:701–715.
- Rouquette J R, Posthumus H, Morris J, Hess T M, Dawson Q L, Gowing D J G. 2011. Synergies and trade-offs in the management of lowland rural floodplains: an ecosystem services approach. *Hydrological Sciences Journal* 56:1566–1581.
- Silvertown, J., Araya, Y. & Gowing, D. (2015). Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. *J Ecol*, 103, 93-108.
- Silvertown, J., Dodd, M. E., Gowing, D. J. G. & Mountford, J. O. (1999). Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Cah Rev The*, 400, 61-63.
- 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.

- Thompson, J. R., Gavin, H., Refsgaard, A., Refstrup Sørensen, H. & Gowing, D. J. (2009). Modelling the hydrological impacts of climate change on UK lowland wet grassland. *Wetl Ecol Manag*, 17, 503-523.
- Tonn, B., Densing, E. M., Gabler, J. & Isselstein, J. (2019). Grazing-induced patchiness, not grazing intensity, drives plant diversity in European low-input pastures. *J Appl Ecol*, 56, 1624-1636.
- Toogood, S. E. & Joyce, C. B. (2009). Effects of raised water levels on wet grassland plant communities. *Appl Veg Sci*, 12, 283-29.
- Toogood, S. E., Joyce, C. B. & Waite, S. (2008). Response of floodplain grassland plant communities to altered water regimes. *Plant Ecol*, 197, 285-298.
- 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.
- Voesenek, L. A. C. J., Colmer, T. D., Pierik, R., Millenaar, F. F. & Peeters, A. J. M. (2006). How plants cope with complete submergence. *New Phytol*, 170, 213-226.
- Wassen, M. J., Peeters, W. H. & Olde Venterink, H. (2002). Patterns in vegetation, hydrology, and nutrient availability in an undisturbed river floodplain in Poland. *Plant Ecol*, 165, 27-43.
- Webb, J. A., Wallis, E. M. & Stewardson, M. J. (2012). A systematic review of published evidence linking wetland plants to water regime components. *Aquat Bot*, 103, 1 - 14.
- Wright et al, 2017, Plants are less negatively affected by flooding when growing in species-rich plant communities. *New phytologist* (2017) 213: 645–656

## 4. Évolution de la végétation aquatique après 2018

Les données 2015-2018 ont été analysées pour un rapport précédent et les résultats ont été publiés dans *Wetlands Ecology and Management* en 2021.

Le suivi de la végétation aquatique (VA dans la suite) a continué jusqu'en 2021 (complet en 2020 aussi). Nous présentons et analysons succinctement l'évolution des communautés pendant les 3 années 2019-2021 en les comparant aux précédentes.

### 4.1. Diversité

Sur la période 2014-2021, 96 espèces ont été répertoriées dans les canaux, dont 28 espèces d'hydrophytes. Ces nombres sont légèrement sous-estimés car deux espèces d'élodées difficiles à séparer sur le terrain ont été regroupées, ainsi que les charophytes. Pour ces dernières, 3 espèces ont été mentionnées (*Chara contraria*, *C. globularis*, et *C. vulgaris*) en plus des nombreuses identifications au genre *Chara*. Nous avons donc potentiellement 32 espèces hydrophytes.

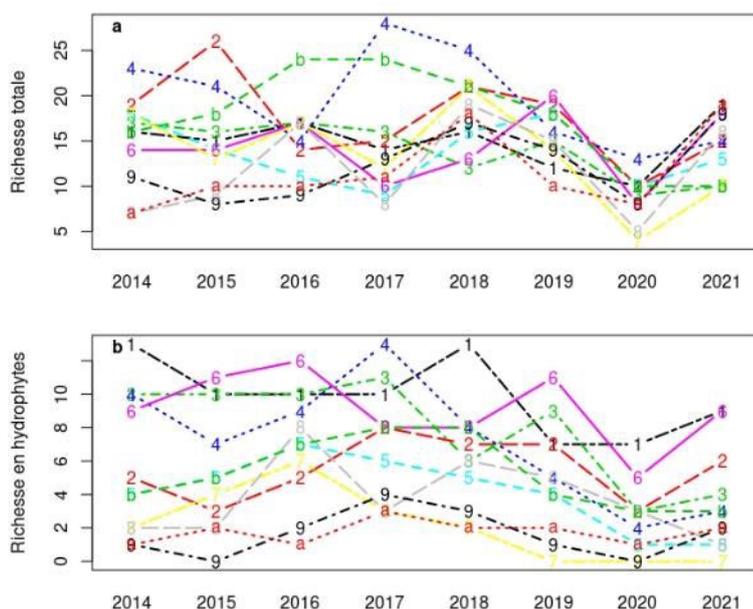


Figure 27. Evolution entre 2014 et 2021 a) de la richesse totale, et b) de la richesse en espèces hydrophytes, pour les 11 zones, les 10 stations par zone étant cumulées. Deux élodées et 3 *Chara* ont été regroupées.

Une seule hydrophyte, *Chara vulgaris*, a été ajoutée entre 2019 et 2021 mais il s'agit sans doute plus d'une amélioration des identifications qu'une réelle nouveauté. Par contre 2 héliophytes sont apparus, *Typha latifolia*, et *Juncus compressus*, toutes deux en 2021.

Les patrons de variation de la diversité mesurée par la richesse spécifique changent après 2018. En effet, entre 2019 et 2021, les variations de richesses totales et d'espèces hydrophytes sont beaucoup plus synchrones (Figure 27). En dehors de la zone 8 dont la richesse en hydrophytes poursuit sa baisse en 2021, dans tous les autres cas on observe une diminution en 2020 suivie d'une reprise en 2021.

Les richesses relatives des différentes zones varient beaucoup plus pour la richesse totale que pour les hydrophytes, indiquant que les diversités d'héliophytes fluctuent plus que celles d'hydrophytes. Par exemple, les zones 8 à 10 qui sont les plus pauvres en hydrophytes (Figure 27b) et qui l'étaient aussi en richesse totale en 2014 (Figure 27a) deviennent parmi les plus riches en 2021 (Figure 27a). Pour les hydrophytes, les patrons de richesses relatives entre zones sont assez stables.

## 4.2. Couverts

De même que pour la période 2014-2018, les couverts importants de VA sont limités aux zones de l'ouest du marais (zones 1 à 6). Les couverts sont très fluctuants entre les années. Les quelques zones (sites 1, 3 et 6) qui avaient des couverts importants de quelques espèces entre 2015 et 2017, retrouvent des valeurs moyennes en 2020-2021. Il en résulte une baisse moyenne du couvert total en dessous de 30%. Les couverts importants d'élodées ont disparu de la zone 3 sans que la raison en soit connue (pic de salinité?), et presque de l'ensemble des zones. La jussie dépend surtout des opérations de faucardage. Après avoir beaucoup diminué en 2016-2018, elle remonte surtout dans deux sites 2 et 8. Les lemnaées, après le pic de 2016 sur le site 6, on quasiment disparu. Les couverts des deux autres dominantes, *Ceratophyllum demersum*, et *Stuckenia pectinata* sont eux aussi très fluctuants.

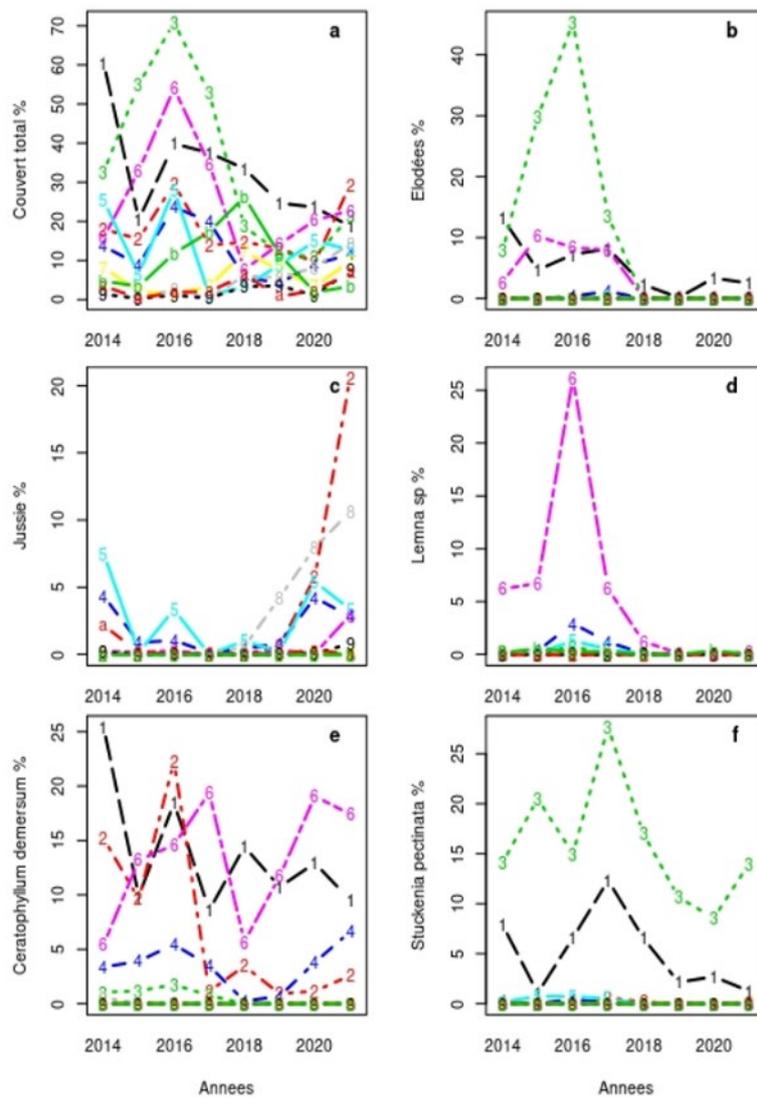


Figure 28. Evolution entre 2014 et 2021 du a) couvert total, et des couverts des principales espèces dominantes b) élodées (2 espèces cumulées), c) jussie *Ludwigia peploides*, d) 3 espèces de *Lemna* cumulées, e) *Ceratophyllum demersum*, et f) *Stuckenia pectinata*. Les codes 1 à 9, a, b, sont pour les zones 1 à 11.

### 4.3. Composition des communautés

Les ordinations montrent que le patron d'ensemble des communautés des canaux varie peu après 2018. La distribution des espèces qui déterminent le patron de distribution des zones (Figure 29) montre que la jussie, *Ludwigia peploides*, prend de l'importance après 2018 en accord avec l'évolution de ses couverts (voir Figure 28 ci-dessus). Les positionnements des autres espèces varient peu.

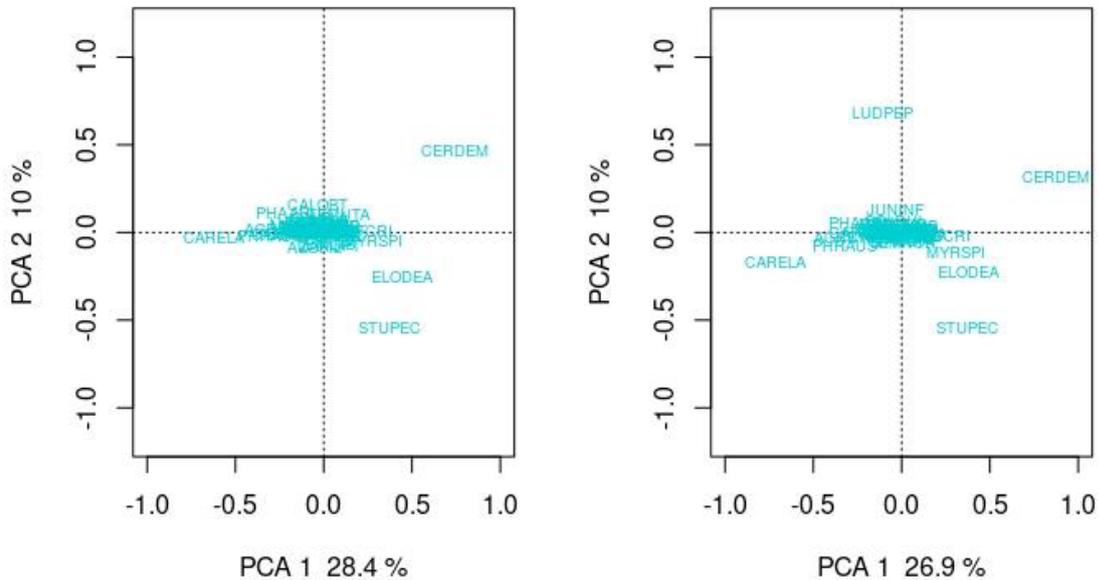


Figure 29. Positionnement des espèces sur le plan 1/2 de l'ACP des données de végétation aquatique à gauche pour 2014-2018 et à droite pour toute la période 2014-2021. Couleurs noir, rouge, vert, bleu, cyan, turquoise, jaune, gris pour 2014 à 2021.

Ce changement se reflète dans les positionnements des relevés au cours du temps avec les zones caractérisées par une augmentation des couverts de jussie qui se décalent vers le haut du plan de l'ordination. Il s'agit essentiellement des points des zones 2, 4, 5 et 8 en 2020 et 2021 (jaune et gris, Figure 30 droite), ainsi que des points de 2014 pour les zones 4, 5 et 10.

Les zones non concernées par l'augmentation de la jussie se trouvent projetées aux mêmes positions, avec les regroupements des zones 1 et 3 vers le bas, des zones 7, 9, 10 à gauche de l'ordination.

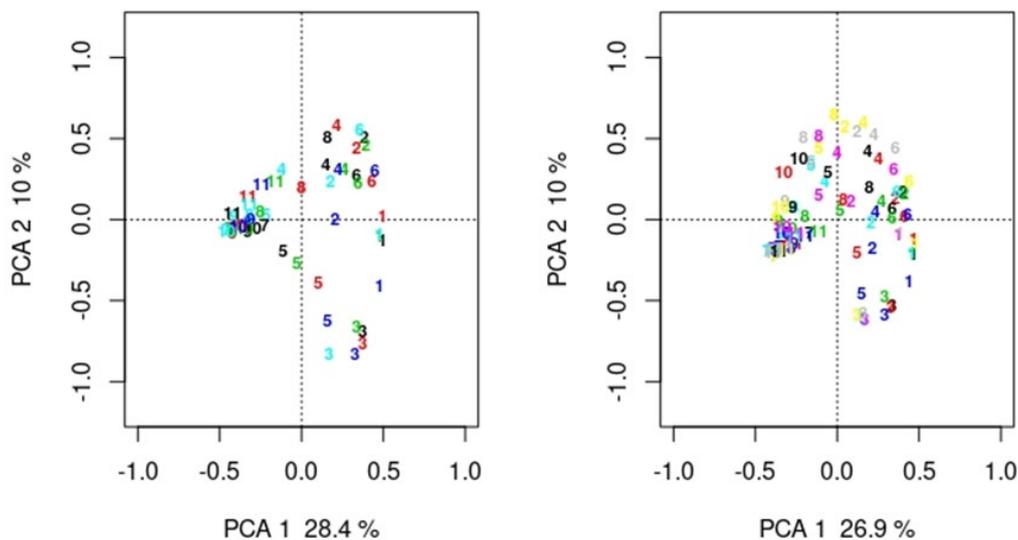


Figure 30. Positionnement des sites sur le plan 1/2 de l'ACP des données de végétation aquatique à gauche pour 2014-2018 et à droite pour toute la période 2014-2021. Couleurs noir, rouge, vert, bleu, cyan, turquoise, jaune, gris pour 2014 à 2021

## 5. Analyses des données relatives à l'écrevisse rouge de Louisiane *Procambarus clarki*

### 5.1. Cadre général

Originaire du nord du Mexique et sud des USA, l'écrevisse rouge de Louisiane, *Procambarus clarkii*, est une espèce au caractère invasif marqué dans les zones européennes (Gherardi 2006). Introduite au sud de l'Espagne en 1973 (Gherardi 2006), elle a ensuite colonisé l'Italie (1977, Gherardi *et al.* (1999)), la France dans les années 1980 (Collas *et al.* 2015), et une grande partie de l'Europe (Kouba *et al.* 2014). Les colonisations successives sont essentiellement le fait de transferts pour l'aquaculture et la pêche (Oficialdegui *et al.* 2020). Elle a été introduite en Brière dans les années 1980 (Paillisson *et al.* 2011) et les données récentes montrent qu'elle a colonisé actuellement la quasi-totalité du territoire Français (Collas *et al.* 2015).

Dans le Marais poitevin, elle a été observée pour la première fois en 2003 (EPMP 2015) mais était notée présente en Charente au moins 10 ans plus tôt (Changeux 2003, Collas *et al.* 2015).

Il s'agit d'une espèce qui modifie fortement les écosystèmes par herbivorie, prédation, fouissage et creusement de terriers dans les berges des lacs, mares et canaux et entraîne une augmentation de la turbidité de l'eau (Geiger *et al.* 2005, Gherardi 2006, McLay et van den Brink 2016, Souty-Grosset *et al.* 2016, Roessink *et al.* 2017). Elle peut être à l'origine de dégradation des installations relatives à la gestion hydraulique, d'instabilité des berges et des digues, et est responsable de perte de diversité, en particulier de la végétation aquatique et des invertébrés (Rodríguez *et al.* 2005, Watanabe et Ohba 2022). Ce dernier constat est clair dans les études diachroniques qui permettent de suivre l'effet d'un épisode de colonisation (Rodríguez *et al.* 2003) mais ces changements sont rarement documentés. L'écrevisse rouge de Louisiane peut également présenter des effets de facilitation pour des plantes aquatiques envahissantes (Chucholl 2013, Thouvenot *et al.* 2017).

Cette espèce peut également présenter des effets bénéfiques sur la biodiversité, en particulier parce qu'elle peut représenter une ressource alimentaire importante pour ses prédateurs, en particulier pour certains oiseaux (Poulin *et al.* 2007, Tablado *et al.* 2010) ou des poissons (Musseau *et al.* 2015).

Il est en général difficile d'identifier des facteurs physiques du milieu qui la favorisent (Cruz et Rebelo 2007, Donato *et al.* 2018) et la plupart des études portent sur les impacts des écrevisses sur le milieu. Elle est considérée comme très généraliste et a une grande capacité d'adaptation. Dans le Marais poitevin, l'écrevisse rouge est régulièrement soupçonnée d'être responsable au moins en partie de la dégradation de la faune et de la flore des canaux (Doc A dans Bonis *et al.* 2013).

Dans le cadre de ce suivi des écrevisses mis en œuvre depuis 2014 dans 11 sites du marais, nous nous sommes attachés à apporter des réponses à deux questions principales : Q1. les écrevisses sont-elles encore en phase de colonisation à l'échelle de l'ensemble du marais ? La colonisation peut être définie comme une augmentation de l'occurrence, et une augmentation d'abondance globale. Q2. Les données environnementales acquises peuvent-elles permettre de mieux comprendre les variations spatiales des populations et prédire les abondances en cas de changement des conditions (en particulier opérations de gestion) ? A l'heure actuelle, relativement peu d'études mettent en évidence des relations entre les populations de *P. clarkii* et les conditions environnementales et de telles connaissances permettraient d'identifier si la gestion des habitats peut contrôler l'espèce et la dynamique de ses populations. Nous nous sommes attachés à étudier si les paramètres de la dynamique des populations (abondance, reproduction), sont liés à certaines des variables environnementales caractérisant les canaux du Marais poitevin.

Enfin les écrevisses induisant de fortes modifications de l'écosystème, la quantification de leur abondance permettra de la considérer comme une variable explicative pour d'autres compartiments de la biodiversité et de considérer le « facteur écrevisses, pour évaluer les incidences du régime hydrique sur les autres maillons de l'écosystème » (Doc B dans Bonis *et al.* 2013). Ce dernier point est abordé dans les chapitres consacrés aux différents groupes taxonomiques (Végétation des canaux, Odonates).

## 5.2. *Méthode d'acquisition des données*

Le protocole dédié aux écrevisses correspond à des captures par des nasses spécifiquement installées dans un canal secondaire dans chacun des 11 zones. Ces nasses permettent la capture standardisée de toutes les classes de taille, en particulier des juvéniles (nasses avec maille de 5.5 mm). Des données sur l'abondance des écrevisses ont également été acquises via le protocole de suivi des macroinvertébrés mais d'une façon moins adaptée à cette espèce. Dans cette étude, le protocole de capture et mesure des écrevisses a été mis en œuvre de façon ininterrompue de 2014 à 2021 et fournit donc une série temporelle longue rare pour ce type d'étude. Les échantillonnages ont été réalisés le plus souvent vers le 20-25 juin, au plus tôt le 12 juin (en 2020) et au plus tard vers le 1-5/07 (2014 et 2015). Une phase de terrain a consisté à installer 25 nasses par station (tronçon de canal secondaire, une station par zone, nasses espacées de 10m environ), puis à les relever après 24h. La taille de tous les individus capturés a été ensuite mesurée, permettant de disposer d'indications sur la structure des populations en taille et par suite en classes d'âge. La taille mesurée est la longueur totale, de la pointe du rostre à l'extrémité du telson.

## 5.3. *Evolution des occurrences et abondances dans les différents sites et entre années*

### 5.3.1. Occurrences (présence/ nombre de pièges)

Des écrevisses de Louisiane ont été capturées sur toutes les zones échantillonnées dès 2014, avec des occurrences élevées (au minimum 50 % sur les sites 3 et 8). Leur présence a été continue depuis sur toutes les zones et toutes les années, mais avec une extrême variabilité de leur fréquence entre années (voir figures 31 et 32). Leur fréquence dans les nasses est maximale sur la zone 11 où elle est presque toujours de 100 % sauf en 2020. Elle est parfois très variable dans le temps (ex. sites 1, 5, 6, 8) ou peut être plus stable comme sur les zones 3 et 7 où elle n'est jamais inférieure à 50 %, sans synchronisation des variations entre sites.

Les différences entre les zones sont significatives (anova,  $p = 0.016$ ) mais pas les différences entre années ( $p = 0.09$ ).

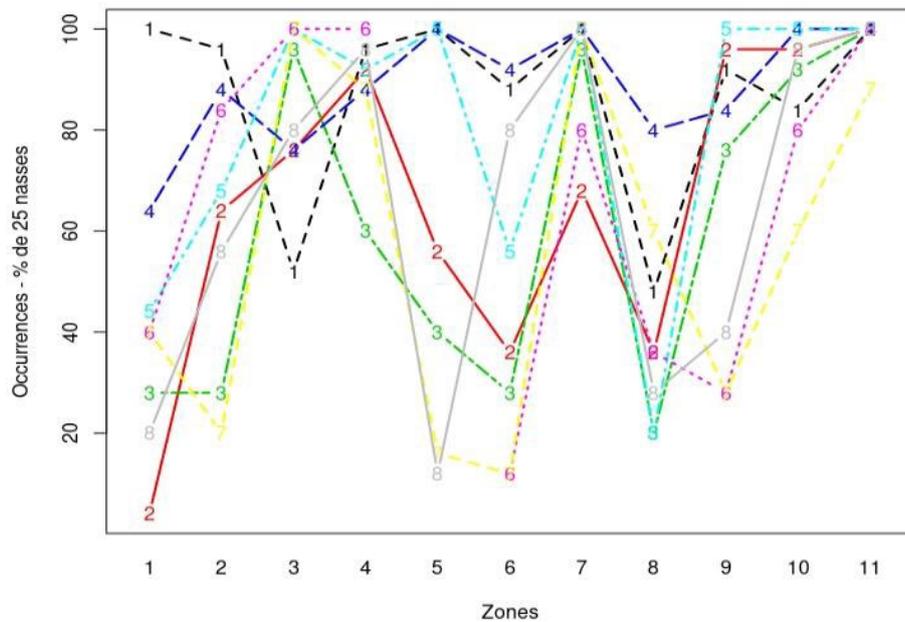


Figure 31. Présences des écrevisses dans les 11 zones échantillonnées mesurées par le % des 25 nasses où l'espèce est présente. Chaque ligne est une année, de 1 à 8 depuis 2014.

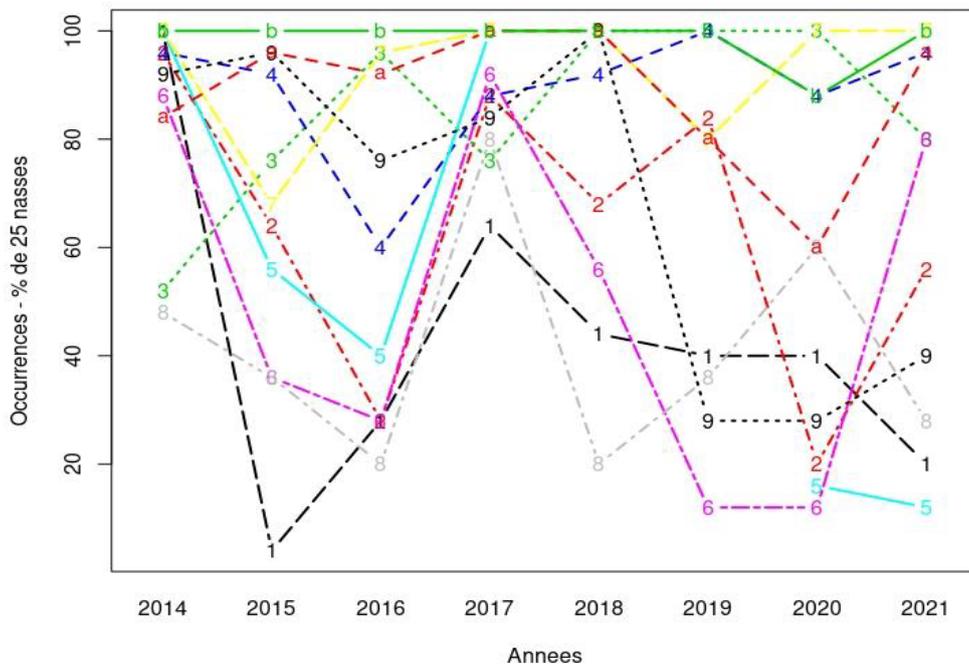


Figure 32. Présences des écrevisses au cours des 8 années de suivi mesurées par le % des 25 nasses où l'espèce est présente. Chaque ligne est une zone, a et b sont les zones 10 et 11.

### 5.3.2. Abondances

Le nombre de captures d'individus d'écrevisse de Louisiane par unité de temps varie fortement d'une nasse à l'autre pour une même année et zone (entre 0 et 36 individus en 24 h, toutes zones et années confondues, moyennes 0.04 à 16 par nasse pour 1 site). La fourchette de captures totales (25 nasses) par zone varie entre 1 individu (zone 1 en 2015) et 414 individus (zone 3 en 2018). Sur les 11 zones, la gamme d'effectif capturé varie en moyenne, pour une année, entre 39 (en 2020, année du minimum de captures, ES 12, n=11) et 150 individus (en 2017, ES 37, n=11) (Figure 33a).

Une analyse de variance montre que les nombres de captures par nasse ne diffèrent pas significativement entre les années ( $p = 0.41$ ) mais varie en revanche significativement selon les zones ( $p < 0.01$ ). L'interaction entre l'effet année et l'effet 'zone' est très significative, confirmant l'absence de synchronisation des variations observée pour les occurrences. Les effets principaux (année et zone) ne devraient donc être interprétés qu'en considérant également leurs interactions.

Aucune tendance nette au cours du temps n'a été observée, les deux années 2017 et 2018 qui se caractérisent par de très hauts niveaux de captures ont été suivies par des effectifs capturés de niveau moyen les trois années suivantes (Figure 33a).

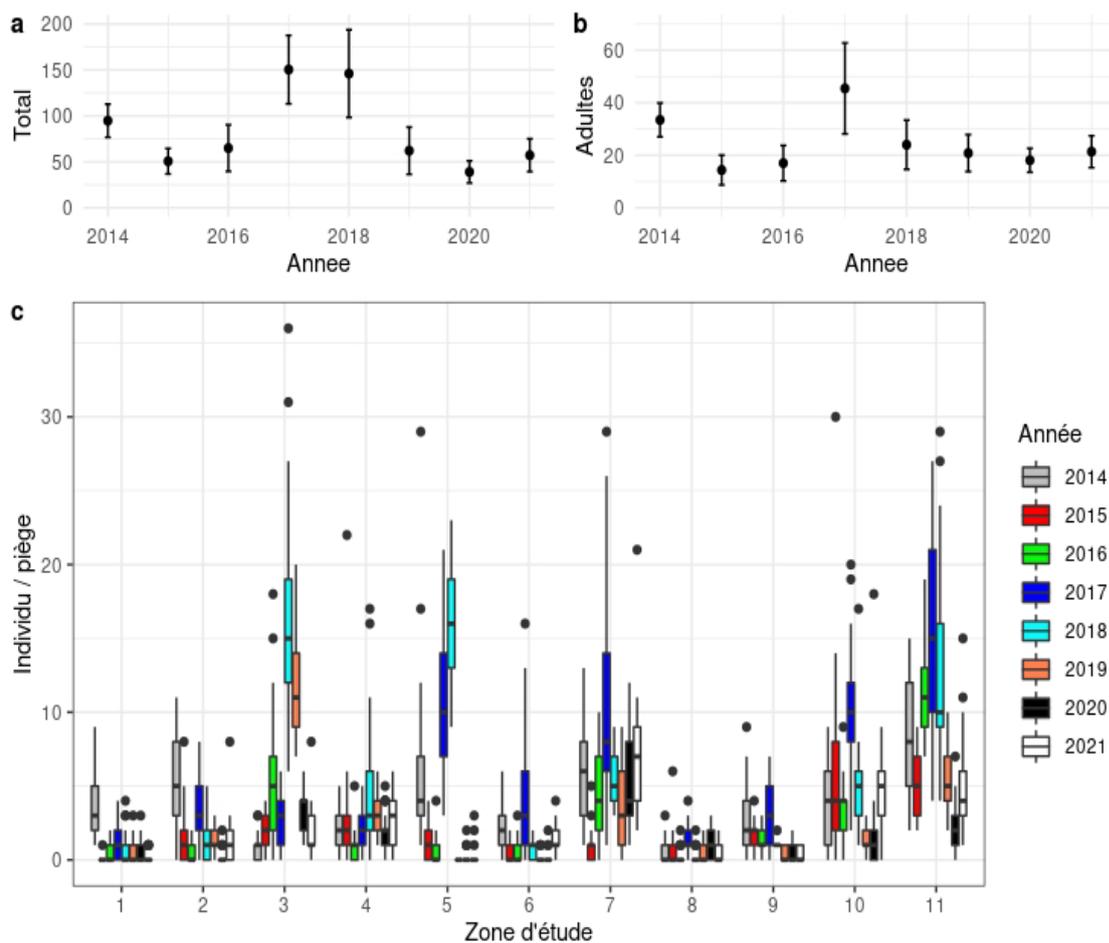


Figure 33. Captures d'écrevisses par piégeage au cours de l'étude par période de 24h pour les 11 zones et les 8 années d'étude. **a** et **b** moyennes par an par zone, des 11 sites pour les captures totales et les adultes (voir ci-dessous) respectivement, et **c** nombres de captures par piège. La zone 5 n'a pas été échantillonnée en 2019 (niveaux d'eau trop bas).

Le sexe ratio sur l'ensemble des captures est de 1.31:1 en faveur des femelles (total de 7322 individus). Il varie de 0.78:1 sur la zone 8 ( $n = 123$ ) et 3.14:1 en zone 2 ( $n = 377$ ). La variation au cours du temps est nettement moindre avec une fourchette de 0.98 (2020,  $n = 429$ ) à 1.63 (2015,  $n = 557$ ). Ce sexe ratio n'est pas en accord avec la littérature (non différent de 1:1 dans Mistri et al. (2019) et Jin et al. (2019), 4:1 en faveur des femelles pour Anastácio et Marques (1995), jusqu'à 2x plus de mâles dans Donato et al. (2018)) ou rapportant un biais variable en faveur des femelles avant la phase de reproduction, en hiver et au printemps, et en faveur des mâles sur la période de reproduction en été (Peruzza *et al.* 2015).

La période d'étude, pourtant de 8 années, reste trop courte pour permettre une analyse complète de série temporelle telle que conduite dans la littérature scientifique. Nous pouvons néanmoins constater que les données ne montrent pas de corrélation significative entre les effectifs capturés une année et ceux des années suivantes  $n+1$  et  $n+2$  (Figure 34, auto-corrélation avec décalages de 1 ou 2 ans, fonction acf de R). Cette absence de corrélation entre les effectifs d'une année et des deux suivantes est trouvée, en considérant le total des captures ou les adultes seuls, en regroupant toutes les zones ou en les séparant.

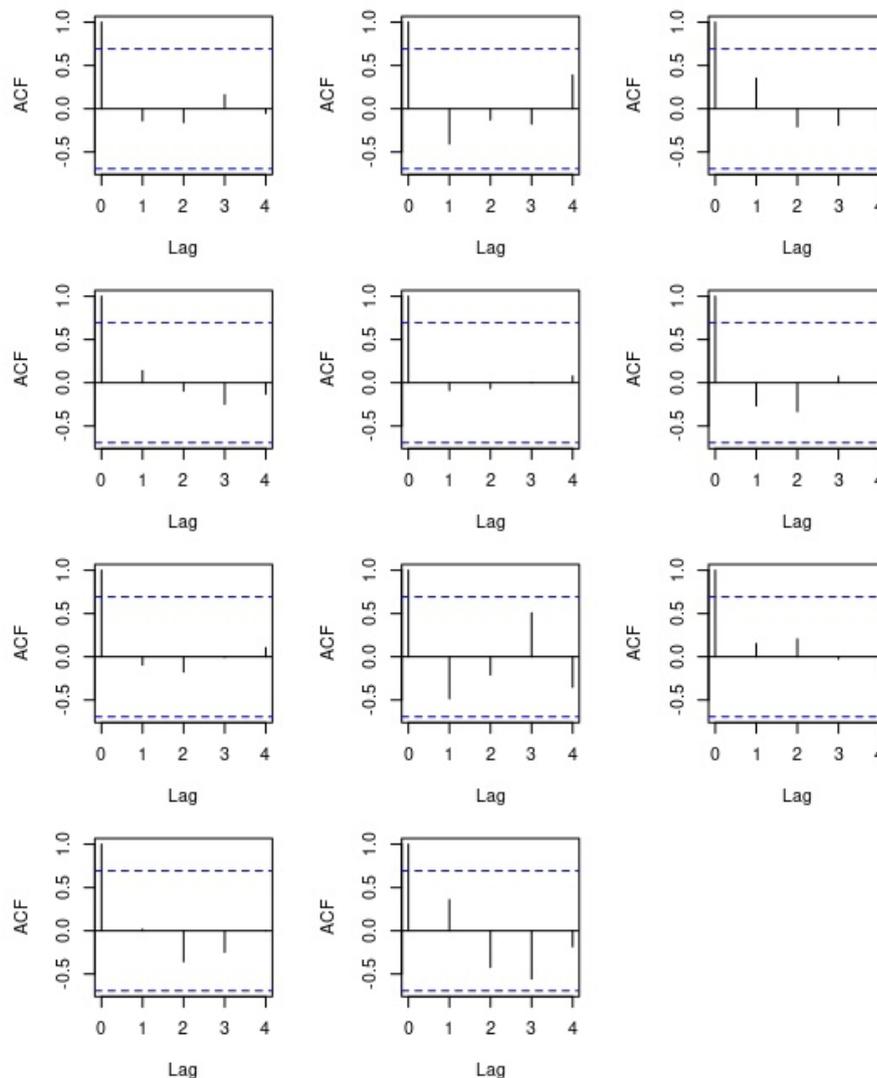


Figure 34. Autocorrélation temporelle des abondances d'écrevisses adultes pour les 11 zones dans l'ordre. Chaque barre indique la corrélation entre l'abondance de l'année «  $n$  » et celle de l'année «  $n+lag$  ».

#### 5.4. Structures de tailles, âges et reproduction

Les tailles varient pour l'essentiel entre 40 et 110 mm, avec une valeur minimale de 31 mm et un maximum de 122 mm de longueur totale. L'analyse des distributions de fréquences des tailles d'écrevisses, en utilisant des distributions gaussiennes pour deux classes de taille, permet d'identifier deux modes principaux (bibliothèque `mixtools` de R, fonction `normalmixEM`). Aucune convergence de la fonction n'est obtenue avec 3 ou 4 classes initiales (1000 itérations). Les structures de taille sont variables selon les années mais il est possible de distinguer les deux classes chaque année, parfois un peu plus difficilement, comme en 2014 (voir Figure 35a). La limite entre les classes de taille pour les années 2015 à 2021 se situe entre 73 et 81 mm. En utilisant la

limite de 78mm observée pour l'ensemble des captures, les proportions des deux classes de taille (assimilable à des classes d'âge) sont de 71 % de classe 1 et 29 % de classe 2 (Figure 35b).

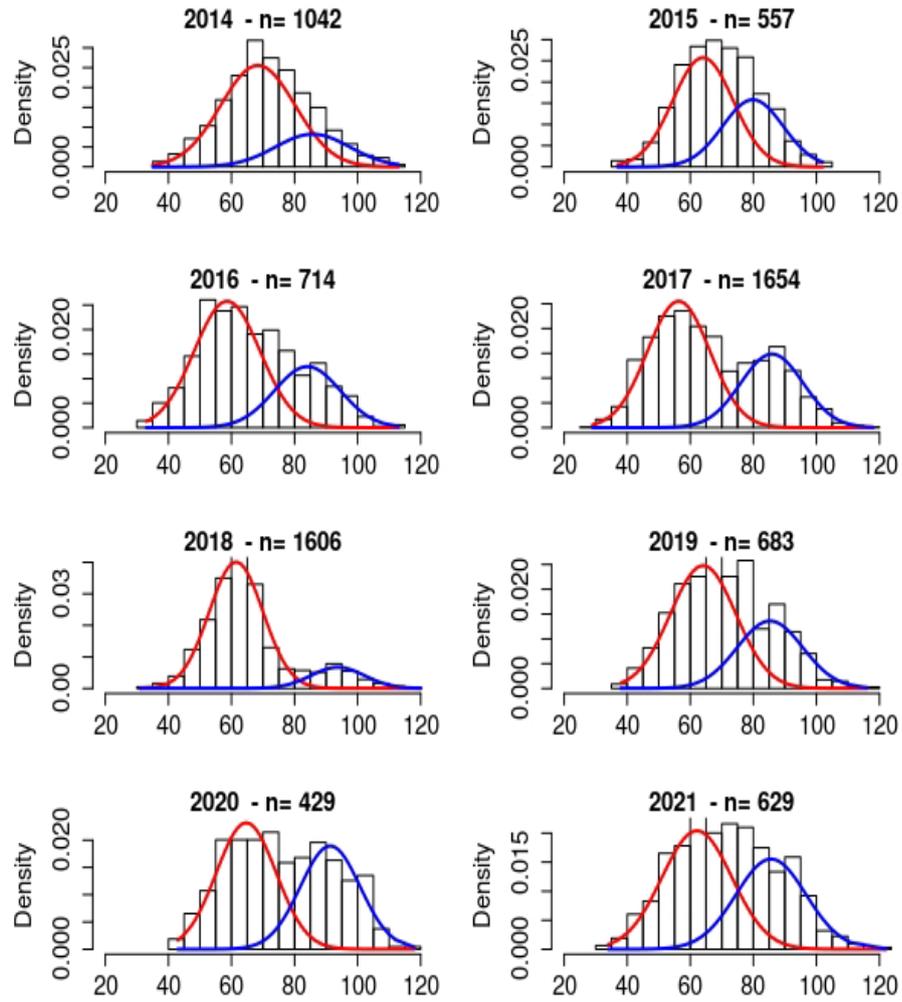
Si on considère les données de la littérature, la classe de taille 1 observée dans nos données correspond très certainement aux juvéniles de moins d'un an, et la classe 2 aux écrevisses adultes (> 1 an, durée de vie maxi de 4 ans avec moins de 1 an en moyenne pour Scalici et Gherardi (2007), 6 ans de longévité maximale pour Chucholl (2011) en Bavière).

La structure démographique des populations échantillonnées (proportions relatives des deux classes de taille) est très variable mais les différences entre zones et entre années ne sont pas significatives ( $p$  de 0.55 et 0.08 respectivement). La proportion d'adultes dans les effectifs varie très fortement d'une zone et d'une année à l'autre. Elle oscille en effet entre 5% (zones 5 et 7 en 2017 et zone 3 en 2018 avec des effectifs importants) et 100% (provenant d'une seule écrevisse piégée une fois en 2015 en zone 1, voir Figure 36). Il est donc très important de tenir compte des classes de tailles (âges) des écrevisses pour considérer les données d'abondances.

Enfin, aucune relation n'a pu être détectée entre les abondances de juvéniles d'un site d'une année et les abondances d'adultes du même site pour l'année suivante, ni entre les adultes de l'année  $n$  et les juvéniles de l'année suivante (Figure 37). Ces observations indiquent que le recrutement des jeunes et la présence ou l'abondance des adultes sont largement indépendants, en tous cas dans les données disponibles via les captures par nasses.

Reproduction : aucune observation de femelles avec œufs ou porteuses de larves n'a été faite durant l'étude (observations S. Pallier). De façon générale, la reproduction de l'écrevisse de Louisiane a lieu en été, une seule fois par an, avec une présence des jeunes de l'année notable en fin d'été et automne (univoltinisme). La phénologie de reproduction des écrevisses rouges de Louisiane est cependant très flexible et s'adapte aux conditions climatiques, en particulier à la température, ainsi qu'au caractère permanent ou temporaire des points d'eau. Une reproduction semi permanente ou 2 fois par an est observée en zone Méditerranéenne, tandis que l'univoltinisme a été observé en Suisse et en Allemagne (synthèse dans Chucholl (2011)). Dans nos sites, la phénologie de reproduction correspond à un recrutement de fin d'été – automne, ce qui donne bien un peu moins d'un an aux individus les plus petits capturés dans notre suivi. L'écrevisse rouge de Louisiane a une stratégie de reproduction type « r » avec un grand nombre de jeunes et une courte durée de vie (Gherardi 2006, Scalici et Gherardi 2007).

a.



b.

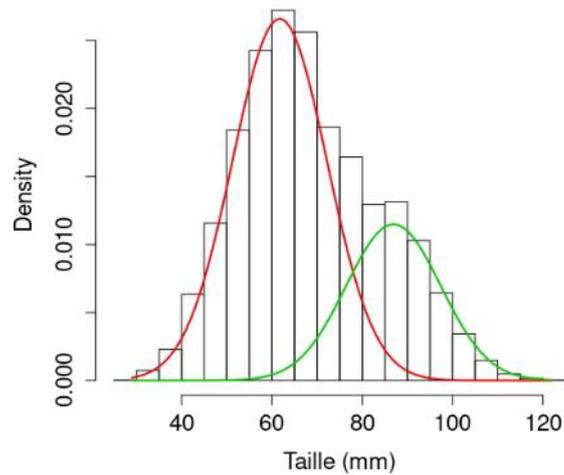


Figure 35. a. Distribution de fréquences des tailles d'écrevisses pour les 8 années de l'étude. Deux modes se distinguent, les individus juvéniles (courbe rouge) et les individus adultes (courbe bleue). Le point de jonction entre les deux courbes délimite les deux classes. Cette limite varie légèrement selon les années : 75, 74, 73, 81, 78, 79 et 75mm pour 2015 à 2021. b. pour toutes les captures réunies avec une limite à 78mm.

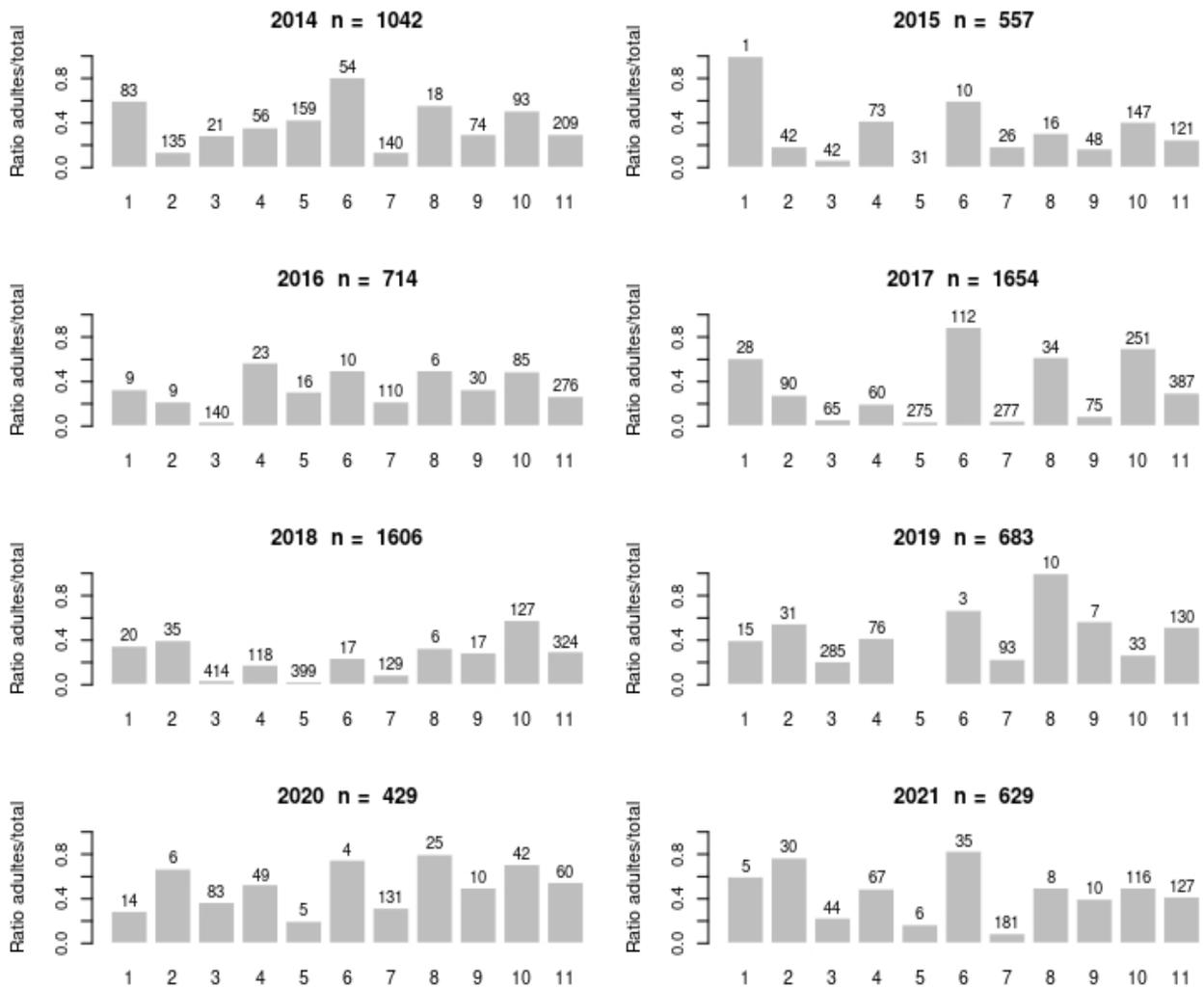


Figure 36. Proportions d'adultes (individus de longueur totale supérieure à 78 mm) pour les 11 zones au cours de 8 ans de l'étude. Pour chaque année sont indiqués les nombres totaux de captures et au-dessus des barres, les captures par zone. La zone 5 n'a pas été échantillonnée en 2019 (niveaux d'eau trop bas).

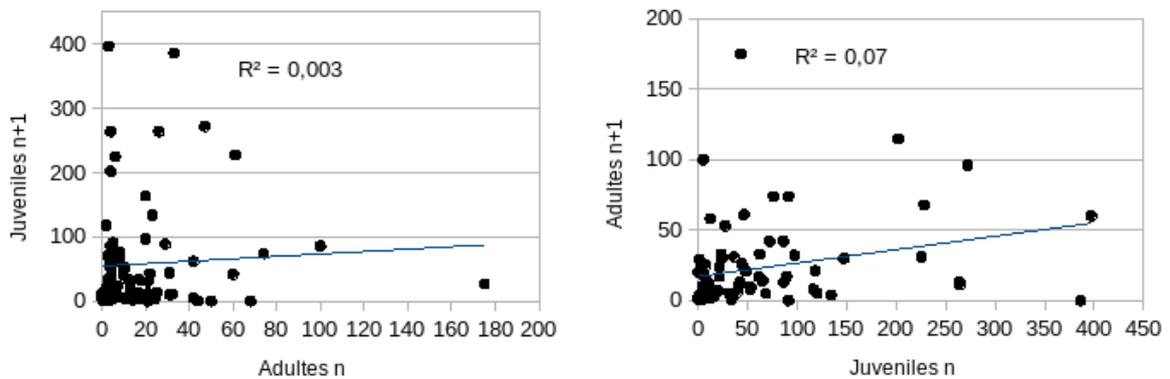


Figure 37. Relations entre les captures des adultes et des juvéniles de deux années successives. Sept points par zone de suivi.

## 5.5. Analyse de l'effet éventuel des conditions environnementales sur les abondances d'écrevisses capturées

Dans la littérature scientifique, on trouve peu d'études qui aient mis en évidence des relations nettes entre les abondances d'écrevisses et les conditions environnementales (ex. pas de relations dans Cruz et Rebelo (2007) ou Gherardi (2006)). Quelques résultats dans la littérature fournissent néanmoins des pistes d'hypothèses sur les liens entre environnement et écrevisses de Louisiane :

- influence du régime hydrique. L'espèce préférerait des conditions de profondeur d'eau plutôt faibles (Donato et al. 2018, Gavioli et al. 2018), présente une occurrence indépendante de l'hydropériode tout en présentant une plus forte reproduction (plus forte fécondité) en milieux temporaires et fluctuant (Meineri et al. 2014).
- il existe un lien entre des eaux peu oxygénées (hypoxie) et turbides et l'écrevisse de Louisiane (Gavioli et al. 2018) mais la corrélation est souvent interprétée dans le sens d'un effet de l'écrevisse qui augmente la turbidité (Jones et al. 2016). L'écrevisse tolère les eaux saumâtres et salées (Dörr et Scalici 2013, van Kuijk et al. 2021).
- végétation : effet positif des arbres sur les effectifs d'écrevisse (par les feuilles mortes comme source d'alimentation Kobayashi et al. (2011)), de même que de la présence de végétation sur les berges des canaux ou cours d'eau (Donato et al. 2018). La présence et abondance de végétation aquatique est favorable aux écrevisses puisqu'elle peut intervenir dans son alimentation. Des relations négatives sont trouvées mais qui reflètent les situations où l'écrevisse a consommé toute la végétation aquatique.
- les poissons carnivores sont des prédateurs potentiels de l'écrevisse de Louisiane (Reynolds 2011). L'anguille peut réguler les populations d'écrevisses par une prédation sur toutes les classes de tailles (Musseau et al. 2015), d'autres espèces se nourrissent de larves, d'individus en mue. L'abondance d'écrevisses est ainsi été négativement liée aux biomasses de poissons dans des systèmes de mares (Dorn 2008).

Les variables environnementales :

Les sites d'échantillonnage des écrevisses étant localisées proches de stations du protocole Amphibiens/Invertébrés aquatiques, nous avons utilisé soit les variables environnementales de ces stations lorsqu'elles étaient mesurées à cette échelle (niveaux d'eau, caractéristiques paysagères, caractéristiques des canaux) et sinon celles de la zone (qualité de l'eau), soit les variables moyennes des zones (moyennes entre stations).

Variables utilisées dans les modèles de prédiction :

- régime hydrique : niveau d'eau du canal en juin, niveau de l'été n-1, durée d'assèchement année n-1 (été automne) du canal étudié (assec) et de toute la zone (assecz) sauf pour 2014, inondation des prairies adjacente (cf durée avec 20 % de la prairie inondée sur 3 mois mars - mai)
- qualité eau : carbone organique (corg), teneur en chlorophylle a (chl a), pH
- canal : largeur (lcanal), hauteur d'envasement (hvase), couverts d'algues et d'hydrophytes, indice de végétation des berges (pour les caches), longueur de haies (très corrélées aux boisements)
- paysage/connectivité : % prairies, % cultures 250 m, linéaire canaux 500 m autour de la station (qui mesure environ 250 m de long) totaux ctot500 et connectés cc250,

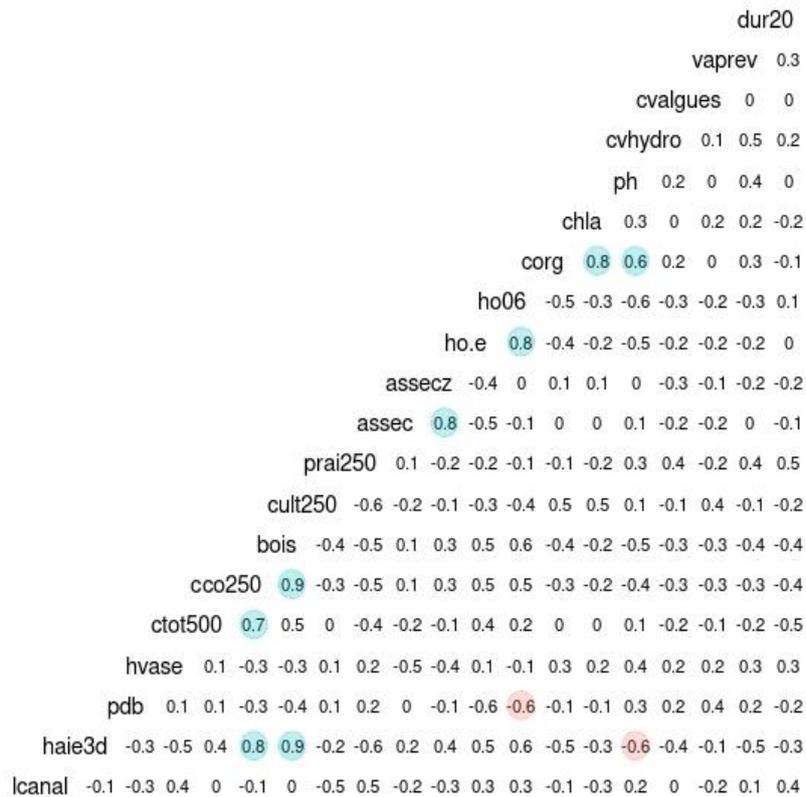


Figure 38. Matrice de corrélation des VE utilisables pour les modèles d'analyses croisant les données sur les écrevisses et les données environnementales

Les corrélations entre les variables environnementales sont considérées pour ne pas intégrer de variables trop corrélées entre elles dans le même modèle (risque d'introduire des biais) (Figure 38). La limite est fixée à un coefficient de corrélation de 0.7 (fonction vifcor de la librairie usdm) : au-delà, les variables ne sont pas simultanément intégrées dans le modèle.

Un modèle mixte a été utilisé de façon à prendre en compte l'effet année séparément des effets des variables environnementales (l'année est considérée comme une variable aléatoire). La meilleure distribution d'erreur pour les abondances est la distribution log-normale, suivie de binomiale négative. En l'absence de convergence avec la distribution log-normale pour les adultes ou le total, nous avons utilisé la distribution d'erreur binomiale négative. L'analyse a été faite sur les données 2015-2021 car la durée d'assecsse calcule sur les niveaux d'eau de l'année n-1, non disponibles en 2013.

Les effectifs totaux d'écrevisses sont fortement et positivement associés à la présence de végétation sur les berges (Tableau 12). La présence de haies leur est aussi favorable même si l'effet est faible. Les effectifs totaux et de juvéniles sont également positivement et nettement reliés à la teneur en chlorophylle a et à la teneur en matière organique en suspension (donc à la turbidité), suggérant une plus forte reproduction dans les canaux à forte turbidité. Des durées d'assèchements des canaux importantes dans la zone d'étude (variable très corrélée à l'assèchement du canal échantillonné), favorise aussi l'abondance de juvéniles, sans doute en favorisant la reproduction.

Tableau 12. Relations entre les effectifs d'adultes et de juvéniles d'écrevisse

Descripteurs	Haies			Veg pied berge			Linéaire canaux			Chlor. a			Asseczone			r2 fixes	r2 total
	Moyenne	2.5%	97.5%	Moyenne	2.5%	97.5%	Moyenne	2.5%	97.5%	Moyenne	2.5%	97.5%	Moyenne	2.5%	97.5%		
Captures totales	<b>0.015</b>	0.001	0.02	<b>0.48</b>	0.26	0.71				<b>0.39</b>	0.16	0.61	<b>0.38</b>	0.17	0.59	0.56	0.56
Adultes	0.02	0.01	0.03	0.66	0.47	0.85	-0.79	-1.0	-0.59							0.68	0.68
Juvéniles	0.015	0.035	0.07	0.57	0.28	0.86				0.48	0.19	0.78	0.42	0.16	0.67	0.48	0.48

## 5.6. Discussion et conclusions

L'écrevisse est présente dans toutes les zones échantillonnées du Marais poitevin, sans que ses effectifs ne montrent de tendance claire sur la période 2014 – 2021. Ses effectifs présentent des pics certaines années et sur certains sites, mais ces pics ne sont pas synchrones dans les différentes zones. Il semble donc que dans le Marais poitevin, l'écrevisse rouge de Louisiane n'est plus en phase de colonisation. Ses effectifs restent dans une gamme assez limitée, c'est à dire qu'aucune explosion de ses effectifs n'a été observée dans la série de données analysée.

Les données d'effectifs de juvéniles montrent que l'écrevisse se reproduit dans les 11 zones échantillonnées du Marais poitevin et tous les ans. Les abondances de juvéniles ne varient pas de façon synchrone entre sites et apparaissent sans relation significative avec les abondances en individus adultes. Une forte mortalité des juvéniles dans la première année peut expliquer cette absence de relation.

Trois variables environnementales sont liées positivement aux abondances des écrevisses. La présence de végétation en pied de berge favorise les deux classes d'âge (juvéniles et adultes). La structuration spatiale que fournit la végétation des berges avec des supports et/ou des caches contre les prédateurs peut expliquer cette relation positive. La turbidité est corrélée positivement avec l'abondance d'adultes. Il peut s'agir d'un effet du fouissage par les écrevisses mais aussi d'une préférence des adultes pour des eaux peu transparentes (protection contre les prédateurs). Enfin l'assèchement temporaire des canaux de la zone apparaît également favorable aux effectifs d'écrevisses adultes dans nos résultats d'analyses de données. Ceci peut s'expliquer par le fait que les écrevisses tolèrent bien l'assèchement grâce à leurs terriers. Un effet indirect de l'assèchement est également possible sans lien positif entre assèchement et écrevisses : en effet, il est possible que l'assèchement des canaux dans la zone favorise la concentration des écrevisses dans les canaux en eau où les piégeages ont été réalisés. Les deux variables de mesure de l'assec (la zone et le canal d'échantillonnage) étant très corrélées, les deux effets ne peuvent pas être séparés.

## 5.7. Références

- Anastácio, P.M. et J.C. Marques 1995. Population Biology and Production of the Red Swamp Crayfish *Procambarus clarkii* (Girard) in the Lower Mondego River Valley, Portugal. *Journal of Crustacean Biology* 15:156-168.
- Bonis, A., B. Marion, C. Membrey et J.-M. Paillisson 2013. Propositions pour le suivi de la biodiversité dans le Marais poitevin : suivi global et suivi en lien avec l'évolution de la gestion de l'eau. Université de Rennes 1-Établissement public du Marais Poitevin. DocA et Doc B.
- Changeux, T. 2003. Évolution de la répartition des écrevisses en France métropolitaine selon les enquêtes nationales menées par le Conseil Supérieur de la Pêche. *Bulletin Français de la pêche et de la pisciculture* 370-371:14-41.
- Chucholl, C. 2011. Population ecology of an alien "warm water" crayfish (*Procambarus clarkii*) in a new cold habitat. *Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst.* :29.
- Chucholl, C. 2013. Feeding ecology and ecological impact of an alien 'warm-water' omnivore in cold lakes. *Limnologica* 43:219 - 229.
- Collas, M., V. Burgun, F. Grandjean, N. Poulet et C. Pénil 2015. La situation des écrevisses en France - Résultats de l'enquête nationale 2014. Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques ONEMA.

- Cruz, M.J. et R. Rebelo 2007. Colonization of freshwater habitats by an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*, in Southwest Iberian Peninsula. *Hydrobiologia* 575:191-201.
- Donato, R., M. Rollandin, L. Favaro, A. Ferrarese, D. Pessani et D. Ghia 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* :12.
- Dorn, N.J. 2008. Colonization and reproduction of large macroinvertebrates are enhanced by drought-related fish reductions. *Hydrobiologia* 605:209-218.
- Dörr, A. et M. Scalici 2013. Revisiting reproduction and population structure and dynamics of *Procambarus clarkii* eight years after its introduction into Lake Trasimeno (Central Italy). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* :10.
- EPMP 2015. Atlas du Marais poitevin. Etablissement Public du Marais poitevin, Luçon, France. <http://www.epmp-marais-poitevin.fr/atlas-marais-poitevin/>. URL: <http://www.epmp-marais-poitevin.fr/atlas-marais-poitevin/>
- Gavioli, A., M. Milardi, M. Lanzoni, S. Mantovani, V. Aschonitis, E. Soana, E.A. Fano et G. Castaldelli 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.
- Geiger, W., P. Alcorlo, A. Baltanás et C. Montes 2005. Impact of an introduced Crustacean on the trophic webs of Mediterranean wetlands. *Biological Invasions* 7:49-73.
- Gherardi, F. 2006. Crayfish invading Europe: the case study of *Procambarus clarkii*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 39:175-191.
- Gherardi, F., G.N. Baldaccini, P. Ercolini, S. Barbaresi, G.D. Luise, D. Mazzoni et M. Mori 1999. The situation in Italy. *In Crayfish in Europe as Alien Species* (ed F Gherardi & D Holdich). Pp. 107-128. AA Balkema, Rotterdam.
- Jin, S, L Jacquin, M Xiong, R Li, S Lek, W Li et T. Zhang 2019. Reproductive pattern and population dynamics of commercial red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) from China: implications for sustainable aquaculture management. *PeerJ* 7:e6214.
- Jones, E., M. Jackson et J. Grey 2016. Environmental drivers for population success: population biology, population and community dynamics. *In Biology and Ecology of Crayfish* (ed M Longshaw & P Stebbing). Pp. 62-116. Taylor & Francis.
- Kobayashi, R., Y. Maezono et T. Miyashita 2011. The importance of allochthonous litter input on the biomass of an alien crayfish in farm ponds. *Population Ecology* 53:525-534.
- Kouba, A., A. Petrusek et P. Kozák 2014. Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. :05.
- van Kuijk, T., J.C. Biesmeijer, B.B. van der Hoorn et P.F.M. Verdonschot 2021. Functional traits explain crayfish invasive success in the Netherlands. *Scientific Reports* 11:2772.
- McLay, C. et A. van den Brink 2016. Crayfish growth and reproduction. *In Biology and Ecology of Crayfish* (ed M Longshaw & P Stebbing). Pp. 62-116. Taylor & Francis.
- Meineri, E., H. Rodriguez-Perez, S. Hilaire et F. Mesleard 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.
- Mistri, M., A. Sfriso, A.A. Sfriso et C. Munari 2019. Distribution and population structure and dynamics of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in the eastern Po Valley and its Delta (northeastern Italy). *Bioinvasions Records* 8:142-153.
- Musseau, C., C. Boulenger, A.J. Crivelli, I. Lebel, M. Pascal, S. Boulêtreau et F. Santoul 2015. Native European eels as a potential biological control for invasive crayfish. *Freshwater Biology* 60:636-645.
- Oficialdegui, F.J., M.I. Sánchez, C. Lejeusne, N. Pacini et M. Clavero 2020. Brought more than twice: the complex introduction history of the red swamp crayfish into Europe. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* :2.
- Paillisson, J.-M., A. Soudieux et J.-P. Damien 2011. Capture efficiency and size selectivity of sampling gears targeting red-swamp crayfish in several freshwater habitats. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* :06.

- Peruzza, L., F. Piazza, C. Manfrin, L.C. Bonzi, S. Battistella et P.G. Giulianini 2015. Reproductive plasticity of a *Procambarus clarkii* population living 10 degrees C below its thermal optimum. *Aquatic Invasions* 10:199-208.
- Poulin, B., G. Lefebvre et A.J. Crivelli 2007. The invasive red swamp crayfish as a predictor of Eurasian bittern density in the Camargue, France. *Journal of Zoology* 273:98-105.
- Reynolds, J. 2011. A review of ecological interactions between crayfish and fish, indigenous and introduced. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* :10.
- Rodríguez, C.F., E. Bécares, M. Fernández-aláez et C. Fernández-aláez 2005. Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions* 7:75.
- Rodríguez, C.F., E. Bécares et M. Fernández-Aláez 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.
- Roessink, I., R. Gylstra, P.G. Heuts, B. Specken et F. Ottburg 2017. Impact of invasive crayfish on water quality and aquatic macrophytes in the Netherlands. *Aquat Invasions* 12.
- Scalici, M. et F. Gherardi 2007. Structure and dynamics of an invasive population of the red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) in a Mediterranean wetland. *Hydrobiologia* 583:309-319.
- Souty-Grosset, C., P.M. Anastacio, L. Aquiloni, F. Banha, J. Choquer, C. Chucholl et E. Tricarico 2016. The red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in Europe: Impacts on aquatic ecosystems and human well-being. *Limnologica* 58:78-93.
- Tablado, Z., J. Tella, J. Sánchez-Zapata et F. Hiraldo 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.
- Thouvenot, L., J. Haury, G. Pottier et G. Thiébaud 2017. Reciprocal indirect facilitation between an invasive macrophyte and an invasive crayfish. *Aquatic Botany* 139:1 - 7.
- Watanabe, R. et S.-y. Ohba 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.

## 6. Macrofaune aquatique et réseaux trophiques

### 6.1. La démarche

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 zones), 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. 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). La détermination (et le décompte) des organismes se fait sur le terrain, et donc, nécessairement à un niveau taxonomique variable. Elle a été complétée par des déterminations plus précises de sous-échantillons de certains organismes analysés en salle (voir ci-après).

Compte tenu de la nature des données de ce suivi, initialement conçu pour étudier la communauté des amphibiens, nous ambitionnons d'analyser les données de biodiversité sous l'angle des réseaux trophiques (chaines alimentaires). En effet, nous souhaitons reconstruire les réseaux trophiques locaux des canaux à partir des données initiales de composition des communautés et de la connaissance des liens de consommation qui lient ces organismes. L'objectif principal de ce volet du programme consiste à mesurer les effets de certaines conditions environnementales tel que le régime de l'eau sur des descripteurs des réseaux trophiques, au même titre que ce qui est plus couramment pratiqué lorsqu'il s'agit d'expliquer les variations de richesse spécifique de certains groupes taxonomiques (voir les autres volets de projet). Plus largement, de nombreux programmes de conservation se fixent comme objectif la préservation de la biodiversité, laquelle est souvent mesurée en termes de diversité taxonomique. Or, on ignore souvent dans quelle mesure la diversité taxonomique est un bon indicateur de la diversité fonctionnelle des écosystèmes. En particulier, le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes dépendent fortement de la structure topologique des réseaux trophiques (longueur des chaînes, connectance, modularité...).

L'utilisation des réseaux trophiques en écologie permet donc de réconcilier les notions de biodiversité et de fonction des écosystèmes via la description des interactions entre les taxons de ces écosystèmes (Thompson et al. 2012). L'étude des réseaux trophiques est donc une démarche innovante pour prédire et gérer les effets des perturbations environnementales et anthropiques sur les fonctions et services des écosystèmes (Brännström et al. 2011). Un réseau trophique est une représentation des interactions trophiques (i.e. les liens) entre les taxons (i.e. les nœuds) d'un écosystème. De nombreux descripteurs de réseau trophique existent et permettent de caractériser sa structure (i.e. sa topologie, par exemple la connectance, le degré d'omnivorie, etc. ; Bersier et al. 2002) mais aussi d'évaluer ses propriétés émergentes (e.g. stabilité, résilience à une perturbation, robustesse à la perte d'une espèce; Pocock et al. 2016, Thompson et al. 2012). Ces propriétés ne peuvent être prédites en considérant séparément les espèces et les liens trophiques qui les unissent. L'un des défis majeurs dans l'étude de la topologie des réseaux trophiques repose sur la connaissance fidèle des liens de prédation (proie-prédateur) entre espèces. Ces données sont principalement acquises par l'étude des régimes alimentaires (contenus stomacaux, barcoding alimentaire, analyses d'isotopes stables ; Nielsen et al.

2017). Par conséquent, l'efficacité de reconstruction des réseaux trophiques dépend de la constitution d'une base de données des liens « mangeur-mangé » de grande taille et la plus complète possible (Gray et al. 2015).

Pour mener à bien ce travail, nous bénéficions d'une base de données existante (AquaticWeb développée par Gérard Lacroix de l'Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement, Paris). Même si une part significative des liens mangeur-mangé des taxons présents dans les canaux du Marais poitevin est renseignée dans AquaticWeb, il nous a fallu l'enrichir (travail toujours en cours) sur plusieurs taxons/espèces. L'objectif est de s'affranchir du « dire d'expert » en la matière qui conduirait à une inflation injustifiée des liens de consommation entre espèces sans que cela n'ait été véritablement observé dans les études de régime alimentaire. Les liens trophiques d'une centaine d'articles scientifiques ont été renseignés dans AquaticWeb. Le travail est à poursuivre, mais à ce jour l'état des lieux est relativement satisfaisant. En fonction du bilan final sur les liens trophiques, nous serons vraisemblablement amenés à réajuster « le contour des communautés locales » en agrégeant des données de consommation à un niveau taxonomique supérieur (par exemple agréger des espèces au niveau de famille, ce sera assurément le cas pour les espèces déterminées en salle puisque l'échantillonnage a été hétérogène entre les canaux).

A partir de la matrice globale de liens mangeur-mangé (Figure 39), sera réalisé dans un second temps la reconstruction des réseaux trophiques locaux de chaque canal. Les espèces sont étagées selon leur niveau trophique, des ressources basales (en bas de chaînes) aux espèces à niveau trophique supérieur, de nombreuses espèces étant reliées entre elles par les liens de consommation tels qu'ils sont renseignés dans la littérature scientifique. Partant de là, est calculable un ensemble de descripteurs des réseaux trophiques locaux, comme la connectance (le nombre de liens existants au regard du nombre de liens théoriques si toutes les espèces étaient connectées entre-elles), la longueur de chaîne trophique moyenne, le degré d'omnivorie moyen, la modularité, etc. (Thompson et al. 2012, Gilbert 2009); puis la variation de ces descripteurs entre canaux est examinée selon différents forçages environnementaux mesurés sur site. L'intérêt de cette approche repose sur le fait que des travaux théoriques, mais aussi des études de cas permettent d'avancer des prédictions quant aux liens entre certains descripteurs topologiques et des forçages environnementaux. Par exemple, il est admis que plus un réseau est connecté plus il est stable à des perturbations environnementales (Gilbert 2009). Nous nous attacherons à suivre cette démarche analytique dans les mois à venir.

Le travail bibliographique déjà mené a montré qu'il existe très peu de travaux sur les réseaux trophiques dans les canaux : moins d'une dizaine d'articles scientifiques sur ce thème précis ont été retenus comme pertinents pour notre étude (voir Annexe de ce chapitre). Parmi ces articles, l'un d'entre eux suggérait notamment que la hauteur d'eau dans les canaux, en lien avec la connectivité entre les habitats aquatiques, influence la longueur des chaînes trophiques (Ohba et al. 2019), qui est une caractéristique fondamentale des réseaux (Pimm et al. 1991). En effet, une faible profondeur d'eau restreint l'accès des canaux aux plus gros prédateurs, et restreint la migration de leurs proies. Par ailleurs, la littérature disponible sur la réponse des réseaux trophiques aux conditions environnementales d'autres types d'habitats aquatiques nous permet d'identifier des relations qui seront intéressantes à tester avec nos données. Par exemple, il a déjà été montré que la sécheresse pouvait diminuer de façon importante le nombre d'espèces et la connectance, et donc mener à un effondrement partiel des réseaux trophiques (Ledger et al. 2013).

## Communautés aquatiques

(55 canaux, 3 passages annuels, 8 ans)

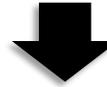


	Espèce 1	Espèce 2	Espèce 3	Espèce 4	...	Espèce n
Canal1_1	0	1	0	0	1	1
Canal1_2	1	0	0	1	1	1
Canal1_3	0	0	1	1	0	1
Canal1_4	0	1	0	0	0	1
Canal1_5	1	1	1	0	0	1
Canal2_1	1	1	1	1	1	1
...	0	1	1	1	0	1
Canal11_5	1	0	0	1	0	1

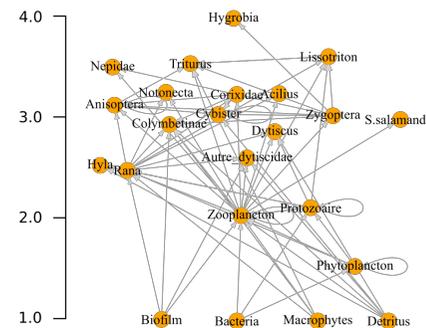
## Liens « mangeur-mangé »

(littérature scientifique + AquaticWeb)

	Espèce 1	Espèce 2	Espèce 3	Espèce 4	...	Espèce n
Espèce_1	0	1	0	0	1	1
Espèce_2	1	0	0	1	1	1
Espèce_3	0	0	1	1	0	1
Espèce_4	0	1	0	0	0	1
...	1	1	1	0	0	1
Espèce n	1	1	1	1	1	1



Niveau trophique



Descripteurs  
topologiques

×

Forçages  
environnementaux

## Exemple de reconstruction d'un réseau trophique

Figure 39. Démarche pour l'étude des variations de descripteurs des réseaux trophiques des canaux des 11 zones Marais poitevin en fonction de forçages environnementaux. Partant de la liste des espèces recensées dans chaque canal et de la matrice globale de prédation (base de données AquaticWeb : 0/1 = absence/présence de lien de consommation entre les espèces consommatrices en colonnes et les espèces potentiellement proies en lignes), sont reconstruits les réseaux trophiques locaux (ici un réseau trophique fictif, voir le texte). Les valeurs des descripteurs de réseau sont ensuite analysées en fonction des conditions environnementales.

D'autres facteurs environnementaux ont été étudiés dans les habitats aquatiques, tels que le pH de l'eau (Vaikre et al. 2018), la présence d'écrevisses invasives (Usio & Townsend 2002, Ficetola et al. 2012), mais aussi la salinité, le curage des canaux, le réchauffement de l'eau (Bracewell et al. 2019). Après les premières analyses statistiques, le travail bibliographique sera approfondi sur les métriques des réseaux trophiques et les variables environnementales qui ressortent.

## 6.2. Références

- Bersier L.-F., C. Banasek-Richter & M.-F. Cattin, 2002. Quantitative Descriptors of FoodWeb Matrices. *Ecology*, 83: 2384-2407.
- Bracewell S., Verdonschot R.C.M., Schäfer R.B., Bush A., Lapen D.R. & Van den Brink P.J., 2019. Qualifying the effects of single and multiple stressors on the food web structure of Dutch drainage ditches using a literature review and conceptual models. *Science of The Total Environment*, 684: 727–740. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.03.497>
- Brännström A, N. Loeuille, M. Loreau & U. Dieckmann, 2011. Emergence and maintenance of biodiversity in an evolutionary food-web model. *Theoretical Ecology*, 4: 467-478.
- Ficetola G.F., Siesa M.E., De Bernardi F. & Padoa-Schioppa E., 2012. Complex impact of an invasive crayfish on freshwater food webs. *Biodiversity and Conservation*, 21: 2641–2651. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0323-1>
- Gilbert, A. J. (2009). Connectance indicates the robustness of food webs when subjected to species loss. *Ecological Indicators*, 9: 72-80.
- Gray, C., D. H. Figueroa, L. N. Hudson, A. Ma, D. Perkins, and G. Woodward. 2015. Joining the dots: An automated method for constructing food webs from compendia of published interactions. *Food Webs* 5:11-20.
- 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: 223–227. <https://doi.org/10.1038/nclimate1684>
- Nielsen J. M., E. L. Clare, B. Hayden, M. T. Brett & P. Kratina, 2018. Diet tracing in ecology: method comparison and selection. *Methods in Ecology and Evolution*, 9: 278- 291.
- Pocock M. J.O., D. M. Evans, C. Fontaine, M. Harvey, R. Julliard, O. McLaughlin, J. Silvertown, A. Tamaddon-Nezhad, P. C.L. White, D. A. Bohan, 2016. The Visualisation of Ecological Networks, and Their Use as a Tool for Engagement, Advocacy and Management. *Advances in Ecological Research*, 54: 41-85.
- Ohba S., Suzuki K., Sakai Y., Shibata J. & Okuda N., 2019. Effects of irrigation system alterations on the trophic position of a threatened top predator in rice-field ecosystems. *Freshwater Biology*, 64: 1737–1746. <https://doi.org/10.1111/fwb.13365>
- Pimm S.L., Lawton J.H. & Cohen J.E., 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669–674. <https://doi.org/10.1038/350669a0>
- Thompson R. M., U. Brose, J. A. Dunne, R. O. Hall, S. Hladyz, R. L. Kitching, N. D. Martinez, H. Rantala, T. N. Romanuk, D. B. Stouffer & J. M. Tylianakis, 2012. Food Webs: Reconciling the Structure and Function of Biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 689-697.
- Usio N. & Townsend C.R., 2002. Functional significance of crayfish in stream food webs: roles of omnivory, substrate heterogeneity and sex. *Oikos*, 98: 512–522. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980316.x>
- Vaikre M., Remm L., Rannap R. & Voode M., 2018. Functional Assemblages of Macroinvertebrates in Pools and Ditches in Drained Forest Landscape. *Wetlands*, 38 : 957–964. <https://doi.org/10.1007/s13157-018-1045-2>

### 6.3. Annexe : Bibliographie déjà parcourue sur les réseaux trophiques

#### **Requête sur Web of Science: (« food web\* » or « food chain\* ») AND (ditch\* OR canal\*)**

Bracewell S., Verdonschot R.C.M., Schäfer R.B., Bush A., Lapen D.R. & Van den Brink P.J. (2019). Qualifying the effects of single and multiple stressors on the food web structure of Dutch drainage ditches using a literature review and conceptual models. *Science of The Total Environment* 684, 727–740. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.03.497>

De Laender F., Morselli M., Baveco H., Van den Brink P.J. & Di Guardo A. (2015). Theoretically exploring direct and indirect chemical effects across ecological and exposure scenarios using mechanistic fate and effects modelling. *Environment International* 74, 181–190. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2014.10.012>

Ohba S., Suzuki K., Sakai Y., Shibata J. & Okuda N. (2019). Effects of irrigation system alterations on the trophic position of a threatened top predator in rice-field ecosystems. *Freshwater Biology* 64, 1737–1746. <https://doi.org/10.1111/fwb.13365>

#### **Requête sur Web of Science: (« trophic ») AND (ditch\* OR canal\*)**

Aquiloni L., Brusconi S., Cecchinelli E., Tricarico E., Mazza G., Paglianti A., et al. (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>

Bertoli M., Piazza G., Pastorino P., Prearo M., Cozzoli F., Vignes F., et al. (2021). Macrobenthic invertebrate energy densities and ecological status in freshwater watercourses (Friuli Venezia-Giulia, Northeast Italy). *Aquatic Ecology* 55, 501–518. <https://doi.org/10.1007/s10452-021-09840-x>

Kou L., Sun W., Wei X., Wu X. & Sun S. (2021). Drainage increases species richness and density of soil macro-invertebrates in the Zoige peatland of eastern Tibetan Plateau. *Pedobiologia* 89, 150773. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2021.150773>

Leslie A.W. & Lamp W.O. (2017). Taxonomic and functional group composition of macroinvertebrate assemblages in agricultural drainage ditches. *Hydrobiologia* 787, 99–110. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2947-8>

Musters C.J.M., Ieromina O., Barmantlo S.H., Hunting E.R., Schrama M., Cieraad E., et al. (2019). Partitioning the impact of environmental drivers and species interactions in dynamic aquatic communities. *Ecosphere* 10, e02910. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2910>

Vaikre M., Remm L., Rannap R. & Voode M. (2018). Functional Assemblages of Macroinvertebrates in Pools and Ditches in Drained Forest Landscape. *Wetlands* 38, 957–964. <https://doi.org/10.1007/s13157-018-1045-2>

#### **Articles parcourus sur la théorie des réseaux trophiques et leurs métriques descriptives (littérature non exhaustive)**

Aoki I. & Mizushima T. (2001). Biomass diversity and stability of food webs in aquatic ecosystems. *Ecological Research* 16, 65–71. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2001.00372.x>

Arim M., Abades S., Laufer G., Loureiro M. & Marquet P. (2010). Food Web Structure and Body Size: Trophic Position and Resource Acquisition. *Oikos* 119, 147–153. <https://doi.org/10.2307/27759831>

Bersier L.-F., Banašek-Richter C. & Cattin M.-F. (2002). Quantitative Descriptors of Food-Web Matrices. *Ecology* 83, 2394–2407. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2394:QDOFWM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2394:QDOFWM]2.0.CO;2)

Canning A. & Death R. (2018). Relative ascendancy predicts food web robustness. *Ecological Research* 33. <https://doi.org/10.1007/s11284-018-1585-1>

Cohen J.E. & Newman C.M. (1991). Community Area and Food-Chain Length: Theoretical Predictions. *The American Naturalist* 138, 1542–1554

- Doi H., Chang K.-H., Ando T., Ninomiya I., Imai H. & Nakano S. (2008). Resource availability and ecosystem size predict food-chain length in pond ecosystems. *Oikos* 118, 138–144. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17171.x>
- Doi H., Zanden M.J.V. & Hillebrand H. (2012). Shorter Food Chain Length in Ancient Lakes: Evidence from a Global Synthesis. *PLOS ONE* 7, e37856. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037856>
- Dunne J.A., Williams R.J. & Martinez N.D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5, 558–567. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x>
- Granados M., Pagnucco K.S. & Ricciardi A. (2019). Consequences of consumer origin and omnivory on stability in experimental food web modules. *Freshwater Biology* 64, 1867–1874. <https://doi.org/10.1111/fwb.13378>
- Hall S.J. & Raffaelli D. (1991). Food-Web Patterns: Lessons from a Species-Rich Web. *Journal of Animal Ecology* 60, 823–841. <https://doi.org/10.2307/5416>
- Kones J.K., Soetaert K., van Oevelen D. & Owino J.O. (2009). Are network indices robust indicators of food web functioning? A Monte Carlo approach. *Ecological Modelling* 220, 370–382. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.10.012>
- 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, 223–227. <https://doi.org/10.1038/nclimate1684>
- 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, 881–890. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01484.x>
- McHugh P.A., Thompson R.M., Greig H.S., Warburton H.J. & McIntosh A.R. (2015). Habitat size influences food web structure in drying streams. *Ecography* 38, 700–712. <https://doi.org/10.1111/ecog.01193>

## 7. Pistes d'analyses des données limicoles EPMP-OPN

L'analyse de ce jeu de données reste un travail en réflexion. De nombreuses discussions ont eu lieu, l'opportunité de coupler données OPN et suivi 'Biodiversité' a été considérée mais cela soulève des problèmes méthodologiques. Par ailleurs, des données environnementales complémentaires restent à acquérir notamment via données satellitaires.

### 7.1. Exploration des données

#### 7.1.1. Comparaison dates de passage entre enquête OPN 2021 et suivis EPMP en 2021

##### Pour l'EPMP en 2021 :

Passage 1 : 15 au 19 mars

Passage 4 : 21 mai au 01 juin

Passage 2 : 12 au 21 avril

Passage 5 : 9 au 18 juin

Passage 3 : 3 au 27 mai

##### Pour l'enquête OPN, 2 à 3 passages sont réalisés en 2021 :

Passage 1 : mars au 2 avril (99% au 31 mars)

Passage 2 : 15 avril au 6 juin, une majorité des données proviennent du 15 avril au 30 avril (81%).

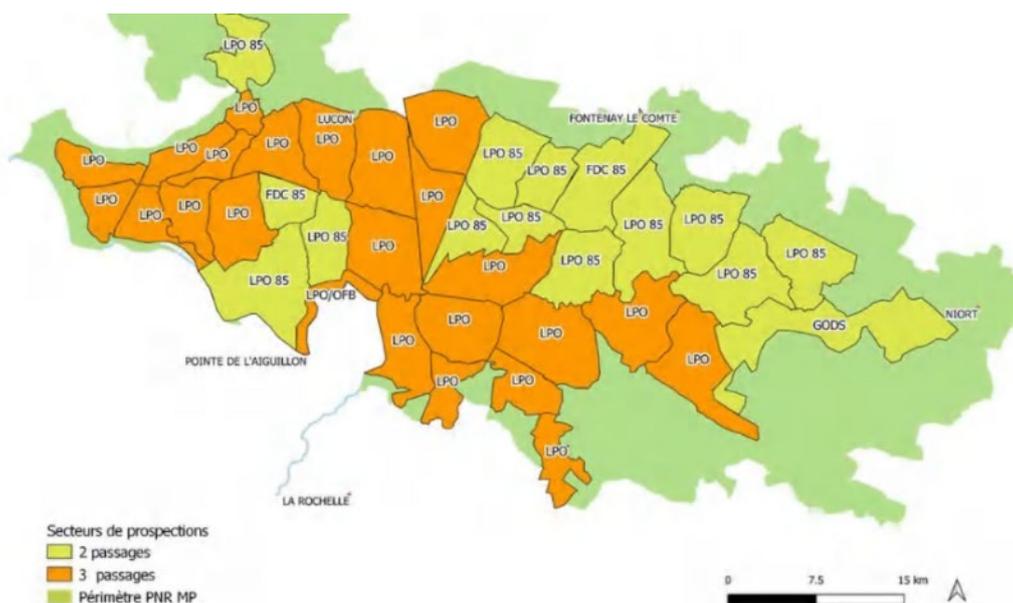
Passage 3 : 2 juin au 25 juin.

Le passage 1 OPN correspond globalement au passage 1 de l'EPMP.

Le passage 2 OPN correspond globalement au 2 de l'EPMP mais il empiète sur les passages 3 et 4.

Le passage 3 OPN correspond globalement au passage 5 de l'EPMP.

Seul les sites EPMP 3 et 11 semblent avoir fait l'objet de passages distincts entre les deux suivis, sur les autres sites, les données sont les mêmes et le suivi EPMP sert à abonder le suivi OPN : passage 1 EPMP pour 1 OPN et 2 ou 3 EPMP pour 2 OPN.



### 7.1.2. Effectifs d'oiseaux

Tableau 13 : effectifs nicheurs nationaux (ISSA N. & MULLER Y., 2015), MP 2025-2016 et EPMP par année

Espèces	Enquête 2015-2016			Suivis EPMP							
	Effectif nationaux	Effectif Marais P.	%	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2014-2020
Échasse blanche	2 620 - 3 675	196 - 222	6,0 à 7,5 %	8	14	10	17	52	20	4	4 à 52
Avocette élégante	3 650 - 4 350	151 - 188	4,1 à 4,3 %	6	5	10	9	8	11	1	1 à 11
Petit Gravelot	5 000 - 7 000	21 - 37	0,4 à 0,5 %	1			3	4	3	1	1 à 4
Gravelot col. inter.	1 260 - 1 526	31 - 37	2,4 à 2,5 %								
Vanneau huppé	12 000 - 18 000	641 - 751	4,2 à 5,3 %	66	66	77	85	93	82	57	57 à 93
Barge à queue noire	111 - 145	21 - 26	17,9 à 18,9 %		1						
Chevalier gambette	1 447 - 1 657	118 - 143	8,2 à 8,6 %	16	21	21	23	29	23	17	16 à 29

Dans le tableau les données de l'enquête sont exprimés avec en chiffre minimum les couples estimés nicheurs certains (indice de comportement >5, voir tableau en annexe section 7.4) et en chiffre maximum les couples a comportement certains et incertains (indice <5). Les données suivis EPMP indiquent le nombre de couples avec un indice de comportement >3.

De l'ordre de **10% des effectifs nicheurs du Marais poitevin sont dans le suivi EPMP.**

### 7.1.3. Comparaison entre nicheurs et non-nicheurs (jeu de données EPMP)

Sur 2682 observations (13408 individus), 1052 (8548 individus) sont sans indice, et 1255 (3867 individus) avec un indice supérieur à 5.

Tableau 14 : effectifs par espèce selon indice nicheur

Taxon	Nb ind < 5	Nb ind >= 5	Total
<b>Avocette élégante</b>	<b>286</b>	<b>231</b>	<b>517</b>
<b>Barge à queue noire</b>	<b>2474</b>	<b>22</b>	<b>2496</b>
Barge rousse	41		41
Bécasseau de Temminck	6		6
Bécasseau maubèche	1		1
Bécasseau sanderling	1		1
Bécasseau variable	420		420
<b>Bécassine des marais</b>	<b>118</b>	<b>1</b>	<b>119</b>
Chevalier aboyeur	57		57
Chevalier arlequin	8		8
Chevalier combattant, Combattant varié	324		324
Chevalier culblanc	84		84
<b>Chevalier gambette</b>	<b>452</b>	<b>602</b>	<b>1054</b>
Chevalier guignette	22		22

Chevaliersylvain	30		30
Courlis cendré	150		150
Courlis corlieu	242		242
<b>Échasse blanche</b>	<b>697</b>	<b>318</b>	<b>1015</b>
Grand Gravelot	316		316
<b>Guifette noire</b>	<b>9</b>	<b>22</b>	<b>31</b>
<b>Œdicnème criard</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>4</b>
<b>Petit Gravelot</b>	<b>52</b>	<b>35</b>	<b>87</b>
Pluvier argenté	8		8
Pluvier doré	332		332
<b>Vanneau huppé</b>	<b>3408</b>	<b>2635</b>	<b>6043</b>

#### 7.1.4. Phénologie

Les dates de suivi couvrent la migration et la nidification.

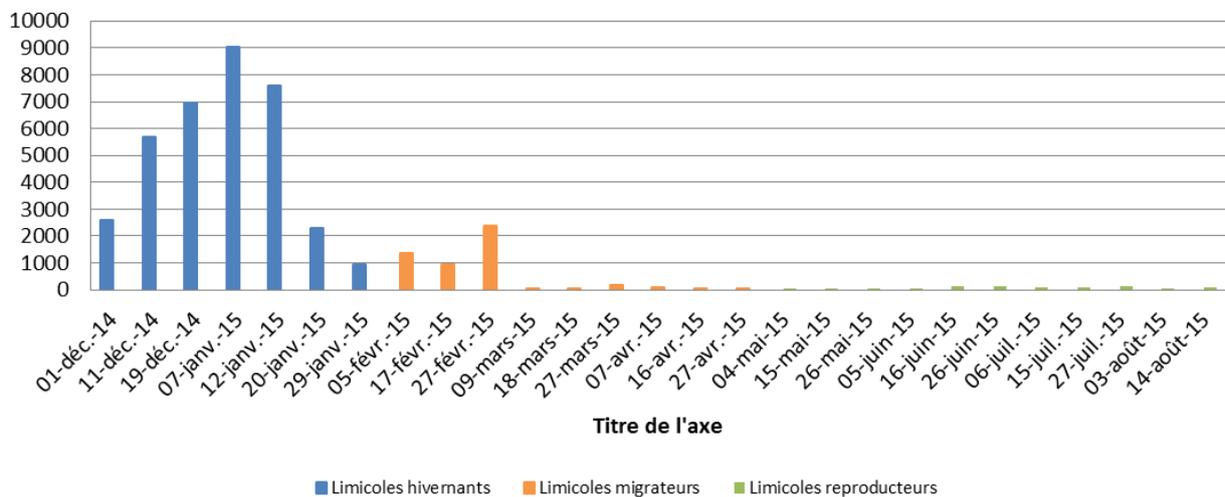


Figure 40: Effectifs de limicoles comptabilisés sur la RNR de la Vacherie de décembre 2014 à août 2015 aux périodes d'hivernage (décembre janvier), de migration (février mars avril) et de nidification (mai juin juillet). Source : rapport d'activité 2015.

#### 7.1.5. Répartition spatiale

Seules 7 des 11 zones d'études du suivi biodiversité sont échantillonnées car les zones 7 à 10 sont réputées sans limicoles nicheurs, ce qui est vérifié par l'enquête 2014-2015.

Les 11 zones (3 641 ha = 3.7% de la ZH) ou 7 zones LI (2 345 ha = 2.4% de la ZH) couvrent environ 10% des effectifs du MP (97 959 ha) (Tableau 13).

⇒ Les limicoles ne sont globalement pas répartis équitablement sur le territoire (figure 41).

Selon Guérêt et Moneuse 2017 :

- 81% des limicoles nicheurs nichent dans la zone N2000 (68 023 ha), pour les espèces prairiales, Vanneau huppé, Barge à queue noire et Chevalier gambette, respectivement 74, 100 et 98% nichent en zone N2000. Nos 11 zones sont en zone N2000.
- 30% des limicoles nichent sur les sites gérés (RN & communaux gérés pour avifaune) soit 3.5% du territoire.

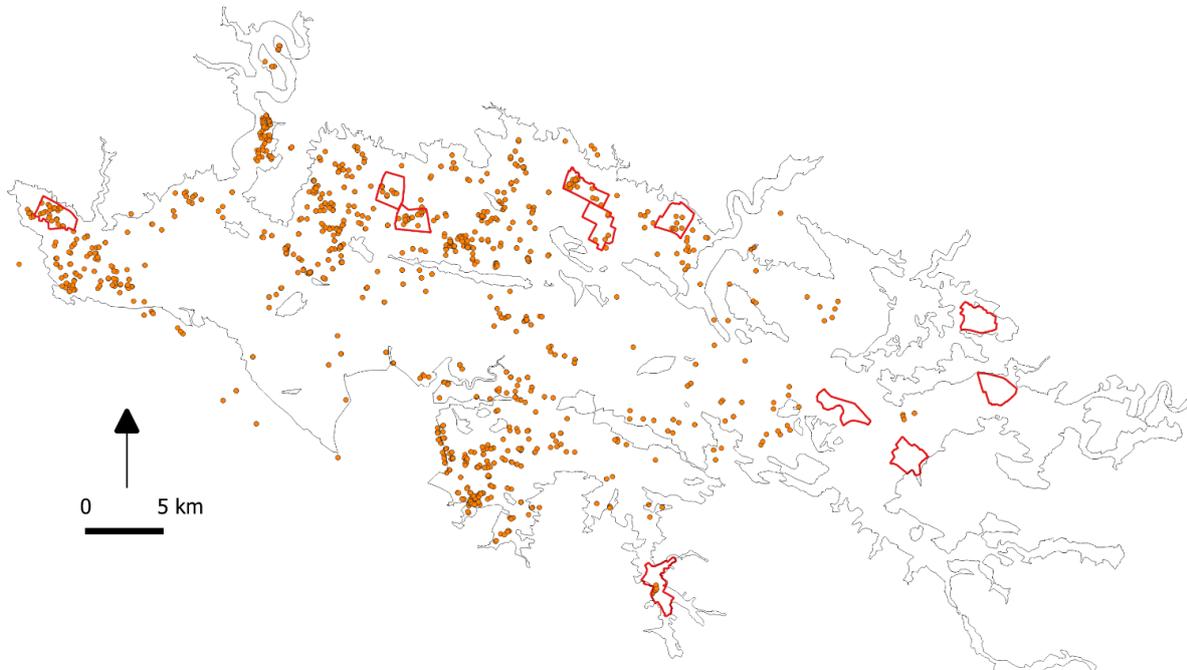
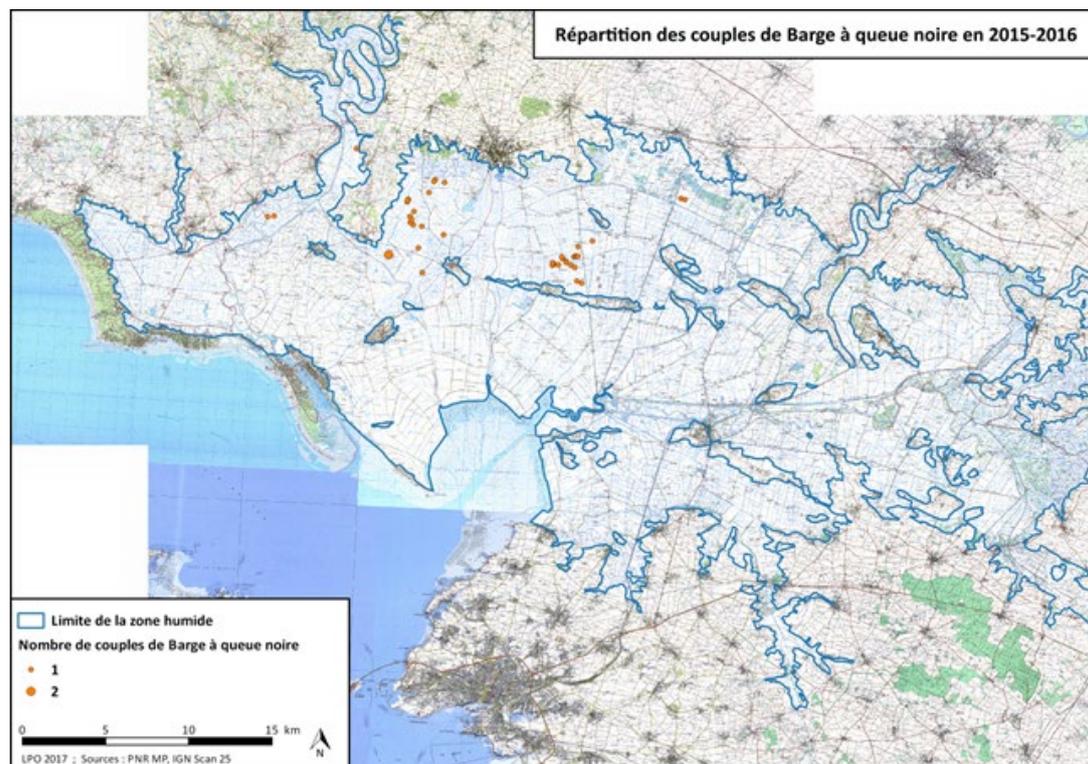
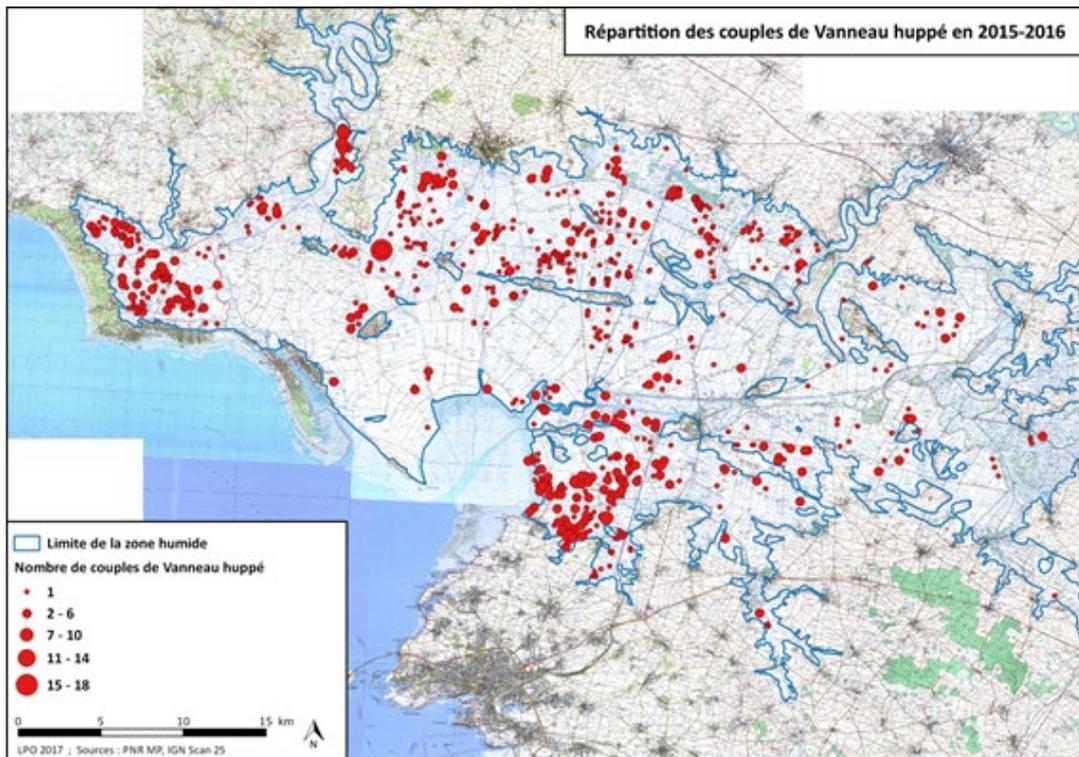


Figure 41: localisation des limicoles nicheurs de l'enquête OPN-LPO 2014-2015 (points) et périmètres de nos zones d'études (polygones rouges).



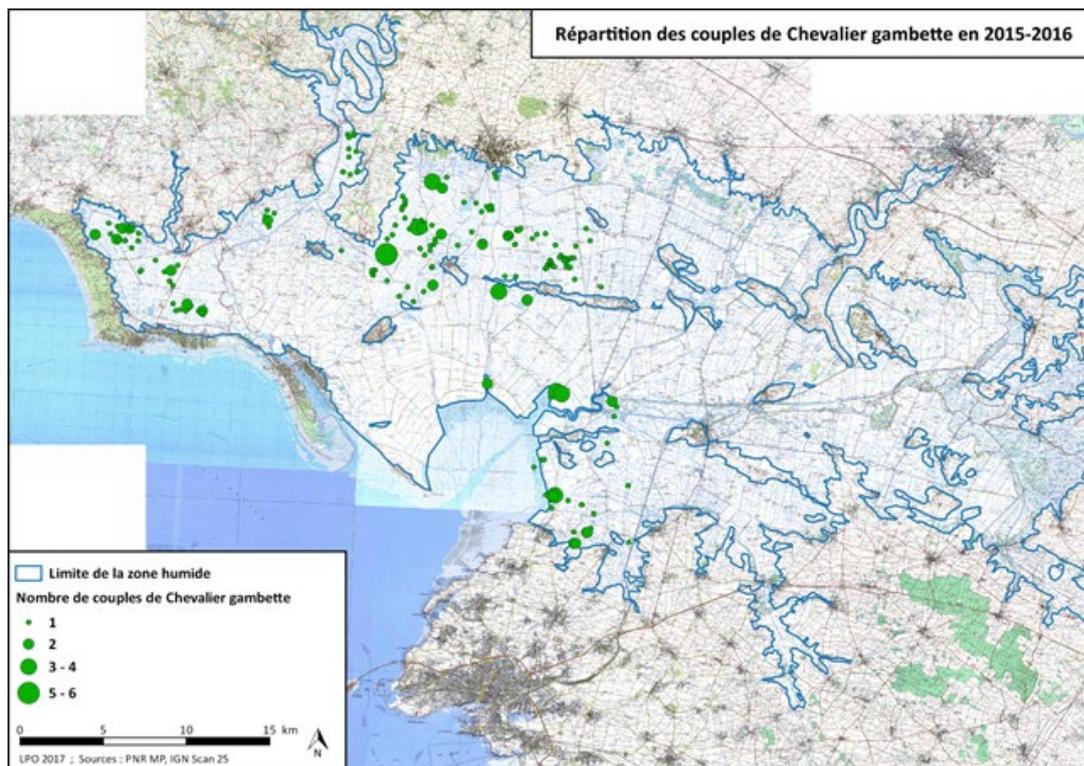


Figure 42. Localisations des nicheurs Vanneau huppé (en haut), Barge à queue noire (au milieu) et Chevalier gambette (en bas) sur toute la zone humide en 2014-2015

Cette hétérogénéité spatiale se retrouve dans le jeu de données EPMP, dont les sites sont choisis pour représenter des situations contrastées (Figure 43).

### Densité :

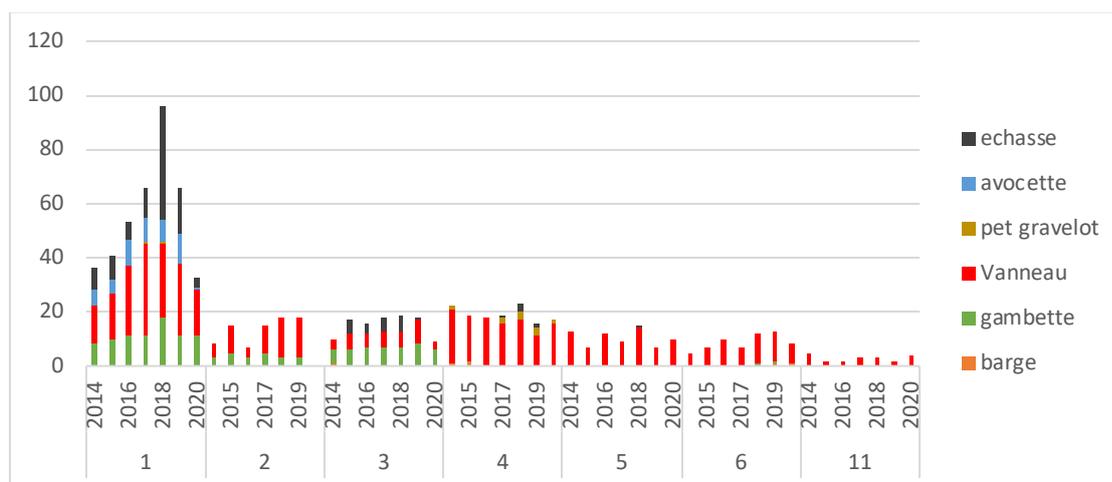


Figure 43 : bilan des effectifs nicheurs par zone et par année.

La zone 1 accueille beaucoup plus de limicoles nicheurs que les autres (inondation longue et mares de chasse ?). Les zones 4, 5, 6 et 11 n'accueillent presque que des Vanneaux huppés. La Barge à queue noire est quasi absente du jeu de données, le Chevalier gambette se retrouve sur les zones 1 à 3.



Figure 44 : effectifs de Chevalier gambette nichers sur les zones d'étude (absente des zones 4, 5 et 11)

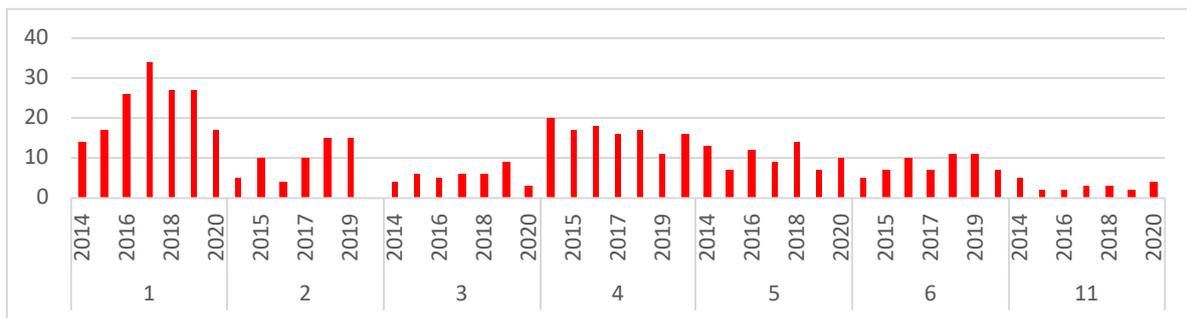


Figure 45 : effectifs de Vanneau huppé sur les zones d'étude

Il y a une fluctuation interannuelle des effectifs non négligeables, en particulier sur l'Echasse blanche. L'année 2020 est marquée par de faibles effectifs sur les 3 premières zones (rien sur la zone 2, Luçon).

Les densités de nicheur à l'échelle de la zone humide sont très modestes, par exemple en comparant les résultats de deux enquêtes sur les zones humides Marais poitevin (MP) et Marais breton (MB) (date à préciser) :

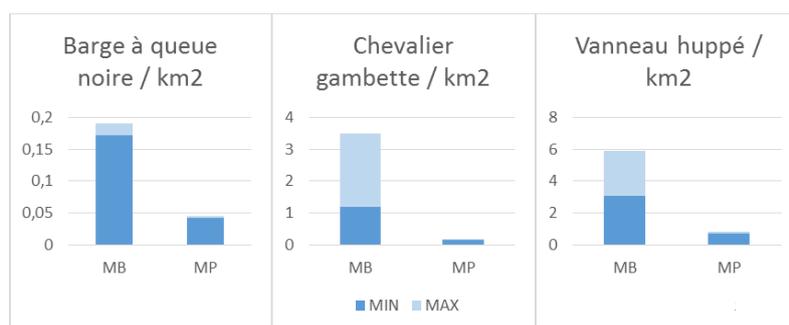


Figure 46 : comparaison des densités de nicheur entre le Marais breton (MB) et le Marais poitevin (MP) en couples par Km2

#### 7.1.6. Relation densité et durée/surface inondée

Pour les sites 1 à 3 qui accueillent le Chevalier gambette presque tous les ans, la Figure 47 montre le nombre de couples nicheurs par zone en fonction du nombre de jours inondant au moins 10% des surfaces prairiales des zones.

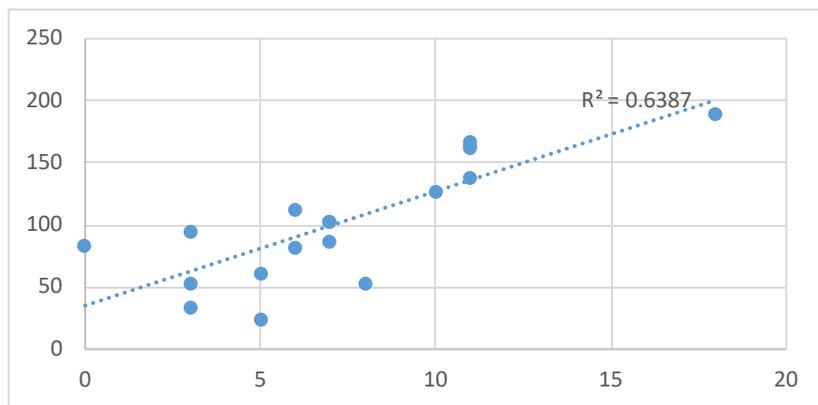


Figure 47 : relation entre effectifs de Chevalier gambette par zone et durée d'inondation de 10% minimum des surfaces prairiales.

## 7.2. Perspectives

**Le jeu de données EPMP** présente l'avantage de coupler un suivi annuel avec bonne pression d'observation et une bonne connaissance de l'environnement avec en particulier des simulations de surface inondées assez robustes, surtout sur les zones 1 à 3. En revanche, il n'inclut qu'environ 10% des effectifs de la zone humide, mais avec néanmoins des effectifs de bon niveau sur les zones 1 et 3.

**Le jeu de données LPO/OPN** est disponible sur 2015-2016 et 2021. Il est moins précis avec deux à trois passages par an et des oiseaux pas toujours bien localisés, parfois au lieu-dit soit quelques dizaines de mètres de la localisation exacte. En 2021, les données sont meilleures avec une localisation plus précise des oiseaux et une pression d'échantillonnage plus homogène sur le territoire.

Une approche de ces jeux de données basée sur la spatialisation des observations couplée à la description de l'environnement (éléments paysagers, topographie, zones inondées simulées par télédétection) est une piste qui semble intéressante pour certaines espèces.

## 7.3. Bibliographie

GUÉRET J.P. & MONEUSE S., 2017. *Limicoles nicheurs du Marais poitevin – Synthèse de l'enquête 2015-2016 et tendances d'évolution*. Ligue pour la protection des oiseaux / Parc naturel régional du Marais poitevin, 60p.

Anonyme, 2015. Suivi des limicoles nicheurs en Marais Poitevin, enquête 2015 – 2016, Protocole pour le suivi 2015. Ligue pour la protection des oiseaux, 4p.

### Méthode citation Gueret 2017

**SMITH K. W. (1983)** - *The status and distribution of waders breeding on wet lowland grasslands in England and Wales*. Bird Study 30 : 177-192.

**O'BRIEN M. & BUCKINGHAM D. (1989)** - *A survey of breeding waders on grassland within the broads environmentally sensitive area in 1988*. RSPB/Nature Conservancy Council/Broads Authorities.

**REED T. M. & FULLER R. J. (1983)** - *Methods used to assess population of breeding waders on Machair in the Outer Hebrides*. Wader Study Group Bulletin 39:14-16.

**BIBBY C. J., BURGESS N. D. & Hill D. A. (1992)** - *Bird Census Techniques*. BTO/RSPB. Academic Press. London.

#### 7.4. Annexe : Matériel et méthode

##### Données limicoles : 3 jeux de données mobilisables

1. Jeu de données EPMP : 7 zones d'étude (1 à 6 & 11) avec 5 passages de mi-mars à mi-juin, tous les limicoles sont localisés avec indice comportement nicheur éventuellement. Un bilan est donné en fin de saison avec nombre de couples nicheurs possible à certain par zone.
2. Jeu de données OPN, Enquêtes 2005-2006 et 2015-2016 ; couvre toute la zone humide, 2 passages minimum au printemps avec localisation des oiseaux au comportement nicheur uniquement (possible à certain).
3. Jeu de données RNR vacherie, RNR de Choisy (et St Denis mais pas de localisation précise des oiseaux...), tous les ans, comptages de limicoles & comportements associés + bilan nicheurs.

Pour les jeux de données 1 & 2, la méthode de recensement est comparable mais les pressions d'observation diffèrent.

La méthode générale dite « détaillée », est celle mise en œuvre pour le recensement des limicoles en Angleterre (Smith 1983) et à l'échelle nationale (enquêtes nationales 1995-1996 et 2005-2006). Elle s'inspire de la technique du « field-by-field count » (Reed & Fuller 1983 ; O'Brien & Buckingham 1989), ainsi que de la méthode du « look-and-see counting » (Bibby *et al.* 1992). Elle consiste en la mise en œuvre d'itinéraires de recensement espacés de 400 mètres maximum. Ils sont parcourus à faible vitesse et fréquemment interrompus, à minima tous les 200 à 300 mètres, de haltes d'observation.

Pour le **jeu de données 1**, la pression d'observation est cadrée à 4h de suivis sur des zones de superficies équivalentes (environ 330 ha). 5 passages sont effectués de mars à juin, les matins avec conditions d'observation clémentes. Tous les limicoles observés sont localisés sur une carte avec attribution d'un comportement nicheur le cas échéant (voir Tableau 13). A la suite du 5<sup>ème</sup> passage, les cartes de localisation des oiseaux aux comportements nicheurs sont comparées par l'observateur qui synthétise les données en s'aidant d'une grille de décision et de sa connaissance du terrain, en un bilan final des effectifs nicheurs selon les modalités possible/probable/certain.

Données disponibles -> Localisation pour 5 dates A- des limicoles fréquentant la zone (avec et sans indice de nidification), B- des limicoles fréquentant la zone avec indice de nidification (quantification par couples incertains/certains), et C- bilan annuel chiffré des effectifs nicheurs de la zone (tableau, données non localisée).

Pour le **jeu de données 2**, les zones sont de tailles différentes, la pression d'observation est difficile à cadrer et certaines zones plus vastes peuvent nécessiter qu'un passage se déroule sur plusieurs jours. 2 passages sont demandés de préférence le matin avec conditions clémentes, le premier passage entre le 1<sup>er</sup> et le 30 mars (notamment pour les Vanneaux huppés) et le second jusqu'au 10 juin pour les autres espèces (dans l'idéal entre le 20 avril et le 30 mai). Les deux passages seront séparés au moins de quatre semaines (15 jours dans le protocole 2005/2006 ?). Des passages complémentaires peuvent être réalisés. Seuls les individus avec comportement nicheurs sont notés. Au fil des passages, l'observateur suggère qu'un oiseau ou couple nicheur est le même qu'au(x) passage(s) précédant(s) en donnant un identifiant identique. Le nombre de couples nicheurs certain/incertain est ensuite déduit en fonction du meilleur indice par couple présumé.

Le **jeu de données 3** diffère d'avantage des deux premiers. Les données sont récoltées sur des points d'observation fixes (problématique de dérangement) à une fréquence décadaire.

*RNR la Vacherie : oiseaux localisés précisément avec indice nicheur le cas échéant. Bilan annuel des couples nicheurs.*

*RNN saint Denis du Payré : localisation imprécise, avec indice nicheur le cas échéant ? Bilan annuel des couples nicheurs.*

*RNR Choisy : localisation imprécise, avec indice nicheur le cas échéant ? Bilan annuel des couples nicheurs.*

*Tableau 15 : Liste des indices de nidification d'intérêts retenus par rapport à l'enquête nationale 2010 des Limicoles et Anatidés nicheurs (cf. Issa & Boutin 2010).*

**Nidification possible.**

3- Mâle chanteur présent en période de nidification, cris nuptiaux ou tambourinage entendus, mâle vu en parade.

**Nidification probable.**

4- Couple présent dans son habitat durant sa période de nidification.

5- Territoire permanent présumé en fonction de l'observation de comportements territoriaux ou de l'observation à 8 jours d'intervalle au moins d'un individu au même endroit.

6- Comportement nuptial : parades, copulation ou échange de nourriture entre adultes.

7- Visite d'un site de nidification probable. Distinct d'un site de repos.

8- Cri d'alarme ou tout autre comportement agité indiquant la présence d'un nid ou de jeunes aux alentours.

9- Preuve physiologique : plaque incubatrice très vascularisée ou œuf présent dans l'oviducte. Observation sur un oiseau en main.

10- Transport de matériel ou construction d'un nid ; forage d'une cavité (pics).

**Nidification certaine.**

11- Oiseau simulant une blessure ou détournant l'attention, tels les canards, gallinacés, oiseaux de rivage, etc.

12- Nid vide ayant été utilisé ou coquilles d'œufs de la présente saison.

13- Jeunes en duvet ou jeunes venant de quitter le nid et incapables de soutenir le vol sur de longues distances.

14- Adulte gagnant, occupant ou quittant le site d'un nid ; comportement révélateur d'un nid occupé dont le contenu ne peut être vérifié (trop haut ou dans une cavité).

15- Adulte transportant un sac fécal.

16- Adulte transportant de la nourriture pour les jeunes durant sa période de nidification.

17- Coquilles d'œufs éclos.

18- Nid vu avec un adulte couvant.

19- Nid contenant des œufs ou des jeunes (vus ou entendus).

## 8. Note sur les effets des conditions environnementales mis en évidence sur les communautés animales et végétales

### 8.1. Démarche

Cette note vise à souligner à la fois la puissance des résultats produits et les précautions à respecter pour leur interprétation. Elle fait le point sur ce que nous pouvons dire à ce stade d'aboutissement du travail quant à l'effet des conditions environnementales prises en compte. Les dimensions de l'environnement qui présentent un impact significatif sur les communautés végétales (végétation aquatique des canaux, et végétation des prairies humides) et animales (communautés de poissons et odonates) sont récapitulées dans le Tableau 16, Tableau 17, Tableau 18, Tableau 19, respectivement.

**Les résultats produits montrent que les dimensions de l'environnement qui impactent les communautés peuvent varier selon le descripteur des communautés considéré** (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 + degré de 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 un faible effet 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 du Tableau 16 au Tableau 19). 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 zones 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 de nombreux 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 mesuré : 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 durée d'inondation.

### 8.2. Synthèse sur les effets du régime hydrique

Grace 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 dimension.s du régime hydrique** qui sont source de variation des communautés, et les caractéristiques des communautés qui sont concernées par ces effets (voir colonne 3 du Tableau 16 au Tableau 19).

Tableau 16. 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. Les paramètres environnementaux figurant dans les colonnes 2 expliquent ensemble une proportion des variations observées de communautés végétales, proportion qui varie selon les descripteurs : 45% de la richesse spécifique, 61% de la richesse en hydrophytes, 49% de la composition spécifique (décrite par les axes 1 et 2 de l'ordination sur les relevés de végétation). Les métriques du régime hydrique qui contribuent à expliquer la variation des communautés peuvent varier d'un descripteur à l'autre.

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

Tableau 17 a et b : Paramètres environnementaux (colonne 2) présentant 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 globales car des effets de gestion anthropique (sursemis ancien vraisemblablement) contrôlent sa composition encore actuellement. La colonne 3 précise la ou les métrique(s) de régime hydrique présentant un effet. Le tableau a. rapporte les résultats pour les prairies sur bri, et le Tableau b. sur les prairies sur tourbe. Les paramètres environnementaux figurant dans les colonnes 2 expliquent ensemble une proportion des variations observées de communautés végétales, proportion qui varie selon les descripteurs : 8 et 21% (VV et Ouest) (si année en facteur aléatoire, 11 et 28 %) de la richesse spécifique pour prairies sur tourbe et sur bri respectivement, 47% et 22% de la variance de la composition spécifique pour les deux axes de l'ordination qui la décrit pour les prairies sur tourbe, et 53 et 39% pour les prairies sur bri, 57% et 52% pour prairies sur tourbe et sur bri respectivement pour le caractère hygrophile (CWMF Ellenberg). La salinité n'est pas un facteur pertinent en Venise verte et n'a donc pas été étudiée dans cette partie du marais.

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

Descripteurs de la communauté végétale prairiale	Paramètres environnementaux avec effet significatif	Précisions sur les paramètres de régime hydrique avec effet significatif
Diversité	Régime hydrique	Durée d'inondation (dur10)
Composition (scores 1 & 2 sur l'ordination)	Régime hydrique	Durée d'inondation + durée & intensité anoxie du sol (SEVaer) + durée et intensité manque d'eau (SEVdry)
Hygrophilie (CWM <sub>F</sub> Ellenberg)	Régime hydrique	dur10 + SEVaer

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

Descripteurs de la communauté végétale prairiale	Paramètres environnementaux avec effet significatif	Précisions sur les paramètres de régime hydrique avec effet significatif
Diversité	Régime hydrique + salinité du sol	dur10
Composition (scores ordination)	Régime hydrique	dur10 + SEVaer+ SEVdry + salinité du sol sur score axe1 dur10 + salinité du sol sur score axe 2
Hygrophilie (CWM <sub>F</sub> Ellenberg)	Régime hydrique	Dur10 + SEVaer] + SEVdry

Tableau 18. Paramètres environnementaux (colonne 2) présentant un effet significatif sur un ou plusieurs descripteurs (colonne 1) de la communauté des odonates, en distinguant les deux sous ordres (zygoptères et anisoptères) qui présentent des patrons différents de réponses à l'environnement dans les 11 sites d'étude. La diversité beta approche les contrastes de composition spécifique entre zones. La colonne 3 précise la ou les métrique(s) de régime hydrique présentant un effet. 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 ente zones : 22%, 19%, 10% (pour toute espèces, zygoptères, anisoptères)

Descripteurs de la communauté des odonates	Paramètres environnementaux avec effet significatif		Précisions sur les paramètres de régime hydrique avec effet significatif
	Zygoptères	Anisoptères	Zygoptères seulement
Diversité alpha (richesse spécifique)	<b>Régime hydrique</b> + Boisements, % cultures, prairies, densité canaux	Pas d'effet	durée assec & + hauteur eau juillet
Diversité Béta (contraste de composition spécifique)	<b>Régime hydrique</b> + index haies	Nitrites (eau du canal) et veget hauts de berges	durée assec

Tableau 19. 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 zones d'étude. La colonne 3 précise la ou les métrique(s) de régime hydrique présentant un effet. Les paramètres environnementaux figurant dans la colonne 2 expliquent ensemble 54% des contrastes de composition spécifique des communautés, approchés par deux premiers axes de l'analyse de co-inertie

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, racines d'arbres	Coefficient de variation de la hauteur d'eau du canal en avril

D'autres tests ont été menés sur les poissons pour tenter d'établir des liens entre richesse spécifique, abondances de poissons, et conditions environnementales, mais aucune relation n'est ressortie comme significative.

### 8.3. Puissance explicative des modèles et interprétation

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 :

- Une première raison de la puissance explicative limitée de l'environnement réside dans la non prise en compte de certaines dimensions environnementales dans les analyses. Notre travail a cherché à minimiser le plus possible ces inconnues, et a porté une forte attention à la caractérisation environnementale. Il reste toujours une part difficilement accessible des conditions environnementales, non identifiées (inconnues), ou non mesurées voire non mesurables, notamment à la bonne échelle spatiale et temporelle pour la composante de biodiversité considérée.

Une autre raison 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 leur patron via des jeux de données acquis sur le long terme.

- Par ailleurs, quand bien même la variable environnementale présente avec évidence 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 analysée, c'est à dire entre les zones d'étude. C'est le cas par exemple de la qualité de l'eau des canaux qui varie, mais dans une gamme étroite, entre les 11 zones d'étude. En conséquence, son effet sur la faune et la flore des canaux est beaucoup moins probable. La difficulté reste qu'il est souvent difficile de savoir quelle ampleur de contraste environnemental va s'accompagner, ou non, de changement dans les communautés.

- Enfin, des effets faibles de l'environnement ne peuvent en général être détectés que grâce à des données très nombreuses, pour chacune des conditions. Le jeu de données réunis dans ce projet de suivi est très significatif, mais faisabilité oblige, reste limité dans le nombre de stations, en particulier pour les communautés de poissons (une seule station/zone d'étude), et odonates (2 stations/zone, ...) et limité en termes de zones d'études (11 dans tous les marais poitevin).

**Les dimensions environnementales retenues pour tester leur effet sur les descripteurs des communautés animales et végétales peuvent être liées (corrélées) à d'autres conditions environnementales qui ne sont pas incluses, volontairement, dans les modèles d'analyse des données.**

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  $\geq 0,7$ . Les corrélations de toutes les variables environnementales entre elles, deux à deux, ont en conséquence été testées pour chaque jeu de données et les variables trouvées fortement corrélées à une autre variable ont été exclues des analyses. A l'issue des analyses statistiques, il faut remobiliser à la fois les corrélations entre variables retenues comme significatives dans le modèle et variables utilisées dans le modèle mais sans effet significatif (voir Tableau 20), et les corrélations entre variables significatives et variables écartées avant même les analyses statistiques (non développé ici).

Ainsi, pour la végétation des canaux, le niveau d'eau de juin qui a été trouvé comme présentant un effet significatif sur la richesse en espèces et la composition est fortement corrélé aux niveaux d'eau des mois

de janvier et de mars : les effets de ces niveaux d'eau à trois périodes différentes ne peuvent donc être dissociés. De même, l'effet de la durée des assecs mis en évidence sur la richesse spécifique peut résulter pour partie de l'effet de l'épaisseur de vase qui lui est corrélée avec un coefficient de corrélation de 0,7. La conductivité de l'eau des canaux, qui a été trouvée comme impactant la richesse en hydrophytes, est corrélées à la durée des assecs et à la proportion de la zone d'étude en cultures. L'effet 'conductivité' peut donc refléter pour une part l'effet éventuel de la durée d'assec et de la métrique paysagère relative à l'occupation des sols, sans à nouveau que l'on puisse être ni certain de la part des effets de ces variables complémentaires ni bien sûr de leur interprétation.

Tableau 20. Variables environnementales retenues comme significatives pour les contrastes de biodiversité et les variables environnementales non retenues mais qui leur sont éventuellement corrélées avec un coefficient de corrélation  $\geq 0,5$ .

Variables ayant un effet significatif sur les contrastes de biodiversité	Variable(s) corrélée(s) ( $r \geq 0,5$ ) aux variables de la colonne de gauche	
<b>Pour la végétation des canaux</b>		
Niveau d'eau juin	Hauteurs d'eau d'hiver (janvier), printemps (mars) (+)	
Variation des niveaux en hiver	Coefficient de variation niveau d'eau au printemps (+)	
Durée assecs	Epaisseurs de vases (+)	
Conductivité de l'eau du canal	Durée assec (-), % cultures (-)	
Epaisseur de vase	Durée assec	
Boisements	% culture (+), indice de couverture de haies (+)	
Haie (indice de hauteur/densité/longueur de haies)	Densité de canaux (+)	
<b>Pour la végétation prairiale (bri &amp; tourbe)</b>	Prairies sur bri	Prairies sur tourbe
Durée d'inondation	Hauteur d'eau canal (-)	Hauteur d'eau (+)
SEV aer	-	Avec SEV dry (-)
<b>Pour les odonates</b>		
Hauteur eau juillet	-	
Durée assec	Abondance en écrevisses (+)	
Haie (indice de hauteur/densité/longueur de haies)	Boisements (+), nitrates (-), conductivité (+), pH (+)	
Boisements	Haies (+), densité linéaire de canaux (+), prairies (-), pH (-)	
Prairies	Boisements (-), cultures (-)	
Cultures	Densité linéaire de canaux (-)	
Nitrites	Nitrates (+), conductivité du canal (-)	
Végétation des hauts de berges	-	
Densité du linéaire de canaux	Boisements (+), cultures (-)	
<b>Pour les poissons</b>		
Coefficient de variation de la hauteur d'eau du canal en avril	-	
Largeur du canal	-	
Turbidité	Hauteur d'eau au printemps (-), racines d'arbres (-)	
Racines d'arbres	Conductivité de l'eau (-), nitrates (+), linéaire grands canaux (+)	

Le Tableau 20 présente les corrélations entre les variables significatives des modèles, et celles utilisées dans les modèles mais non retenues comme significatives. À titre d'exemple, pour le jeu de données Odonates, si l'on veut aussi considérer les variables qui ont été écartées avant même les analyses statistiques, la hauteur d'eau du mois de juillet est extrêmement corrélée à toutes les hauteurs d'eau des autres mois ( $r$  de +0.8 à +1), l'indice de haie est corrélé négativement au carbone organique et le couvert de prairie est corrélé positivement aux hauteurs d'eau hivernales et printanières.

## **Que peut-on dire dans le détail, sur les effets des conditions environnementales trouvés significatifs sur les différentes composantes de la biodiversité analysées :**

### **À propos de la végétation des canaux**

- Il n'y a pas eu d'effets de la qualité de l'eau (chlorophylle/C organique/N Kjeldahl, nitrates/nitrites) mais ces résultats seront réexaminés après la prise en compte des valeurs de l'indicateur trophique élaboré par l'Unima (rapport UNIMA 2021).
- L'effet éventuel des écrevisses sur la végétation des canaux a été recherché mais n'a pas été trouvé. Il est néanmoins possible que cet effet soit superposé avec un effet de la durée de l'assec, mais aussi que ces effets agissent de façon pour partie asynchrone. Les données relatives aux populations d'écrevisses montrent par ailleurs que leurs effectifs varient fortement d'une année à l'autre pour un site donné ce qui rend sans aucun doute difficile la détection de leur effet éventuel.
- L'effet de la conductivité est surtout lié à 2 sites qui ont des pics de salinité ponctuels importants.
- Les effets de la proportion de boisements et de l'abondance et ombrage associés aux haies peuvent être dus à l'effet d'ombrage et/ou à des effets plutôt liés à la chute de feuilles dans les canaux (eutrophisation, acidification, effet écran, ...).

### **À propos de la végétation prairiale**

- Les analyses ont considéré les relevés de végétation au niveau des communautés locales homogènes, et non à l'échelle des stations. En effet, la plupart des stations présentent plusieurs communautés végétales différentes (cf mésophile, méso-hygrophile-hygrophile selon un gradient décroissant d'altitude relative) et il était impératif de les analyser séparément pour rendre compte des effets environnementaux qui les caractérisent.
- A l'échelle de stations comme des zones d'étude, la diversité phytocoenotique dépend largement de l'hétérogénéité environnementale relative au régime hydrique, et à la conductivité du sol sur bri. Cette hétérogénéité est plus forte dans les prairies sur bri que dans les prairies sur tourbe.
- Les contrastes de végétation prairiale sont forts au sein des prairies sur bri, et plutôt entre prairies, sur tourbe.
- Par conséquent, dans l'hypothèse de modification du régime hydrique via le niveau d'eau des canaux, l'impact sera plus général sur les prairies sur tourbe que sur bri, à la fois grâce à la plus forte conductivité hydraulique du sol tourbeux en surface et suite l'altitude relative plus homogène (et donc plus basse) en moyenne sur les prairies sur tourbe. Les analyses sur les (20 stations x 10 zones) montrent néanmoins que la corrélation entre le niveau d'eau des canaux et la durée d'inondation dans les zones basses des prairies ne sont jamais supérieures à 0,6.
- La mise en évidence des effets complémentaires de l'inondation avec l'anoxie du sol (SEVaer, par engorgement) et la sécheresse (SEVdry) sur la composition de la végétation prairiale à l'échelle de la prairie dans son ensemble invite à considérer l'ensemble des caractéristiques du régime hydrique (ie non seulement hiver printemps avec les hauts niveaux, mais aussi été automne avec les sécheresses) pour raisonner la gestion de l'eau et anticiper peut-être les effets du changement climatique.
- Si les conditions environnementales, et leurs variations, expliquent une part parfois limitée de la variation des communautés végétales, un résultat général est néanmoins qu'une large gamme de variation environnementale est propice à des contrastes des communautés, que ce soit au niveau d'une prairie (Figure 48) ou entre zones, et donc à une plus forte diversité de la végétation prairiale à l'échelle du marais dans son ensemble.

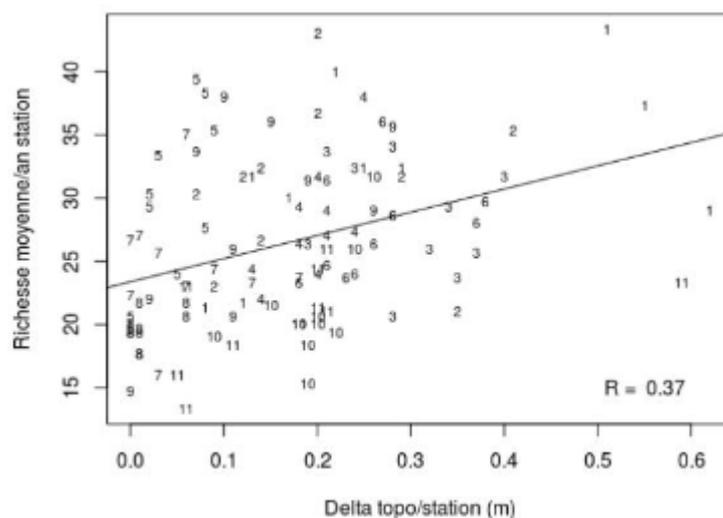


Figure 48. Relation linéaire entre la richesse en espèces végétales des prairies du marais poitevin des 11 zones et l'amplitude de variation de leur altitude qui approche l'ampleur des contrastes de régime hydrique et de salinité au sein de chaque prairie.

### A propos des communautés d'odonates

- L'effet négatif du linéaire de canaux sur la richesse n'était pas attendu et peut paraître surprenant. Il pourrait s'agir de l'effet d'une variable environnementale non mesurée qui varie étroitement avec ce paramètre paysager, sans que nous puissions en l'état faire d'hypothèse précise sur sa nature. Il se pourrait également que ça soit lié à la corrélation forte entre linéaire de canaux et couverture arborée, défavorable aux odonates. Enfin, ce linéaire de canaux inclue de nombreux petits canaux tertiaires souvent asséchés, et il a été montré que ces habitats ne favorisent pas la richesse en odonates.

### A propos des communautés de poissons

- Un résultat majeur, et surprenant, est la faible puissance explicative du régime hydrique sur la composition spécifique des communautés de poissons, hormis l'effet des variations de hauteur d'eau en avril qui sélectionne positivement les espèces de type 'périodiques' et négativement les espèces opportunistes (voir partie sur les communautés de poissons pour plus de précisions sur cette typologie).
- La structuration des communautés de poissons apparaît liée à un ensemble de paramètres environnementaux qui dessinent deux grands types de conditions :
  - Une forte concentration de racines d'arbres, un long linéaire de canaux larges, et une concentration élevée en nitrates. Ces zones sont caractérisées par de très grandes abondances de gardons et correspondent aux canaux de l'Est du Marais poitevin.
  - Une conductivité élevée, une turbidité importante, une température élevée. Ces zones sont caractérisées par des abondances importantes de carassins, gambusies, et carpes. Cela correspond aux canaux de l'Ouest du Marais poitevin.

#### 8.4. Approcher les conditions environnementales globalement, en intégrant l'ensemble des conditions mesurées

Une analyse en composantes principales a été réalisée sur l'ensemble des conditions environnementales caractérisant les stations 'canaux' utilisées pour le suivi de la végétation des canaux. L'inertie projetée sur les deux premiers axes s'élève à 34.2%.

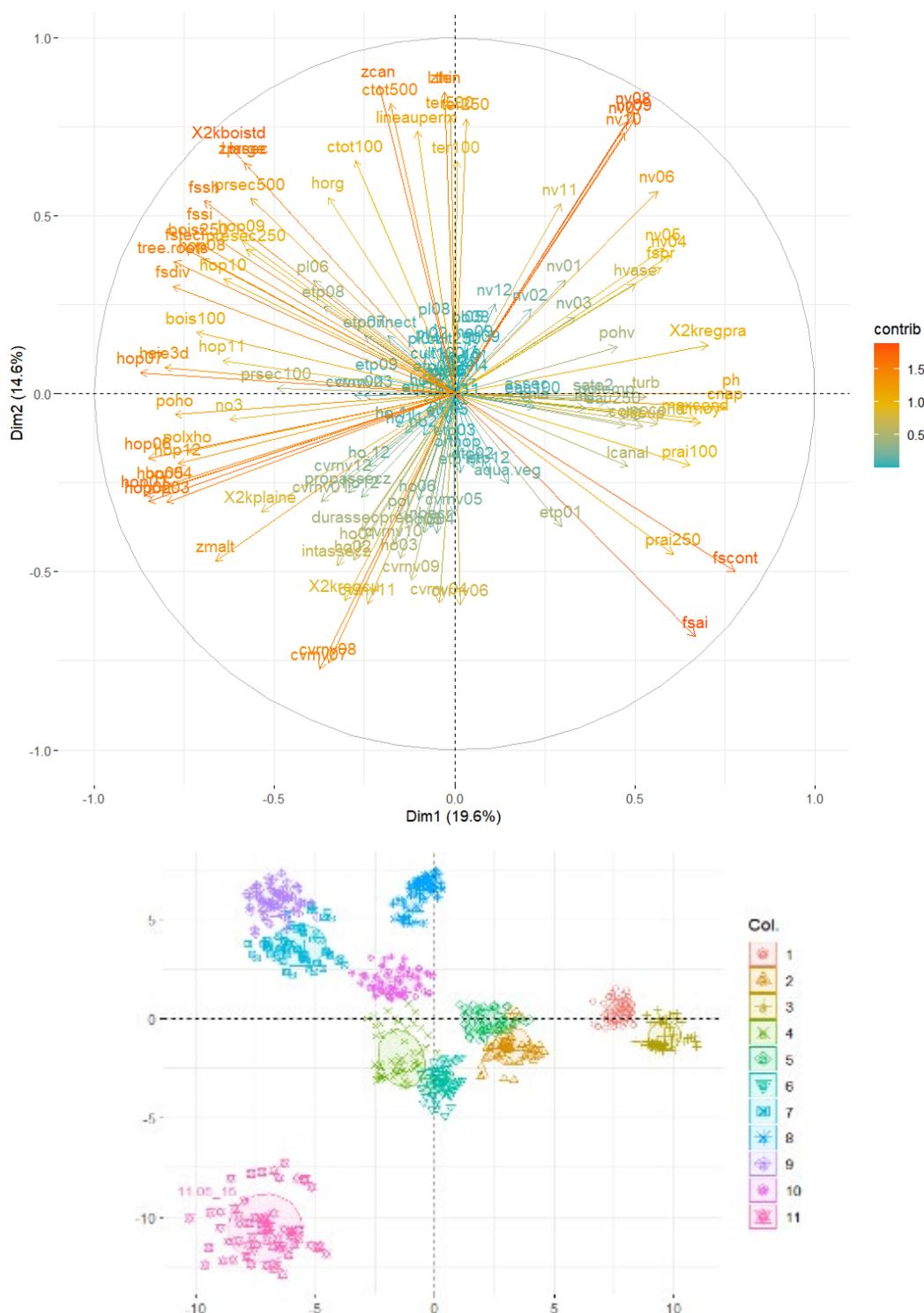


Figure 49. Projection sur les deux premiers axes de l'ACP sur les données environnementales des stations de végétation aquatique pour chacune des stations de suivi, dans chacune des 11 zones d'étude, pour l'ensemble des années (2015-2020). Les corrélations entre variables environnementales figurent sur le cercle des corrélations (haut), les scores des sites sont indiqués avec un code couleur et un symbole différent pour chacune des 11 zones d'étude (bas).

Mesurer l'inertie au sein d'un groupe et entre différents groupes permet de savoir où se situe la plus grande variabilité. En groupant les échantillons selon les zones d'études (1 à 11), on obtient une inertie intergroupe de 55% et une inertie intra-groupe de 45%. Lorsqu'on groupe les échantillons par station (canal) de végétation, on obtient respectivement 65% et 35%, et lorsqu'on groupe les échantillons par année on obtient respectivement 21% et 79%. Cela montre que l'effet année explique moins les contrastes environnementaux entre échantillons que l'effet station : il existe une grande variabilité environnementale au sein d'une année, mais la variabilité environnementale est nettement plus grande entre différentes stations de végétation des canaux.

Les différentes zones d'étude se distinguent les unes des autres selon leurs conditions environnementales, avec la zone 11 qui se différencie de toutes les autres sur le plan de ses conditions environnementales, et des petits groupes de zones qui se différencient le long de l'axe 1 (Figure 49) : zones 1 & 3, zones 2 et 5, zones 4, 6, 10 et 8, zones 9 et 7.

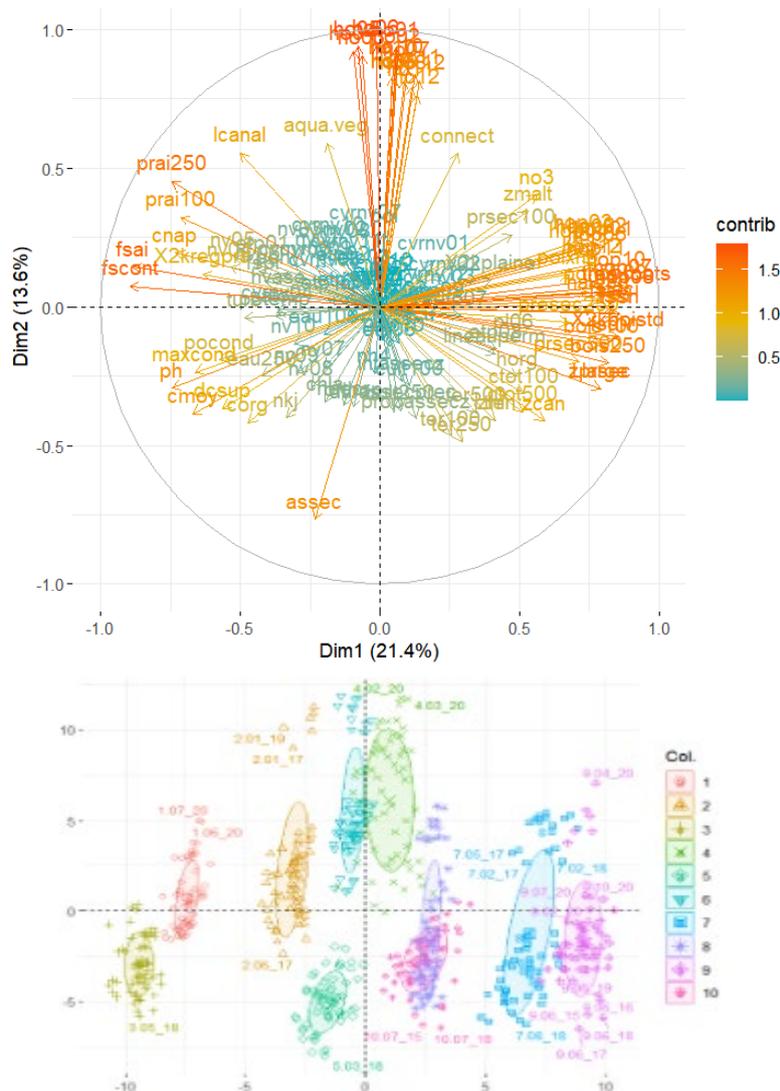


Figure 50. Même travail et représentation qu'en Figure 49 mais après avoir retiré le site 11.

Lorsque les données environnementales des canaux de la zone 11 ne sont pas prises en compte, l'inertie projetée augmente mais très peu (+0.8% comparé à la Figure 49). Le nuage de points des 10 zones se structure le long de l'axe 1 de l'ACP, avec le groupe des 'stations canaux' sur bri qui sont à gauche du graphique (coordonnées négatives sur l'axe 1) et les stations canaux dans des zones sur tourbe qui sont à droite (coordonnées positives de l'axe 1 ; Figure 50). L'axe 2 correspond à la variabilité interannuelle observée sur chaque zone, ce qui correspond sur le cercle des corrélations aux variations de hauteurs d'eau et de durée des assecs (Figure 50).

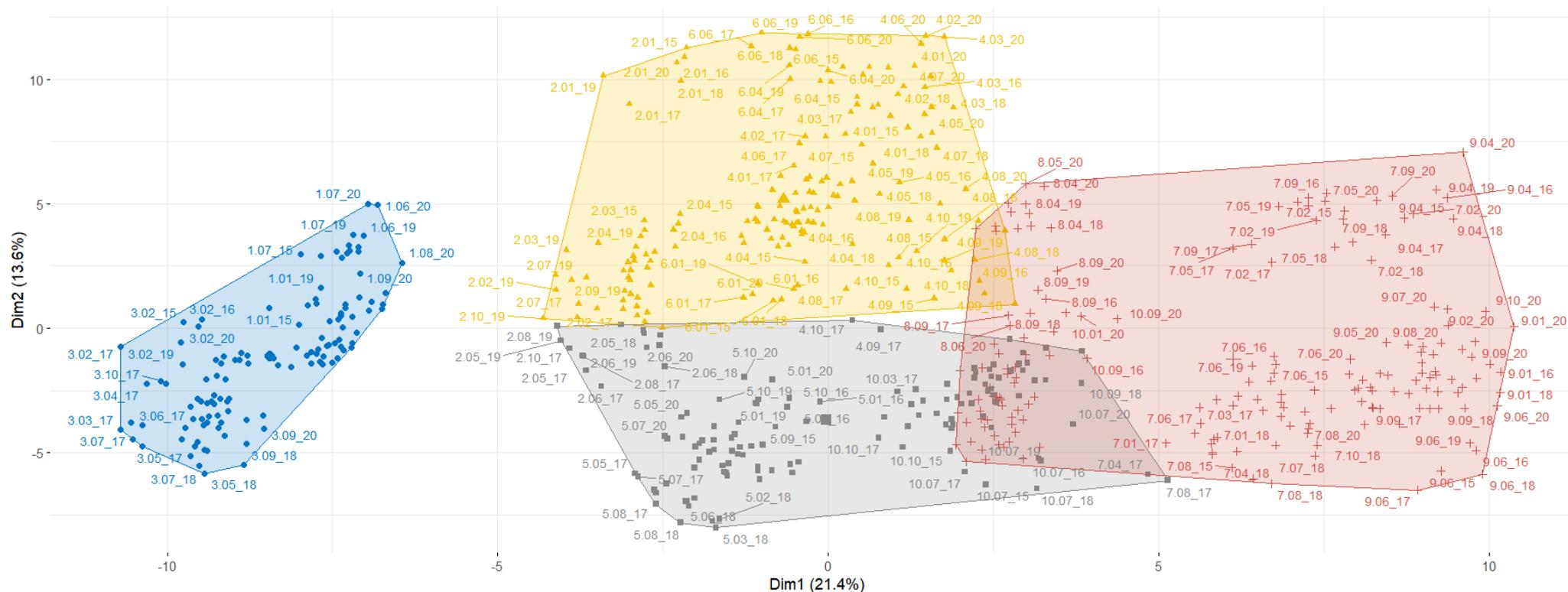


Figure 51. Classification hiérarchique (HCPC) représentée sur graphique de l'ACP ; sans le site 11. Les sites 1- 3 et 7-8-9 sont dans des groupes clairement séparés. Au centre de la figure, le découpage est moins clair : il y a globalement les sites 5 dans un groupe en bas et les sites 4 et 6 en haut. Les échantillons des sites 2 sont entre le 5 et le groupe 4-6. Les échantillons du site 10 sont entre le 5 et le groupe 7-8-9. Tous les échantillons au milieu sont ceux qui présentent des situations moins contrastées comparées au reste.

Sur les Figure 49 et Figure 50, on voit nettement que les conditions environnementales diffèrent entre les différentes stations (canaux) d'une même zone (sur l'axe 2 dans la Figure 50), même si ces contrastes intra-zone restent plus faibles que les contrastes environnementaux entre zones. Lorsque l'effet année est analysé sur ces conditions environnementales (données non montrées), il apparaît assez marqué mais reste *très* largement inférieur à l'effet canal et l'effet zone.

En complément, on peut utiliser une HCPC (abréviation en anglais pour Classification Hiérarchique sur Composantes Principales) pour dresser une typologie entre échantillons à partir de leurs caractéristiques, ici environnementales. La Figure 51 présente ce résultat, toujours pour l'ensemble des données environnementales de toutes les stations canaux utilisées pour le suivi de la végétation, après avoir écarté la zone 11 qui se démarque fortement des autres zones comme mentionné ci-dessus.

Une fois ces groupes de stations et zones découpés avec l'analyse HCPC sur la base des données environnementales, il est possible d'identifier les conditions environnementales caractérisant chaque groupe :

- Les variables associées au groupe des zones 1 et 3 : conductivité de l'eau et pH plus élevé, faibles profondeurs d'eau, absence de racines d'arbres sous les berges
- Les variables associées au groupe des stations canaux des zones 7, 8 et 9 : boisement, pH plus acide, peu de surface de prairie, linéaire de canaux plus dense, température plus basse
- Les variables environnementales associées à la zone 5 (et certaines stations des zones 2 et 10) : beaucoup de cultures, eau eutrophe, peu de prairies, peu de profondeur d'eau
- Les variables associées au station canaux des zones 2, 4 et 6 : profondeur d'eau plus élevée, plus de végétation aquatique, linéaire de canaux moins long

L'axe 1 permet donc d'opposer les sites les plus caractéristiques du marais de l'Ouest de ceux les plus caractéristiques du marais de l'Est et les conditions environnementales dans les canaux associés à ces deux groupes. Les échantillons au centre ne peuvent pas faire l'objet d'une typologie aussi claire.

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

Dans le cadre de l'étude sur l'évolution de la biodiversité en lien avec la gestion de l'eau sur le territoire du Marais poitevin (<https://www.epmp-marais-poitevin.fr/etude-biodiversite/>), onze zones d'études ont été suivies entre 2014 et 2021 sur les plans de la faune et des conditions environnementales (paysage, qualité de l'eau, régime hydrique etc.). Un des objectifs du 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 jusqu'à présent 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 ce chapitre, nous avons cherché à rapprocher ces données de régime hydrique 'de terrain' à des métriques mieux en phase avec les modalités de gestion de l'eau telles qu'utilisées dans le cadre des fuseaux de gestion. La logique de construction de ce jeu de variables « régime hydrique gestion » est présentée, puis la caractérisation des 11 zones de suivi sur cette base, sur la période 2014-2021.

### 9.1. Généralités et objectifs

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

Vocabulaire :

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

**A l'échelle des casiers hydrauliques**, qui sont les zones délimitées par des ouvrages hydrauliques permettant des gestions différenciées des niveaux des canaux, le régime hydrique dans les 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.

Dans les analyses des données « biodiversité », 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 qualifié de "régime hydrique - gestion"** adapté 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 principes choisis par l'EPMP pour orienter cette gestion ;**

- **Analyser les liens entre ces variables « régime hydrique gestion » qui reflètent la gestion des niveaux d'eau et la biodiversité du Marais poitevin (voir chapitre 10 de ce rapport pour des analyses préliminaires).**

Précaution d'interprétation : Si ces variables sont influencées par la 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.).

## 9.2. La gestion de l'eau et les principes mis en avant par l'EPMP

### 9.2.1. 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 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 défini 7 principes de gestion que l'on peut regrouper en 3 leviers (Tableau 21). **Ces principes constituent une base de travail et sont amenés à évoluer et à être précisés en fonction des avancées des travaux.**

Tableau 21 : 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** - Conserver des niveaux d'eau hauts et accepter des crues d'hiver sur les zones prairiales.

**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.

### 9.2.2. Les fuseaux de gestion

Les principes de gestion se traduisent localement par des **fuseaux de gestion** qui encadrent une courbe de niveau d'eau dit « objectif » que le gestionnaire doit suivre autant que possible (Fig 52). 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 telles que ceux liés à la configuration et l'aménagement des casiers hydrauliques. Les acteurs impliqués dans les négociations sont les syndicats de marais, les associations naturalistes, les propriétaires du foncier, les usagers (exploitants agricoles, bateliers) etc. Ces fuseaux de gestion s'inscrivent dans le cadre des outils contractuels divers mobilisés dans le territoire (contrat de marais, protocole de gestion, règlement d'eau). Ces outils sont mis en place progressivement, avec une période expérimentale (25% de la surface de la zone humide concernée) 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 52). Entre ces dates charnières, une cote « objectif » correspond au niveau ciblé. Elle est encadrée par des cotes « plancher » et « plafond » à respecter dans des conditions normales. Ces fuseaux de gestion concernent à ce jour un tiers de la surface de la zone humide, qu'ils soient en phase d'expérimentation (25%) ou de mise en application (7%).

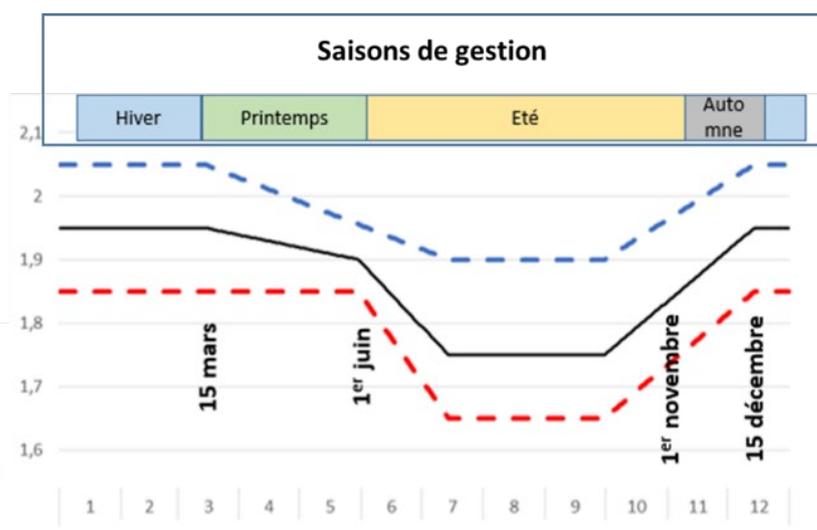


Figure 52 : profil type d'une cote ciblée (objectif) pour un niveau d'eau suivant un fuseau de gestion

**Les fuseaux sont disponibles sur les zones n° 1, 2, 3, 4, 7, 8, 9 de suivi biodiversité en réponse à la gestion de l'eau.**

*Remarque : sur 2 des 11 zones d'étude (zones 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 perchées sont rarement inondées par les crues du canal car les cotes de gestion actuelles sont bien trop basses.*

### 9.3. Proposition d'un lot de variables « orientées gestion »

#### 9.3.1. Les données brutes disponibles

**Niveaux d'eau** : sur les 11 zones de suivi de l'étude biodiversité/gestion de l'eau, des données quotidiennes du **niveaux d'eau** dans un fossé par zone 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).

**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 zones 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** (10 portions sont étudiées par zone d'étude).

**Aucune donnée ne permet à ce stade de rendre compte des effets du troisième levier de gestion « alimentation » (Tableau 21).**

#### 9.3.2. 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** basés sur la topographie (inondation, assecs) plutôt que par rapport à des cotes absolues (Figure 53 A).
- **raisonner les métriques** par rapport à des **saisons de gestion**, plutôt que pour des périodes prédéfinies (mensuelles, bimensuelles...) (Figure 53 B).

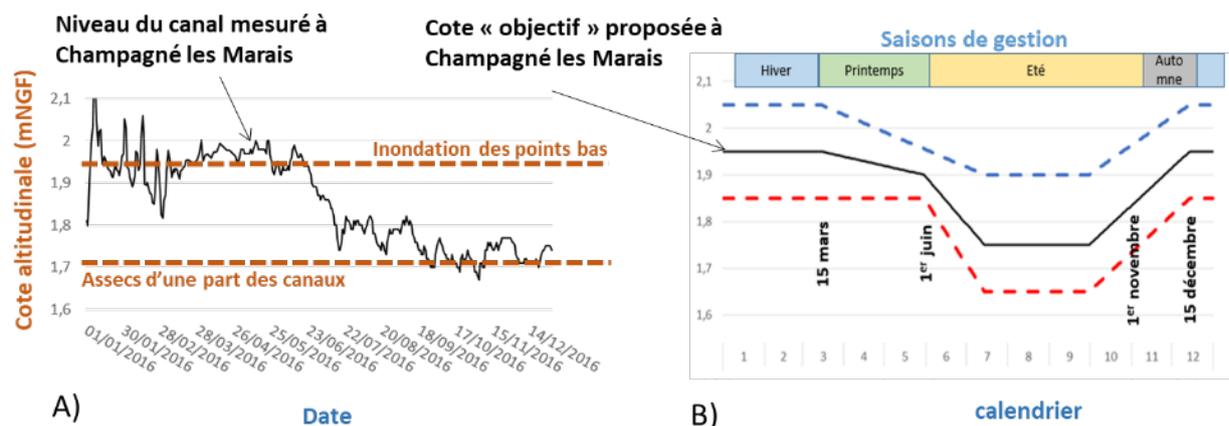


Figure 53 : A, niveau du canal sur une année et cotes de références (pointillés marrons) ; B, fuseau de gestion « type » sur une année avec cote objectif (ligne noire), cote plafond (pointillés bleus) et cote plancher (pointillés rouges).

### Les cotes de référence :

- Assec d'une partie des canaux : cote (NGF) en dessous de laquelle au moins 2 des 10 portions de canaux d'une zone 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 53).

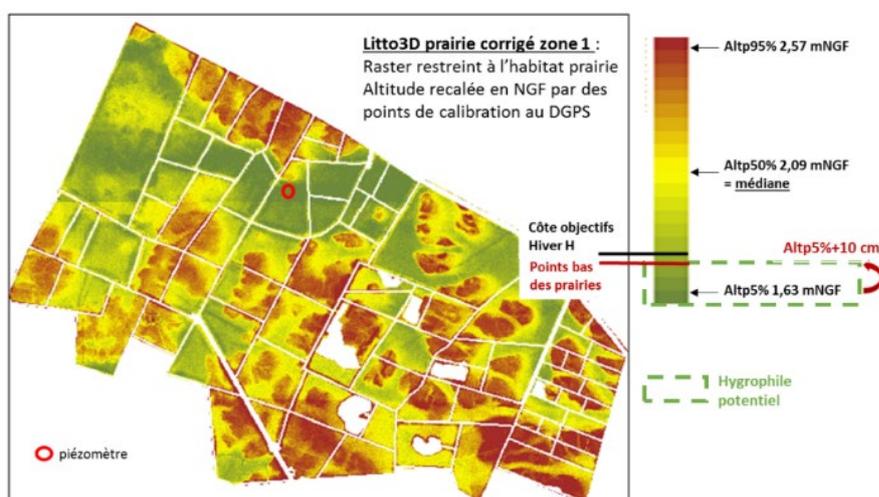


Figure 54 : MNT de la zone d'étude 1 (Longeville sur mer) avec histogramme des altitudes et cotes de référence « point bas des prairies » et « objectif hivernal » du contrat de marais.

En fonction de la configuration topographique de la prairie et de la zone considérée, les niveaux d'eau des canaux atteignant les cotes des points bas des prairies ne correspondent pas aux mêmes surfaces d'inondations. Cela s'explique d'une part par le profil et de l'amplitude topographique de chaque zone, 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, mais leur régime hydrique peut être également influencé par la pression hydrostatique liée au niveau de la nappe d'eau dans le sol.

Tableau 22 : surface prairiale concernée par l'inondation à la côte des points bas des prairies

zone	Point bas des prairies (mNGF)	Surface prairiale concernée (%)
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

#### 9.3.3. 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 ; qui sont 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 est présentée dans le Tableau 23, et la matrice de leurs corrélations dans la Figure 55.

Tableau 23 : 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	Cwvi CVsp DnivSum
Inondation	2a - Accepter les crues	Niveau d'eau moyen en hiver / points bas des prairies	Nvwi
	2b - Conserver l'eau sur les prairies	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	Hosp Nvsp Nvsu sevYear aerYear Durlowsp

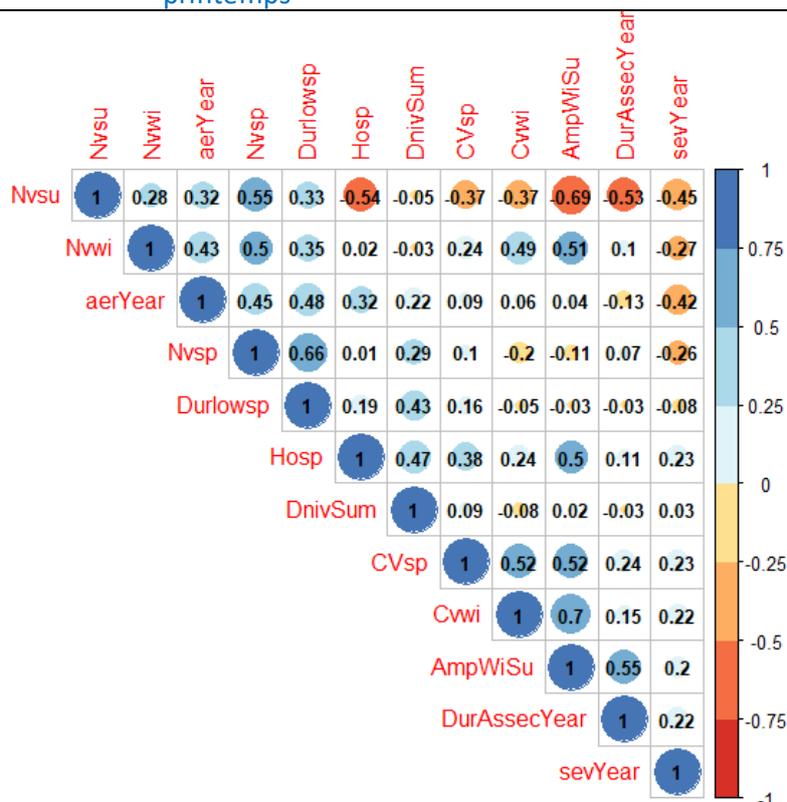


Figure 55 : Matrice de corrélation des variables de régime hydrique 'orientées gestion' retenues

## 9.4. Caractérisation des zones de suivi biodiversité sur le plan des caractéristiques du régime hydrique 'orientées gestion'

### 9.4.1. Les variables du levier « marnage »

#### 9.4.1.1. 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 la zone 11 qui est la zone présentant de loin la plus forte amplitude topographique: de l'ordre de 2.70m, alors que les autres zones présentent une amplitude topographique entre 0.45 et 0.95 m. Les zones 5, 6, 8, 9 et 10 ont des amplitudes de niveau d'eau hiver/été les plus faibles, en particulier les années sans crues.

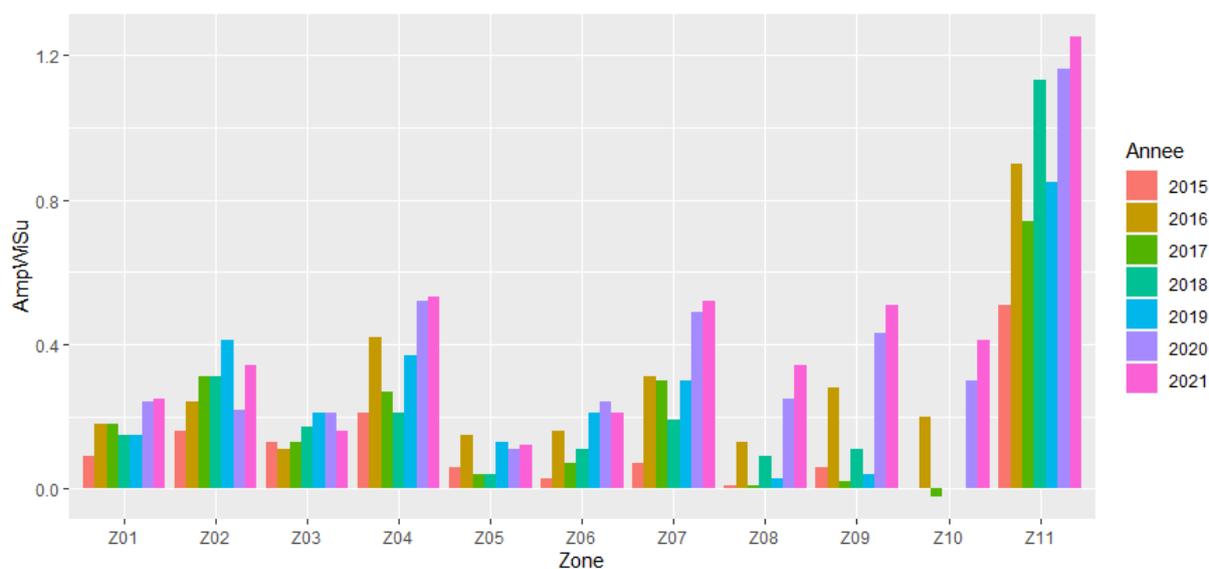


Figure 56 : Différence entre les niveaux d'hiver et d'été en mètre (AmpWiSu)

Cinq zones sur les 11 présentent des assecs réguliers. Ces assecs sont de durée variable, plus longs sur les zones 7 et 11. L'effet année est important bien sûr, et on observe notamment des durées d'assec importantes en 2019.

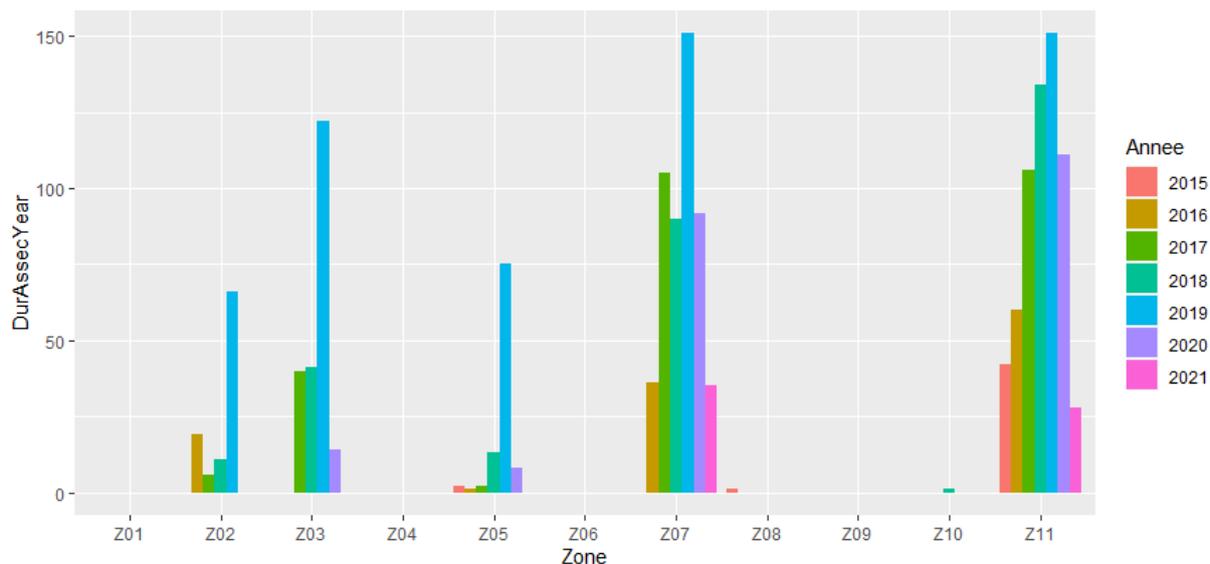


Figure 57 : Durée de l'assec d'une partie des canaux sur une année de gestion en nombre de jours par année de gestion (DurAssecYear)

#### 9.4.1.2. 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 (figure 58). Les années avec des CVs forts sont également les années avec des crues importantes.

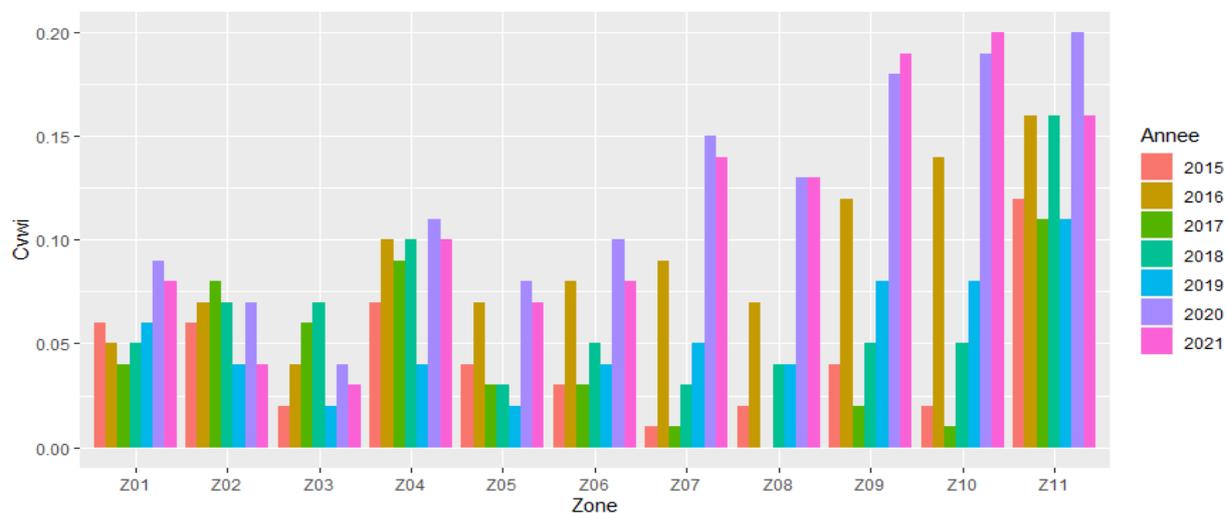


Figure 58 : Coefficient de variation en hiver sans unité (Cvwi)

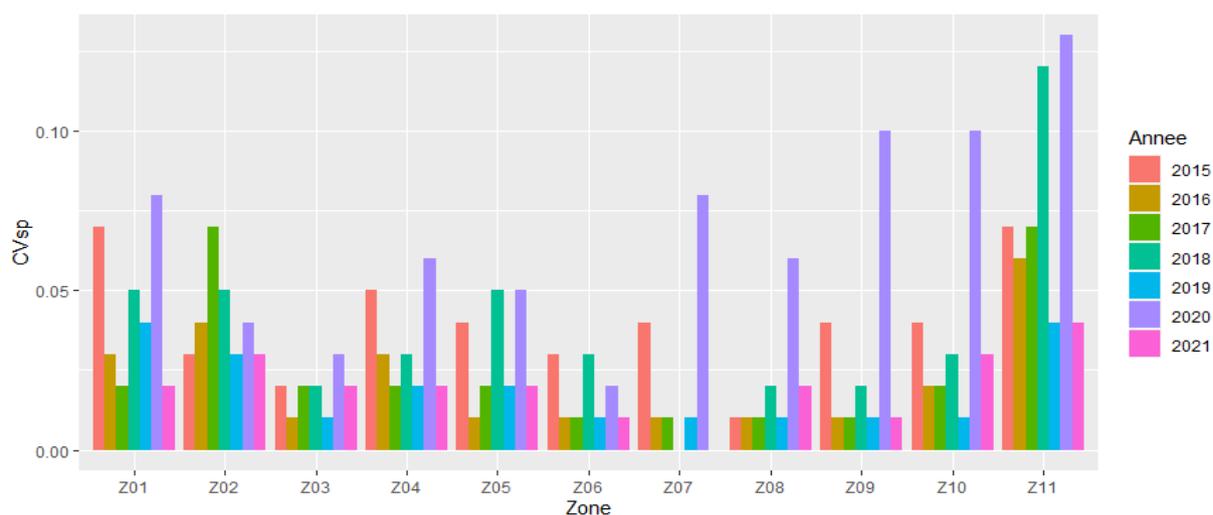


Figure 59 : Coefficient de variation au printemps sans unité (Cvsp)

Certains sites atteignent le niveau d'été très tôt au printemps, comme les zones 2 et 11 certaines années et les zones 7 à 10 (Figure 60).

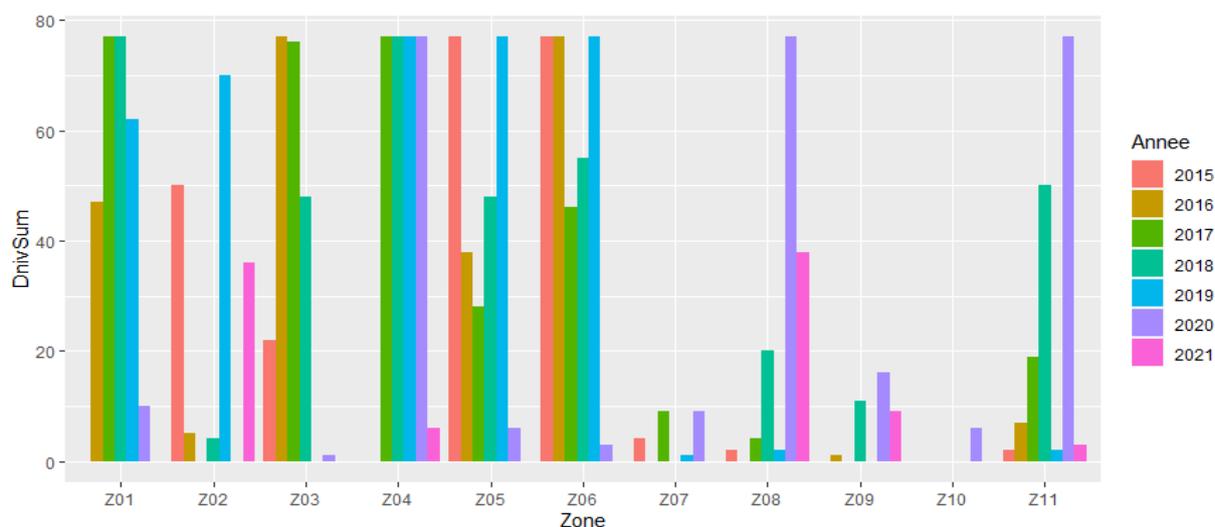


Figure 60 : Nombre de jours au printemps pour atteindre le niveau d'été (DnivSum)

#### 9.4.2. Les variables du levier Inondation

##### 9.4.2.1. 2a Accepter les crues (Nvwi)

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

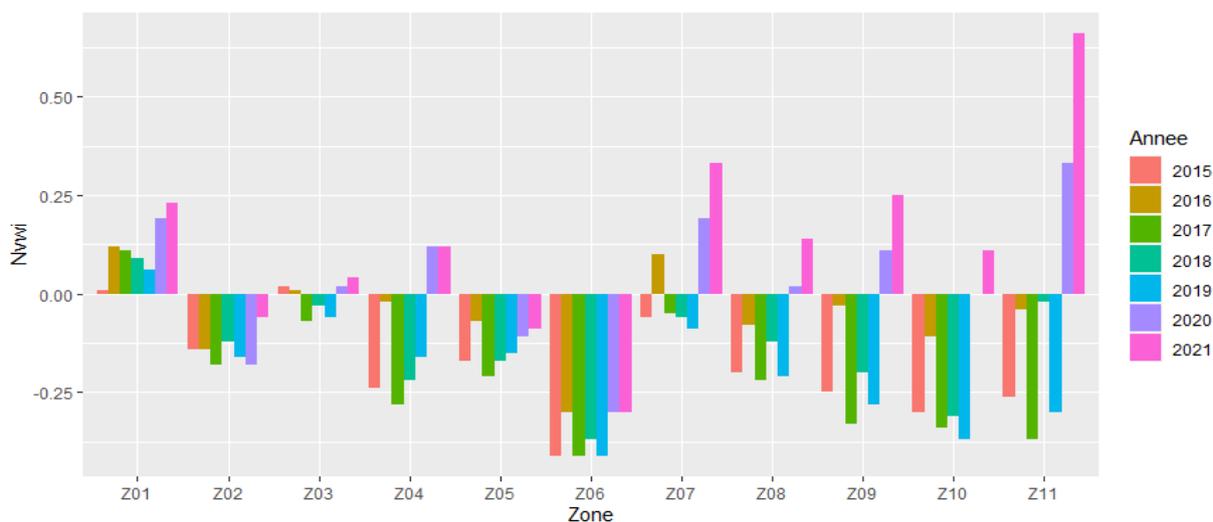


Figure 61 : Niveau d'eau moyen en hiver par rapport aux points bas des prairies en mètre (Nvwi)

#### 9.4.2.2. 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 des niveaux d'eau bas pour des objectifs de portance des sols notamment. En fonction du taux de tourbe, les sols ne réagissent 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 la zone 11 présente de la variabilité interannuelle sur les niveaux ou hauteurs d'eau au printemps (Figure 62 à Figure 64). Malgré les variations climatiques, Nvsp, Nvsu et Hosp sont donc stables dans le temps dans les autres zones ; et pourraient donc constituer de bons indicateurs de la gestion et de la configuration des zones.

Concernant les niveaux relatifs au printemps et en été (Figure 62 et Figure 63), les zones 1 et 3 ont les niveaux les plus hauts, les zones 6 et 11 ont les niveaux les plus bas, rejoints par les zones 2 et 4 pour l'été seulement. Pour les zones 5, 8, 9 et 10, les niveaux printaniers et estivaux restent équivalents.

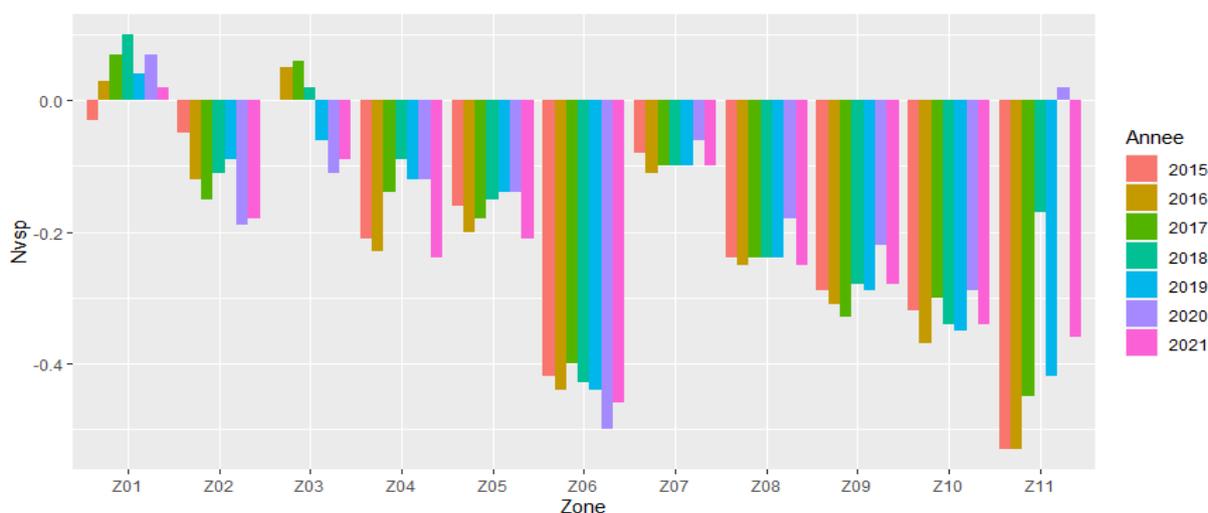


Figure 62 : Niveau d'eau moyen au printemps par rapport aux points bas des prairies en mètre (Nvsp)

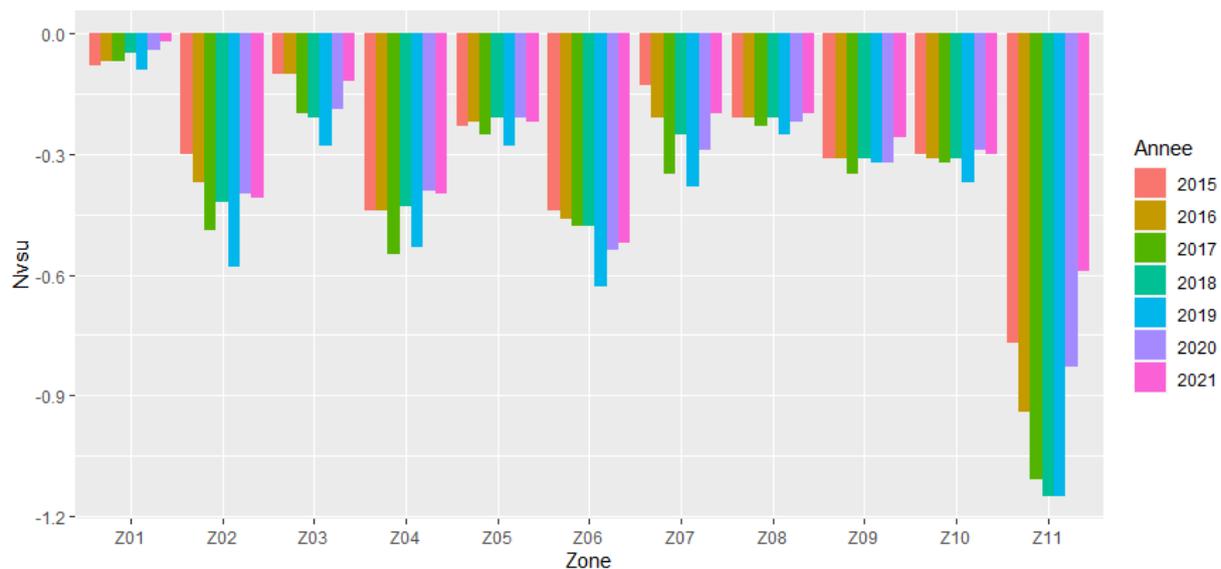


Figure 63 : Niveau d'eau moyen en été par rapport aux points bas des prairies en mètre (Nvsu)

Les hauteurs d'eau au printemps dans les canaux (par rapport au fond des canaux, Figure 64) sont globalement plus importantes sur les zones 1, 2, 4, 6 et 11.

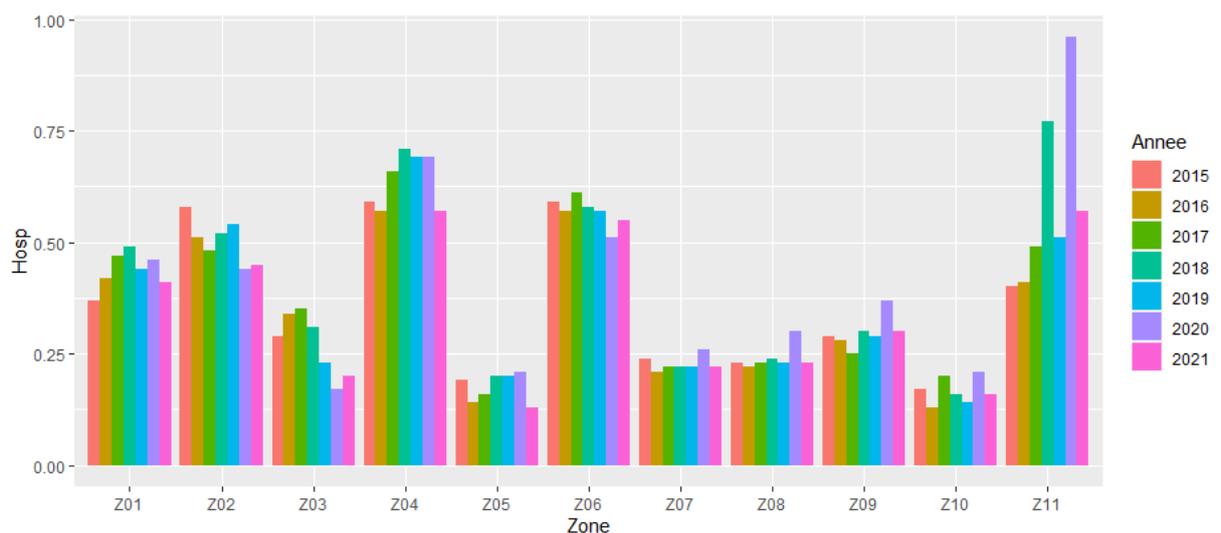


Figure 64 : Hauteur d'eau moyenne dans les canaux au printemps en mètre (Hosp)

Le niveau de stress hydrique (Figure 65) et de stress anoxique (Figure 66) 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 zones. La zone 8 est la zone avec le niveau de stress hydrique le plus faible, à mettre en relation avec le caractère très tourbeux de son sol. Le patron de variation interannuelle est identique sur les 10 autres zones.

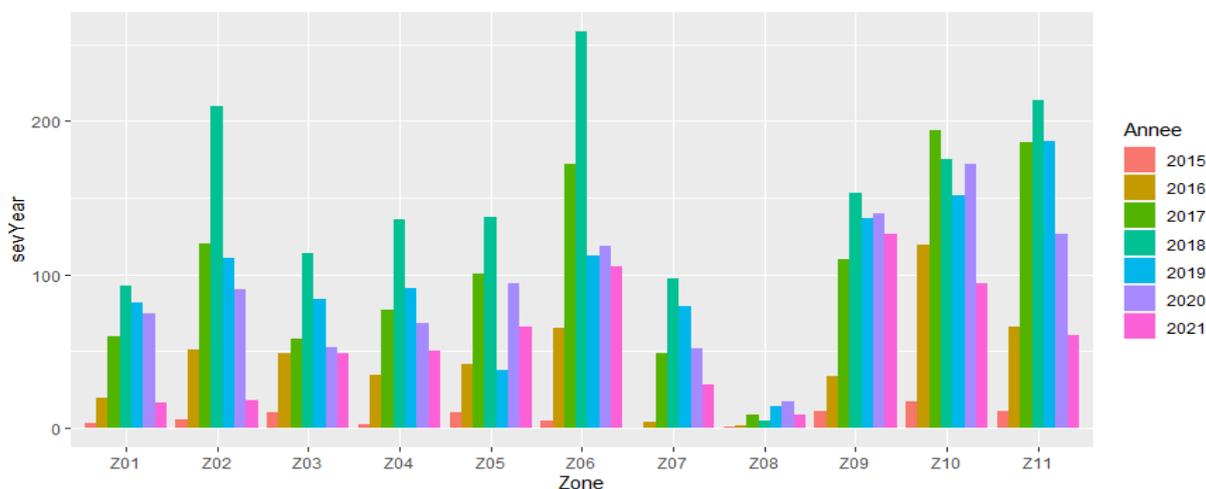


Figure 65 : Stress hydrique (sans unité) pour la végétation des points bas des prairies sur une année de gestion (sevYear)

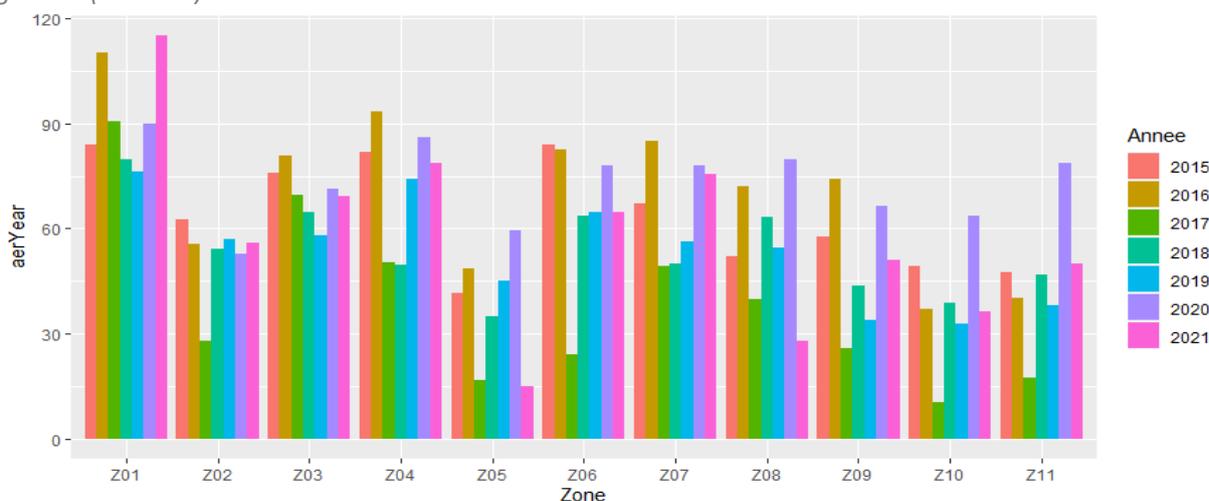


Figure 66 : Stress anoxique (sans unité) pour la végétation des points bas des prairies sur une année de gestion sans unité

La durée d'inondation printanière des points bas des prairies est la plus élevée, et régulièrement notée, sur la période de suivi sur les zones 1 et 3. Les autres zones sont inondées certaines années et sur de courtes durées.

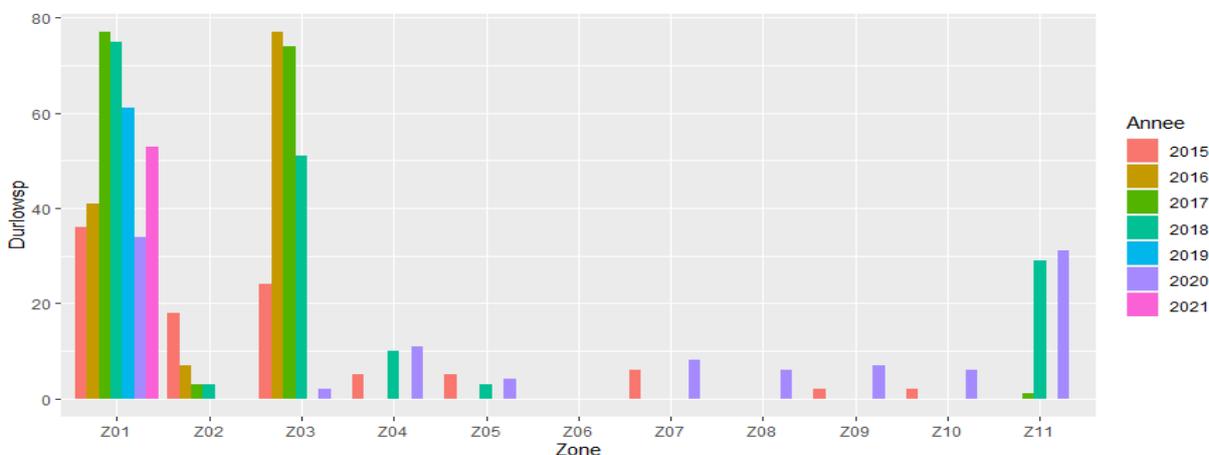


Figure 67 : Durée d'inondation des points bas des prairies au printemps en nombre de jours (Durlowsp)

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

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

Dans le cadre de contrats de marais, des fuseaux de gestion prévus pour encadrer les niveaux d'eau sont définis au 21/02/2022 pour les zones 1, 2, 3, 4, 7, 8 et 9. Les données ne sont donc pas encore disponibles pour évaluer leurs impacts sur les métriques de régime hydrique. Cependant, certains fuseaux de gestion sont expérimentés ou consolidés depuis suffisamment de temps et/ou impliquent de réels changements de pratiques, sur les zones 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 zones 4 et 6 (Tab 24).

Tableau 24 : Précisions sur la mise en place des dispositifs de gestion sur les différentes zones

	Zone	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 une zone 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 zone (baisse avec batardeau pour la zone 4, baisse sans batardeau pour la zone 6).*

#### 9.5.1. Contrat de marais : Zone 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. La configuration hydraulique qui rend les vidanges et les évacuations difficiles font que cette zone est historiquement exploitée par une agriculture extensive, adaptée aux contraintes de marais, presque 100% prairiale avec des surfaces pâturées importantes.

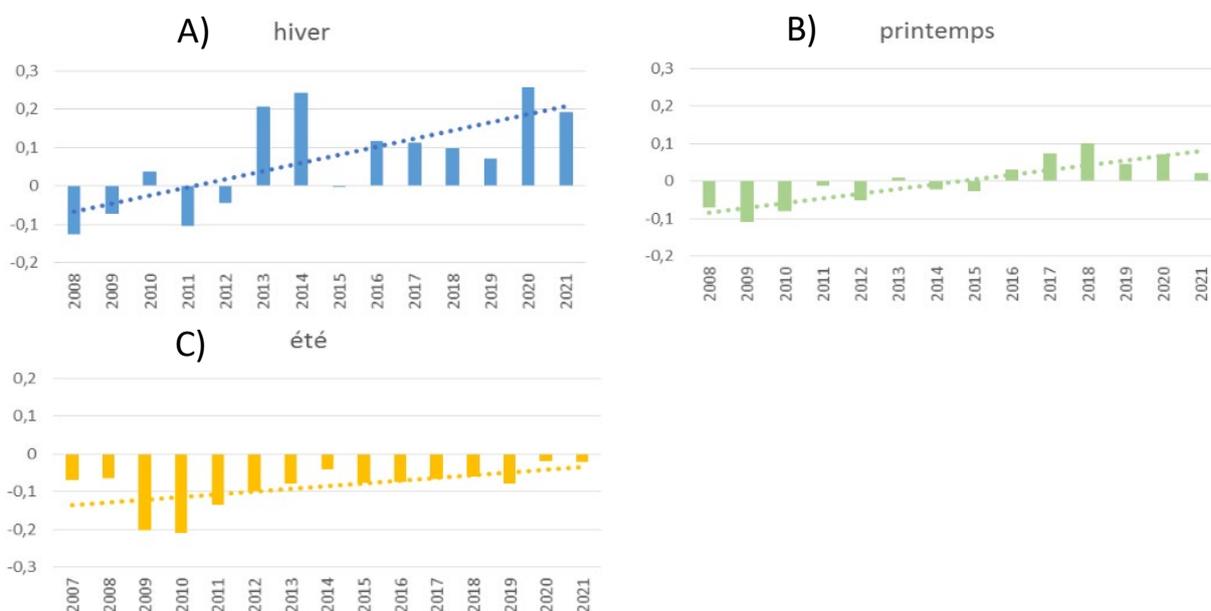


Figure 68. Niveaux d'eau moyen relatifs aux points bas de la prairie (en mètres) pour la zone 1 depuis 2008 sur 3 saisons de gestion. A en hiver (Nvwi), B au printemps (Nvsp) et C en été (Nvsu).

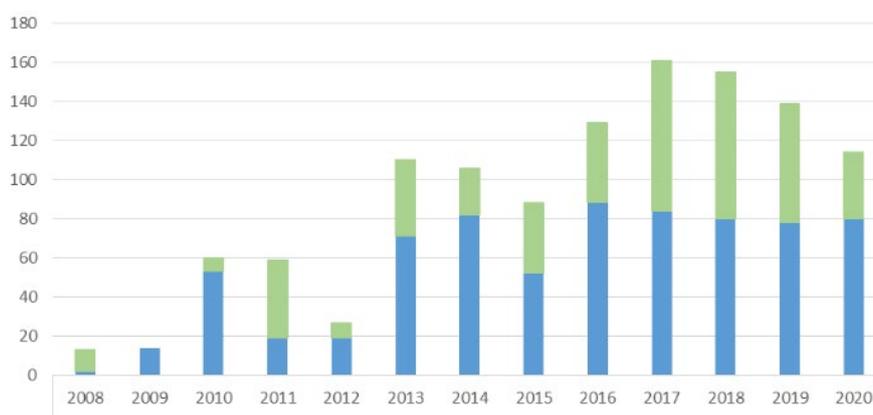


Figure 69 : Durée d'inondation des points bas dans la zone 1, en nombre de jours depuis 2008. durwi (bleu, non retenue) et dursp (vert)

### 9.5.2. Contrat de marais : Zone 3 - Champagné les marais

C'est le premier contrat de marais, en expérimentation depuis 2014. Comme pour la zone 1, il est également ambitieux sur les durées et les surfaces d'inondations et également pour les changements de pratique (Figure 70 et Figure 71). 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 ou les capacités de réalimentation sont réduites (pompage nappe).

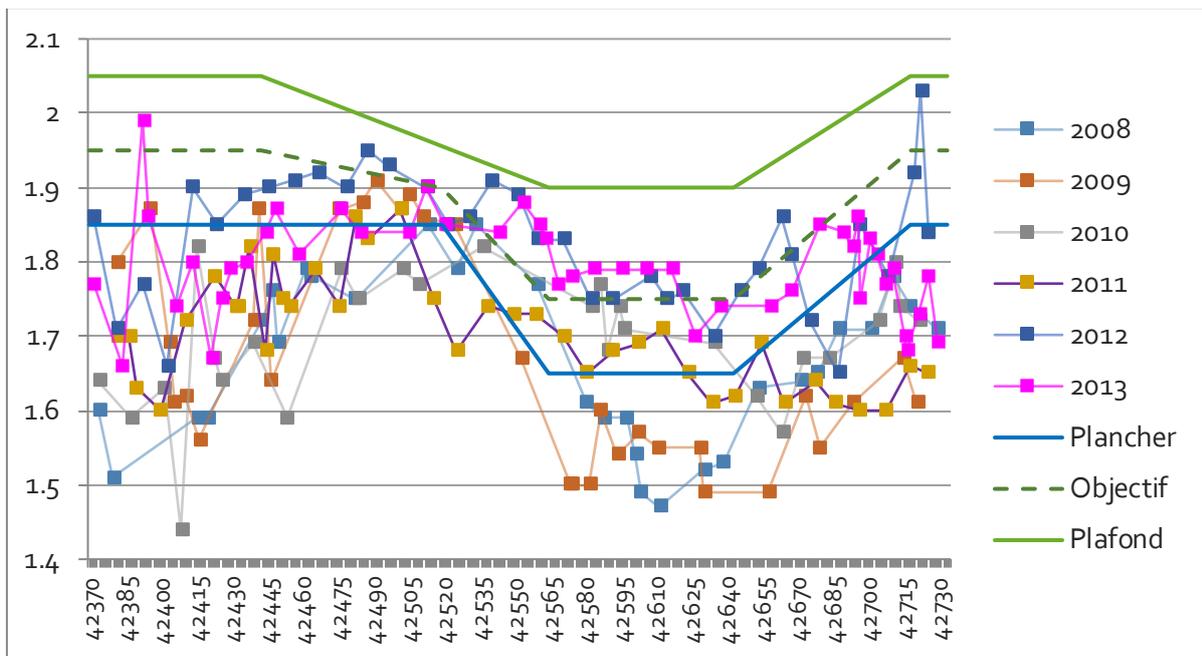


Figure 70 : fuseau de gestion et niveau d'eau dans le canal de la zone 3 (Champagné) avant le contrat de marais (de 2008 à 2013), mesuré ponctuellement. Niveau exprimé en m NGF IGN69.

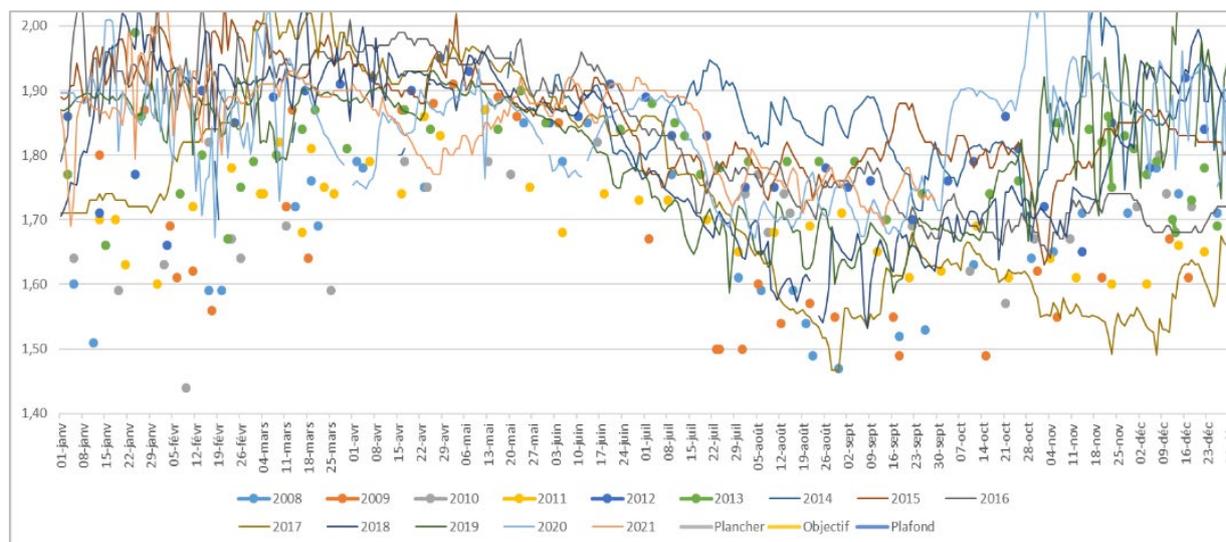


Figure 71 : Evolution du niveau d'eau dans le canal de référence de la zone 3 (Champagné) avant (points) et après (lignes) la mise en place du contrat de marais. Niveau exprimé en NGF IGN69.

### 9.5.3. Contrat de marais : Zone 7 - Sainte-Christine

A partir de 2016, le contrat de marais de la zone de Ste Christine correspond à 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 assecs systématiques (Figure 72). La période de gestion post contrat de marais montre également une légère rehausse du niveau hivernale (environ 5cm) ce qui replace le niveau hivernal au-dessus du niveau printanier.

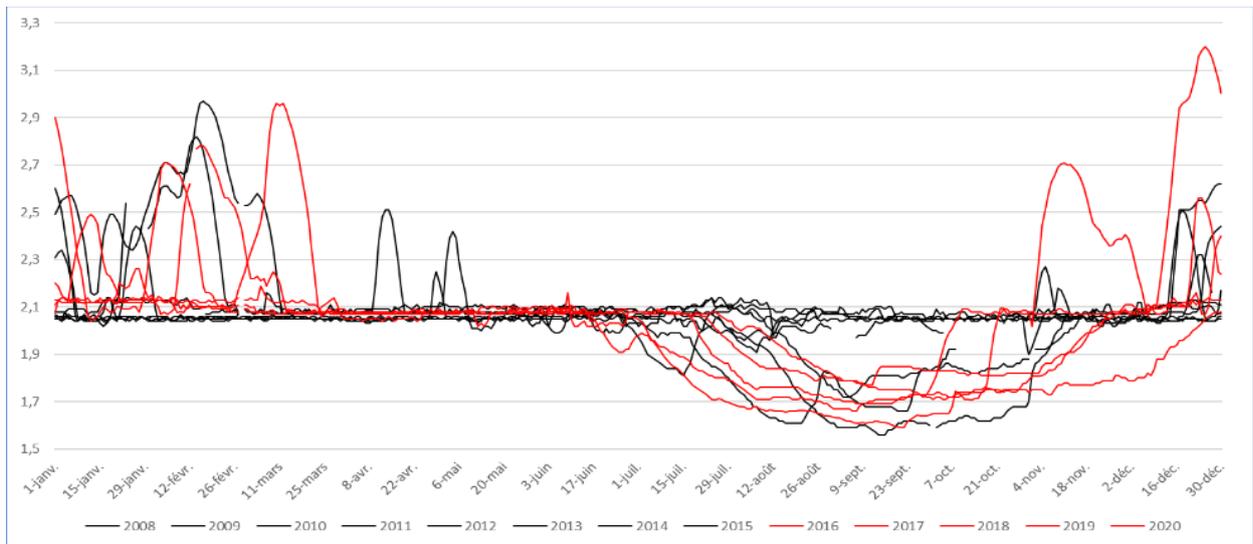


Figure 72 : Niveaux de gestion sur la zone 7 avant le contrat de marais (noir) et après le contrat de marais (rouge)

#### 9.5.4. Protocole de gestion : Zone 4 - Nalliers

Les batardeaux sont mis en place sur la majorité des baisses (Figure 73) de la zone d'expérimentation de Nalliers dès 2014, et sont opérationnels progressivement entre 2014 et 2016. Les cotes 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 74). 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.

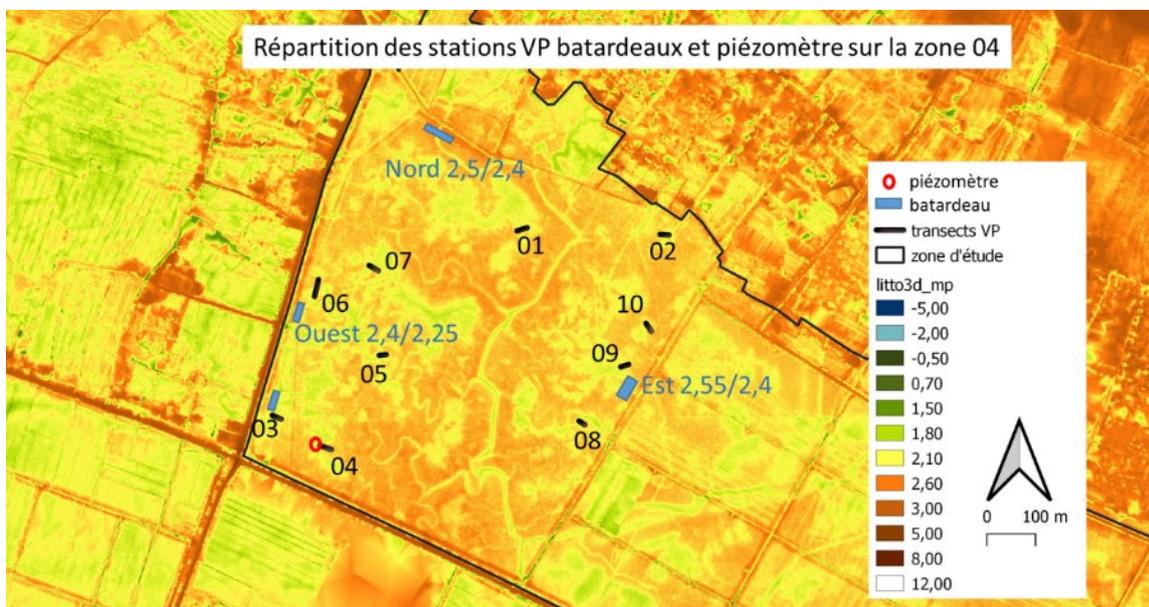


Figure 73 : cartographie des stations de végétation prairiale, des baisses aménagées et des cotes de gestion (en bleu en mNGF hiver/printemps) sur la zone 04

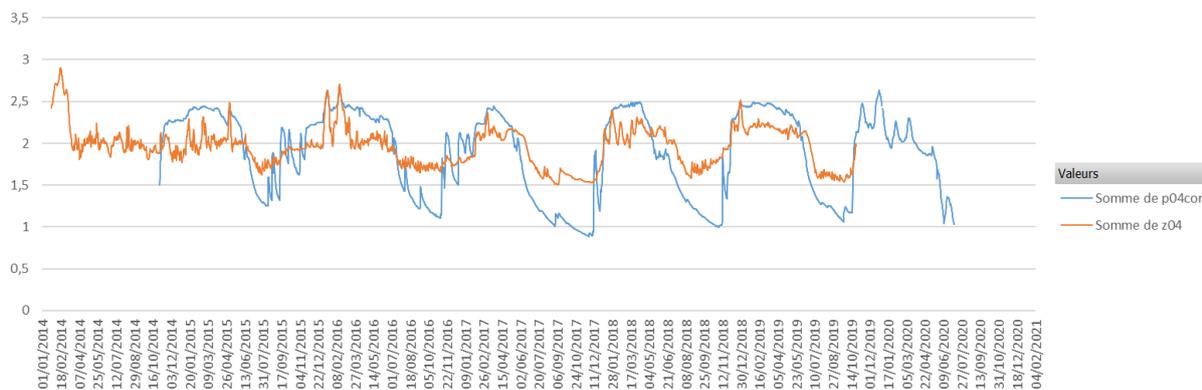


Figure 74 : niveau d'eau dans le canal (courbe orange) et dans la baisse équipée d'un piézomètre (courbe bleue) sur la zone 04

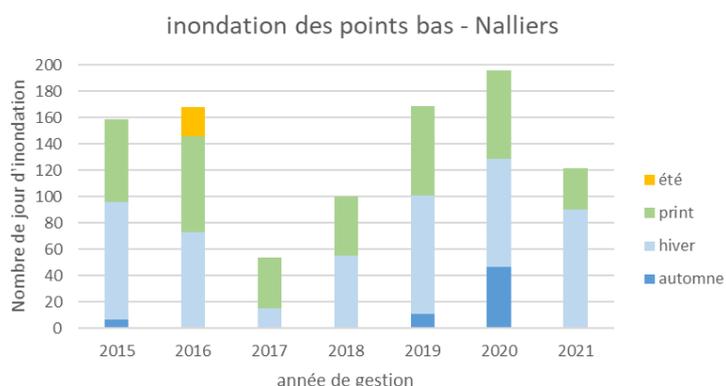


Figure 75 : durées d'inondation des points bas à Nalliers (zone 4), mesurées via le piézomètre (baisse ouest équipée d'un batardeau).

### 9.5.5. Protocole de gestion : Zone 6 - Le poiré

Les batardeaux (Figure 76) sont mis en place au Poiré dès 2014, et deviennent opérationnels progressivement entre 2014 et 2016. Les inondations via le canal sont très rares (Figure 77). 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.

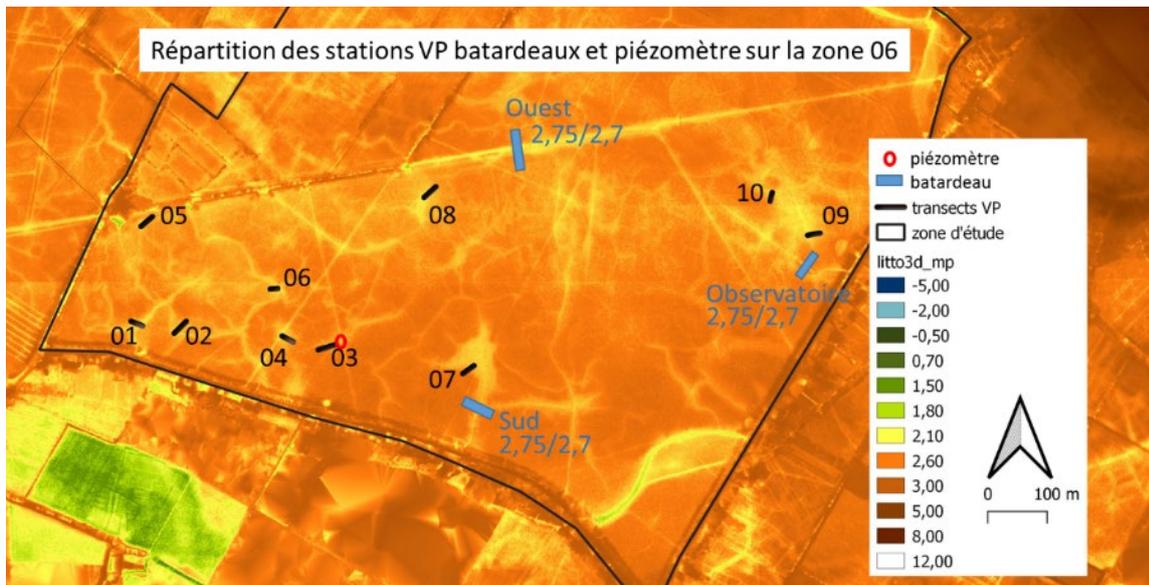


Figure 76 : cartographie des stations VP, des baisses aménagées et des côtes de gestion (en bleu en mNGF hiver/printemps) sur la zone 06

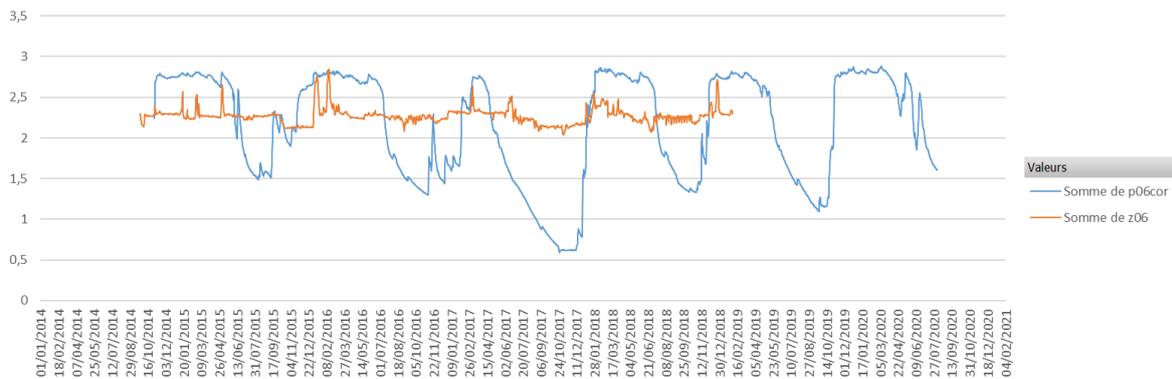


Figure 77 : niveau d'eau dans le canal (courbe orange) et dans la baisse équipée d'un piézomètre (courbe bleue) sur la zone 06

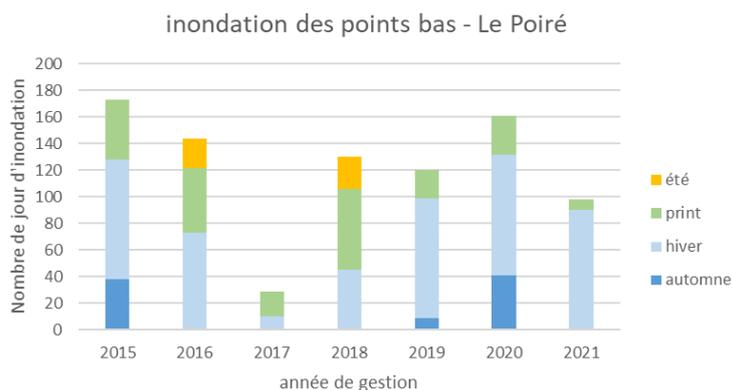


Figure 78 : durées d'inondation des points bas mesurées au Poiré via le piézomètre (baisse non équipée d'un batardeau).

### 9.5.6. Résumé des changements observés

On observe des tendances de changements de régime hydrique sur 5 des 11 zones étudiées. Pour deux d'entre elles, le changement a lieu au niveau de la prairie et non dans les canaux (zones 4 et 6). Pour les zones 1, 3 et 7, les changements affectent les canaux avec des répercussions sur les points bas des prairies (Tableau 25).

Tableau 25 : résumé des changements constatés depuis la mise en place des règles de gestion

	Zone	Changements quantifiables	Changements non quantifiables
<b>Contrat de marais</b>	1- Longeville-sur-mer	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Augmentation du niveau d'eau en hiver - printemps et été</li> <li>- Augmentation des durées d'inondation des prairies par le canal</li> </ul>	
	3- Champagné-les-marais	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Augmentation du niveau d'eau en hiver depuis 2014</li> <li>- Retour à une hiérarchie des niveaux hiver &gt; printemps &gt; été</li> <li>- Peu ou pas de changements sur les périodes printemps et été</li> <li>- Augmentation des durées d'inondation grâce au niveau hivernal</li> </ul>	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	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Les assecs deviennent systématiques dans les fossés dès 2017</li> <li>- Remontées de 5cm en hiver</li> <li>- Marnage hiver/été</li> <li>- Modification du sevYear et aerYear</li> </ul>	
<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

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

### 10.1. Introduction

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

Nous analysons ici les effets éventuels des changements intervenus avec la mise en place de ces contrats de marais sur trois groupes taxonomiques concernés par les modifications de régime hydrique : la végétation des canaux, les odonates adultes en bordure de canaux et dans les prairies, et la végétation des prairies. Les contrats de marais ayant été mis en œuvre de façon encore très récente, il s'agit plus d'élaborer un état initial, tout en examinant si des changements de biodiversité pourraient être déjà notables.

L'état de ces groupes de biodiversité ont été approché de deux façons :

- Par une comparaison de ce groupe dans un site de contrat de marais par rapport à l'état de ce même groupe taxonomique sur les autres zones 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).

- Par une comparaison des données de biodiversité d'un site géré actuellement selon les modalités fixées dans un CM entre i) une période de référence sans contrat de marais et ii) la situation depuis la mise en place des contrats de marais. Nous avons choisi 2014-2018 comme période de référence pour les données sans contrat de marais, soit 5 ans de données qui permettent de bien décrire les communautés, et intègrent un certain niveau de fluctuations interannuelles avec des modifications de régime hydrique d'origine anthropique encore faibles (approche diachronique).

Le point 10.2 de ce rapport présente un rappel de l'état de la biodiversité sur l'ensemble des zones de suivi pour trois groupes taxonomiques, la végétation des canaux, les odonates, et la végétation prairiale. Puis nous détaillerons en 10.3, les effets des contrats de marais site par site. Enfin nous présenterons en 10.4 la végétation prairiale des « nouveaux sites » soumis à contrats de marais depuis 2020, sites pour lesquels il est prématuré d'envisager des changements.

### 10.2. États de la biodiversité observés dans l'ensemble des zones de suivi

Ce paragraphe décrit rapidement les « état moyens avant contrat de marais » sur la période de référence pour chacun des 3 groupes taxonomiques d'intérêt : la végétation aquatique des canaux, les odonates, et la végétation prairiale. Dans chaque cas, nous rappellerons l'état de la diversité, les différentes communautés rencontrées dans les 11 zones étudiées décrites par des ordinations, et l'évolution d'ensemble sur toutes les 11 zones pour certains paramètres des communautés.

La composition en espèces des communautés végétales dans les prairies et canaux sont présentées pour chaque zone d'intérêt par leur projection sur les plans des analyses multivariées de type ACP : il s'agit des 8 années de données, série de données sur la période la plus longue possible pour maximiser les chances de détecter des changements.

En fonction de la position topographique et de la localisation des stations par rapport aux ouvrages, les changements attendus, par exemple une augmentation du caractère hydrophile de la végétation, peuvent être plus ou moins marqués. Les points les plus bas devraient être les plus affectés à Champagné, et les points proches des batardeaux sur les zones 4 et 6. Les relevés seront séparés en deux groupes, avec et sans effets attendus du contrat de marais, pour les 3 zones considérées.

### 10.2.1. Végétation aquatique

Les richesses cumulées varient du simple au double entre zones, et de larges variations de richesse annuelle par site ont été observées (Tableau 26). Les sites à contrat de marais comportent à la fois des sites riches (la zone 4 la plus riche des 11), et des sites plus pauvres (ex. zone 6). Les couverts sont dominés par les plantes hydrophytes surtout fixées, alors que les richesses peuvent être surtout déterminées par les espèces hélrophytes, en particulier dans les zones 7 à 11 de la Venise verte.

Tableau 26: Richesses et couverts moyens de la végétation aquatique des canaux pour la période 2014-2018 pour référence

Site	Toutes espèces			Hydrophytes
	Richesse cumulée	Richesse moyenne annuelle (gamme)	Couvert moyen %	Richesse moyenne annuelle (gamme)
<b>1</b>	<b>30</b>	<b>16.8 (15–18)</b>	<b>38.2</b>	<b>13.4 (12–16)</b>
2	41	19.2 (14–26)	18.3	6.8 (4–9)
<b>3</b>	<b>27</b>	<b>15.8 (12–17)</b>	<b>45.9</b>	<b>10.4 (7–12)</b>
<b>4</b>	<b>45</b>	<b>22.8 (16–28)</b>	<b>14.3</b>	<b>10.8 (8–14)</b>
5	28	13,6 (9–18)	9.22	6.4 (5–8)
<b>6</b>	<b>23</b>	<b>13.6(10–17)</b>	<b>27.6</b>	<b>10.6 (9–13)</b>
<b>7</b>	<b>33</b>	<b>16.6 (13–21)</b>	<b>5.48</b>	<b>4.4 (3–7)</b>
8	29	12,2 (7–20)	2.18	5.2 (3–9)
9	26	11.6 (8–17)	1.23	3.5 (2–5)
10	24	11,4 (7–18)	2.55	2.8 (2-4)
11	32	20.8 (16–25)	14.5	7.4 (5–9)

Les ordinations ne mettent pas en évidence d'évolution nette au cours du temps mais plutôt un patron stable (Figure 79) avec à gauche du nuage de points une dominance d'hélrophytes, et à droite d'hydrophytes. L'importance relative des espèces dans les communautés varie selon les périodes envisagées. Par exemple la jussie *Ludwigia peploides* a plus ou moins de poids dans l'ordination selon les périodes (il augmente en 2021).

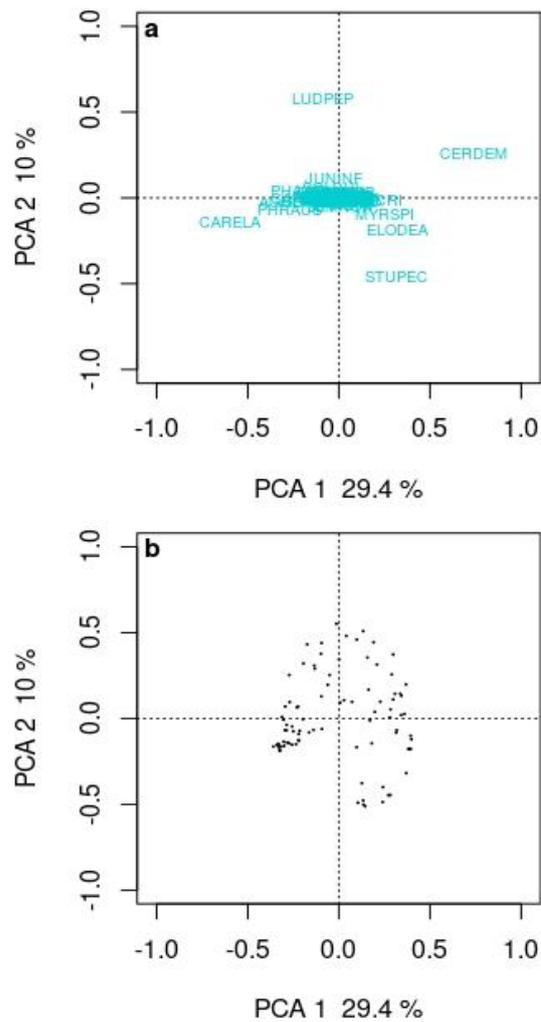


Figure 79. ACP basée sur la végétation aquatique des canaux pour les 11 sites étudiés lors du suivi et pour les années 2014 à 2021. Les espèces a et les zones b sont placées sur le plan des 2 premières composantes. CARELA = *Carex elata*, CERDEM = *Ceratophyllum demersum*, ELODEA = *E. nutalii* + ..., LUDPEP = *Ludwigia peploides* = *jussie*, MYRSPI = *Myriophyllum spicatum*, STUPEC = *Stuckenia pectinata*, PHRAUS = *Phragmites australis*

De très fortes fluctuations de couverts sont observées dans le temps dans toutes les zones, avec des pics et des baisses très nettes de certaines espèces, et ce, sans synchronie entre zones (Figure 80).

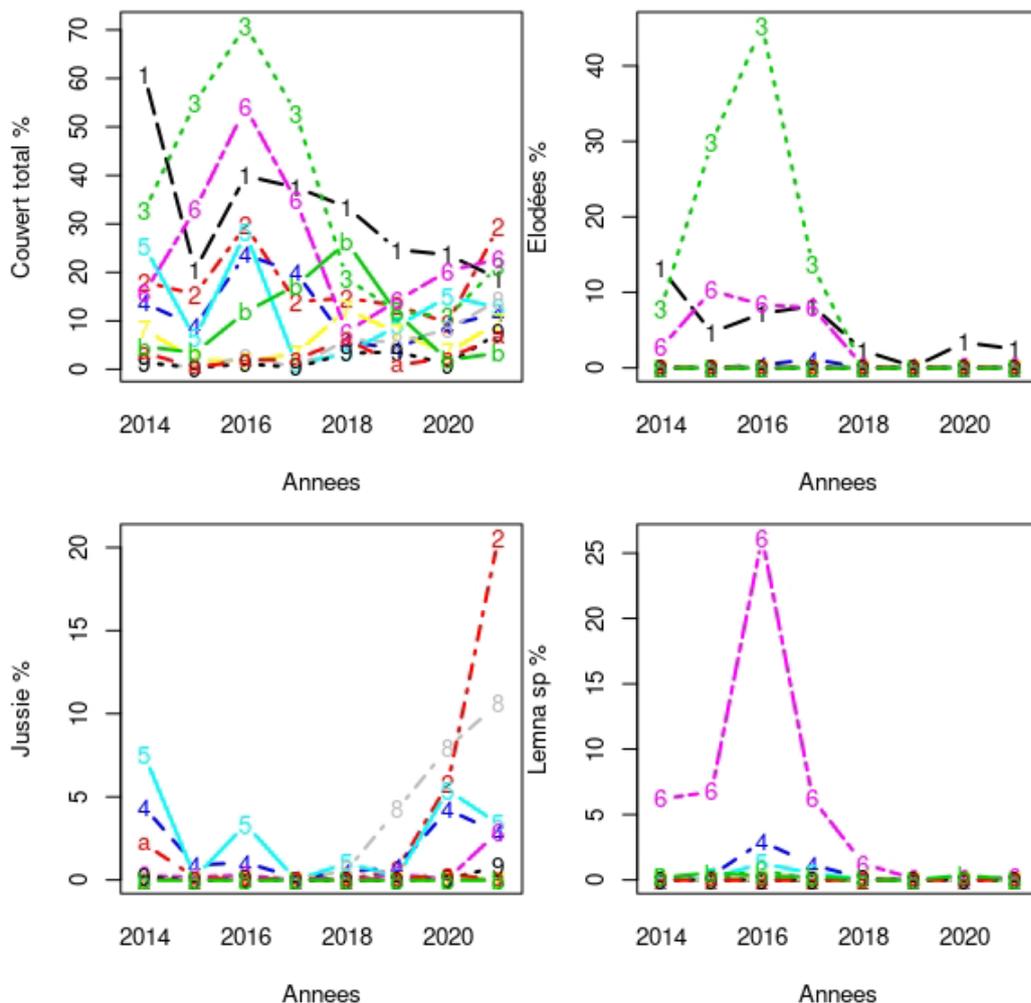


Figure 80. Evolution des couverts de VA au cours des 8 ans de suivi sur l'ensemble des sites, avec le couvert total, les élodées (2 espèces *Elodea nutallii* et *E. canadensis*), la jussie *Ludwigia peploides*, et 3 espèces de *Lemna* (*gibba*, *minuta* et *minor*)

### 10.2.2. Communautés des Odonates

Il existe de fortes différences de composition des communautés entre zones de suivi, sans relations avec les abondances, et avec de fortes variations au cours du temps (Figure 81 et Tableau 27, détails dans le rapport dédié). Une analyse en composante principale sur les relevés d'odonates a mis en évidence quelques contrastes de composition spécifiques entre certaines zones (

Figure 82). Ainsi les zones de Longeville et Champagné et dans une moindre mesure celle de Luçon (1,3 et 2) se distinguent nettement des zones de La Ronde, du Mazeau et de Saint-Hilaire-la-Palud (10, 8 et 9). Les zones du secteur ouest du Marais sont caractérisées par des abondances extrêmement élevées d'Agrion élégant et de Naïade au corps vert. Les zones de Nalliers, Sainte-Christine, du Poiré et de Chaillé (4, 7, 6 et 5) présentent des compositions spécifiques intermédiaires entre ces deux pôles. La zone de Nuailly (11) se distingue très nettement des autres sur le second axe de l'analyse, et est caractérisée par des abondances plus importantes de *Sympétrum* rouge sang et des abondances plus faibles d'Agrion orangé.

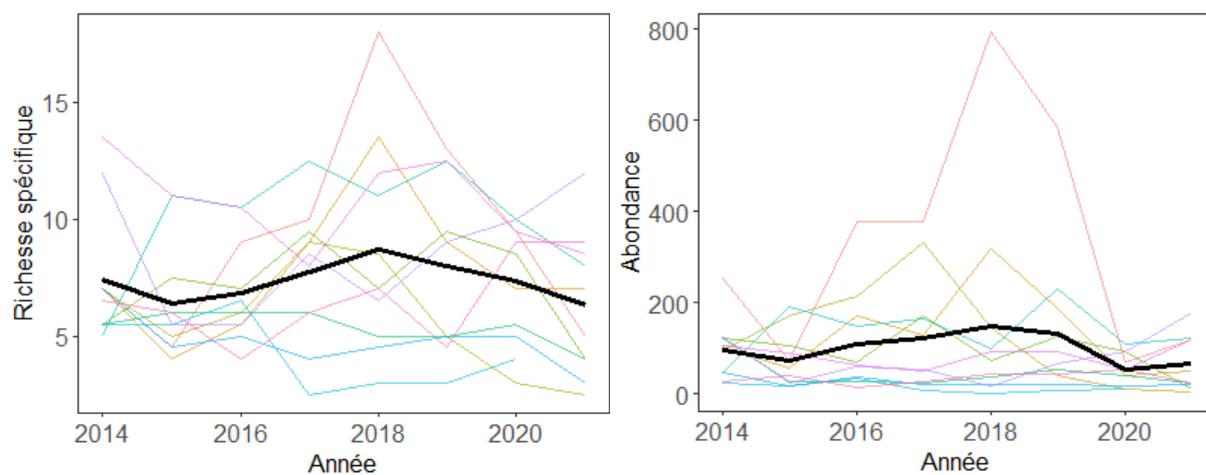


Figure 81. Evolution du nombre d'espèces et de l'abondance des odonates sur 8 ans. Les lignes colorées représentent la tendance pour les 11 zones de 2014 à 2021, la ligne noire épaisse représente la tendance moyenne sur toutes les zones

Tableau 27. Richesses spécifiques et indices de diversité des odonates adultes sur les années 2014-2018 pour les 11 zones. Les zones les plus riches sont en gras et les plus pauvres en italique.

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

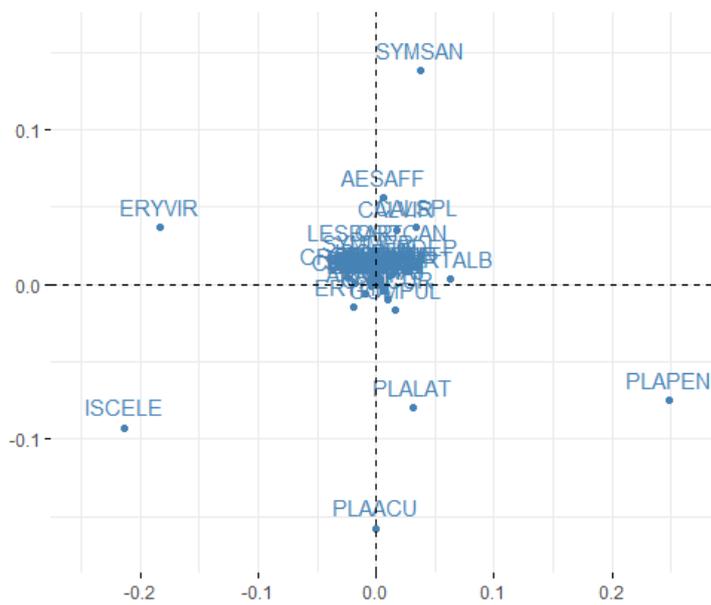
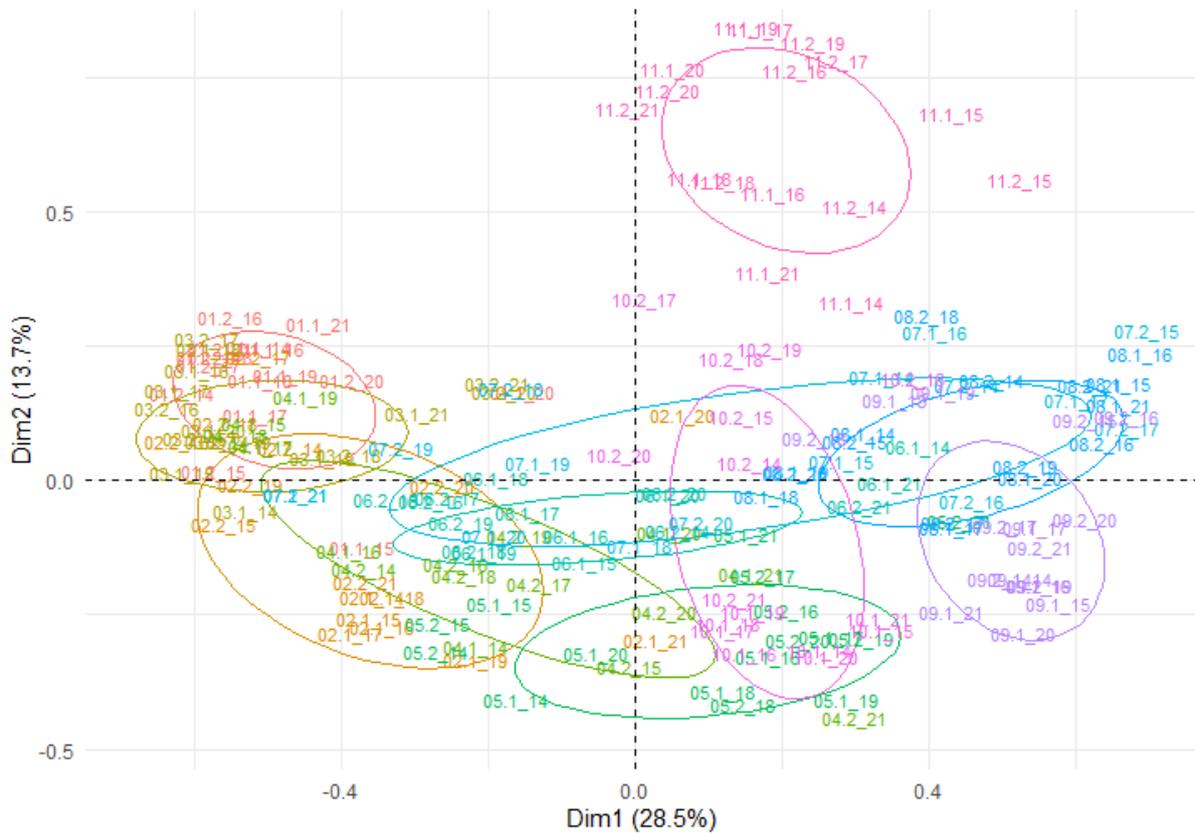


Figure 82. Analyse en composantes principales sur les observations d'odonates de 2014 à 2021 avec en haut la distribution des relevés et en bas la distribution des espèces. Le code des relevés est formé par – le n° de la zone (1 à 11), le n° du transect (1 ou 2), et à l'année (14 à 21).

### 10.2.3. Végétation prairiale

La richesse de la végétation prairiale varie, en valeur moyenne annuelle, entre 38 et 87 espèces (Tableau 28). En richesse spécifique cumulée sur les 8 ans de l'étude, elle atteint 160 espèces pour la zone 1 (Longeville), proche des richesses des zones 2 (Luçon) et 3 (Champagné). Les prairies les plus pauvres sont observées dans les zones 8 (Le Mazeau) et 11 (Nuillé).

Les richesses spécifiques ont varié au cours des années mais sans tendance globale directionnelle ni vraiment notable (Figure 83).

*Tableau 28. Richesses de la végétation prairiale en moyenne annuelle sur 5 ans et en cumul sur la même période 2014-2018*

Zone	Richesse moyenne	ES	Richesse cumulée
<b>1</b>	<b>85</b>	<b>5.4</b>	<b>160</b>
2	87	4.6	153
<b>3</b>	<b>75</b>	<b>6.9</b>	<b>157</b>
<b>4</b>	<b>57</b>	<b>2.9</b>	<b>103</b>
5	76	2.8	128
<b>6</b>	<b>65</b>	<b>1.7</b>	<b>118</b>
<b>7</b>	<b>63</b>	<b>3.1</b>	<b>123</b>
8	38	2.1	73
9	82	5.2	156
10	53	4.7	92
11	46	2.0	79

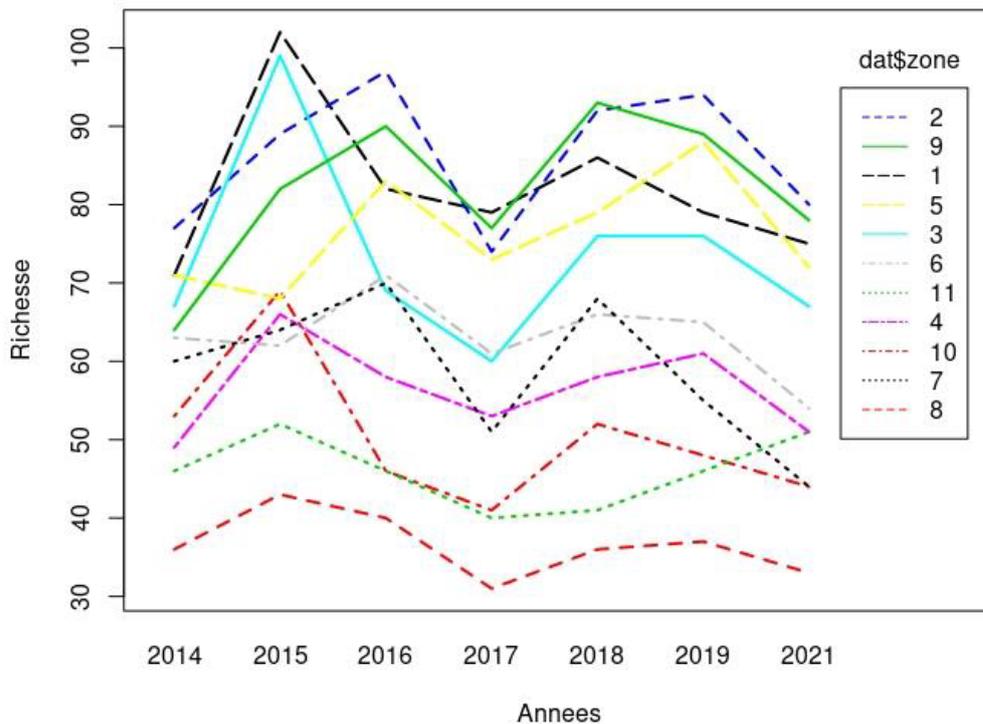


Figure 83. Evolution de la richesse spécifique annuelle par zone au cours du temps (sans 2020 dont seulement une partie des sites a été échantillonné. Légende ordonnée suivant la valeur de 2021.

Le patron global de distribution des communautés décrit par les ordinations est stable au cours du temps depuis les premières années (Figure 84). La partie du nuage en bas à gauche correspond aux prairies sur tourbe de la Venise verte (zones 7 à 10) et aux communaux du Poiré (6) et de Nuaillé (11). La partie en haut à droite du nuage correspond à l'ouest du Marais, prairies sur bri (zones 1 à 5). Dans chaque cas, vers le haut du plan 1/2 de l'ordination, se trouvent les relevés les plus hygrophiles, vers le bas du plan 1/2 les plus mésophiles. Dans la partie droite vers le centre du nuage, les relevés subhalophiles caractérisés par des espèces tolérantes au sel. Les espèces positionnées sur le plan permettent d'interpréter les gradients (ex. en haut *Oenanthe fistulosa* et *Glyceria fluitans*, à droite des tolérantes au sel comme *Juncus gerardi* ou *Alopecurus bulbosus*, en bas des espèces mésophiles ex. *Poa trivialis* ou *Lolium perene*).

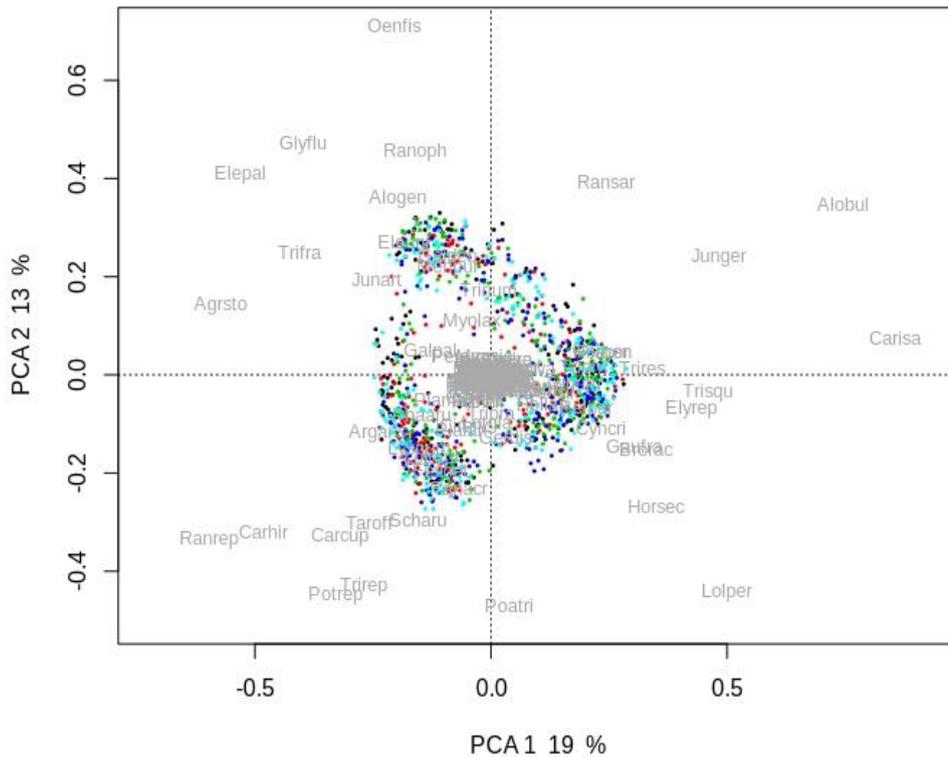


Figure 84. Positionnement des relevés sur le plan 1 x 2 d'une analyse en composantes principales des communautés végétales prairiales des 11 zones entre 2014 et 2018.

Le caractère hygrophile moyen de la végétation des prairies peut être mesuré par la moyenne pondérée des indices F de Ellenberg. Il varie entre années pour la plupart des zones, sans tendance nette (Figure 85). Seules les zones 6 et 7 semblent présenter une baisse régulière de l'indice, indiquant une tendance à une évolution vers des communautés moins hygrophiles.

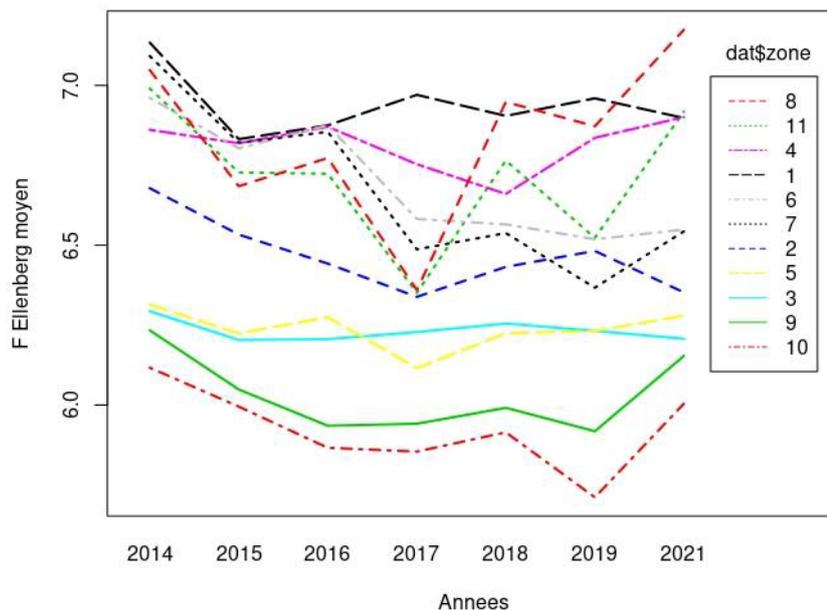


Figure 85. Evolution des indices de Ellenberg moyens pondérés par les fréquences des espèces par zone au cours du temps (sans 2020 dont seulement une partie des sites a été échantillonné). Légende ordonnée suivant la valeur de 2021.

### 10.3. Les contrastes de biodiversité avant-après contrat de marais

Pour chaque site, nous rappellerons d'abord l'effet des mesures de gestion sur le régime hydrique (RH), puis, après une description de l'état moyen des communautés sur une première période 2014-2018, nous détaillerons d'éventuels changements temporels sur toute la période 2014-2021 qui apparaissent synchrones avec le changement de gestion de l'eau. La végétation aquatique ne sera pas considérée sur les zones 4 et 6 (Nalliers et Le Poiré), puisque les contrats de marais de ces sites ne concernent que les prairies (Tableau 29).

Tableau 29. Dates de mise en place et caractéristiques principales des contrats de marais

Zone	Date	Type de changements de régime hydrique et date(s)
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
7- Sainte-Christine	2016	Dès 2016, arrêt de réalimentation estivale
4- Communal de Nalliers	2014	Mise en fonction progressive de batardeaux : retenues d'eau dans les baisses des prairies
6- Communal du Poiré	2014	Mise en fonction progressive de batardeaux : retenues d'eau dans les baisses des prairies

#### 10.3.1. Zone 1 : Longeville

##### 10.3.1.1. Modifications du régime hydrique

Le contrat de marais de Longeville a été signé en 2017 mais des changements de régime hydrique sont observés dans cette zone avant cette date (Tableau 29). La Figure 68 de la section 9.5.1 met clairement en évidence une augmentation de l'inondation des prairies, nette en 2013 pour l'hiver, et plus graduelles entre 2010 et 2018 environ pour les autres saisons.

##### 10.3.1.2. États de la biodiversité dans la zone 1 Longeville.

**Végétation des canaux.** La richesse varie entre de 26 à 45 espèces par site, et par année. La zone 1 est la zone la plus riche en espèces hydrophytes (18 espèces par an) avec la zone 4 (18 esp) et la zone 6 (17 esp). Longeville est en particulier la seule zone où l'on trouve encore des charophytes (ce groupe est noté parfois ailleurs, avec quelques observations, mais n'a été trouvé 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, en moyenne interannuelle, élevé (proche de 40%) et les 4 espèces dominantes *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Elodea sp.* et *Stuckenia pectinata* y ont des couverts importants (voir Figure 80).

**Odonates.** Longeville est une des zones les plus riches en odonates dans toute la série de données du suivi depuis 2014 (avec les zones 6, 9 et 10 avec une variation d'ordre selon l'indice regardé, voir Tableau 27). 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 de l'ensemble 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 cette zone 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'une des zones les plus riches en espèces végétales prairiales, pour tous les indices de biodiversité calculés. La zone 1 compte une large gamme de communautés distribuées dans la partie droite du nuage de l'ACP (Figure 87) correspondant à une gamme assez large du mésophile à l'hygrophile, et correspondant à une gamme d'altitudes assez large, mais qui est retrouvé dans la plupart de l'ouest du marais.

### 10.3.1.3. Dynamique de la biodiversité : effets observés après mise en place du contrat de marais

**Végétation des canaux.** Elle est globalement stable en composition et richesse spécifique, avec des fluctuations interannuelles (Figure 86). 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 disparues les 3 dernières années (2019-2021). Le couvert total a baissé après 2014, réaugmente en 2016, puis baisse de façon lente mais régulière chaque année entre 2016 et 2021. Le couvert total en 2021 est la moitié de celui de 2016. Les communautés restent dominées par *Ceratophyllum demersum* > *Stuckenia pectinata* > 2 élodées > *Myriophyllum spicatum*. Seule une augmentation de *Stuckenia* s'effectue en 2017 au détriment du cératophylle (voir la Figure 80). Hormis celui du cératophylle, les couverts ont régulièrement diminué depuis 2016.

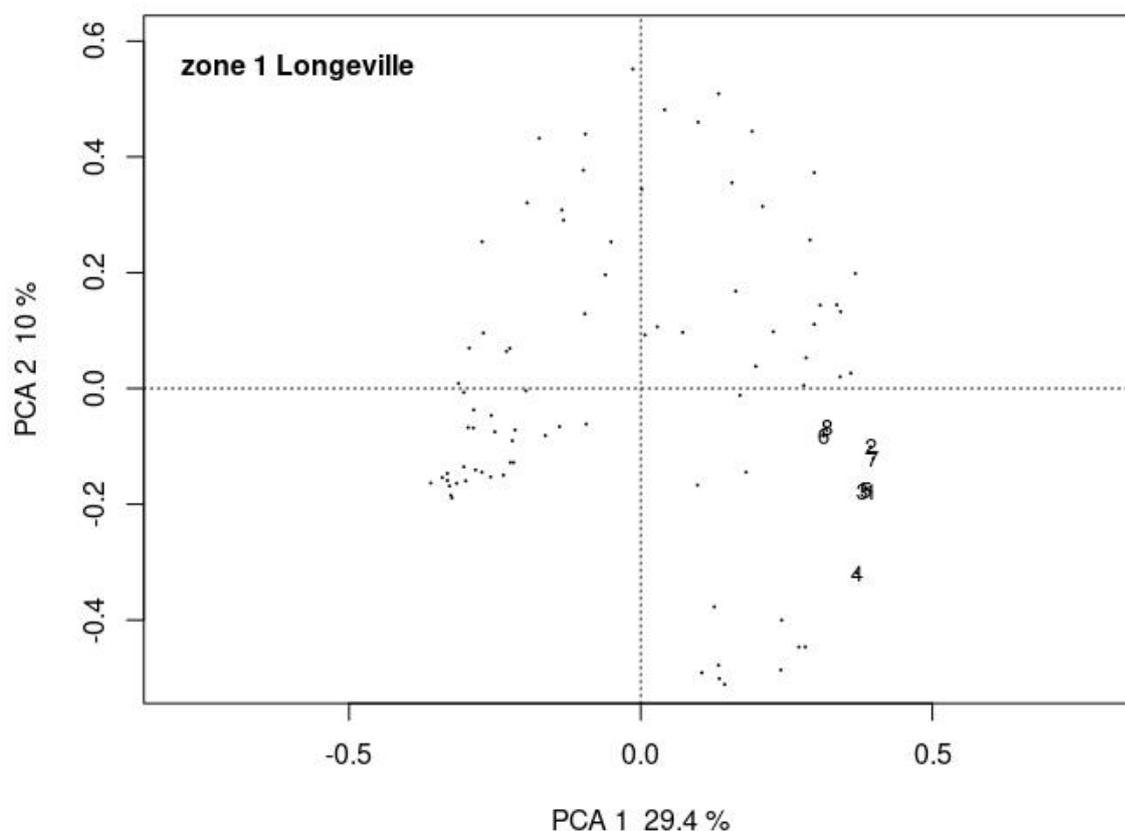


Figure 86. Positionnement des communautés de végétation aquatique de la zone 1 par rapport à tous les sites suivis pendant 8 ans. « 1 » est l'année 2014 et « 8 » 2021.

**Odonates.** La richesse en espèces varie énormément entre années (entre 8 et 22), mais sans lien clair avec le contrat de marais. En ce qui concerne les effectifs, ils augmentent fortement en 2018-2019 par rapport aux années précédentes, puis baissent nettement en 2020 et 2021, revenant aux effectifs de l'année la plus basse 2015 (Tableau 30). Cette baisse s'accompagne d'une baisse de la diversité 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 observée rarement mais régulièrement sur le marais. La baisse d'effectifs est valable pour 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.

Tableau 30. Changements des abondances d'odonates observées au moins deux fois au cours du temps sur la somme des 2 stations de la zone 1 (Longeville).

	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 barbarus</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	
Total	508	149	754	760	1588	1172	141	239
Richesse	8	5	13	13	22	16	11	6

**Végétation prairiale.** La distribution des communautés sur l'ensemble du gradient hydro-mésophile ne semble pas changer au cours du temps (Figure 87). L'ensemble du gradient de mésophile à hygrophile est observé jusqu'à 2021. La richesse spécifique est stable, après un pic en 2015.

Les valeurs de F moyennes approchant le caractère hygrophile sont toujours parmi les plus élevées des 11 sites (Figure 85).

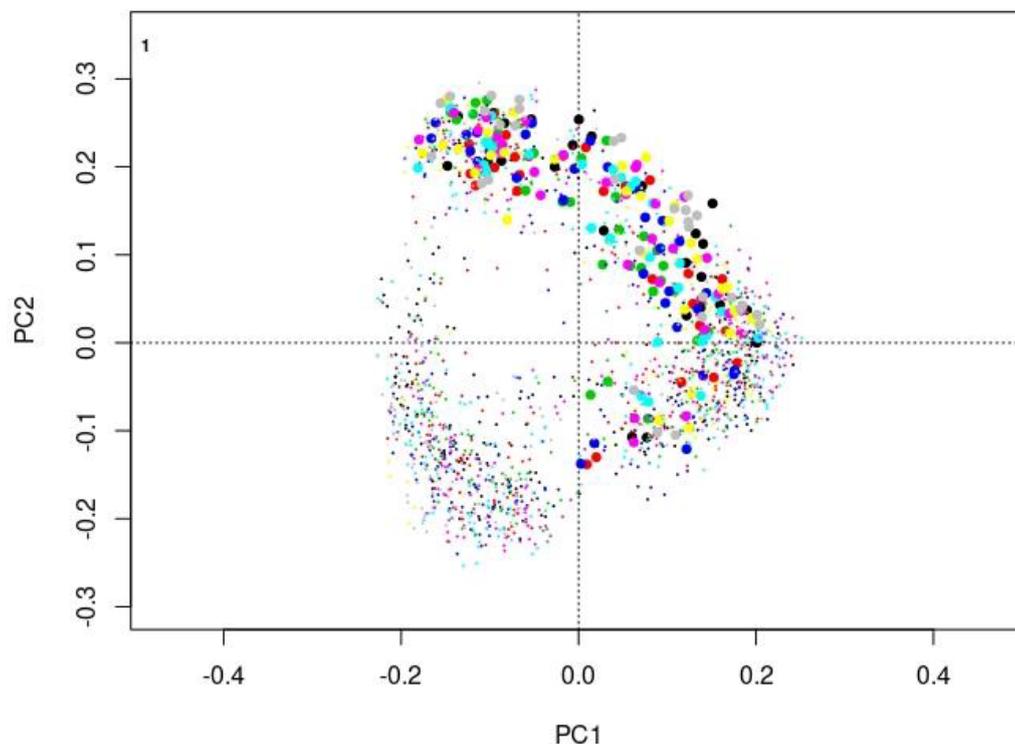


Figure 87. Positionnement des communautés végétales en prairies de la zone 1 (Longeville) au cours du temps sur le plan 1x2 de l'ordination. Couleurs noir, rouge, vert, bleu, cyan, turquoise, jaune, gris pour 2014 à 2021

### 10.3.2. Zone 3 : Champagné

#### 10.3.2.1. Modifications du régime hydrique

Le contrat de marais a été mis en place en 2014 (Tableau 29). La gestion de l'eau dans cette zone vise à fixer des limites saisonnières minimales et maximales des niveaux d'eau dans le canal. Le CMA a permis de conserver des niveaux d'eau un peu moins bas qu'auparavant en hiver (sauf année extrême comme 2017) mais la comparaison entre avant et après contrat pour le printemps et l'été montre peu de différence en moyenne (Figure 71 dans la section 9.5.2). L'absence de données piézométriques dans les prairies avant 2014 ne permet pas de comparer le régime hydrique avant/après le contrat de marais dans les prairies. Les données acquises depuis montrent une inondation limitée des points bas (Figure 88).



Figure 88. Hauteur d'eau par rapport aux points bas, au printemps, sur la zone 3 (Champagné)

### 10.3.2.2. États de la biodiversité

**Végétation des canaux.** Le couvert moyen par la végétation dans les canaux est le plus important à Champagné par rapport aux 11 sites étudiés (Tableau 26). La zone de Champagné présente une richesse faible à moyenne en richesse cumulée sur les années, et moyenne en richesse moyenne annuelle. On notera que la végétation des canaux est peu diversifiée (indices de Simpson les plus bas), la végétation étant fortement dominée par *Elodea* et *Stuckenia pectinata*, les deux espèces les plus compétitives du cortège (Tableau 26).

**Odonates.** Zone moyenne en richesse et seconde en abondance, elle est très fortement dominée 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 (voir ACP en Figure 82, ellipses à gauche au-dessus de l'axe).

**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 (Figure 90). L'inondation des zones basses y est une des plus longues.

### 10.3.2.3. Dynamique de la biodiversité observée après mise en place du contrat de marais (2014)

**Végétation des canaux.** Elle est stable jusqu'en 2017 puis la disparition brutale de l'élodée en 2018 s'accompagne d'une baisse de richesse peut être associée à une forte entrée d'eau de mer en été 2017. Déjà très rares en 2018 et 2019, les hydrophytes flottantes ont totalement disparues en 2020 et 2021. Par contre les couverts de *Stuckenia* restent globalement stables malgré des variations interannuelles non directionnelles. Il en est de même du couvert de myriophylle et de *Potamogeton crispus*. En fin de période de suivi, la communauté est dominée par *Stuckenia* > *Myriophyllum*. Ces changements modifient un peu le positionnement des communautés qui se positionnent plus bas sur l'axe 2 de l'ordination, axe qui est largement déterminé par *Stuckenia* (Figure 89).

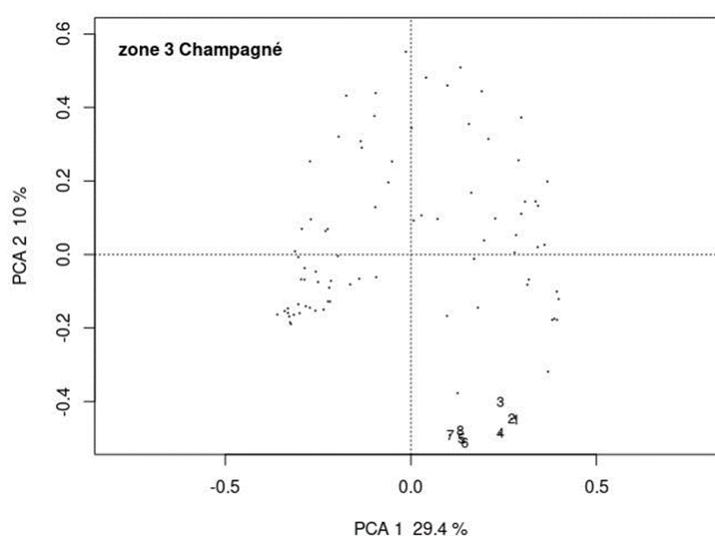


Figure 89. Positionnement des communautés de végétation aquatique de la zone 3 par rapport à tous les sites suivis pendant 8 ans. « 1 » est l'année 2014 et « 8 » 2021.

**Odonates.** Les nombres d'observations ont augmenté régulièrement jusqu'à 2017 puis ont chuté à partir de 2018 en abondance (en 2021 effectif total presque 100 fois inférieur au pic de 2017) et en richesse (Tableau 31). La richesse spécifique en odonates a également augmenté entre 2014 et 2017, puis a diminué nettement, de façon assez synchrone à la tendance équivalente observée à Longeville.

Tableau 31. Changements des abondances d'odonates observés au moins deux fois au cours du temps sur les 2 stations de la zone 3 de Champagné.

	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>Erythromma lindenii</i>	3	3	24		4			
<i>Erythromma 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 distribution des relevés de végétation de la zone 3 reste assez stable d'une année à l'autre et après la mise en place du contrat de marais (Figure 90). On n'y observe pas de glissement du nuage de points au cours du temps, la gamme de situations couverte reste la même, ainsi que les positions des points les plus hygrophiles (en haut du nuage de points).

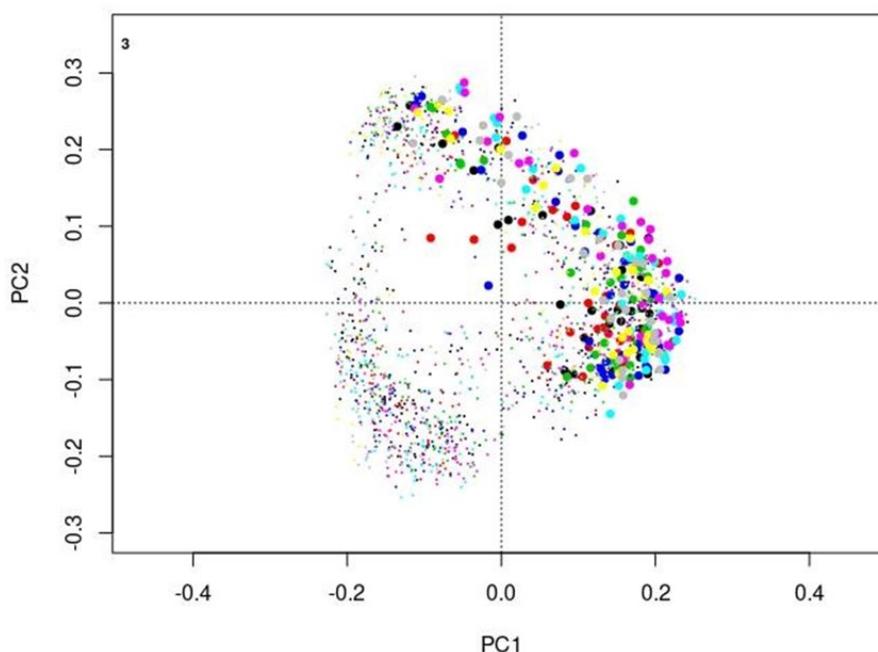


Figure 90. Positionnement des communautés de la zone 3 de Champagné sur le plan 1x2 de l'ordination. Couleurs noir, rouge, vert, bleu, cyan, turquoise, jaune, gris pour 2014 à 2021.

Les stations pour lesquelles le changement attendu est le plus net sont les stations 3 à 8, qui sont les plus basses en altitude. Les stations 1, 2, 9 et 10 devraient être moins affectées par les changements de gestion de l'eau dans le canal. Seules les 25 espèces prairiales les plus abondantes ont été considérées pour analyser les contrastes avant/après mise en place du contrat de marais (Tableau 32).

Parmi les espèces les plus hygrophiles, d'indice Ellenberg F le plus élevé, *Eleocharis palustris* et *Oenanthe fistulosa* présentent une plus grande abondance sur les stations basses 3 à 8 que sur les autres stations de suivi de ce site, ce qui confirme leur plus longue inondabilité. En revanche, ces deux espèces hygrophiles ne montrent pas de tendance nette à l'augmentation de leur fréquence depuis la mise en place du contrat de marais.

Les espèces hygrophiles sont un peu plus fréquentes dans les stations 'basses' tandis qu'il n'y a pas de changement notable entre années qui pourrait, actuellement, être considérée comme une réponse de la végétation à un changement de régime hydrique. Dans le même sens, les indicateurs du caractère hygrophile des communautés locales (indice F) ne change que faiblement après 2014 en valeur moyennes, mais sa variance s'est en revanche nettement réduite après 2014 (Figure 91).

Tableau 32. Occurrences annuelles moyennes (sur 20 quadrats) entre 2014 (14) et 2021 (21) pour les espèces végétales de prairies les plus communes de la zone 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.

	Indice F	Stations hautes (1, 2, 9, 10)								Stations basses (3-8)							
		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

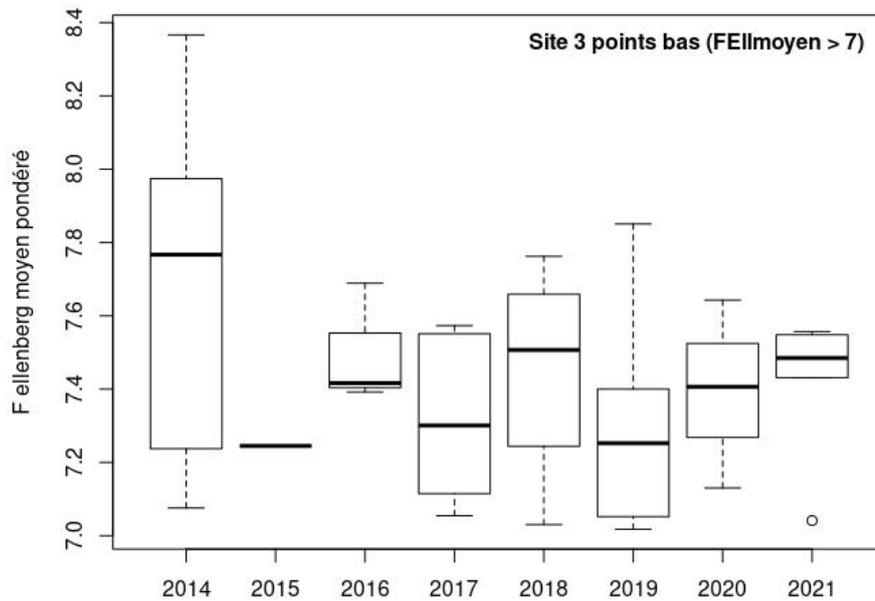


Figure 91. Evolution au cours du temps du caractère hygrophile de la végétation des points bas de la zone 3 de Champagne ( $F_{moyen} > 7$ , 1 à 6 communautés par an).

### 10.3.3. Zone 7 : Sainte-Christine

#### 10.3.3.1. Modifications du régime hydrique

Le contrat de marais mis en place à partir de 2016 pour le site de Sainte-Christine consiste pour l'essentiel en l'arrêt des réalimentations en eau des canaux sur la période estivale, via de l'eau provenant de la Sèvre (Tableau 29). Le régime hydrique s'est immédiatement modifié dans ce sens (Figure 72 de la section 9.5.3). L'arrêt de l'alimentation estivale se traduit au moins en partie par des changements de régime hydrique dans les prairies avec une baisse du stress anoxique (en conditions de sol saturé) et au contraire une augmentation des durées de sécheresse à partir de 2017 (Figure 92).

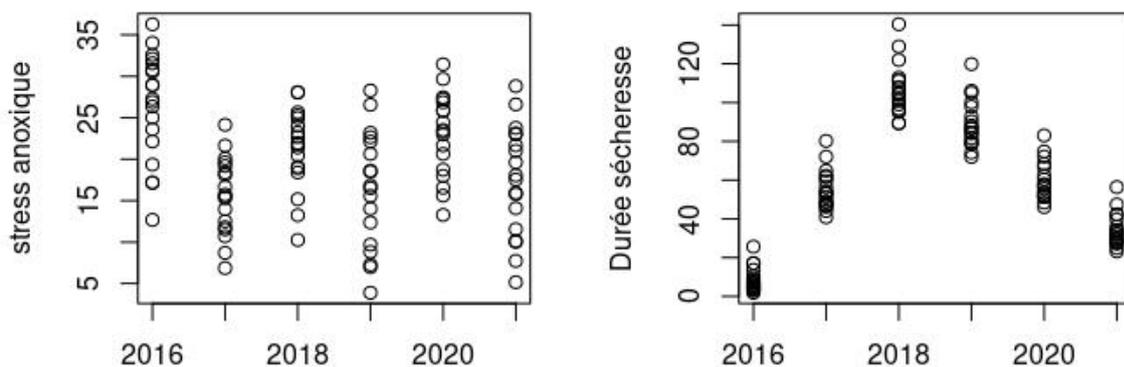


Figure 92. Evolution du régime hydrique pour tous les relevés des prairies de la zone 7. Le stress anoxique baisse après 2017, et la sécheresse augmente.

### 10.3.3.2. États de la biodiversité 2014-2016 (avant contrat de marais)

Les états moyens initiaux observés portent sur la période 2014-2016, avant le changement radical de régime hydrique dès l'été 2017.

**Végétation des canaux.** Entre 2014 et 2016, la végétation des canaux est plutôt riche en espèces, 3ème rang pour la richesse cumulée, 5ème en richesse moyenne annuelle. Par contre, le couvert en végétation est très faible comme dans toutes les autres zones suivies de la Venise verte. Une hydrophyte flottante, *Callitriche obtusangula*, et deux lentilles d'eau, sont régulièrement présentes. Le couvert est dominé par des héliophytes surtout deux *Carex*, *C. elata* et *C. riparia*, ainsi que le phragmite.

**Odonates.** Il s'agit de la zone la plus pauvre en odonates, tant en richesse spécifique qu'en effectifs. Les deux espèces qui dominent sont *I. elegans* et *Platycnemis pennipes* (Tableau 33).

**Végétation prairiale.** La richesse spécifique est moyenne par rapport aux autres zones, et stable. Les espèces dominantes ont des niveaux d'occurrences stables *Agrostis stolonifera* > *Carex hirta* > *C. cuprina* > *Poa trivialis* > *Eleocharis palustris* pour les premières années. L'ordination montre des communautés 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 vers l'hygrophile (Figure 93).

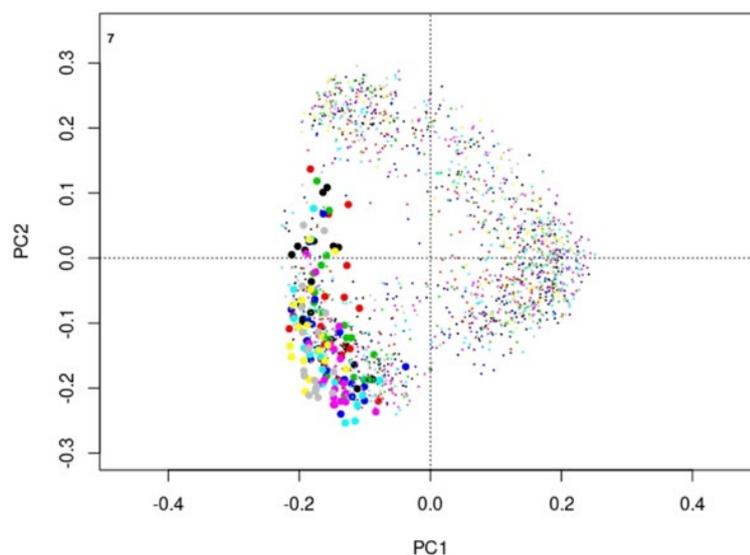


Figure 93. Positionnement des communautés de la zone 7 de Ste Christine au cours du temps sur le plan 1x2 de l'ordination. Couleurs noir, rouge, vert, bleu, cyan, turquoise, jaune, gris pour 2014 à 2021.

### 10.3.3.3. Dynamique de la biodiversité après contrat de marais : effets observés

**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 plantes 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'héliophytes *Carex elata* > *Phragmites australis*. Le changement est peu décelable sur les ordinations en raison du très faible couvert des hydrophytes avant 2016 (Figure 94). 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%).

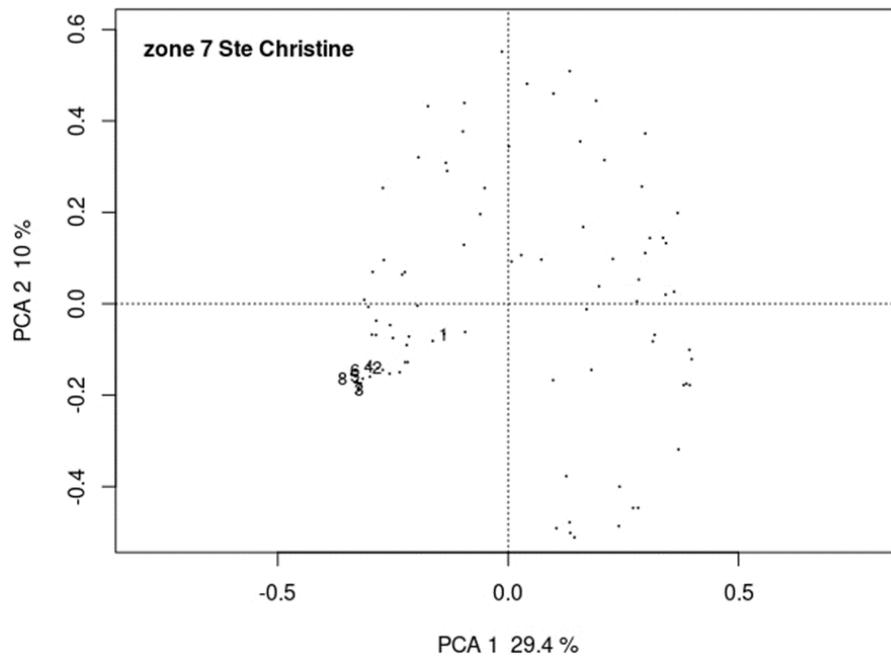


Figure 94. Positionnement des communautés de végétation aquatique de la zone 7 par rapport à tous les sites suivis pendant 8 ans. « 1 » est l'année 2014 et « 8 » 2021.

**Odonates.** Une grande ellipse sur la Figure 82 indique une grande variabilité de composition spécifique entre les différentes années d'échantillonnage : les espèces observées sur la zone 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 33), ce qui entraîne le glissement des communautés vers la gauche sur le plan de l'ordination (Figure 82). Ce changement est synchrone avec la modification du régime hydrique.

Tableau 33. Évolution des effectifs d'odonates sur les 2 stations de la zone de Ste 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				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.** Les communautés les plus hygrophiles sont observées lors des 4 premières années (4 relevés). En 2020 et 2021, les relevés les plus hygrophiles sont plus bas sur le nuage de points (Figure 93) 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, ainsi qu'une diminution du nombre de communautés de F Ellenberg moyen supérieur à 7, c'est-à-dire vraiment hygrophiles (Figure 95).

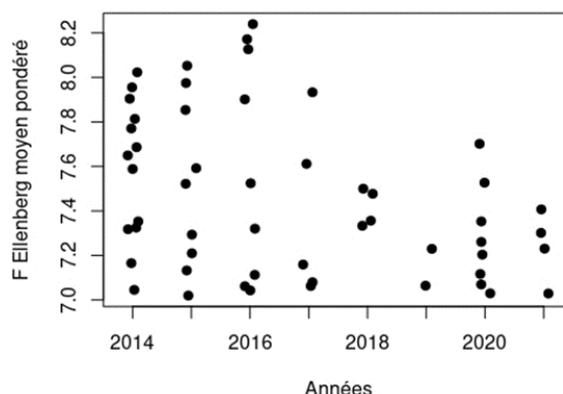


Figure 95. Evolution du caractère hygrophile de la végétation des points bas de la zone 7 Sainte-Christine (F moyen > 7). Chaque point est une communauté homogène.

#### 10.3.4. Zone 4 : Nalliers

##### 10.3.4.1. Modifications du régime hydrique

Le contrat de marais dans ce site vise à augmenter localement la durée d'inondation. Ce changement de régime hydrique est obtenu par la mise en place de batardeaux sur les exutoires qui maintiennent l'eau sur la prairie jusqu'à une cote fixe. Mis en place sur 4 baisses différentes en 2014 en raison des déconnexions entre baisses, ils sont pleinement efficaces à partir de 2016 (Figure 73 de la section 9.5.4).

##### 10.3.4.2. États de la biodiversité.

**Odonates.** Dans la zone 4, les ouvrages de retenue d'eau sont proches des deux stations odonates. La zone présente une richesse faible à moyenne pour les odonates (faible pour chaque station, moyenne en cumulant avec 19 espèces au total, Tableau 27). L'effectif total est fluctuant et stable, sans tendance au cours du temps. *I. elegans* est l'espèce dominante, plusieurs espèces de *Platycnemis* y sont aussi relativement abondantes.

**Végétation prairiale.** C'est une zone de richesse moyenne à faible. Les relevés se séparent nettement en 2 groupes, les uns hygrophiles et les autres plutôt mésophiles (Figure 96) sans relevés intermédiaires de type méso-hygrophile.

##### 10.3.4.3. Dynamique de la biodiversité après la mise en place du contrat de marais: effets observés

**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 34).

Tableau 34. Évolution des effectifs d'odonates de la zone 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 situés plus hauts (mésophiles) (bas du nuage, Figure 96) ou des relevés bas, plus hygrophiles (le haut du nuage, Figure 96).

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 1 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 baisses équipées de batardeaux des baisses non équipées.

Dans des prairies avec des baisses largement déconnectées du réseau de canaux, l'inondation est sans doute conditionnée en premier lieu par la pluviosité, et secondairement par les ouvrages. Si la pluviosité a été très limitante pour l'inondation des baisses de ce site, les ouvrages mis en place n'ont peut-être pas pu présenter l'effet escompté ne permettant qu'un léger allongement des durées d'inondation.

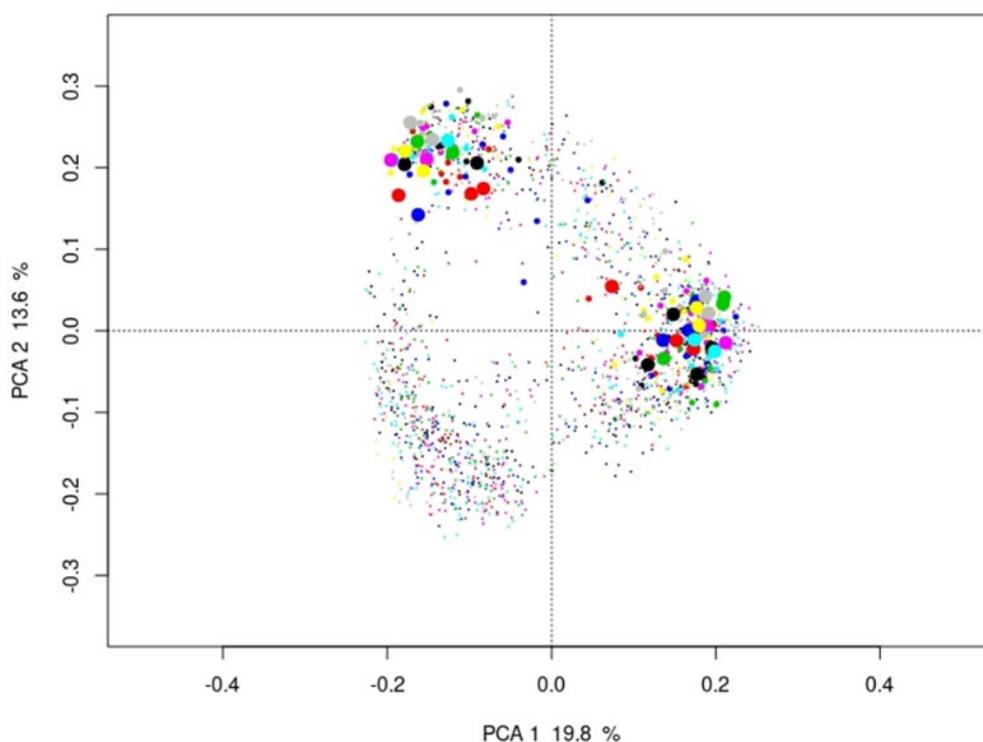


Figure 96. Distribution des groupements de la zone 4 de Nalliers sur le plan des composantes 1 et 2 d'une ACP globale des 8 années de données. Les couleurs indiquent les années (noir, rouge, vert, bleu, turquoise, rose, jaune et gris pour 2014 à 2021). Les points les plus fins sont les 11 sites. Les 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.

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.

### 10.3.5. Zone 6 : Le Poiré

#### 10.3.5.1. Modifications du régime hydrique

De même que dans la zone précédente, l'augmentation locale de l'inondation est obtenue par des batardeaux mis en place sur 3 baisses différentes et mis en fonction entre 2014 et 2016. Seules les stations de végétation prairiale 7, 9 et 10 sont dans des baisses équipées de batardeaux et pourrait bénéficier de durées d'inondation plus longues. Il s'agit néanmoins d'une zone à topographie complexe avec des batardeaux peu étanches (forte conductivité hydraulique des sols). Des observations de terrain (mesures fines du plan d'eau à une date donnée au GPS différentiel) suggèrent une importante connectivité entre stations.

#### 10.3.5.2. États de la biodiversité avant le contrat de marais.

**Odonates.** La richesse en moyenne, assez élevée en moyenne annuelle (Tableau 27) avec des effectifs relativement élevés également.

**Végétation prairiale.** De même que pour la zone précédente, les relevés sont bien séparés en 2 ensembles correspondant aux points hauts et bas des baisses, cette fois avec un peu plus de relevés intermédiaires sur les pentes.

### 10.3.5.3. Dynamique de la biodiversité mise en place des ouvrages: effets observés

**Odonates.** Aucune des 2 stations n'est proche d'ouvrages de retenue d'eau et aucune tendance de changement n'est observée.

**Végétation prairiale.** Les stations de végétation prairiale les plus proches des ouvrages sont les 7, 9 et 10 (Figure 97). L'observation détaillée de l'ordination ne montre aucune tendance de changement.

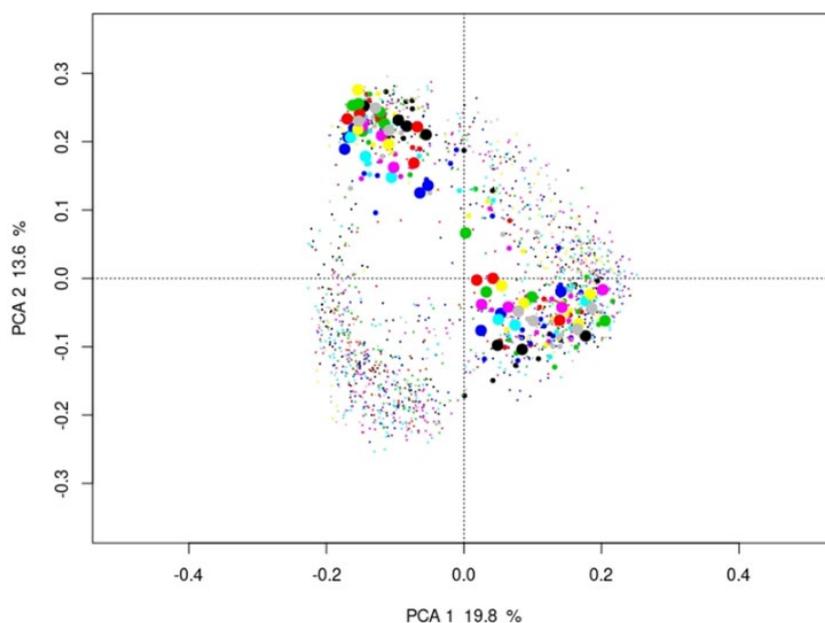


Figure 97. Distribution des groupements de la zone 4 de Nalliers sur le plan des composantes 1 et 2 d'une ACP globale des 8 années de données. Les couleurs indiquent les années (noir, rouge, vert, bleu, turquoise, rose, jaune et gris pour 2014 à 2021). Les points les plus fins sont les 11 sites. Les 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 la zone précédente, aucune différence n'est mise en évidence entre les baisses équipées de batardeaux et la baisse non équipées.

### 10.4. Prairies bénéficiant de contrats de marais depuis 2020 ou après. Diagnostic de l'état initial

De nouveaux contrats de marais ont été mis en place en 2020-2021 dans des zones de prairies. Des inventaires floristiques ont été réalisés alors avec un protocole similaire à celui utilisé dans les suivis à long terme des 11 zones. Nous présentons ici une brève analyse de ces données.

Les nouveaux sites sont au nombre de cinq, numérotés de 13 à 17. Il s'agit de prairies inondables et les relevés réalisés en 2020 et 2021 portent seulement sur la végétation prairiale. 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 trouvées dépend beaucoup de l'effort d'échantillonnage. La courbe d'accumulation obtenue sur les données des 11 sites montre que le nombre d'espèces trouvées augmente régulièrement avec le nombre de relevés (Figure 98). Avec les relevés réalisés sur les nouveaux sites (de 3 pour le site 14, à 11 sur le site 15), on est loin d'une stabilisation même partielle de la richesse spécifique. Il est donc impossible de comparer directement les données de diversité (richesse spécifique) entre les données du suivi « biodiversité » et ce suivi. Les

résultats pourront en revanche être comparés entre années pour un même site 'nouveau contrat de marais, nouveau' et entre les 5 sites 'nouveaux contrat de marais'.

A terme, des données de richesse pourraient être élaborées à partir du suivi biodiversité en tenant compte de l'effet d'échantillonnage.

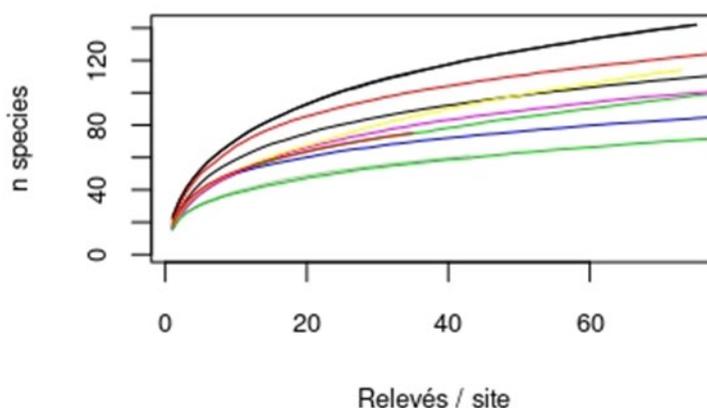


Figure 98. Courbes d'accumulation indiquant, pour chaque site (13 à 17), le nombre d'espèces attendu en fonction du nombre de groupements homogènes inventoriés (chacun avec 20 quadrats).

Les caractérisations des communautés par les ordinations sont par contre comparables entre les différents jeux de données dans la mesure où elles dépendent surtout des espèces dominantes qui elles sont correctement décrites avec moins de points d'échantillonnage.

Figure 99 montre le résultat des comparaisons de composition spécifique entre ces 5 sites 'nouveaux contrats de marais' et les 11 sites de suivi 'biodiversité' depuis 2014:

- le site 13 (Noailles) est particulier avec une majorité de communautés distinctes de celles rencontrées sur les 11 sites. La différence principale est une forte abondance de *Cynodon dactylon* qui n'avait pas été recensée auparavant,
- le site 14 (La Bretonnière) montre une végétation prairiale nettement (et uniquement) hygrophile, avec tous les relevés situés dans la partie en bas à gauche du graphique d'ordination avec une dominante d'espèces hygrophiles.
- les sites 15 (Saint Benoist), 16 (Triaize) et 17 (Saint Michel) présentent une végétation prairiale très proche des relevés recensés dans les 11 sites de suivi « Biodiversité ». Cependant, une partie des relevés hygrophyles (en bas à gauche, surtout sites 14 et 15) se distingue des relevés des 11 sites.

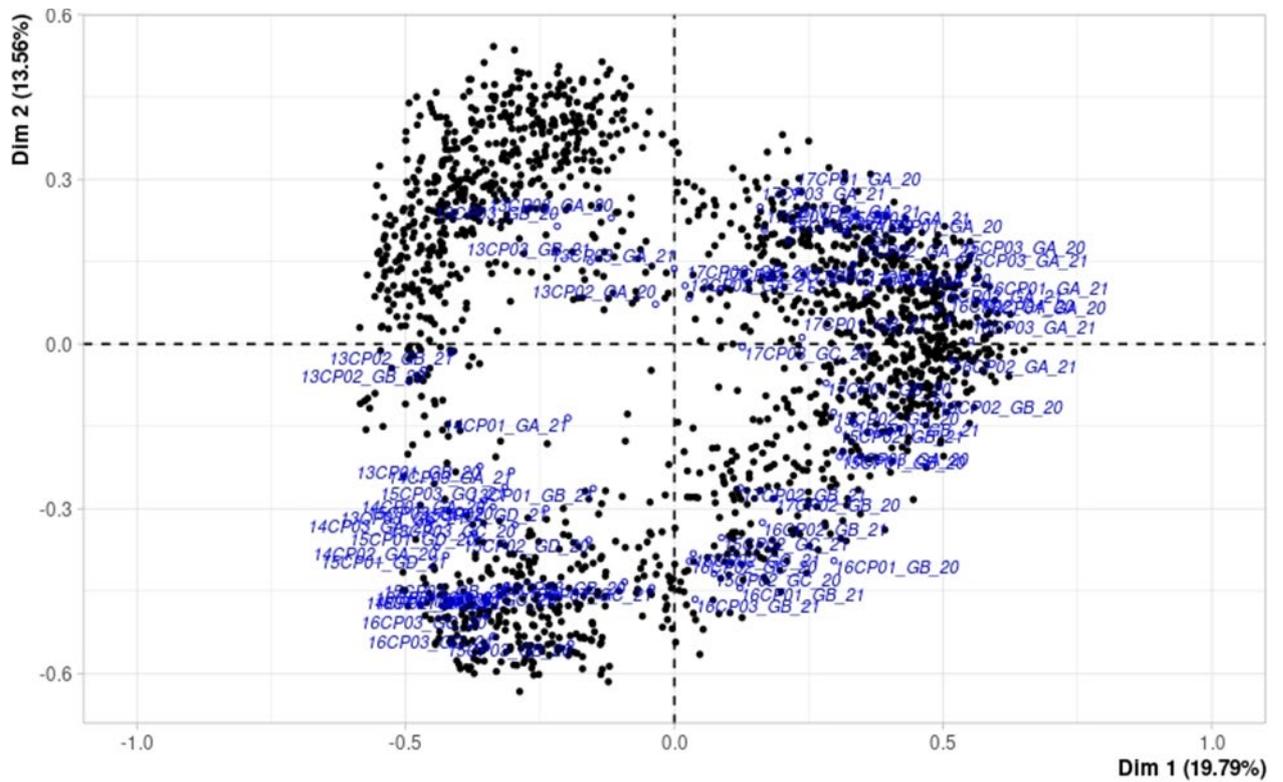


Figure 99. Ordination (analyse en composantes principales) des communautés de 11 sites pendant 8 ans de suivi sur laquelle ont été projetés les relevés des nouveaux contrats de marais numérotés comme suit « siteCPn°transect\_relevé\_année ». On notera l'inversion de la figure par rapport à la Figure 97, qui ne modifie pas l'interprétation.

## 11. Quelles relations entre les conditions du régime hydrique, exprimées sous forme de métriques « gestion de l'eau », et des données de biodiversité : analyses préliminaires

### 11.1. Méthodologie

Nous avons utilisé douze variables de régime hydrique dans ce travail (cf table ci-dessous et chapitre 10). Il s'agit de variables qui ne sont pas trop corrélées entre elles (<0.7) et permettent de décrire quatre composantes de la gestion de l'eau dans les canaux. La classification de chaque variable dans les quatre composantes de la gestion de l'eau (ou leviers de gestion) résulte d'un travail préliminaire et pourra être amenée à changer.

Dans ce travail, nous considérons les poissons, la végétation aquatique et les odonates car ce sont les groupes biologiques pour lesquels il y avait le plus d'attendu en termes de réponse à la gestion de l'eau dans les canaux.

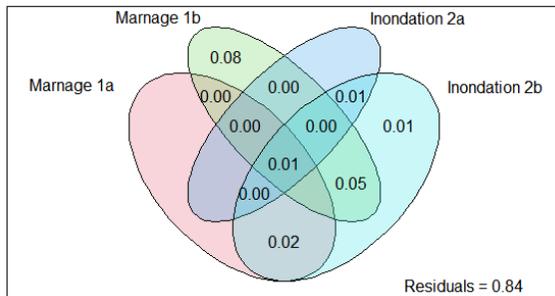
Levier	Principe de gestion	Variables RH 'gestion' utilisées: Effet mesuré / côtes de références et saisons de gestion	Nom court
Marnage	1a - Hiver haut été plus bas	Différence entre les niveaux d'hiver et d'été	AmpWiSu
		Durée de l'assec d'une partie des canaux sur une année de gestion	DurAssecYear
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

Ces variables 'RH gestion' sont caractérisées avec une valeur par site et par an. Dans une première approche, les données biodiversité ont donc été regroupées par zone et par an : ce sont les données 'brutes' pour les poissons, mais pour la végétation des canaux, cela correspond au regroupement de tous les quadras et stations de végétation aquatique pour obtenir une seule valeur par zone ; et de même pour les deux transects des relevés d'odonates exprimés par une seule valeur par zone.

Analyse : Dans un premier temps, une partition de la variation a été réalisée sur les données biodiversité pour voir quelle part des variations de la composition des groupes taxonomiques considérés pouvait être expliquée par ces métriques de gestion. Les données relatives aux groupes taxonomiques considérées correspondent à la composition spécifique des communautés, en prenant en compte leur abondance dans un premier temps, puis les données en présence-absence. Seules les 12 variables environnementales indiquées ci-dessus, décrivant le régime hydrique décrit par des métriques 'gestion de l'eau', ont été incluses dans les analyses.

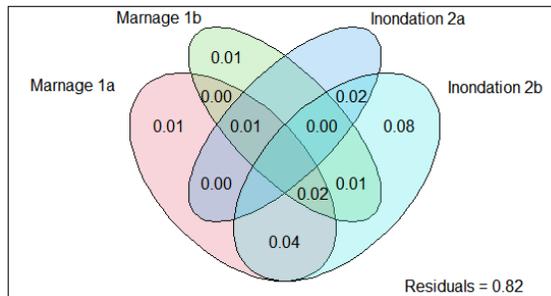
### Partition de la variation (données en abondance)

#### Poissons



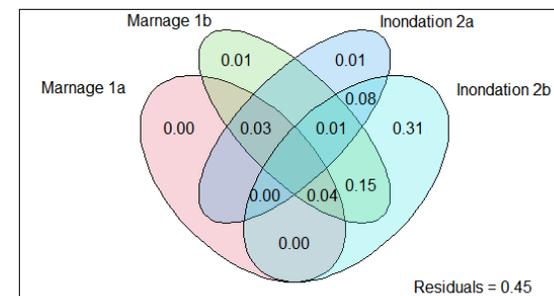
p-value Marnage 1a 0.211  
 p-value Marnage 1b 0.001  
 p-value Inondation 2a 0.11  
 p-value Inondation 2b 0.006

#### Végétation aquatique



p-value Marnage 1a 0.001  
 p-value Marnage 1b 0.001  
 p-value Inondation 2a 0.018  
 p-value Inondation 2b 0.001

#### Odonates

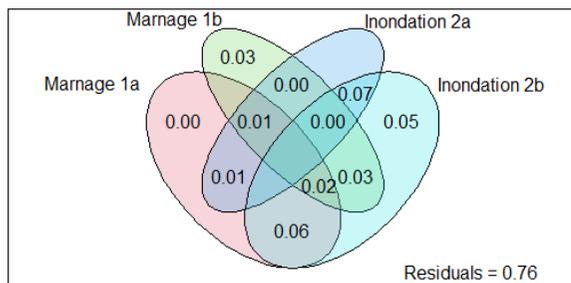


p-value Marnage 1a 0.305  
 p-value Marnage 1b 0.002  
 p-value Inondation 2a 0.029  
 p-value Inondation 2b 0.001

	Poissons	Végétation Aquatique	Odonates
Part totale expliquée par les métriques gestions	16%	18%	55%
Marnage 1a	Non significatif	8% ***	Non significatif
Marnage 1b	14% **	5% ***	24% **
Inondation 2a	Non significatif	3% *	13% *
Inondation 2b	10% *	17% ***	59% ***

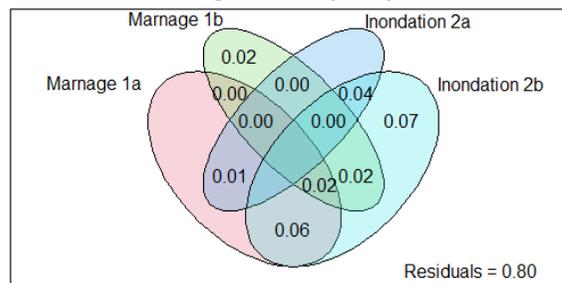
### Partition de la variation (données en présence-absence)

#### Poissons



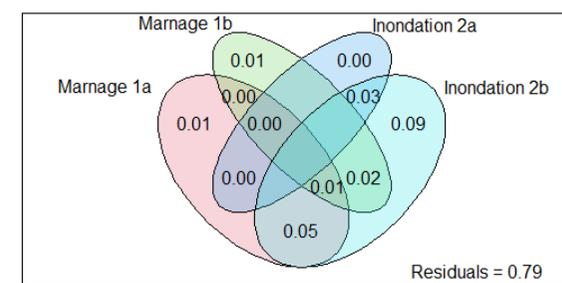
p-value Marnage 1a 0.001  
 p-value Marnage 1b 0.001  
 p-value Inondation 2a 0.001  
 p-value Inondation 2b 0.001

#### Végétation aquatique



p-value Marnage 1a 0.001  
 p-value Marnage 1b 0.001  
 p-value Inondation 2a 0.006  
 p-value Inondation 2b 0.001

#### Odonates



p-value Marnage 1a 0.001  
 p-value Marnage 1b 0.003  
 p-value Inondation 2a 0.001  
 p-value Inondation 2b 0.001

	Poissons	Végétation Aquatique	Odonates
Part totale expliquée par les métriques gestions	24%	20%	21%
Marnage 1a	10% ***	9% ***	6% ***
Marnage 1b	9% ***	6% ***	4% **
Inondation 2a	9% ***	4% **	3% ***
Inondation 2b	23% ***	21% ***	6% ***

## 11.2. Analyse succincte des résultats de partition de la variation et comparaison avec les résultats obtenus dans les analyses avec toutes les variables environnementales mesurées in situ

### 11.2.1. En abondance

Des effets confondants ont été trouvés entre groupes de variables, ce qui est inhérent à ces données collectées in situ et aux zones étudiées. En effet la part expliquée simultanément par plusieurs groupes de variables environnementales ressort souvent significative, mais quand on considère la part expliquée exclusivement par un groupe de variable, c'est à dire en excluant l'effet conjoint avec un autre groupe de variables, il n'y a pas forcément d'effet significatif. C'est le cas par exemple pour les variables de la famille « Inondation 2b » qui expliquent 10% des distributions de poissons en abondance quand on inclue les co-variations avec les autres variables, mais qui n'explique pas significativement les contrastes de communautés à elles seules.

Ces analyses conduisent aux résultats suivants :

- **Un effet des variables « Marnage 1a » (« hiver haut été plus bas ») sur la végétation des canaux : il n'y a pas d'effet exclusif de ces variables, mais un effet conjoint avec d'autres variables du régime hydrique comme les variables « Inondation 2b ».** Pour la végétation des canaux, la durée des assèchements, qui fait partie de ce même groupe de variables, expliquait effectivement la richesse spécifique dans les analyses précédentes (Mauchamp *et al.* 2021).
- **Les variables « Marnage 1a » ne présentent pas d'effet sur les odonates.** Pourtant, dans les analyses précédentes réalisées (Crabot *et al.* 2022), la durée des assecs contribuait bien à expliquer les dissimilarités de composition en abondance des Zygoptères dans les analyses précédentes, il est donc surprenant que l'effet ne ressorte pas ici. La différence de résultats peut être liée au fait que cette analyse sur les RH-métriques gestion ne prend pas en compte l'ensemble des conditions environnementales.
- **Un effet des variables « Marnage 1b » (« limiter les fluctuations au sein des saison ») sur les poissons principalement, et dans une moindre mesure sur la végétation des canaux et les odonates.** C'est plutôt logique par rapport à ce qu'on avait trouvé dans les analyses sur les poissons : il y avait un fort effet du coefficient de variation de hauteur d'eau en avril, ce qui correspond approximativement à la variable CVsp. L'effet trouvé est cohérent pour la végétation des canaux car un effet du coefficient de variation hivernal avait été détecté sur leur richesse spécifique dans les analyses complètes (Mauchamp *et al.* 2020). Il n'y avait en revanche pas d'attente pour les odonates.
- **Un effet des variables « Inondations 2a » (« accepter les crues ») sur les odonates et dans une moindre mesure sur la végétation aquatique.** L'effet sur les odonates doit probablement prendre son origine dans une corrélation entre variables environnementales car il n'y a pas d'attente pour un effet significatif des conditions d'inondation hivernales pour ces organismes, surtout échantillonnés au stade adulte. Il n'y avait pas non plus d'attente direct sur le niveau d'eau hivernal dans les prairies sur la végétation des canaux.

- **Un effet des variables « Inondation 2b » (« conserver l'eau sur les prairies ») sur la végétation des canaux principalement, sur les odonates également, et dans une moindre mesure sur les poissons.** C'est cohérent avec l'attendu pour la végétation des canaux. Dans les résultats de Mauchamp et al. (2020), la variable de régime hydrique prépondérante sur sa composition spécifique est la hauteur d'eau (analyses conduites avec l'ensemble des variables environnementales). L'effet des variables Inondation 2b est également cohérent avec certaines analyses précédentes sur les odonates : les hauteurs d'eau influençaient la richesse spécifique des Zygoptères, mais aussi les dissimilarités de composition en abondance des Zygoptères et des Anisoptères. Pour les poissons, nous n'avons pas observé d'effet marqué des hauteurs d'eau ni des durées d'inondation printanières dans les analyses multivariées.

#### 11.2.2. En présence-absence

En plus des patterns déjà discutés précédemment sur les abondances, on observe également :

- **Un effet (faible) des variables « Marnage 1a » (« hiver plus haut, été plus bas ») sur les poissons et les odonates.** Nous n'avons pas intégré de variables décrivant ces paramètres dans les analyses poissons auparavant. On trouve l'effet attendu des assècs sur la richesse spécifique des communautés d'odonates décrit en présence/absence, et son effet sur la dissimilarité de leur composition.
- **Un effet des variables Inondations 2a (« accepter les crues ») sur les poissons.** Un faible effet des niveaux d'eau hivernaux ressort dans les analyses de co-inertie sur les communautés de poissons incluant toutes les variables environnementales, il est possible que ce soit ce même effet qui ressorte ici.

### 11.3. Perspectives : la nécessité de comparer l'effet des métriques « gestion de l'eau » au regard des autres variables environnementales

Les analyses ci-dessus visaient à démêler l'effet respectif de quatre types de variables pouvant caractériser la gestion de l'eau, exprimés sous forme de « métriques-gestion de l'eau ». Un travail ultérieur consistera à reprendre les analyses menées jusque-là sur les différents groupes biologiques avec l'ensemble des variables environnementales jugées pertinentes écologiquement pour chacun. En effet, des corrélations pouvant exister entre les variables de gestion de l'eau et d'autres variables potentiellement structurantes pour la biodiversité, et il faudra donc tester si les effets observés dans ces analyses partielles focalisées sur le régime hydrique et la gestion de l'eau, leur sont bien imputables. Pour donner un exemple (Fig. 100), nous avons repris les différentes variables environnementales qui étaient considérées dans les analyses odonates (voir chapitre dédié du rapport) et observé comment chaque famille de variable contribuait à expliquer les variations de la composition spécifique des communautés d'odonates (avec prise en compte de l'abondance des espèces). Puis la même analyse a été faite en remplaçant toutes les variables de régime hydrique précédente (hauteur d'eau en juillet, durée d'assèchement, inondation printanière des prairies) par les 12 métriques de gestion de l'eau présentées ci-dessus.

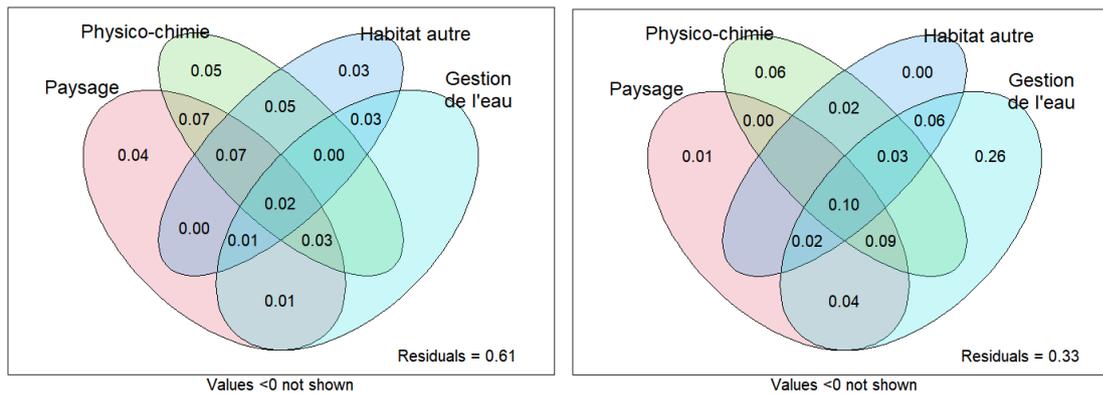


Figure 100. Partition de la variation illustrant la part de variation de la composition des communautés d'odonates prenant en compte les abondances) expliquée par les différents groupes de variables environnementales : à gauche : sont considérées toutes les variables utilisées dans les analyses précédentes ; à droite : en utilisant les métriques de gestion de l'eau seules. Residual : part de variance non expliquée par les conditions environnementales considérées dans les analyses.

La comparaison des deux analyses (Figure 100) montre qu'intégrer les variables de gestion de l'eau a grandement amélioré la part des communautés d'odonates expliquée (+28%). Une analyse de sensibilité révèle que parmi les 12 variables de gestion de l'eau, ce sont en particulier les variables « stress hydrique pour la végétation aux points bas des prairies sur une année de gestion » ('sevYear') et « nombre de jour au printemps pour atteindre le niveau d'été » ('Dnivsum') qui améliorent la puissance explicative de l'analyse. Concernant l'importance potentielle des habitats inondés au printemps pour les odonates, nous avons bien considéré la variable « nombre de jours où la prairie est inondée au printemps » dans les analyses précédentes (Crabot et al. 2022) mais il est possible que les deux variables ci-dessus décrivent plus efficacement les conditions écologiques importantes pour les odonates. Nous soulignons toutefois que ce sont des résultats préliminaires et que d'autres analyses sont prévues pour approfondir ces premières analyses. Les futures analyses prendront en compte les différents groupes de la biodiversité ayant fait l'objet du suivi, en examinant les effets de ces métriques de gestion de l'eau, mais en tenant compte si besoin des autres variables environnementales.