



**HAL**  
open science

# Développement d'une boîte à outils pour comprendre et prédire la dynamique spatiale et temporelle des macrophytes submergés : application aux écosystèmes fluviaux.

Diane Espel

## ► To cite this version:

Diane Espel. Développement d'une boîte à outils pour comprendre et prédire la dynamique spatiale et temporelle des macrophytes submergés : application aux écosystèmes fluviaux.. Biodiversité et Ecologie. Institut National Polytechnique de Toulouse, 2020. Français. NNT: . tel-03170734

**HAL Id: tel-03170734**

**<https://theses.hal.science/tel-03170734>**

Submitted on 16 Mar 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# THÈSE

En vue de l'obtention du  
**DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE**  
Délivré par l'Institut National Polytechnique de Toulouse

---

Présentée et soutenue par  
**Diane ESPEL**

Le 18 septembre 2020

**Développement d'une boîte à outils pour comprendre et prédire  
la dynamique spatiale et temporelle des macrophytes  
submergés : application aux écosystèmes fluviaux.**

---

Ecole doctorale : **SDU2E - Sciences de l'Univers, de l'Environnement et de  
l'Espace**

Spécialité : **Ecologie fonctionnelle**

Unité de recherche :  
**Laboratoire écologie fonctionnelle et environnement**

Thèse dirigée par  
**Arnaud ELGER et Stephanie COURTY**

Jury

Mme Cendrine MONY, Rapporteur  
M. Simon DEVIN, Rapporteur  
M. Thomas HOUET, Rapporteur  
Mme Martina RICKAUER, Examinatrice  
M. Arnaud ELGER, Directeur de thèse  
Mme Stephanie COURTY, Co-directrice de thèse

M. Thibaut FERET, invité



*A mes parents et mon frère,*

*A mes amis algologues, et à mes quelques neurones perdus dans la bataille*





# Remerciements

« Tout seul on va plus vite, ensemble, on va plus loin » - Proverbe africain

Ce 18 septembre, j'ai pris conscience que l'ensemble de ce travail n'aurait jamais pu aboutir sans les connexions qui se sont créées au fil de ces trois dernières années, et qui je l'espère, perdureront, chacune à leur manière. Pour cela, je tiens à témoigner une profonde reconnaissance à TOUTES les personnes ayant contribué de près comme de loin à la réalisation et à l'aboutissement de ce travail. Donc **cher lecteur**, enfile ta combinaison de plongée et ton masque, car je t'emmène en immersion dans les « profondeurs » de la Garonne pour te présenter et mettre en lumière tous les individus que j'ai pu y trouver. Sois patient, car je tiens à n'oublier personne !

- *Pour la concrétisation et l'accompagnement de ce travail et de mes réflexions personnelles :*

En premier lieu, je voudrais remercier les membres du jury, **Mme Cendrine MONY**, **M. Thomas HOUET**, **M. Simon DEVIN** et **Mme Martina RICKAUER**, d'avoir accepté d'évaluer mon travail dans le cadre de l'obtention du titre de docteur, et ce malgré ce contexte actuel particulier. Leurs remarques me permettront d'améliorer mes travaux, d'explorer de nouveaux horizons et d'enrichir mes futures discussions scientifiques.

Evidemment, ce travail n'aurait pas été possible sans le soutien de l'entreprise **Adict Solutions**, l'**ANRT** et de l'**agence de l'eau Adour-Garonne**, qui ont financé le projet et entre autres... ma thèse. Un merci particulier à **Jérôme DEPASSE** pour m'avoir donné l'opportunité d'embarquer dans la clique des « Adicts » (et de trouver un super job en R&D). Jérôme, je te suis aussi très reconnaissante pour ta bienveillance, ta confiance et toute ta considération envers mon travail et mon investissement. J'espère être à la hauteur pour la suite.

Je remercie également **Franck GILBERT**, notre directeur du laboratoire, pour son accueil, mais aussi pour son côté humain et *team building*, particulièrement durant la période de confinement.

Mes prochains remerciements sont forcément adressés à mon directeur de thèse **Arnaud ELGER**, pour m'avoir mis le pied à l'étrier en acceptant d'être mon maître de stage en M2 il y a 4 ans, et de m'avoir fait croiser la route de **Stephanie COURTY**, pour développer ce beau projet.

**Arnaud**, merci pour toutes tes formations « terrain », pour m'avoir légué temporairement ton petit royaume des macrophytes au laboratoire (j'espère en avoir été digne !). Merci pour toutes les connaissances écologistes que tu m'as transmises (que ce soit sur les bancs de la fac', stage ou thèse), pour toutes les fois où tu m'as amenée à mieux préciser mes idées, et surtout... à synthétiser (et re, re re, synthétiser, mon côté « Proust » n'ayant jamais été très loin) !

**Stephanie**, je souhaite te remercier vivement pour le nombre de fois où tu as servi de « correcteur de code R » (désolée pour le terme), pour toutes ces fois où tu as tenté de calmer (et rassurer) la pseudo-hyperactive (et anxieuse) que je suis. Le bulldozer est toujours en activité comme tu as pu le constater ! Merci d'avoir joué le jeu et d'avoir troqué à plusieurs reprises ta casquette de numéricienne pour celle du compagnon de terrain, lorsque les mousses manquaient à l'appel ! Merci de m'avoir grandement aidé à déchiffrer le *machine learning*, je vois l'intelligence artificielle d'un autre œil désormais. Je te remercie cette fois-ci très chaleureusement pour ton soutien, ton écoute et pour toutes nos discussions « hors thèse », et tes livres, que je vais enfin avoir le temps de les terminer. Au

passage, tu trouveras dans celui sur la « tomate », en deuxième page, une petite histoire sur sa mésaventure... Je n'en dis pas plus !

Plus généralement, un grand merci à vous deux pour m'avoir fait confiance, et m'avoir laissée ma liberté d'électron libre pour mener à bien mes travaux. Je ne vous ai pas ménagé non plus de mon côté... merci pour votre patience et d'avoir pris le temps de lire, de corriger, de conseiller aussi. Je ressors de cette thèse avec des expériences professionnelles et humaines exceptionnelles et j'en ressors grandi ! (Certains rajouteront « pas en taille.. » mais qu'importe !).

Je tiens aussi à remercier **Thibault FERRET** et **Jean-Pierre REBILLARD** de l'agence de l'eau Adour-Garonne, pour les échanges enrichissants et la bonne humeur lors des comités de pilotage et de toutes nos réunions.

Merci aussi à **Romain WALCKER**, **José DARROZES** et **Thierry LAMAZE** pour tous les prêts de matériels en toute confiance, leurs partages de connaissances, et il y en a eu !

Enfin, je remercie les membres de mon comité de suivi académique, **Yves AUDA**, **Sara PUIJALON** et **Christophe LAPLANCHE**, pour leur professionnalisme et leurs orientations, qui ont pu me guider dans la prise de recul sur mon sujet. Une pensée également pour **David SHEEREN** pour son œil expert et ses recommandations, forts précieux dans le développement de mes méthodes de télédétection. Un dernier merci, plus personnel cette fois, pour **Yves** et **David**, avec qui j'ai eu le plaisir de travailler sur notre article, j'ai grandement apprécié nos échanges et je vous adresse toute ma sympathie.

- *Je voudrais maintenant remercier tous les petits soldats de l'ombre dans ce travail...*

A commencer par **Olivier BERSEILLE**, sans qui je n'aurais pas pu assurer le suivi des macrophytes toute seule. Merci **Olivier** de ne pas avoir jeté l'éponge malgré le rythme incessant que je t'ai fait mener. Un merci particulier pour avoir gardé patience lorsque les renoncules n'en faisaient qu'à leur tête en oxymétrie ! Je te passe désormais le flambeau, j'espère que ça va buller dans ces petits flacons !

J'ai bien sûr une pensée pour **Thierry CAMBOULIVE**, **Virginie SUC**, **Frédéric JULIEN** et **Estelle RIBAUT** pour leurs aides ponctuelles mais pas des moindres, que ce soit au laboratoire ou sur le terrain, avec une mention particulière pour **Bluene BOGAERT** avec qui, la télémétrie a été une réelle partie de plaisir ! Vous avez tous, à votre manière, alimenté mes réflexions et amené à repenser certains de mes protocoles, merci !

Viens maintenant le moment, où je souhaite remercier **tous mes « mini-moi » de la « Team Macrophytes »**, que j'ai eu l'occasion d'encadrer et la chance de rencontrer. Dans l'ordre d'apparition : **Amélie** (Amélie ROINAT), merci d'avoir assuré durant ces longues journées de prospection de sites en pleine canicule, et pour avoir essayé de redonner vie à notre ancien oxymètre ; **Perloche** (Perle CHARLOT), tu m'as été d'un immense soutien durant ma première année, je n'aurais pas pu autant avancer sans mon super binôme ; **Tom REDOUTE** et **Antoine FIRMIN**, un grand merci à vous deux pour votre bonne humeur à toute épreuve et votre intérêt et investissement pour le sujet (je n'oublierai pas notre épopée à l'approche des « chutes du Niagara », les rafistolages d'urgence de sondes au club de kayak, les pannes de moteur à contre-courant, et cette formidable aventure dans la NUIT EUROPEENNE DES CHERCHEURS). **François** (François –Régis CHALAOUX), merci pour ton calme et ton humour. Les virées en drone ont pris une toute autre dimension avec toi (la production ESPIELBERG est en cours). Je te souhaite un réel succès pour ta

future entreprise (au plaisir de te recroiser dans les airs !). Enfin, un immense merci à mes deux petits derniers, **Baptiste** (Baptiste FOUGERON) et **Romane** (Romane PARADIS) pour l'élan de fraîcheur qu'ils m'ont apporté dans cette dernière année (et j'en avais besoin !). **Baptiste**, merci pour toute la rigueur dont tu as fait preuve, la base de données « imagerie » a fait un bond en avant grâce à toi...et pourtant il y en a eu des cartes à géoréférencer et répertorier. **Romane**, merci pour toutes les fois où tu t'es occupée de nos petites protégées à l'abri grillagé, pour ta bonne humeur et ton entrain et pour avoir pris le relais avec brio sur les expérimentations. Restes comme tu es, pétillante et pleines de rêves en tête !

**A tous mes « mini-moi »** : j'espère avoir été à la hauteur de vos attentes. Vous voir trouver votre voie, progresser et vous épanouir durant vos stages a été l'un des aspects les plus gratifiants de ces trois années. Merci de m'avoir fait évoluer, tant au niveau de la planification des missions que sur mes capacités à travailler en équipe et à encadrer. J'ai eu la chance de travailler avec des personnalités toutes différentes, débordantes d'énergies, curieuses, volontaires et agréables, je n'oublierai pas ! A mon tour de vous souhaiter du courage dans tout ce que vous entreprendrez, ma porte est toujours ouverte pour la Team !

Pour finir, il y a une dernière équipe, plus discrète, mais qui a largement participé à mon environnement professionnel plus qu'agréable lors de mon passage au labo. Pour cela, j'adresse un très grand merci à notre trépidante et sauveuse à toutes épreuves **Annick** (Annick CORREGES), à **Catherine** (Catherine DONATI) et **Cyril** (Cyril POUZAC) pour m'avoir accueillie, aidée dans mon expérience croate et dans la gestion de mes multiples commandes, et ce, toujours dans la bonne humeur. Un immense merci aussi, à **Yann MORREL**, notre super informaticien, qui répare tous les bobos dans un délai record !

- *Pour tous les beaux souvenirs qui ont largement contribué à mon épanouissement professionnel et personnel :*

Je voudrais remercier l'ensemble des personnes qu'il a été agréable de croiser autour d'un café chaque matin, ou au détour d'un couloir au laboratoire, et de tisser des liens.

Je voudrais surtout commencer par te remercier **Eva** (Eva ROUBEAU), ma collègue macrophytes et amie, ma pile électrique, mon mentor sportif et ma jardinière du dimanche. Depuis notre première rencontre dans ce fameux box macrophytes jusqu'à la finalisation de nos thèses, nous pouvons dire que nous avons été (à quelques détails près) dans le même bateau toutes les deux. Je n'oublie pas notre 1<sup>ère</sup> aventure dans mon fief natal, les épisodes de remontée sur le bateau en waders, les après-midi « R » au café littéraire, toutes les escapades à droite à gauche et j'en passe...). Merci pour ton amitié et ton côté challenging qui m'a toujours inspirée ! Je viendrai te rappeler la douce mélodie de l'accent du sud dès que je le pourrai, c'est promis !

Je voudrais ensuite exprimer toute ma gratitude et mon respect à deux personnes de l'équipe ECI, pour leur disponibilité, leur immense soutien et écoute et grâce à qui j'ai su affronter mes angoisses pour atteindre mes objectifs. A cet égard, je me dois de citer **Jérôme SILVESTRE** et **Annie PERRAULT**. Je n'ai pas eu cette fois-ci l'occasion de travailler avec vous, mais... **Jérôme**, merci pour tes idées précieuses, pour tous tes partages sur les drones (*no stress*, mon plan d'attaque aérienne n'est pas encore au point !), pour toutes les fois où tu m'as délivrée de l'enceinte de l'ENSAT. Merci **Annie** pour notre expérience *bentonite*, pour toutes ces balades au bord du canal, repas, pour toutes les fois où tu m'as rappelé qu'il y avait une vie en dehors du labo, où tu m'as ramenée chez moi tard le soir, tel un garde du corps pour éviter un meurtre dans mon « étrange » quartier. Merci ma seconde maman

d'avoir pris soin de moi ! J'espère que nous pourrons continuer de refaire le monde, et puis, rire aussi. Tu m'as beaucoup apporté, j'espère pouvoir te rendre la pareille un jour.

J'ai maintenant (et forcément) une énorme pensée pour mes collègues ECI et plus particulièrement du **bureau 1218 et ses alentours** avec qui j'ai tissé des liens très forts. Cet étage en a vu passer du monde... et quel monde !

Tout d'abord, merci à **Lorelei CHAUVEY**, mon adorable et ancienne binôme de bureau, sans qui les journées auraient paru bien maussades...merci pour ta bonne humeur et énergie indéfectibles ! Je remercie également **Louna RIEM** en tant que collègue, amie mais aussi colocataire, merci de ne pas avoir assassiné le monstre roux, troisième colocataire de la maisonnée, et d'avoir tenu le coup sans eau chaude pendant l'hiver ! Merci au duo de choc **Clément BARATANGE** et **Elisa PAL** (je viendrai vous voir bientôt, il ne me manque plus que le billet d'avion) et à **Fanny CLERGEAUD** pour sa douceur et ses encouragements (les petites pauses café au soleil en ta compagnie avaient une toute autre saveur).

Enfin, je ne peux oublier LAURIS EVARISTE (**Laulau** pour les intimes), mon second papa, merci pour tes conseils, ton stock infini de synonymes et pour toutes les fois où tu m'as rappelé mon doctorat en diaporamas ! Je ne pouvais pas mieux tomber dans ce nouveau bureau, et ce, malgré les nombreuses menaces de lâchers de lamantins dans la Garonne pour brouter mes « algues » ! Je pense enfin bien sûr à ton ancien binôme **Mot'** (Antoine MOTTIER), la force tranquille, qui m'a sauvée maintes fois de problèmes électroniques et qui m'a toujours encouragée dans la prise de confiance en soi. Je vous souhaite à tous les deux de trouver votre bonheur et équilibre dans vos nouvelles missions. Très sincèrement, un grand merci général à vous tous, algologues d'un jour & cie, pour ces supers années d'entraide, bonne humeur, cidre breton et chocolatinnes, par contre... je vous attends toujours pour me délivrer de ce fichu coffre de PARTNER sur le parking du laboratoire...

Pour terminer sur ce tour de laboratoire, je tiens à remercier mes autres collègues de galère : **Guillaume LASSALLE** et son calme légendaire (Merci Guigui pour tous tes conseils !), **Clément FABRE** pour son humour sans faille, même pendant les séances de torture de cross-training, **Thomas ROSSET** pour m'avoir fait découvrir les tourbières des Pyrénées et l'EVASION, **Théo LE DANTEC** pour ses délicieux légumes, et **Quentin PETITJEAN** pour toute la passion qui l'anime lorsqu'il parle de ses recherches (cela fait chaud au cœur et me laisse toujours rêveuse !). Enfin, je garde forcément de très bons souvenirs avec mes fidèles compagnons de glisse : **Amine BENABDELKADER**, **Juan DURANGO**, **Ousama CHAMSI** et **Elsa YKEN**. Nos chutes sur la glace resteront inscrites dans ma mémoire encore un bon moment !

- *Ces remerciements ne seraient pas complets sans mentionner mes proches :*

J'adresse un énorme merci à mes « vieux » amis **Hélène GAMBIER**, **Florian RADEAU**, **Clémentine HERON**, et **Nicolas VALLEZ**, merci pour votre écoute, loyauté depuis tant d'années, pour toutes ces soirées jeux (vivement les prochaines), entraînements sportifs (Flo' j'attends tes prochains défis !), et surtout pour ce sentiment inexplicable de *Feel Home*, dès le franchissement de vos paillasons respectifs. Merci à **Elise CAVENNE** mon amie baroudeuse pleine de gaieté, qui m'attend encore au tournant (je l'espère), pour une nième aventure quelque part sur la planète (j'en profite aussi pour remercier ton adorable sœur **Laure**, mes papilles se souviennent encore de vos gâteaux ce 18 septembre !) ; **Ana Victoria GUTIERREZ PERAZA**, muchas gracias, para tu sonrisa, tu fuerza, que me han dado tanto desde que nos conocimos. ¡Hasta pronto en Inglaterra! Également, je remercie **Aude SAVARY** pour toutes ses petites attentions (la balle anti-stress a bien servi) ses envies de champagne et de cassoulet, qui m'ont bien réconfortée durant ces 3 années !

Je n'oublie pas bien sûr **Marie COLL** et **Fabien ASTIE**, l'équipe des klaxons faciles, toujours là pour les 400 coups mais aussi les coups de mou ; **Suzie CORBI**, avec qui les journées rédaction ont paru moins longues, arrosées de « Didou délice » et ponctuées d'espionnage de quartier du haut de notre balcon, et **Mathilde JEANDEL** pour les pique-niques au domaine et chorégraphies dignes d'une grande artiste, qui m'attendent. Pour terminer, j'ai une pensée pour les **petits nouveaux de La Rochelle** (Laura, Céline, Fanny et Renaud), très attachants, qui ont totalement conquis mon cœur de touriste du dimanche, et avec qui j'espère encore partager plein d'aventures rocambolesques !

Mes chers amis, je vous adresse à tous un immense merci pour avoir compris les nombreux « Je quitte seulement le labo maintenant donc j'aurai du retard... », « finalement je suis encore en manip', donc je ne pourrai pas venir », « je ne peux pas ce week-end » ; merci d'avoir été tout simplement présents. J'espère que ces concessions auront porté leurs fruits car nombreux auront été les moments d'hésitation, de questionnements sur l'essentiel et les priorités de la vie. Maintenant, place aux retrouvailles et au rattrapage !

**Enfin, je voudrais terminer ces remerciements, par les personnes les plus essentielles à mes yeux et qui m'ont tant apporté...** à commencer par... **Guillaume**, mon grand frère, merci de m'avoir fait voyager à travers tes photos et récits d'aventures, particulièrement à l'heure où le quotidien rédactionnel n'évoquait que des horizons bien sombres. Merci de m'avoir, à ta façon, montré le chemin pour me lancer dans de grandes aventures (quelles qu'elles soient), de continuer à m'inspirer, d'avoir pris le temps de raconter mes mésaventures de thésarde et d'essayer de comprendre cette douce folie qui m'a animée ces 3 dernières années.

**Antoine**, de compagnon de DRU, de pro du UKELELE, d'ami, à compagnon de vie, tu n'as cessé de m'apporter ton soutien, tes idées, et de m'encourager depuis 4 ans et tu as particulièrement assuré ces 6 derniers mois. Merci pour tes post-it, dessins, qui n'ont cessé d'envahir et embellir mon espace de travail. Merci aussi de m'avoir suivie dans cette aventure, pour ces moments de joies, cours de musique en tout genre, et ces folles balades en vélo pour m'extirper de mon ordinateur et de mes codes R (mes jambes s'en souviennent encore !). Merci d'avoir accepté mes mauvaises humeurs, mes doutes, mes angoisses, mes moments de boulimie compulsive à errer dans l'appartement, cherchant désespérément un carré de chocolat à me mettre sous la dent (sans la recasser bien sûr !). Je te tire mon chapeau, et t'exprime toute ma tendresse et ma gratitude. A mon tour, maintenant de te souhaiter toute la réussite que tu mérites pour ta thèse, je te souhaite de t'éclater comme j'ai pu le faire. En tout cas, je saurai être au rendez-vous, et ta vidéo post-soutenance sera parfaite, ne t'inquiète pas...

Pour terminer, **Papa, maman**, il m'est rare d'avoir l'occasion de vous remercier d'avoir été/d'être, des parents compréhensifs, aimants, à l'écoute et encourageants. Je ne sais comment vous exprimer toute ma reconnaissance pour le soutien inconditionnel et indéfectible que vous m'avez apporté au cours de ces 27 années...et surtout durant ces 3 dernières. Vous m'avez permis d'aller jusqu'au bout de mes aspirations et ce malgré mes réorientations et un parcours académique au départ un peu flou. Merci de m'avoir fait confiance. Vos attentions, paroles et valeurs, m'ont permis de m'accrocher. Merci pour la persévérance que vous m'avez transmise. Grâce à vous, j'ai étudié des choses fantastiques, rencontré toute une série de joyeux compagnons de route, et je réalise que j'ai vécu sans aucun doute, les meilleures années de ma vie ! Merci !



# Table des matières

<b>Introduction générale :</b> .....	<b>1</b>
<b>A. LES MACROPHYTES DANS LES HYDROSYSTEMES</b> .....	<b>3</b>
1. Biologie et adaptation des macrophytes submergés aux conditions environnementales.....	3
1.1. Définition et classification des macrophytes .....	3
1.2. Diversité des types biologiques chez les macrophytes .....	3
1.3. Traits d'histoire de vie.....	5
2. Rôles des macrophytes au sein des écosystèmes aquatiques.....	8
2.1. Importance fonctionnelle des végétaux aquatiques .....	8
2.1.1. Influence sur la composition physicochimique de l'eau et des sédiments .....	8
2.1.2. Effets sur l'hydromorphologie .....	9
2.1.3. Effets sur les biocénoses.....	10
2.2. Impacts des forts développements des végétaux aquatiques submergés .....	11
<b>B. DETERMINISME MULTIFACTORIEL DES ASSEMBLAGES DE MACROPHYTES SUBMERGES DANS LES COURS D'EAU</b> .....	<b>12</b>
1. Facteurs physiques .....	13
1.1. Lumière .....	13
1.2. Température.....	14
1.3. Hydromorphologie .....	15
1.3.1. Hydrodynamique.....	15
1.3.2. Substrat.....	17
2. Facteurs chimiques .....	18
2.1. Carbone .....	18
2.2. Nutriments .....	18
3. Facteurs biotiques.....	20
3.1. Interactions au sein des macrophytes .....	20
3.2. Interactions avec d'autres organismes.....	21
3.3. Altérations anthropogéniques.....	21
<b>C. DEMETHER, UNE BOITE A OUTILS POUR APPREHENDER LA DYNAMIQUE SPATIALE ET TEMPORELLE DES HERBIERS DES MILIEUX FLUVIAUX</b> .....	<b>23</b>
1. Genèse et présentation générale du projet.....	23
2. Présentation de la boîte à outils et implication de mes travaux de recherche.....	25
2.1. Modèle mécaniste multispécifique de la biomasse submergée .....	25
2.2. Outils expérimentaux et numériques pour le développement du modèle.....	26
<b>D. ORGANISATION DU MEMOIRE DE THESE</b> .....	<b>28</b>



# **Chapitre I : La Garonne moyenne et ses espèces de macrophytes ..... 31**

## **A. LA GARONNE, UN HYDROSYSTEME FLUVIAL D'INTERET ..... 35**

## **B. DEFINITION DE LA ZONE D'ETUDE ET DES ESPECES DU PROJET DEMETHER ..... 38**

1. Site d'étude au sein de la Garonne moyenne..... 38
  - 1.1. Caractéristiques géographiques et délimitations du site d'étude ..... 38
  - 1.2. Hydromorphologie ..... 39
  - 1.3. Ripisylve et disponibilité de la lumière ..... 41
2. Espèces macrophytiques du modèle DEMETHER..... 42
  - 2.1. *Myriophyllum spicatum* L. (1753)..... 44
  - 2.2. *Ranunculus fluitans* Lam. (1779) ..... 45

## **C. CONCLUSION..... 46**

# **Chapitre II : Développer des algorithmes de *machine learning* pour cartographier automatiquement la végétation submergée par télédétection ..... 47**

## **AVANT-PROPOS ..... 49**

## **A. INTRODUCTION ..... 51**

1. Suivi des macrophytes..... 51
  - 1.1. Méthodes directes : relevés in situ..... 51
  - 1.2. Méthodes subaquatiques..... 52
  - 1.3. Méthodes aériennes et satellites ..... 52
    - 1.3.1. L'évolution des capteurs..... 53
    - 1.3.2. L'évolution du traitement des images ..... 54
2. Vers le développement d'un nouvel outil de cartographie des macrophytes submergés ..... 59

## **B. MATERIELS ET METHODES ..... 60**

1. Acquisition de données ..... 61
  - 1.1. Relevés terrain de recouvrement ..... 61
  - 1.2. Acquisition d'une image satellite et prétraitement ..... 62
2. Modélisation du recouvrement par machine learning et cartographie..... 64
  - 2.1. Définition des variables prédictives : influence des bandes spectrales ..... 64
  - 2.2. Définition de l'entité d'échantillonnage : influence de l'échantillon d'apprentissage .. 65



2.3.	Construction des modèles de régression par algorithme d'apprentissage automatique.	66
2.3.1.	Apprentissage et paramétrisation des algorithmes .....	66
2.3.2.	Optimisation des hyperparamètres .....	67
2.4.	Cartographies de recouvrement prédit et sélection du meilleur modèle de régression .	70
2.4.1.	Evaluation de la performance des modèles .....	70
2.4.2.	Evaluation des résultats cartographiques de recouvrement prédit.....	70
3.	Estimation de la biomasse à partir du recouvrement prédit.....	70
<b>C.</b>	<b>RESULTATS .....</b>	<b>71</b>
1.	Modélisation du recouvrement par machine learning et cartographie.....	71
1.1.	Quelles données spectrales ? .....	71
1.2.	Existe-t-il un meilleur algorithme ?.....	73
1.3.	Quelle stratégie d'échantillonnage privilégier ?.....	76
2.	Optimisation de la stratégie d'échantillonnage .....	78
2.1.	Effet de la taille des entités échantillonnées.....	78
2.2.	Effet du nombre d'entités .....	81
3.	Estimation de la biomasse à partir du recouvrement.....	82
3.1.	Définition d'une relation « densité de biomasse aérienne-recouvrement ».....	82
3.2.	Cartographie spatiale de biomasse aérienne .....	83
<b>D.</b>	<b>DISCUSSION.....</b>	<b>83</b>
1.	Développement d'une méthode performante de cartographie automatique des herbiers .....	84
1.1.	Déterminer le meilleur jeu de données spectrales .....	84
1.2.	Prédire le recouvrement quel que soit l'algorithme.....	84
1.3.	Définir et optimiser une stratégie d'échantillonnage.....	85
2.	Estimer la biomasse à partir du recouvrement.....	87
3.	Vers une amélioration de l'analyse spatiale : mieux traiter le signal .....	88
3.1.	Au-dessus de la surface de l'eau.....	89
3.2.	Sous la surface de l'eau.....	90
4.	Perspectives.....	91
4.1.	Suivre la dynamique temporelle des herbiers des milieux fluviaux .....	91
4.2.	Evaluer les potentialités d'application sur des images drone .....	94
<b>E.</b>	<b>CONCLUSION.....</b>	<b>96</b>

# Chapitre III : Développement d'outils pour l'étude par oxymétrie de la réponse physiologique des macrophytes à des variations de lumière et de température..... 97

## AVANT-PROPOS ..... 99

### A. INTRODUCTION ..... 101

1. Production photosynthétique et facteurs limitants..... 101
  - 1.1. Influence de la lumière ..... 101
  - 1.2. Influence de la température ..... 102
2. Modélisation de la dynamique de production photosynthétique des macrophytes submergés .  
..... 103
  - 2.1. Courbe de réponse photosynthétique à la lumière..... 103
  - 2.2. Courbes de réponses photosynthétique et respiratoire à la température..... 104
  - 2.3. Paramètres photosynthétiques et respiratoires des macrophytes d'eau douce..... 105
3. Vers le développement d'outil de mesures des réponses photosynthétiques et respiratoires des espèces de la Garonne ..... 107

### B. MATERIELS ET METHODES ..... 110

1. Développement d'un dispositif expérimental pour l'oxymétrie..... 110
2. Mesures des réponses photosynthétiques et respiratoires à des variations d'intensité lumineuse ou de température des espèces de la Garonne ..... 112
  - 2.1. Cultures de *Myriophyllum spicatum* et *Ranunculus fluitans* ..... 112
  - 2.2. Détermination d'un milieu standardisé pour les expérimentations ..... 112
  - 2.3. Mesures des réponses photosynthétiques et respiratoires des espèces de la Garonne à des variations d'intensité lumineuse ou de température ..... 113
3. Traitement des données d'oxymétrie..... 116
  - 3.1. Détermination des coefficients de pente lors de la consommation/production d'O<sub>2</sub>... 117
  - 3.2. Courbes de réponses photosynthétiques et respiratoires ..... 119
    - 3.2.1. Respiration et photosynthèse brute en fonction de la température ..... 119
    - 3.2.2. Photosynthèse brute en fonction de l'intensité lumineuse..... 121
4. Détermination de fonctions limitantes de la production photosynthétique par la température et par l'intensité lumineuse..... 122

### C. RESULTATS ..... 123

1. Courbes de réponse respiratoire à la température..... 123
2. Dépendance de la photosynthèse brute à la température ..... 125
3. Dépendance de la photosynthèse brute à la lumière..... 126

### D. DISCUSSION..... 128

1. Un outil fonctionnel d'étude des caractéristiques photosynthétiques et respiratoires des macrophytes submergés..... 129



2.	Limites de l’outil expérimental et du protocole associé .....	133
2.1.	Sources de variabilité et reproductibilité des mesures.....	133
2.2.	Représentativité des mesures au laboratoire.....	134
3.	Perspectives d’améliorations .....	135
3.1.	Amélioration de l’outil expérimental .....	135
3.2.	Vers une meilleure estimation des taux de photosynthèse brute et de respiration .....	136
<b>E.</b>	<b>CONCLUSION.....</b>	<b>139</b>
<b>Chapitre IV : Application de la boîte à outils et du modèle DEMETHER pour simuler la dynamique spatiale et temporelle de la VAS .....</b>		<b>141</b>
<b>AVANT-PROPOS .....</b>		<b>143</b>
<b>A.</b>	<b>INTRODUCTION .....</b>	<b>145</b>
1.	Modélisation de la dynamique spatiale et temporelle des macrophytes.....	145
2.	Changement climatique et dynamique des macrophytes.....	148
3.	Vers l’application du modèle DEMETHER : l’exemple de la hausse des températures .....	150
<b>B.</b>	<b>MATERIELS ET METHODES.....</b>	<b>152</b>
1.	Présentation du modèle DEMETHER et de ses composantes .....	152
1.1.	Modèle DEMETHER.....	152
1.2.	Maillage des simulations .....	155
1.3.	Données de forçage du modèle.....	156
2.	Paramétrisation et calibration du modèle de VAS.....	158
3.	Utilisation du modèle : analyse de l’effet de la hausse des températures.....	158
3.1.	Données de forçage de température de l’eau.....	158
3.2.	Réalisation des simulations pour deux scénarios climatiques : comparaison avec l’année 2017 .....	160
<b>C.</b>	<b>RESULTATS.....</b>	<b>162</b>
1.	Dynamique spatiale et temporelle de la VAS en 2017 .....	162
1.1.	Evolution annuelle de la biomasse totale et spécifique .....	162
1.2.	Influence des interactions entre espèces dans leur dynamique.....	164
2.	Effet de la hausse des températures sur la dynamique spatiale et temporelle de la VAS....	165
2.1.	Biomasse totale.....	165
2.2.	Modification de la dynamique des espèces .....	166
2.2.1.	Abondances relatives des espèces .....	166
2.2.2.	Biomasse moyenne annuelle des espèces.....	168

3.	Effet de la hausse des températures sur le bilan carboné des espèces .....	169
3.1.	<i>Ranunculus fluitans</i> .....	169
3.2.	<i>Myriophyllum spicatum</i> .....	171
<b>D.</b>	<b>DISCUSSION .....</b>	<b>172</b>
1.	Dynamique spatiale et temporelle de la VAS de la Garonne face au changement climatique.. .....	172
2.	Limites des simulations et voies d'améliorations.....	174
3.	Perspectives d'application .....	176
3.1.	Un outil scientifique pour répondre à des questions écologiques.....	176
3.2.	Un outil pour la gestion .....	178
<b>E.</b>	<b>CONCLUSION .....</b>	<b>179</b>
	<b>Conclusion générale .....</b>	<b>181</b>
	<b>Références bibliographiques .....</b>	<b>187</b>
	<b>Annexes.....</b>	<b>249</b>
	Annexes du chapitre II.....	251
	Annexes du chapitre III.....	289
	Annexes du chapitre IV .....	325
	<b>Table des illustrations.....</b>	<b>vii</b>
	<b>Liste des tableaux.....</b>	<b>xv</b>

# Table des illustrations

## INTRODUCTION GENERALE

- Figure 1. Les différents types biologiques de macrophytes : (A) Hélophytes ; (B) Amphiphytes ; (C) Hydrophytes ; (1) Hydrophytes fixés à feuilles flottantes ; (2) Hydrophytes fixés submergés ; (3) Hydrophytes libres flottants ; (4) Hydrophytes libres submergés. Modifié d'après Delello (2008). ..... 4
- Figure 2. Schéma conceptuel de la multiplication végétative chez les macrophytes submergés : (A) Multiplication par fragmentation de tiges : l'expansion latérale est limitée par la vitesse d'écoulement élevée adjacente au patch (flèche longue) ; (B) Multiplication par expansion latérale (organes de réserve) des zones végétalisées et établissement de nouveaux patchs par graines (ou autres diaspores) ; (C) Multiplication par extension clonale (stolons). Modifié d'après Verschoren (2017). ..... 6
- Figure 3. Schéma simplifié des voies d'assimilation du carbone lors de la photosynthèse, pour différents types de métabolisme : C3, C4 et CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*). ..... 7
- Figure 4. Schéma d'un profil vertical de rivière montrant l'effet des herbiers sur la vitesse du courant. Modifié d'après Willis *et al.* (2017). ..... 9
- Figure 5. Modèle conceptuel des effets directs et indirects des macrophytes sur le mouvement de l'eau et la turbidité. Modifié d'après Madsen *et al.* (2001). ..... 9
- Figure 6. Schéma des facteurs d'atténuation de la lumière au sein de la colonne d'eau. Modifié d'après [www.ecosystemonedge.org](http://www.ecosystemonedge.org). ..... 14
- Figure 7. Modèle d'interactions réciproques entre la structure de la végétation, l'écoulement de l'eau et la dynamique sédimentaire. Les flèches grises indiquent la contribution de la végétation au processus de morphogenèse (érosion, transport et dépôt des sédiments). La végétation modifie la vitesse d'écoulement, la profondeur d'écoulement et le régime d'écoulement et elle contrôle également la cohésion des sédiments par ses racines (Source : Corenblit *et al.*, 2007). ..... 16
- Figure 8. Schéma conceptuel du modèle mécaniste de végétation aquatique submergée du projet DEMETHER. Les changements de biomasse sont calculés en tout point de l'espace discrétisé par un maillage 2D. ..... 25
- Figure 9. Schéma de la boîte à outils et de son articulation avec le modèle DEMETHER permettant de prédire l'évolution spatiale et temporelle de la biomasse submergée des différentes espèces. Les encadrés rouges marquent les tâches réalisées dans le cadre de ce travail de thèse. ..... 28

# CHAPITRE I

Figure 1. Carte du bassin hydrographique (zone bleutée) de la Garonne (Source : SMEAG).....	35
Figure 2. Diagramme ombrothermique à Toulouse (Source : <a href="http://www.climate-data.org">www.climate-data.org</a> ).....	35
Figure 3. Présentation de la Garonne moyenne toulousaine (encadré rouge). Modifié d'après Valette <i>et al.</i> (2014). .....	36
Figure 4. Zone d'étude : (A) Localisation du site d'étude ; (B) Photographie aérienne du site de Seilh (Source : <a href="http://www.geoportail.gouv.fr">www.geoportail.gouv.fr</a> ).....	38
Figure 5. Relevés de bathymétrie à Seilh à l'échosondeur.....	39
Figure 6. Carte de profondeur à Seilh (mesures effectuées le 9 mars 2018).....	39
Figure 7. Photographies aériennes (prises par drone en septembre 2017) du site d'étude. (A) Missions d'acquisition d'images. Chaque point fait référence à une prise de vue, chaque couleur correspond à une mission; (B) Exemple d'une photographie aérienne prise à 30 m de hauteur au-dessus des herbiers de macrophytes plurispécifiques ; (C) Fragment d'orthomosaïque du site.....	40
Figure 8. Cartographie du substrat sur le site de Seilh (résolution spatiale : 50 cm). Cette carte a été réalisée sur la base de la photointerprétation d'une orthomosaïque drone du site, prise le 21 septembre 2017.....	41
Figure 9. Cartographies de la ripisylve : (A) Relevés télémétriques ; (B) Représentation de la ripisylve par des polygones. L'image de fond est une photographie aéroportée issue de Géoportail. Les développements « faible », « modéré » et « important » de la ripisylve correspondent aux gammes de hauteurs de la forêt riveraine, d'une densité non négligeable. Celles-ci sont 14-20 m, 21-25 m et 26-30 m, respectivement.....	42
Figure 10. Cartographie du recouvrement total des macrophytes observé à Seilh en septembre 2017 (résolution spatiale : 3 m). Cette carte a été réalisée sur la base de la photointerprétation d'une orthomosaïque drone du site, prise le 21 septembre 2017.....	43
Figure 11. <i>Myriophyllum spicatum</i> : (A) Photographie d'une partie aérienne, avec apex (Source : Roubeau, 2017) ; (B) Schéma d'une population <i>in situ</i> (Sources : Roubeau, 2018 et Ganette, 2018)..	44
Figure 12. <i>Ranunculus fluitans</i> : (A) Herbiers en fleurs à Seilh ; (B) Touffes ; (C) Fleurs à la surface (Source : Espel, 2017) ; (D) Architecture des touffes de renoncule (Source : <a href="http://www.i-flora.com">www.i-flora.com</a> ).....	45

## CHAPITRE II

- Figure 1. Schéma des principales étapes pour le développement de notre méthode de cartographie automatique de la biomasse aérienne de la végétation aquatique submergée et de son proxy, le recouvrement total. .... 60
- Figure 2. Protocole d'échantillonnage du recouvrement de la végétation aquatique submergée sur le site d'étude. .... 62
- Figure 3. Images satellite Pléiades-1A du site d'étude (résolution spatiale de 50 cm). (A) Vue satellite de la zone de 100 km<sup>2</sup> ; (B) Zoom de l'image Pléiades montrant le site d'étude (Source : Airbus Defence and Space). .... 63
- Figure 4. Schéma du principe de la *k-fold cross validation*. Modifié d'après le site [www.karlrosaen.com](http://www.karlrosaen.com). .... 67
- Figure 5. Structure du Random Forest, appliqué en régression. Modifié d'après le site [www.towardsdatascience.com](http://www.towardsdatascience.com). .... 68
- Figure 6. Illustration du Support Vector Regression. C représente la fonction de coût, et  $\epsilon$  la fonction de perte. Modifiée d'après le site [www.saedsayad.com](http://www.saedsayad.com). .... 68
- Figure 7. Illustration du fonctionnement d'un algorithme *K-Nearest Neighbors*, appliqué en régression. Modifié d'après Amirudin (2016). .... 69
- Figure 8. Cartographie du recouvrement total (%) prédit par les 3 algorithmes de *machine learning* pour deux jeux de données multispectrales. (A) Random Forest ; (B) Support Vector Regression ; (C) *K-Nearest Neighbors* ; « RVB » représente le « dataset 0 » avec les bandes du rouge, vert et du bleu et « RVB PIR » le « dataset 1 » avec les mêmes bandes du visible et celle du proche-infrarouge. 55P correspond aux 55 placettes (entités de 3 m de côté), et 880Q aux 880 quadrats (entités de 0,75 m de côté). .... 74
- Figure 9. Recouvrement prédit en fonction du recouvrement observé pour chaque algorithme et niveau d'échantillonnage. Résultats pour le « dataset 0 » (RVB) et « dataset 1 » (RVB PIR). (A) Random Forest ; (B) Support Vector Regression ; (C) *K-Nearest Neighbors* ; (1) 55 placettes ; (2) 880 quadrats. La droite rouge représente un modèle linéaire avec lequel le recouvrement serait parfaitement prédit. RVB représente les bandes du rouge, vert et du bleu, respectivement et PIR, le proche-infrarouge. ... 75
- Figure 10. Comparaison des erreurs moyennes de prédiction des modèles (RMSE), selon le jeu de données spectrales, l'algorithme et le niveau d'échantillonnage (55P pour 55 placettes ou 880Q pour 880 quadrats) utilisés : (A) Random Forest ; (B) Support Vector Regression ; (C) *K-Nearest Neighbors*. Les DataSetX correspondent aux 4 jeux de données spectrales testés dans cette étude, impliquant les bandes spectrales de l'image Pléiades et/ou deux indices de végétation : "RVB", "RVB PIR", "NDVI et GRVI", et "RVB PIR NDVI et GRVI". .... 76
- Figure 11. Cartographie des différences entre recouvrements prédits et observés pour les 3 algorithmes de *machine learning* et deux jeux de données spectrales. (A) Random Forest ; (B) Support Vector Regression ; (C) *K-Nearest Neighbors* ; « RVB » représente le « dataset 0 » avec les bandes du rouge,



vert et du bleu et « RVB PIR » le « dataset 1 » avec les mêmes bandes du visible et celle du proche-infrarouge. 55P correspond aux 55 placettes (entités de 3 m de côté), et 880Q aux 880 quadrats (entités de 0,75 m de côté). Les zones vertes (différences positives) représentent une surprédiction du recouvrement alors que les zones rouge (différences négatives) montrent une sous prédiction. .... 77

Figure 12. Cartographie du recouvrement prédit obtenue grâce des modèles construits sur 55 entités d'échantillonnage de différentes tailles : (A) Random Forest (A) ; (B) Support Vector Regression ; (C) K-Nearest Neighbors ; « RVB » représente le «dataset 0» avec les bandes du rouge, vert et du bleu et « RVB PIR » le «dataset 1» avec les mêmes bandes du visible et celle du proche-infrarouge..... 79

Figure 13. Cartographie des différences locales entre recouvrements prédits et observés. Résultats pour des modèles construits sur 55 entités d'échantillonnage de différentes tailles : (A) Random Forest (A) ; (B) Support Vector Regression ; (C) K-Nearest Neighbors ; « RVB » représente le «dataset 0» avec les bandes du rouge, vert et du bleu et « RVB PIR » le «dataset 1» avec les mêmes bandes du visible et celle du proche-infrarouge. Les zones vertes (différences positives) représentent une surprédiction du recouvrement alors que les zones rouge (différences négatives) montrent une sous prédiction. .... 80

Figure 14. Evolution de la RMSE (%) en fonction du nombre de quadrats pour des modèles développés par le Random Forest. « RVB » représente le «dataset 0» avec les bandes du rouge, vert et du bleu et « RVB PIR » le «dataset 1» avec les mêmes bandes du visible et celle du proche-infrarouge. .... 81

Figure 15. Résultats du meilleur modèle de régression sélectionné : le modèle est issu du Random Forest, basé sur le « dataset 1 » (RVB PIR) et 880 quadrats, comparés à la cartographie de recouvrement observé (cf. Chapitre I). (A) Carte de recouvrement observé en septembre 2017 ; (B) Carte du recouvrement prédit en septembre 2017 par le RF ; (C) Recouvrement prédit en fonction du recouvrement observé au sein des quadrats ; (D) Carte des différences entre recouvrements prédits et observés..... 82

Figure 16. Modélisation de la densité de biomasse aérienne de macrophytes submergés en fonction de leur recouvrement à l'aide d'une fonction puissance. .... 82

Figure 17. Cartographie de la biomasse aérienne toutes espèces confondues en septembre 2017 ( $g_{MS} \cdot m^{-2}$ ). (A) Biomasse aérienne observée ; (B) Biomasse aérienne prédite. .... 83

Figure 18. Linéarisation de la relation densité de biomasse aérienne- recouvrement par transformation logarithmique : ..... 88

Figure 19. Suivi temporel du recouvrement des macrophytes à Seilh après normalisation radiométrique relative des images Pléiades acquises à différentes dates : application du modèle de régression issu du Random Forest et des 880 quadrats et dont les variables prédictives sont RVB et PIR (pour les bandes du rouge, vert, bleu et du proche-infrarouge, respectivement)..... 93

## CHAPITRE III

Figure 1. Schéma d'une courbe de réponse photosynthétique à la lumière.  $I_c$  correspond au point de compensation,  $P_{max}$  au taux de photosynthèse maximal,  $I_s$  à l'intensité de saturation,  $I_k$  l'intensité de demi-saturation et  $\alpha$ , au coefficient de pente.  $P_n$  fait référence au taux de photosynthèse nette, alors que  $R$  représente le taux de respiration. Le taux de production en ordonnées correspond à un taux de production photosynthétique. .... 104

Figure 2. Exemple de courbe de réponse photosynthétique à la température :  $P_{max}$  est le taux de production photosynthétique maximal,  $T_{opt}$ , l'optimum thermique de photosynthèse et  $T_{max}$ , la température pour laquelle la production est maximale..... 105

Figure 3. Courbes de réponses photosynthétiques à la lumière (A) et à la température (B) pour *Vallisneria americana* et *Myriophyllum spicatum*, d'après Titus et Adams (1979). La figure B ne montre la courbe que pour *M. spicatum*. .... 107

Figure 4. Schéma du banc d'oxymétrie : 1. Extérieur du laboratoire (400 ppm CO<sub>2</sub>) ; 2. Pompe à air ; 3. Rampe LED (Roleadro®) ; 4. Chambre expérimentale avec 4 flacons de mesures ; 5. Table d'agitation magnétique ; 6. Moniteur d'oxymétrie FirestingO2 multicanaux (4 optodes et 1 sonde température) ; 7. Groupe froid à fonction chauffante (TEKO® TK500) ; 8. Bac tampon thermo-régulé (70 L). Modifié d'après Firmin (2018). .... 110

Figure 5. Cultures monospécifiques de *Ranunculus fluitans* et *Myriophyllum spicatum* au laboratoire : (A) Vue d'ensemble des containers ; (B) *Myriophyllum spicatum* ; (C) *Ranunculus fluitans*. (Sources : A. Elger et D. Espel). .... 112

Figure 6. Schéma des apex terminaux de (A) *Myriophyllum spicatum* et de (B) *Ranunculus fluitans* ; (a) pétiole ; (b) segments foliaires du 1<sup>er</sup> ordre ; (c) segments foliaires du 2<sup>ème</sup> ordre ; (d) segments foliaires du 3<sup>ème</sup> ordre (Sources : Firmin (2018) et D. Espel). .... 113

Figure 7. Chambre expérimentale contenant les 4 flacons de mesures et des apex de *Myriophyllum spicatum*. (A) Schéma de la chambre et des interactions lumineuses, thermiques et gazeuses au cours d'une expérimentation ; (B) Photographie, en vue latérale, rampe LED allumée. Les 4 fils noirs correspondent aux fibres optiques des 4 optodes. Le fil blanc correspond à la sonde de température. Les bagues noires servent à fixer les fibres optiques (Sources : Firmin (2018) et D. Espel). .... 114

Figure 8. Exemple de mesures de la concentration en O<sub>2</sub> dissous dans les flacons à l'obscurité et à la lumière en réponse à des variations d'intensité lumineuse chez *Ranunculus fluitans*. 2 cycles entiers de mesures sont représentés. La courbe jaune représente la concentration du flacon témoin (*i.e.* contenant du milieu standardisé, mais ne contenant pas de plante) ; les courbes en orange, rose et rouge, celles des 3 flacons contenant le milieu et les fragments de macrophytes ; la courbe bleue, celle de l'évolution de la température. Les flèches illustrent les pentes maximales ( $a_{max}$ ) de ces courbes (Source : D. Espel). .... 115

Figure 9. Organigramme récapitulatif de la méthode de traitement des données d'oxymétrie. Modifié d'après Firmin (2018). .... 116

Figure 10. Exemple de détermination automatique des zones d'inflexion des courbes de mesures de la concentration en O <sub>2</sub> en fonction du temps. (A) Détection des points d'inflexion pour un flacon. Les points rouges et bleus et représentent les points d'inflexions des régressions non paramétriques appliquées (courbes verte et rouge, respectivement). Les points violets correspondent à ceux retenus dans l'analyse ; (B) Segments temporels de production (segments verts) et de consommation (segments bleus) d'O <sub>2</sub> pour tous les flacons. ①②③ et ④ font référence au flacon témoin et aux trois flacons « test », respectivement. La courbe rouge représente la deuxième régression non paramétrique appliquée. ....	117
Figure 11. Exemple de régression linéaire (droite rouge) sur une phase de photosynthèse nette positive avec le coefficient de pente maximum ( $a_{max}$ ) sélectionné pour un flacon test après une phase de respiration. Les points noirs représentent la concentration en O <sub>2</sub> mesurée en fonction du temps. Les droites en pointillés marquent l'intervalle de temps sur lequel une régression linéaire a été appliquée. Celui qui est montré ici, correspond à la régression linéaire retenue, définie par le $a_{max}$ . Le bandeau jaune représente la phase lumineuse.....	118
Figure 12. Analyse des coefficients de pente en fonction du $R^2$ associé. Exemple de résultats pour l'expérience ❶ sur <i>M. spicatum</i> : « Influence de la température » sur la photosynthèse nette (A) et sur la respiration à l'obscurité (B).....	118
Figure 13. Exemple montrant des données expérimentales de photosynthèse nette (Pn) et de respiration à l'obscurité (R) mesurés en fonction de la température pour <i>M. spicatum</i> . Les courbes rouge et bleue représentent des régressions non paramétriques (fonction <i>loess()</i> dans R) appliquées sur la Pn et la R, respectivement. Les fuseaux autour de ces courbes représentent les erreurs standards. ....	119
Figure 14. Exemple montrant les données expérimentales de photosynthèse nette et respiration en fonction de l'intensité lumineuse photosynthétique (PAR) pour <i>M. spicatum</i> . La courbe bleue représente une régression non paramétrique (fonction <i>loess()</i> dans R). Le fuseau autour de cette courbe représente l'erreur standard. ....	121
Figure 15. Meilleurs modèles de respiration en fonction de la température $R(T)$ pour (A) <i>M. spicatum</i> et (B) <i>R. fluitans</i> . Les points noirs représentent les données de respiration mesurées ( $R_{obs}$ ) exprimées en consommation d'O <sub>2</sub> . Les lignes en pointillés marquent le paramètre de température optimale ( $T_{opt}$ ) de chaque modèle. ....	123
Figure 16. Données de respiration prédite (en bleu) dont l'abscisse (valeur de température) correspond à celle d'une donnée expérimentale de photosynthèse nette (en rouge) pour (A) <i>M. spicatum</i> et (B) <i>R. fluitans</i> . La correspondance des températures entre des données de photosynthèse nette et de respiration est matérialisée par les segments gris verticaux. ....	124
Figure 17. Dépendance de la photosynthèse brute à la température : .....	125
Figure 18. Dépendance de la photosynthèse brute à l'intensité lumineuse : .....	127
Figure 19. Comparaison des fonctions limitantes de production photosynthétique par (A) la température $g(T)$ et (B) par l'intensité lumineuse $f(I)$ , paramétrées pour <i>M. spicatum</i> de la Garonne (courbe Demether) et du Lac Wingra (courbe de Titus et Adams, 1979). La fonction (a) est caractérisée par un paramètre de demi-saturation $I_k$ de 164 $\mu E.m^{-2}.s^{-1}$ et (b) par un paramètre $I_k$ de 365 $\mu E.m^{-2}.s^{-1}$ d'après les valeurs obtenues par Titus et Adams (1979). ....	129

Figure 20. Schéma de l'automatisation du dispositif expérimental d'oxymétrie. Les chiffres représentent les étapes d'acquisition des données d'oxymétrie.....136

## CHAPITRE IV

Figure 1. Déterminisme multifactoriel des macrophytes submergés dans la Garonne d'après le modèle mécaniste de VAS du projet DEMETHER : influences des variables environnementales dans les processus biologiques..... 153

Figure 2. Ajustement des données de longueur en fonction de la densité de biomasse d'un individu de *M. spicatum* (courbe bleue) et de *R. fluitans* (courbe rouge) ; les données de longueur mesurées sur le terrain sont superposées (points). ..... 154

Figure 3. Maillage bathymétrique 2D du site d'étude : (A) vue 2D et (B) vue 3D..... 156

Figure 4. Simulations hydrodynamiques sur le site d'étude : (A) Distributions spatiales des profondeurs (à gauche) et des vitesses (à droite) au 21 septembre 2017 ; (B) Chronique horaire de débit sur l'année 2017. .... 157

Figure 5. Comparaison des températures moyennes mensuelles de l'air à Blagnac en 2017 (« moyenne 2017 ») avec les températures moyennes mensuelles prédites selon les différents scénarios climatiques RCP du GIEC fournis par la DRIAS (« RCP<sub>2.6</sub> » et « RCP<sub>8.5</sub> ») à Blagnac pour un horizon moyen (2041-2070). Le scénario RCP<sub>ref</sub> (« RCP-Ref ») correspond aux années climatiques de référence (1976-2005). Les courbes sont des ajustements non paramétriques des données mensuelles moyennes. Les températures moyennes mensuelles sont tracées au 15 de chaque mois. .... 159

Figure 6. Evolution des températures de l'eau au cours d'une année en fonction de trois scénarios climatiques : RCP<sub>ref</sub>, 2017, et RCP<sub>8.5</sub>. (A) Comparaison entre les scénarios RCP<sub>ref</sub> et 2017; (B) Comparaison entre les scénarios 2017 et RCP<sub>8.5</sub>. Les oscillations observées correspondent aux variations horaires. .... 160

Figure 7. Evolution annuelle de la biomasse sur le site d'étude en 2017 (mode multispécifique) : (A) Biomasse totale (*i.e.* sommes des biomasses de *M. spicatum* et *R. fluitans*) et spécifique, cumulées à l'échelle du site ; (B) Distributions spatiales de la densité de biomasse totale sur le site d'étude, à différentes périodes entre mars et novembre..... 162

Figure 8. Distributions spatiales des densités de biomasse pour *M. spicatum* (en bleu) et *R. fluitans* (en rouge) au 15 mai (A) et au 15 septembre (B) 2017, sur le site d'étude..... 163

Figure 9. Comparaison des évolutions annuelles de la biomasse (cumulée à l'échelle du site) en 2017 pour *R. fluitans* (A) et *M. spicatum* (B) en mode multispécifique et monospécifique. .... 164

Figure 10. Evolution annuelle de la biomasse totale (*i.e.* *M. spicatum* + *R. fluitans*) cumulée sur le site d'étude pour les simulations RCP<sub>ref</sub>, 2017 et RCP<sub>8.5</sub>..... 165

Figure 11. Distribution spatiale des différences de densité de biomasse totale calculées entre 2017 et le scénario RCP<sub>8.5</sub> sur le site d'étude au 15 septembre. Une différence positive (en vert) indique une densité de biomasse plus forte en 2017 que sous un scénario RCP<sub>8.5</sub>. .... 166

Figure 12. Evolution annuelle de l'abondance relative de *M. spicatum* (Msp, en bleu) et *R. fluitans* (Rfl, en rouge) sur le site en fonction des trois scénarios climatiques (2017, RCP<sub>ref</sub> et RCP<sub>8.5</sub>). ..... 167

Figure 13. Exemples de distributions spatiales des différences d'abondance relative pour *R. fluitans* (Rfl) entre 2017 et les scénarios RCP au 1<sup>er</sup> juillet (à gauche) et 15 septembre (à droite) : (A) Comparaison entre le scénario RCP<sub>ref</sub> et 2017. Une différence positive (en vert) indique une plus forte abondance relative sous un scénario RCP<sub>ref</sub> qu'en 2017 ; (B) Comparaison entre 2017 et le scénario RCP<sub>8.5</sub>. Une différence positive (en vert) indique une plus forte abondance relative en 2017 que sous un RCP<sub>8.5</sub>. ..... 167

Figure 14. Biomasses moyennes annuelles à l'échelle du site en fonction des trois scénarios de température (RCP<sub>ref</sub>, 2017 et RCP<sub>8.5</sub>) : biomasses spécifiques de *R. fluitans* (Rfl), de *M. spicatum* (Msp) et biomasse totale (Totale). ..... 168

Figure 15. Comparaison des bilans carbonés de *R. fluitans* en 2017 et sous un scénario RCP<sub>8.5</sub> : (A) Evolution annuelle de la densité de biomasse moyenne à l'échelle du site sous les deux scénarios : la droite verticale indique la période à laquelle cette comparaison est menée, ici au 21 juillet ; (B-D) Comparaison des taux de variation instantanés des différents processus impliqués dans la production nette de biomasse : (B) moyennés sur une période de 24h ; (C) moyennés sur les heures de jour ; (D) moyennés sur les heures de nuit. Les processus considérés sont la photosynthèse brute (Pbrut), la respiration (Respi), la photosynthèse nette (Pnet), la translocation nette (Transloc) et la production nette (ProdNet). ..... 169

Figure 16. Comparaison du bilan carboné de *M. spicatum* en 2017 et sous un scénario RCP<sub>ref</sub> : (A) Evolution annuelle de la densité de biomasse moyenne à l'échelle du site sous les deux scénarios : la droite verticale indique la période à laquelle cette comparaison est menée, ici au 1<sup>er</sup> juillet ; (B) Comparaison des différents taux de variation instantanés impliqués dans la production nette de biomasse, moyennés sur la journée. Les processus considérés sont la photosynthèse brute (Pbrut), la respiration (Respi), la photosynthèse nette (Pnet), la translocation nette (Transloc), et la production nette (ProdNet). ..... 171

## CONCLUSION GENERALE

Figure 1. Schéma montrant la place de ce travail de recherche dans le projet DEMETHER et sa boîte à outils. Les onglets orange correspondent aux tâches réalisées dans le cadre de ce travail de thèse (développement d'outils et acquisition de données). Les onglets gris font référence à la collecte de données (notamment les chroniques temporelles de variables environnementales, représentées en bleu). Les onglets violets et le développement du modèle (cadre bordeaux) correspondent aux tâches réalisées dans le cadre du projet Démether parallèlement à ma thèse. Les onglets verts et rouges correspondent aux variables environnementales et biologiques simulées. Le schéma présente aussi la distinction entre les données du modèle qui dépendent seulement de l'espace (x), du temps (t) ou des deux à la fois (x,t). ..... 183

# Liste des tableaux

## CHAPITRE II

Tableau 1. Synthèse des approches de cartographie automatique de la végétation aquatique submergée par télédétection. ....	56
Tableau 2. Distribution des classes d'abondance (en nombre et %) au sein des entités d'échantillonnage (placettes ou quadrats). ....	61
Tableau 3. Effet de l'algorithme : métriques d'évaluation des meilleurs modèles obtenus avec les 3 algorithmes de machine learning (métriques à l'échelle du site). ....	73

## CHAPITRE III

Tableau 1. Courbes de réponses photosynthétiques et respiratoires des macrophytes submergés d'eau douce disponibles dans la littérature : (P-I) Dépendance de la production photosynthétique à la lumière ; (P-T) Dépendance à la température ; (R) Respiration à l'obscurité en fonction de la température. ....	106
Tableau 2. Paramètres des meilleurs modèles de respiration en fonction de la température $R(T)$ pour <i>M. spicatum</i> et <i>R. fluitans</i> : le taux de respiration maximal ( $R_{max}$ ) est exprimé en $nmol\ O_2.g_{MS}^{-1}.s^{-1}$ ; la sensibilité à la température pour la respiration ( $Tr$ ) et l'optimum thermique de respiration ( $T_{opt}$ ) en °C. ....	124
Tableau 3. Paramètres des meilleurs modèles de photosynthèse brute en fonction de la température $G(T)$ pour <i>M. spicatum</i> et <i>R. fluitans</i> : le taux de photosynthèse brute maximal ( $P_{max}$ ) est exprimé en $nmol\ O_2.g_{MS}^{-1}.s^{-1}$ et la sensibilité à la température pour la photosynthèse ( $Tr$ ) et l'optimum thermique de production photosynthétique ( $T_{opt}$ ) en °C. ....	126
Tableau 4. Paramètres des modèles de photosynthèse brute $F(I)$ pour <i>M. spicatum</i> et <i>R. fluitans</i> . Le taux de photosynthèse brute maximal ( $P_{max}$ ) est exprimé en $nmol\ O_2.g_{MS}^{-1}.s^{-1}$ , et le paramètre $I_p$ en $\mu mol\ photons\ PAR.m^{-2}.s^{-1}$ . ....	128
Tableau 5. Paramètres écophysologiques issus de la bibliographie pour <i>M. spicatum</i> . Les conversions concernant les taux de photosynthèse brute ( $P_{max}$ ) et de respiration ( $R_{max}$ ) ont été faites avec un quotient photosynthétique ( <i>i.e.</i> ratio mol $O_2$ /mol C) moyen (PQ) de 1,1 pour la photosynthèse et un PQ de 1 pour la respiration) (Westlake, 1963; Madsen <i>et al.</i> , 1991; Kirk, 1994; Rosenberg <i>et al.</i> , 1995; Blanch, 1997; Jones, 2005; Pedersen <i>et al.</i> , 2013). Le coefficient de conversion gC/gMS a été fixé à 0,45 d'après Rader <i>et al.</i> (2001). $I_k$ représente l'intensité de demi-saturation. Les températures entre parenthèses correspondent aux températures auxquelles les mesures ont été prises lors des expositions à différentes intensités lumineuses. Le $T_{opt}$ correspond à l'optimum thermique de photosynthèse brute obtenu avec des courbes de réponse photosynthétique à la température. ....	130



# **Introduction générale :**

## **Les macrophytes aquatiques : de la biologie des espèces à la structuration des communautés**





## A. LES MACROPHYTES DANS LES HYDROSYSTEMES

### 1. Biologie et adaptation des macrophytes submergés aux conditions environnementales

#### 1.1. Définition et classification des macrophytes

Le terme « macrophyte » possède des définitions variées selon les auteurs, les pays et les époques. Il est toutefois globalement associé aux organismes photosynthétiques visibles à l'œil nu (*i.e.* macroscopiques), dont tout ou partie du cycle de vie se déroule en milieu aquatique. Ces milieux sont très diversifiés : les réservoirs, les lacs et étangs, les rivières, les lagunes. En milieu marin, ils sont aussi retrouvés le long des côtes (Thomaz *et al.*, 2008).

Leur classification a été longtemps discutée ; ils apparaissent dans différentes clades et sont répandus dans les principales zones biogéographiques, avec la plus grande diversité d'espèces dans la région néotropicale (Chambers *et al.*, 2008). Ils sont principalement représentés parmi les macroalgues filamenteuses ou coloniales pluricellulaires (telles que les chlorophytes et charophytes, ou algues vertes, les xanthophytes ou algues jaunes, les rhodophytes ou algues rouges, les cyanobactéries et les phéophytes ou algues brunes), les mousses (*i.e.* les bryophytes), les fougères au sens large (*i.e.* les filicophytes et les lycophytes), ainsi que les plantes à graines (*i.e.* les spermaphytes) (Haury *et al.*, 2001; Chambers *et al.*, 2008). Les macrophytes vasculaires se retrouvent chez les fougères et les plantes à graines. Les angiospermes (plantes à graines et à fleurs) constituent le groupe principal représentant les macrophytes aquatiques vasculaires. D'après Chambers *et al.* (2008), on dénombre 984 espèces de plantes vasculaires aquatiques au sein du biome néotropical, contre 497 dans le paléarctique.

En milieu fluvial, généralement, le terme macrophytes inclut les angiospermes, les bryophytes, certaines fougères et les algues macroscopiques. Toutefois, ce travail de recherche a strictement porté sur les angiospermes, qui peuvent être subdivisées en trois types biologiques.

#### 1.2. Diversité des types biologiques chez les macrophytes

Il est possible de classer schématiquement les macrophytes en fonction de leur type écomorphologique, défini selon la position des espèces par rapport à la surface de l'eau et leur relation au substrat (Sculthorpe, 1967; Barbe, 1984; Haury, 1992) (Figure 1) :

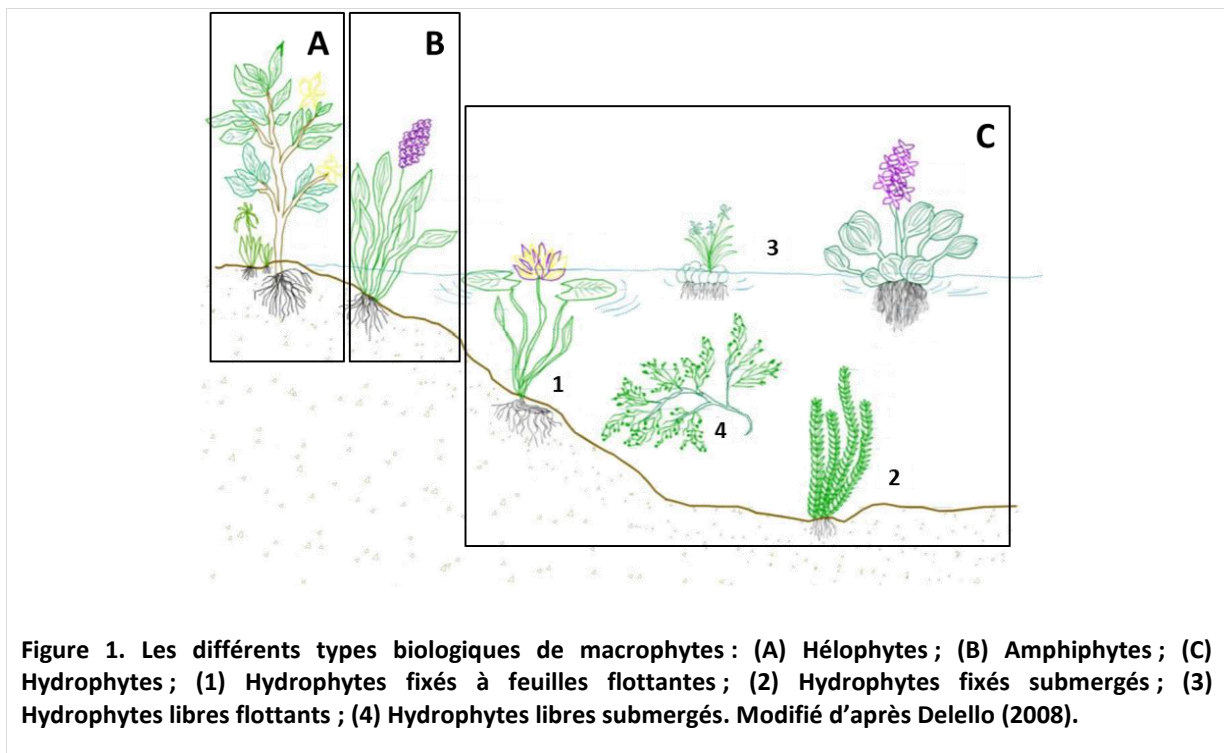
- Les **hélrophytes** (ou **émérgents**) (Figure 1A), rassemblent les végétaux dont la partie épigée (*i.e.* tiges, feuilles et inflorescences) est au moins partiellement aérienne, hors de l'eau, alors que la partie hypogée, ainsi que la base de la tige peuvent être immergées et sont fixées au substrat. Ces espèces poussent principalement en bordure des cours d'eau et plans d'eau, ou dans les marais et sont capables de supporter des périodes d'exondation temporaires. Ce groupe comprend des types assez variés de plantes qui peuvent être encore classées en deux sous-groupes : les émergents dressés (*e.g.* les genres *Typha*, *Phragmites*) et les émergents rampants (*e.g.* *Ludwigia spp.*, *Myriophyllum aquaticum*, *Hydrocotyle spp.*) (Rejmánková, 1992).

- Les **amphiphytes** (Figure 1B) (ou espèces amphibies) sont adaptées à la fois à la vie émergée et à la vie dans l'eau et donc capables de se développer soit dans l'eau soit en milieu humide. Leurs racines sont toujours submergées ou ancrées dans un substrat, mais leurs tiges et leurs feuilles peuvent être submergées ou émergées, avec des morphologies souvent très différentes suivant les conditions. La différenciation des parties épigées entre les deux formes de vie peut être dépendante du cycle de croissance des espèces de la partie de la plante considérée, ou bien des conditions environnementales.

La floraison coïncide en principe avec les périodes d'exondation et se réalise donc en milieu aérien (Barbe, 1984). Parmi cette catégorie, on trouve par exemple les genres *Berula* et *Glyceria*.

- Enfin, les **hydrophytes** (Figure 1C), regroupent les végétaux dont l'ensemble de l'appareil végétatif est complètement dépendant de la masse d'eau, qu'ils soient, immergés et/ou flottant à la surface de l'eau. L'essentiel de leur cycle biologique se déroule dans ou à la surface de l'eau. Ces derniers sont classés en quatre catégories :

- les hydrophytes enracinés (rhizophytes) dans le sédiment, à feuilles flottantes<sup>1</sup>, avec présence ou non de feuilles immergées (e.g. *Potamogeton nodosus*, ou les nénuphars comme *Nymphaea alba*) ;
- les hydrophytes enracinés (rhizophytes) dans le sédiment, totalement immergés<sup>2</sup> (e.g. *Myriophyllum spicatum*, les genres *Elodea*, *Vallisneria*). C'est sur ce groupe que ce travail de recherche va porter ;
- les hydrophytes libres non enracinés (pleustophytes) flottants à la surface de l'eau<sup>3</sup> (e.g. les genres *Lemna*, *Azolla*, *Eichhornia*) ;
- les hydrophytes libres non enracinés (pleustophytes), submergés et se développant librement dans la colonne d'eau<sup>4</sup> (e.g. *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*). Ces dernières peuvent parfois s'ancrer dans les sédiments, mais ne présentent pas de véritables racines.



Ces macrophytes se développent souvent en herbiers plus ou moins denses, pluri- ou monospécifiques et en mosaïque, les caractéristiques de cette répartition différant selon les régions biogéographiques (Duarte et Kalff, 1987) mais aussi selon les conditions hydrologiques (Barbe, 1984). Les espèces flottantes (libres ou enracinées), ou formant un couvert dense juste en dessous de la surface de l'eau (= canopée), sont souvent les espèces les plus compétitives pour les ressources, et dominent dans les écosystèmes lentiques lorsque suffisamment d'éléments nutritifs sont disponibles dans la colonne d'eau, tandis que hydrophytes enracinés dominent dans les écosystèmes lotiques (Bornette et Puijalon, 2009).

### 1.3. Traits d'histoire de vie

De nombreux travaux indiquent que les traits d'histoire de vie des angiospermes aquatiques (*e.g.* traits biologiques, écologiques et caractères de reproduction) varient le long de gradients environnementaux, et qu'ils permettent d'expliquer les interactions entre les plantes et de multiples facteurs environnementaux (Willby *et al.*, 2001; Puijalon et Bornette, 2004; Puijalon *et al.*, 2005, 2011). Ces traits sont étroitement liés à la forme de croissance des plantes (Thomaz *et al.*, 2008). Ils sont en fait une conséquence directe de différents degrés d'**adaptation morphologique et physiologique à la vie aquatique** (*i.e.* atténuation rapide de la lumière en fonction de la profondeur, pression hydrostatique, diffusion lente des gaz dans l'eau (Maberly et Spence, 1989), renouvellement constant des nutriments dans l'eau dans les milieux courants, variations de température modérées dans les régions tempérées) :

- **Au niveau morphologique :**

Dépourvus de tissu de soutien (sclérenchyme), les hydrophytes sont souvent flexibles, ce qui leur confère une capacité relative à résister au courant (*e.g.* capacité de reconfiguration dans le courant des organes immergés comme chez *Ranunculus fluitans*). Ils sont toutefois composés de tissus à structure aérée dans les tiges et feuilles (développement de l'aérenchyme), afin de favoriser leur flottaison, le transport et le stockage d'oxygène en cas de stress hypoxique, constituant ainsi une véritable « atmosphère interne » (Jung *et al.*, 2008). Les macrophytes sont également caractérisés par une réduction des tissus absorbants, les racines agissant principalement comme structure d'ancrage. Leur extension va varier en fonction de la position de l'espèce par rapport à la colonne d'eau.

Il est aussi très fréquent de trouver un polymorphisme foliaire (appelé hétérophylle) chez certaines espèces d'hydrophytes (*e.g.* *Sagittaria sp.*, *Potamogeton nodosus*) dont la morphologie des feuilles est adaptée aux conditions d'accès à la lumière. Les espèces ayant développé des feuilles flottantes sont le plus souvent dotées de longues tiges et/ou longs pétioles (*e.g.* *Potamogeton nodosus*) pour faciliter le maintien des limbes foliaires à la surface malgré les niveaux d'eau fluctuants. A contrario, les feuilles submergées sont très souvent fines, allongées, en forme de ruban (*e.g.* *Vallisneria sp.*), découpées ou divisées (*e.g.* les feuilles verticillées des myriophylles ou cératophylles), afin d'augmenter la surface de contact avec le milieu extérieur pour maximiser l'accès à la lumière et l'absorption des nutriments, du carbone pour la photosynthèse (Sculthorpe, 1967; Bornette et Puijalon, 2009) et minimiser également la résistance au courant et donc les dommages potentiels aux feuilles du fait des contraintes hydrauliques.

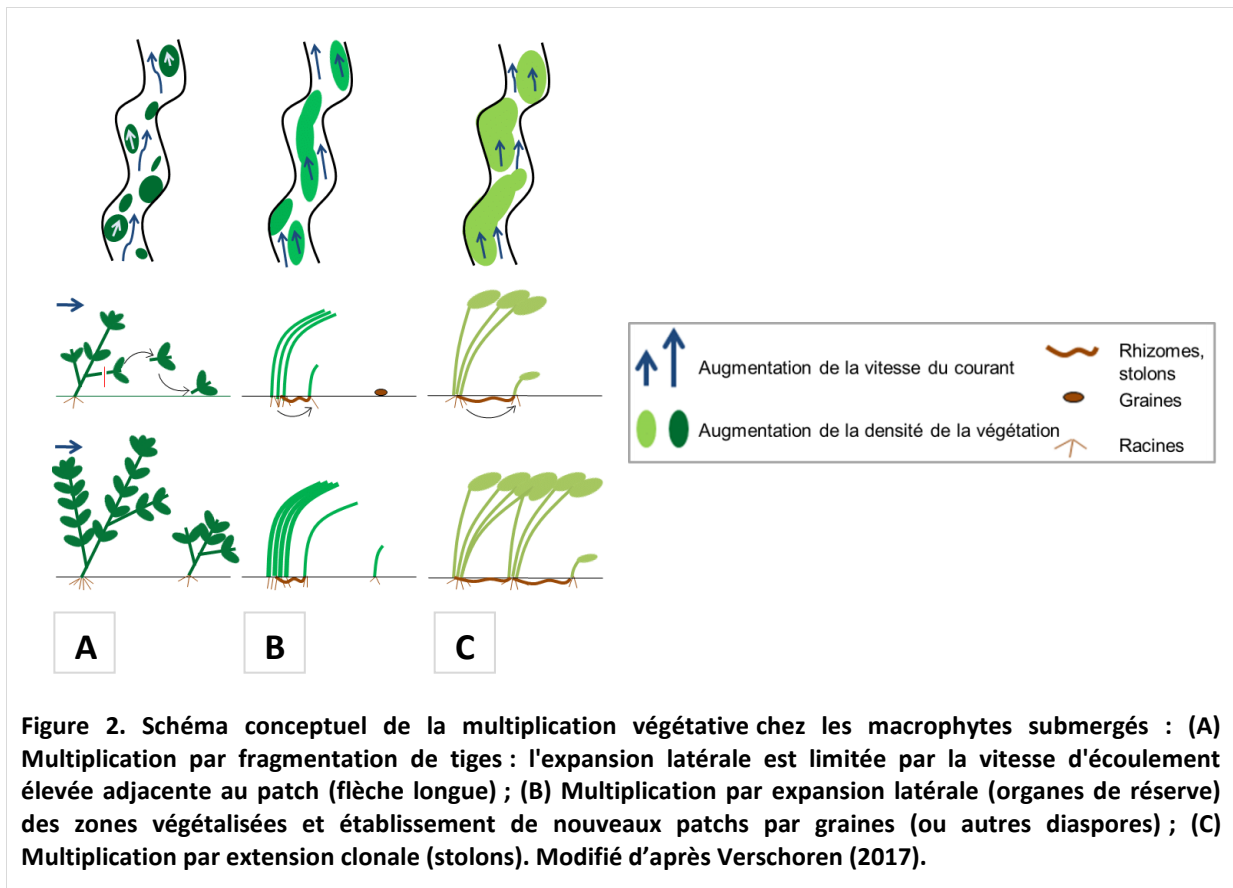
De plus, les espèces à feuilles flottantes sont caractérisées par une morpho-anatomie foliaire de plante terrestre à leur face supérieure (*i.e.* dotées d'un épiderme à cuticule épaisse, cireuse et munies de stomates, ouvertures permettant l'échange de gaz) pour se protéger des potentielles agressions extérieures (*e.g.* précipitations, dessiccation) et de plante submergée à la face inférieure des feuilles (*i.e.* riches en chloroplastes, dépourvues de stomates, réduction ou absence de cuticule) afin d'absorber l'eau, les nutriments et les gaz dissous directement de l'eau environnante (Denny, 1972).

- **Au niveau physiologique :**

La floraison des macrophytes est généralement aérienne pour permettre une pollinisation par les insectes ou par le vent. De plus, chez la grande majorité des hydrophytes submergés, la reproduction est principalement asexuée : une plante se multiplie via la production de diaspores (*i.e.* structures variées permettant d'accomplir la dissémination d'une espèce) végétatives tels que les turions (bourgeons dormants qui se séparent du plant parental lorsque celui-ci dégénère à la mauvaise saison),

les bourgeons axillaires, les stolons, ou organes de réserves tels que les rhizomes, tubercules ou racines tubérisées (Barrat-Segretain, 1996; Combroux *et al.*, 2002).

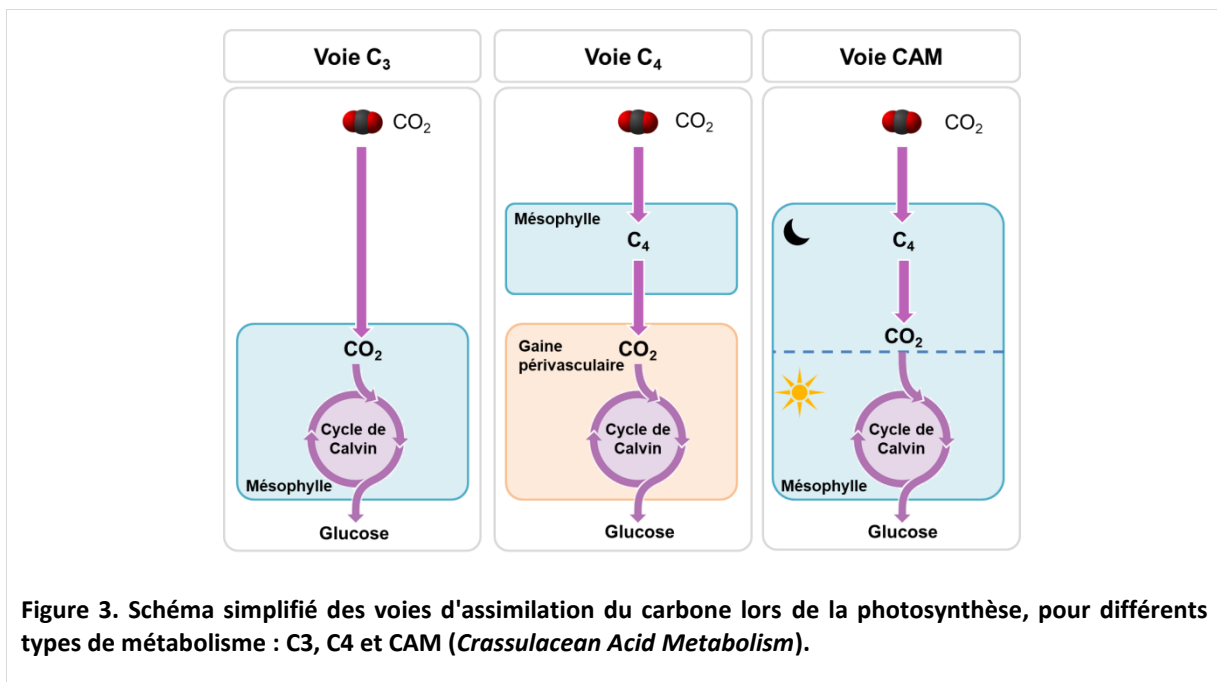
Ce mode de reproduction présente lui-même une variabilité interspécifique et intraspécifique. Par exemple, *Myriophyllum sp* et *Ranunculus sp* se propagent par fragmentation des tiges feuillées (Figure 2A), alors que la majorité des espèces de *Potamogeton* se disperse via leurs rhizomes et tubercules (Figure 2B-C). Leur dispersion dépend en partie du transport par l'eau (*i.e.* hydrogamie), donc de la flottabilité des diaspores et de la capacité des plantes à se dissocier, de la probabilité de trouver un substrat permettant de se régénérer à partir de diaspores, et en partie de l'anémochorie et de la zoochorie (par exemple, par des oiseaux ou des poissons).



Ce mode de reproduction confère ainsi aux espèces pionnières une grande capacité de (re)colonisation et de régénération végétative, permettant ainsi une grande dispersion (Barrat-Segretain *et al.*, 1998) et expliquant, en grande partie, les patrons de (re)colonisation des espèces et leur répartition dans les cours d'eau (Barrat-Segretain et Amoros, 1995, 1996; Henry *et al.*, 1996; Barrat-Segretain *et al.*, 1999; Barrat-Segretain et Bornette, 2000).

Enfin, pour éviter que la photosynthèse ne soit limitée par un déficit en carbone, les macrophytes ont développé différentes stratégies d'assimilation. Le dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) est la forme préférentielle d'assimilation du carbone chez ces organismes autotrophes, généralement par absorption du CO<sub>2</sub> atmosphérique chez les espèces présentant des organes aériens ou flottants (Raven, 1970). La plupart des espèces de macrophytes submergés obtiennent en revanche le carbone inorganique depuis la colonne d'eau, et quelques-unes le capturent de l'eau interstitielle dans les sédiments (Madsen et Sand-Jensen, 1991), lorsque leur développement racinaire et la porosité des tissus sont suffisants (Winkel et Borum, 2009).

Toutefois, pour pallier à des concentrations en  $\text{CO}_2$  dissous limitantes, environ la moitié des espèces de macrophytes sont capables d'utiliser les ions bicarbonates ( $\text{HCO}_3^-$ ) comme source de carbone inorganique au lieu du  $\text{CO}_2$  (Madsen et Sand-Jensen, 1991), dont l'assimilation est catalysée par la RubisCO (*i.e.* l'enzyme végétale impliquée dans le cycle de Calvin et plus particulièrement dans la réaction de carboxylation lors de la photosynthèse) (Steemann-Nielsen, 1960; Raven, 1970; Maberly et Spence, 1983; Bowes, 1993; Vestergaard et Sand-Jensen, 2000). C'est le cas par exemple de *Ranunculus fluitans* (Bodner, 1994), ou de *Myriophyllum spicatum* (Bowes, 1987). Étant donné que le métabolisme d'utilisation du  $\text{HCO}_3^-$  est un processus coûteux, son utilisation est souvent phénotypiquement plastique (Madsen et Sand-Jensen, 1991). Les macrophytes capables d'utiliser à la fois le  $\text{CO}_2$  et le  $\text{HCO}_3^-$  peuvent doubler leur taux de croissance dans certaines conditions (Smolders *et al.*, 2002; Tokoro *et al.*, 2014). Par conséquent, la capacité d'utilisation du carbone inorganique est déterminante dans la performance photosynthétique d'une espèce et peut être un atout majeur dans le cadre des interactions compétitives (Peltre *et al.*, 1997). Elle influe donc fortement sur la distribution des macrophytes submergés dans les écosystèmes d'eau douce (Sand-Jensen, 1983; Adams, 1985). Également, contrairement à la plupart des macrophytes qui ont un métabolisme  $\text{C}_3$  (voie d'assimilation du carbone lors de la photosynthèse), quelques rares espèces sont dotées d'un métabolisme  $\text{C}_4$  (*e.g.* *Hydrilla verticillata*) ou CAM (*e.g.* *Crassula* sp.) (Figure 3) permettant, dans le cas de plantes aquatiques, de palier des conditions de carbone limitant (Hough et Wetzel, 1977; Holaday et Bowes, 1980; Raven *et al.*, 1988; Magnin *et al.*, 1997; Bowes *et al.*, 2002; Pedersen *et al.*, 2011).



Par conséquent, grâce à leurs nombreuses adaptations à la vie aquatique, les macrophytes font partie intégrante des écosystèmes aquatiques, tant d'un point de vue structurel que fonctionnel.



## 2. Rôles des macrophytes au sein des écosystèmes aquatiques

### 2.1. Importance fonctionnelle des végétaux aquatiques

Le statut de producteur primaire confère aux macrophytes un rôle majeur dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques (Schneider *et al.*, 2012). Grâce à de multiples fonctions écologiques, les macrophytes interviennent dans de nombreux processus physiques, chimiques et biologiques, essentiels à l'équilibre des milieux, et participent à la complexité et à l'hétérogénéité des habitats dans les lacs et rivières (Jeppesen *et al.*, 1998; Wetzel, 2001).

#### 2.1.1. Influence sur la composition physicochimique de l'eau et des sédiments

Ces organismes autotrophes contribuent en premier lieu aux **cycles biogéochimiques de l'oxygène et du carbone** via la photosynthèse et la respiration. En effet, d'importantes variations circadiennes d'O<sub>2</sub> sont observées dans la colonne d'eau en présence de macrophytes, résultant de la photosynthèse diurne, et de la respiration, qui n'est plus compensée par la photosynthèse durant la nuit (Chapra, 1997; Wilcock et Nagels, 2001). L'absorption/le rejet du carbone leur permet de tenir les rôles de puits/source de carbone et ainsi de participer au cycle global du carbone.

En fonction de la hauteur du couvert végétal par rapport à la profondeur de l'eau, les macrophytes submergés peuvent aussi favoriser la stratification thermique (*i.e.* répartition verticale de la température dans l'eau) dans les milieux peu profonds lenticques en réduisant l'énergie cinétique turbulente (Herb et Stefan, 2005), et ainsi influencer sur le transport vertical des gaz dissous et des particules. Ils agissent donc indirectement sur les niveaux d'oxygène à l'interface eau-sédiments (Caraco et Cole, 2002).

La libération de l'oxygène par la rhizosphère dans les sédiments contribue, en outre, à l'oxygénation des milieux, à la respiration des plantes et à l'augmentation de la dégradation aérobie de la matière organique en milieu aquatique (Sand-Jensen *et al.*, 1982; Pedersen *et al.*, 1998).

Par ailleurs, les macrophytes influencent **les cycles biogéochimiques des nutriments** par le transfert actif ou passif d'**azote** et de **phosphore** des sédiments vers la colonne d'eau, à la fois pendant leur phase de croissance et pendant leur sénescence et leur décomposition (Carpenter et Lodge, 1986; Sand-Jensen *et al.*, 1989; Marion et Paillisson, 2003; Scheffer, 2004). L'oxygénation par la rhizosphère peut réduire la remobilisation du phosphore des sédiments riches en fer vers la colonne d'eau, du fait de l'influence des conditions redox dans la solubilisation des sels de phosphore (Wigand *et al.*, 1997; Hupfer et Dollan, 2003), et améliorer la dégradation de la matière organique avec libération concomitante d'éléments nutritifs (Sand-Jensen *et al.*, 1982; Kemp et Murray, 1986; Caffrey et Kemp, 1991).

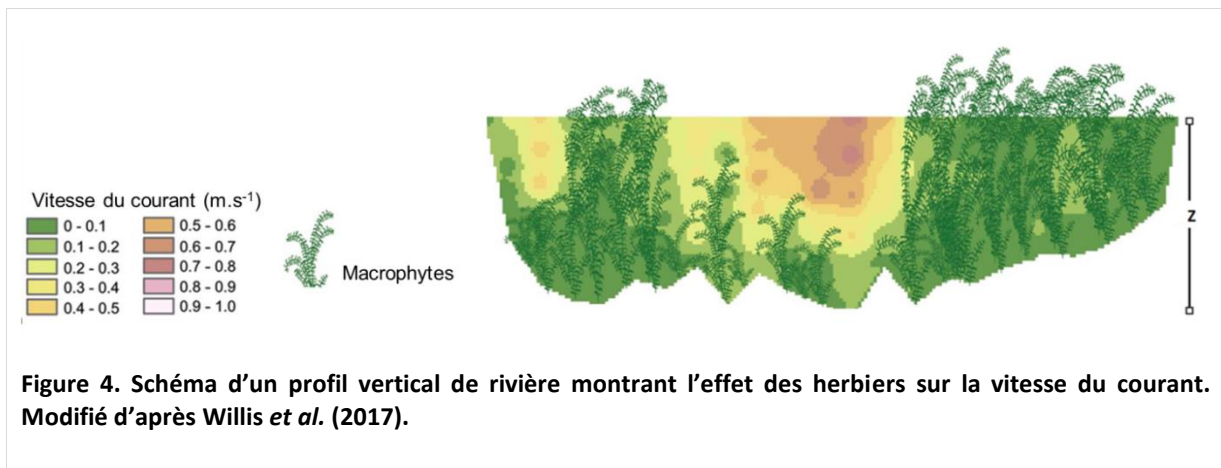
D'un autre côté, de nombreux auteurs ont souligné que même avec des systèmes racinaires très peu développés, les macrophytes submergés enracinés, sont capables d'absorber et de piéger de manière significative l'azote et le phosphore des sédiments (Barko *et al.*, 1988; Chen et Barko, 1988) et sont donc à l'origine d'une grande partie de la perte d'azote et de phosphore observée dans la colonne d'eau et les sédiments au milieu de l'été.

Enfin, le rôle des macrophytes dans **l'accumulation, la concentration ou la dégradation des contaminants**, et donc dans la phytoremédiation des eaux, a été de nombreuses fois démontré (Newete et Byrne, 2016; Li *et al.*, 2018; Lu *et al.*, 2018; Souza et Silva, 2019). Selon Mohamed (2017), certaines cyanobactéries dominant les masses d'eau eutrophes produisent des cyanotoxines avec lesquelles certains macrophytes submergés (*e.g.* *Lindernia rotundifolia*, *Hygrophila stricta* et *Cryptocoryne crispatula*) peuvent interagir de différentes manières, notamment par bioaccumulation et biotransformation de ces substances. Certaines espèces de macrophytes sont considérées comme des

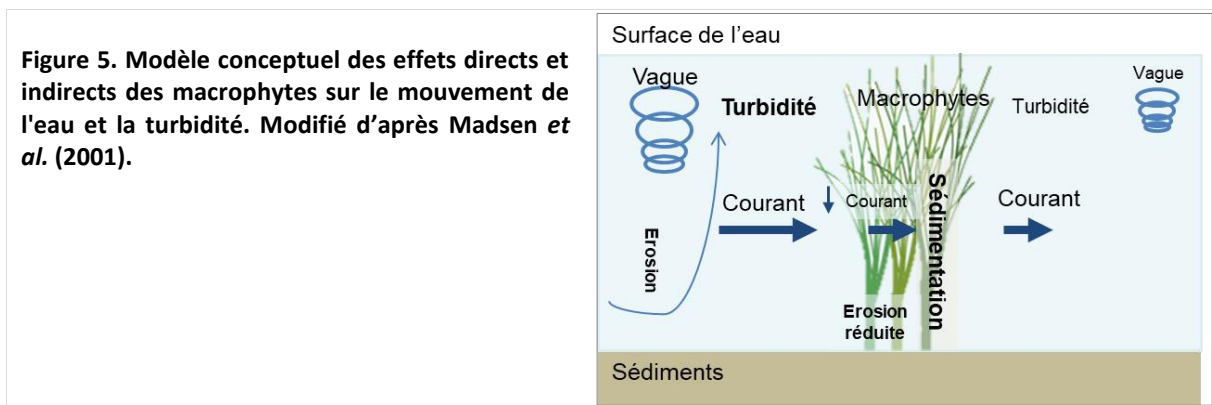
« sentinelles » en raison de l'accumulation de contaminants biodisponibles dans leurs tissus, pouvant être mise à profit à des fins de diagnostic environnemental (Gerhardt, 2011).

### 2.1.2. Effets sur l'hydromorphologie

Les **espèces submergées et ancrées** au substrat revêtent d'autant plus une importance particulière dans les cours d'eau qu'elles peuvent influencer sur le débit si elles forment des tapis denses, par **stabilisation des conditions de l'écoulement**, en ralentissant considérablement le courant ou en le déviant au sein des herbiers (Vermaat *et al.*, 2000; Bennett *et al.*, 2002; Cotton *et al.*, 2006; Meire *et al.*, 2014). Plus précisément, Wharton *et al.* (2006) ont observé des baisses de vitesse à l'intérieur des herbiers, tandis qu'entre ces herbiers, les vitesses sont accrues (Figure 4). Le ralentissement des vitesses dans un chenal fortement colonisé peut également s'accompagner d'une **hausse des hauteurs d'eau et des températures** (Wilcock *et al.* 1999). De fait, de nombreuses études décrivent les micro-turbulences engendrées par la végétation au sein des herbiers et à leur périphérie (López et Garcia, 2001; Green, 2005; Järvelä, 2005; Naden *et al.*, 2006).



Ce ralentissement du courant par les macrophytes se traduit par une **sédimentation intra-herbiers** (Haslam, 1978), contribuant ainsi à la **réduction de la charge en matières en suspension** dans l'eau (Madsen *et al.*, 2001; Newell et Koch, 2004; Carr *et al.*, 2010), à la **stabilisation des fonds et des rives**, les protégeant ainsi de l'érosion, face aux contraintes hydrauliques (Vermaat *et al.*, 2000; Madsen *et al.*, 2001; Oguz *et al.*, 2013). La **sédimentation**, associée à une minéralisation et/ou bioturbation (*i.e.* remaniement du sédiment par les organismes) va favoriser l'absorption de nutriments disponibles (Barko et James, 1998), et participe à la modification des habitats (Madsen *et al.*, 2001) (Figure 5).





Par conséquent, les macrophytes sont considérés comme des **organismes-ingénieurs**, car ils sont capables de contrôler directement ou indirectement la disponibilité en ressources pour eux et les autres espèces, en provoquant des modifications de leur biotope (Carpenter et Lodge, 1986; Jones *et al.*, 1996, 1997).

### 2.1.3. Effets sur les biocénoses

L'influence des espèces de macrophytes sur les populations et les communautés a été largement étudiée pour une grande diversité d'organismes. En 2004, Scheffer décrit même les herbiers de macrophytes comme « une forêt luxuriante pleine de biodiversité ».

La végétation aquatique est d'une grande importance pour un large éventail d'organismes en tant que **ressource alimentaire** importante : en moyenne, environ 10 % de la production annuelle est consommée par des herbivores et les 90 % restant sont utilisés dans les réseaux trophiques comme détritiques organiques au moment de la senescence des macrophytes (Lodge, 1991; Cronin, 1998; Cebrian, 1999). Si certaines espèces herbivores s'accommodent de différentes espèces végétales, d'autres ne vont consommer que quelques espèces, voire qu'une seule.

Les macrophytes favorisent aussi la diversité des espèces en servant eux-mêmes de **support** pour d'autres organismes, notamment de nombreuses espèces d'algues, de bactéries, etc. qui constituent le périphyton (van Donk et van de Bund, 2002), source de nourriture pour de nombreux invertébrés (Newman, 1991).

Leur rôle d'**habitat** ou d'**abri** pour la faune aquatique (zooplancton, macroinvertébrés, poissons, oiseaux...) contre le courant et/ou de nombreux prédateurs est aussi reconnu depuis longtemps, en fonction de la densité, de la morphologie, et de la répartition des macrophytes (Carpenter et Lodge, 1986; Søndergaard *et al.*, 1996; Jeppesen *et al.*, 1998; Klaassen et Nolet, 2007; Kouamé *et al.*, 2010, 2011; Ferreira *et al.*, 2011; Schultz et Dibble, 2012). Les hydrophytes à feuilles profondément divisées (*e.g. Myriophyllum sp., Ceratophyllum sp.*, etc.) offrent notamment une capacité d'accueil pour les invertébrés supérieure à celle d'autres macrophytes à feuilles moins découpées (Diehl et Kornijów, 1998). Certains auteurs ont même démontré que les macrophytes ont une influence sur la distribution spatiale des organismes aquatiques, tels que le zooplancton et les poissons (Lauridsen et Lodge, 1996; Schindler, 1999; van Donk et van de Bund, 2002), en plus de la médiation des interactions trophiques (Piana *et al.*, 2006; Jeppesen *et al.*, 2007).

Aujourd'hui, les proliférations estivales de phytoplancton d'eau douce (principalement des cyanobactéries) sont devenues de plus en plus préoccupantes pour la qualité de l'eau (Paerl, 1988; Paerl et Fulton, 2006). Elles sont principalement dues à une charge excessive de nutriments (Paerl, 1988). Or, la réduction de l'azote inorganique dissous et du phosphore réactif soluble par les macrophytes, conférerait à ceux-ci une **capacité à inhiber la croissance du phytoplancton** en eau douce (Jasser, 1995; Guo-feng *et al.*, 2014; Dai *et al.*, 2017; Mohamed, 2017). Également, l'ombrage par les macrophytes contribue à inhiber le développement du phytoplancton (Mulderij *et al.*, 2007).

De plus, le potentiel allélopathique (*i.e.* libération des composés chimiques dans l'environnement, qui ont un effet inhibiteur ou stimulant ; Rice, 2012) de certains macrophytes submergés (Hu et Hong, 2008; Gao *et al.*, 2017; Mohamed, 2017) pourrait être utilisé en tant qu'outil de **contrôle de la prolifération des algues** et de gestion des écosystèmes aquatiques (Mjelde et Faafeng, 1997; Hu et Hong, 2008; Moreno, 2011; Ghobrial *et al.*, 2015; Gao *et al.*, 2017; Gharbia *et al.*, 2017). En particulier, Pakdel *et al.* (2013) suggèrent que les macrophytes dotés de ce potentiel pourraient limiter la prolifération de phytoplancton dans les systèmes dominés par les cyanobactéries. Globalement, plusieurs espèces de *Potamogeton*, *Elodea*, *Ceratophyllum* et *Myriophyllum* se sont révélées avoir ce potentiel contre des épiphytes algaux et cyanobactéries (Hasler et Jones, 1949; Mjelde et Faafeng,

1997; Erhard et Gross, 2006; Vanderstukken *et al.*, 2011, 2014; Zhang *et al.*, 2011; Švanys *et al.*, 2014). Ainsi, l'ensemble de ces travaux suggère le maintien ou l'implantation de macrophytes comme stratégie de gestion efficace du phytoplancton, notamment dans les masses d'eau peu profondes sujettes à l'eutrophisation.

Par conséquent, au regard des nombreux rôles écologiques et services écosystémiques qu'ils rendent, les macrophytes peuvent être considérés comme des **espèces clé de voute des hydrosystèmes**. Ainsi, une perte de biodiversité indigène ou une modification des assemblages de macrophytes pourraient nuire à la productivité et à la durabilité des écosystèmes, entraînant d'importantes conséquences écologiques et socio-économiques. Ils suscitent donc de forts enjeux de conservation.

## 2.2. Impacts des forts développements des végétaux aquatiques submergés

Les macrophytes sont présents de manière naturelle dans les hydrosystèmes et il est normal que leur taux de croissance fluctue au fil des saisons et des années. Toutefois, on constate depuis quelques années, que **durant la période estivale** (avec la hausse des températures et la diminution de la vitesse du courant et de la profondeur de l'eau), certaines espèces, notamment **les submergées, prolifèrent**, entraînant des conséquences importantes pour le fonctionnement des écosystèmes (Fleming et Dibble, 2015). En effet, à partir d'un certain seuil d'abondance, les plantes aquatiques peuvent nuire aux fonctions de l'écosystème et services écosystémiques qui en résultent (Kelly et Hawes, 2005; Zhang et Boyle, 2010).

Les forts développements peuvent entraîner une **forte réduction de la vitesse de l'eau** par augmentation de la résistance à l'écoulement qui peut conduire à un **réchauffement des eaux de surface**, à la création d'un gradient thermique vertical (les températures étant plus froides en profondeur dans l'herbier), voire à une **diminution de l'oxygène dissous**, par limitation des échanges atmosphériques avec l'eau (Unmuth *et al.*, 2000). Elles peuvent donc d'autant plus contribuer à **l'anoxie nocturne durant l'été**, du fait d'une augmentation de la respiration par la hausse des températures, en particulier dans les zones lenticues, peu profondes où la stratification de la colonne d'eau a plus de chances de se produire, ce qui peut conduire à la **mortalité de la faune aquatique, comme les poissons** (Smale et Rabeni, 1995; Bunch *et al.*, 2015).

La **fermeture des milieux** dans de telles situations est aussi une conséquence directe de l'« excès » de biomasse. En milieu hypereutrophe, ces fortes biomasses peuvent entraîner une **crise dystrophique** sur le long terme. En cas de fortes charges en ammonium, une modification du pH en rivière lente entraînerait également une **libération d'ammoniac dissous hautement toxique** pour les autres groupes biologiques, notamment l'ichtyofaune (toxicité aiguë) (Haury et Baglinière, 1996).

Ces fortes biomasses vont également causer des **problèmes pour les gestionnaires et acteurs de l'eau** et des milieux aquatiques (eaux stagnantes, colmatage des prises d'eau des centrales nucléaires en cas d'arrachage des herbiers par les crues, etc.) (Jadhav et Buchberger, 1995; Bunn *et al.*, 1998; Sand-Jensen et Pedersen, 1999; Stephan et Gutknecht, 2002). Du point de vue des usagers, les proliférations de macrophytes peuvent occasionner une **gêne pour la navigation et les activités nautiques** (canoë, kayak, etc.) (Martin, 2017), et/ou provoquer des **odeurs désagréables** lors de la décomposition des herbiers (Gray, 2008). L'ensemble de ces phénomènes suscite d'autant plus des inquiétudes auprès du public, qui pense qu'une pollution/contamination des eaux est en cause, ou que ces proliférations entraînent une dégradation de la qualité du milieu (Mugnier, 2016).

Ainsi, la simple présence d'herbiers de macrophytes est souvent décriée et perçue comme une nuisance pour les milieux aquatiques par les acteurs de la gestion de l'eau et les usagers, pouvant conduire à des interventions de gestion inadaptées. Par exemple, pour éviter ces effets négatifs, la végétation aquatique peut être enlevée mécaniquement par arrachage ou faucardage, généralement à

un coût important (Dawson, 1989; Bal et Meire, 2009), et pouvant entraîner une importante remise en suspension de sédiments (Greer *et al.*, 2017) dont la re-déposition peut avoir des conséquences écologiques négatives pour les invertébrés et les poissons (Garner *et al.*, 1996; Kemp *et al.*, 2011).

Par conséquent, un enjeu scientifique aujourd'hui est d'abord de proposer un regard différent sur les espèces de macrophytes qui peuplent les hydrosystèmes, et de développer les recherches surtout sur leur biologie, et écologie, indispensables pour prévenir une prolifération excessive des macrophytes, ou plus généralement, au regard des nombreux enjeux de conservation, anticiper la dynamique des macrophytes, qu'elle soit régressive ou progressive, dans l'optique d'une gestion adaptée des hydrosystèmes fluviaux.

## B. DETERMINISME MULTIFACTORIEL DES ASSEMBLAGES DE MACROPHYTES SUBMERGES DANS LES COURS D'EAU

En rivière et grand cours d'eau, les macrophytes submergés sont souvent abondants (en particulier dans les zones de rives, annexes fluviales, etc.). Des patrons de végétalisation distincts sont observés, allant d'une couverture végétale continue à une couverture végétale hétérogène, sous forme de patches, variant selon des tendances saisonnières et pluriannuelles (O'Hare, 2015).

A l'échelle spécifique, des **cycles annuels** de biomasse sont observés avec une croissance abondante à partir du printemps et une biomasse maximale pendant les mois d'été dans les zones climatiques de latitude moyenne (Dawson, 1976; Hasan, 1988; Clarke, 2002; Silva *et al.*, 2009). Ces pics de biomasse sont suivis par un dépérissement du matériel végétal (mortalité par sénescence) lors de la baisse des températures survenant durant la période automnale, moment à partir duquel la biomasse aérienne disparaît presque complètement (Battle et Mihuc, 2000; Menéndez *et al.*, 2003). Au début de la saison de croissance, le stockage racinaire des substances de réserve (carbohydrates, nutriments) accumulées tout le long de l'année précédente, est mobilisé pour le développement de la biomasse aérienne au printemps (phénomène de translocation) (Madsen, 1991). Au fur et à mesure que la saison de croissance progresse, les glucides provenant de la photosynthèse sont acheminés vers les organes de stockage (*e.g.* rhizomes, racines, tubercules, etc.) jusqu'à atteindre des niveaux élevés dans les organes, pendant une période d'hivernage prolongée (Madsen et Owens, 1998). L'hivernage des plantes se réalise via des graines pour les espèces annuelles, alors que pour les plantes vivaces, diverses diaspores végétatives, et souvent aussi tout le système racinaire, persistent pendant l'hiver (organes de dormance). Cette étape est cruciale pour le déroulement de la vernalisation (traitement au froid des racines tubéreuses/pousses) avant la reprise printanière et l'initiation de la floraison.

La saisonnalité observée s'exprime par une succession de pics de recouvrement sur un même hydrosystème. A la fin du printemps, les hydrophytes submergés sont les premiers à apparaître. Puis, ils sont suivis au cours de l'été par l'extension des grands potamots et des lentilles d'eau. Selon la température estivale, il est également possible d'observer la prolifération d'algues vertes ou jaunes filamenteuses (Haury et Gouesse Aidara, 1999). Par ailleurs, certaines espèces ont une occurrence restreinte à quelques semaines (*e.g.* les *Lemna*) ou bien encore des floraisons restreintes, voire occasionnelles, comme *Ceratophyllum demersum*.

Sur des **cycles pluriannuels**, la composition en espèces peut changer du fait des modifications des paramètres environnementaux contrôlant la croissance ou la disparition des macrophytes (Wiegand *et al.*, 2014). Par exemple, des espèces tolérantes à un stress peuvent être remplacées par des espèces plus compétitives. Des successions écologiques (*i.e.* évolution de stades pionniers vers des stades matures) telles que définies par le *Patch Dynamics Concept* de Pickett et White (1985), repris plus tard par Townsend (1989), peuvent également avoir lieu, avec des stades pionniers en général plus productifs que les stades matures.

Outre l'aspect temporel, la distribution spatiale des communautés en cours d'eau est plus complexe et fait appel à une multitude de facteurs, qui varient continuellement dans le temps et l'espace (Gleason, 1926). En effet, à l'échelle locale, **divers facteurs physiques, chimiques et biotiques** vont former un **réseau complexe d'interactions**, déterminant la structure et le fonctionnement d'un système. L'importance de ces paramètres, la nature de leurs relations (synergie, antagonisme, indépendance) et la relative prépondérance des interconnexions varient d'un cours d'eau à un autre.

Alors que la littérature scientifique accorde une attention considérable à la dynamique des communautés de macrophytes dans les lacs, les communautés fluviales ont été relativement négligées (Sand-Jensen *et al.*, 1989; Riis et Biggs, 2003a; Hilton *et al.*, 2006). Une synthèse des connaissances actuelles sur les facteurs contrôlant l'état des macrophytes dans les cours d'eau des milieux tempérés et sur leur fonctionnement est présentée ci-après.

## 1. Facteurs physiques

### 1.1. Lumière

La **lumière** est souvent considérée comme le facteur physique majeur déterminant la croissance et la répartition des macrophytes submergés dans le temps et l'espace (Sculthorpe, 1971; Van *et al.*, 1976; Barko et Smart, 1981, 1986; Barko *et al.*, 1982; Bowes et Salvucci, 1989; Zimmerman *et al.*, 1994; Schneider *et al.*, 2006; Zhu *et al.*, 2008).

En particulier, elle est cruciale dans la réalisation de la photosynthèse des macrophytes (Olesen et Sand-Jensen, 1993; Kirk, 1994) car elle fournit l'énergie nécessaire au transport d'électrons, et conduit par la suite, à la production d'énergie chimique et à la fixation du carbone.

Le déclenchement de certaines phases du développement est très sensible aux variations de photopériode (*i.e.* durée et quantité de lumière cumulée au cours d'une journée). En particulier, la production d'organes de reproduction végétative tels que les tubercules ou les turions est favorisée chez certains hydrophytes par un raccourcissement de la durée du jour (Bowes *et al.*, 1979; Spencer et Anderson, 1986, 1987). Par ailleurs, l'intensité lumineuse, variant quotidiennement et au cours des saisons, influence fortement les changements quotidiens et saisonniers de biomasse (Kelly *et al.*, 1983; Haury et Gouesse Aïdara, 1999).

Également, la morphologie, la composition des espèces et la distribution des macrophytes submergés dépendent en grande partie des conditions d'éclairement dans l'eau, de sorte qu'une quantité suffisante de lumière atteint les tiges et les feuilles des macrophytes (Koch, 2001; Michael Kemp *et al.*, 2004).

La disponibilité de la lumière dépend de l'atténuation exponentielle de l'intensité lumineuse le long de la colonne d'eau (Figure 6) d'après la loi de Beer-Lambert (*i.e.* relation qui relie l'atténuation d'un faisceau de lumière aux propriétés des milieux qu'il traverse) (Carr *et al.*, 1997; Köhler *et al.*, 2010). Elle va donc déterminer la **profondeur maximale** d'établissement d'une espèce submergée en fonction de sa phénologie et de son mode de croissance (Spence et Chrystal, 1970; Van *et al.*, 1976; Barko et Smart, 1981; Bowes et Salvucci, 1989; Best *et al.*, 2001; Imamoto *et al.*, 2007). Cependant, grâce à leurs ajustements morphologiques et physiologiques particuliers, les espèces submergées peuvent s'adapter à différentes profondeurs (Fu *et al.*, 2014). L'atténuation de la lumière est aussi liée à la **transparence de l'eau** (Chambers et Kaiff, 1985; Hudon *et al.*, 2000), elle-même dépendante des propriétés optiques de l'eau (couleur de l'eau, liée aux substances en solution) et de la concentration de particules en suspension (organiques ou inorganiques) présentes dans la colonne d'eau (Sculthorpe, 1967; Kirk, 1994), qui peuvent limiter la production primaire (Karlsson *et al.*, 2009; Thrane *et al.*, 2014) et inhiber en particulier la croissance des macrophytes (Haslam, 1978; Barko *et al.*, 1982; Sand-Jensen, 1989). L'augmentation de la charge trophique (et donc de l'atténuation de la lumière) dans un

écosystème aquatique limitera alors les potentialités de colonisation par les macrophytes (Lehmann et Lachavanne, 1997; Lehmann *et al.*, 1997).

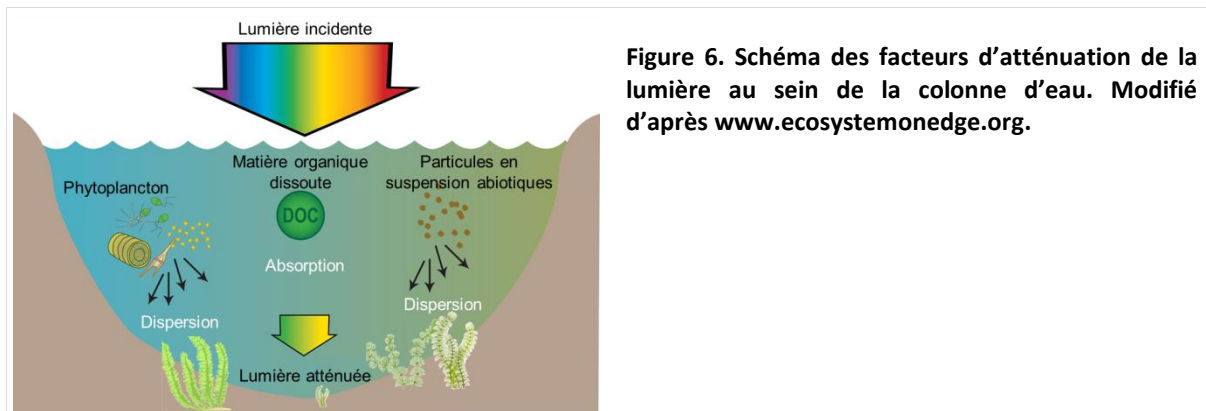


Figure 6. Schéma des facteurs d'atténuation de la lumière au sein de la colonne d'eau. Modifié d'après [www.ecosystemonedge.org](http://www.ecosystemonedge.org).

A cette atténuation par la colonne d'eau peut s'ajouter l'**auto-ombrage**, limitant la production de biomasse de la plante (Nielsen et Sand-Jensen, Kaj, 1989; Frodge *et al.*, 1990). En effet, la flexion de la plante en fonction de sa hauteur et du courant peut empêcher la lumière d'atteindre les parties inférieures de la plante. Également, l'**ombrage** peut être causé par (i) la présence d'épiphytes (Ham *et al.*, 1981; Flynn *et al.*, 2002; Hilton *et al.*, 2006), (ii) la hauteur de la ripisylve et sa distance par rapport à la berge (Ham *et al.*, 1982; Wright *et al.*, 2003), ou bien encore (iii) la présence d'autres macrophytes submergés et un peuplement dense de macrophytes (Sculthorpe, 1967; Ham *et al.*, 1981). L'ombrage occasionné peut entraîner une diminution de la biomasse totale (aérienne et racinaire), de la surface des feuilles et de leur nombre (Grimshaw *et al.*, 2002).

La disponibilité de la lumière dans un milieu conditionnant directement la production biologique, elle est donc un facteur limitant pour les macrophytes. Toutefois, tous les macrophytes n'ont pas les mêmes exigences en terme de lumière selon leur appartenance à différents types ou groupes biologiques (Van *et al.*, 1976; Bowes et Salvucci, 1989).

## 1.2. Température

La **température de l'eau** joue un rôle prépondérant dans la croissance des macrophytes et l'établissement d'une espèce donnée. Elle est liée à la profondeur, au rayonnement global, à la température de l'air et à l'alimentation par les eaux souterraines. La température agit de façon cyclique sur les végétaux aquatiques, en raison de ses variations journalières et saisonnières, en fonction des exigences thermiques des espèces. Toutefois, les espèces submergées sont moins exposées à ces fluctuations journalières et saisonnières que les espèces flottantes et les amphiphytes, du fait de leur position dans la colonne d'eau (Santamaría, 2002).

Au niveau des processus métaboliques, la photosynthèse et la respiration sont deux mécanismes dépendant de la température (Titus et Adams, 1979; Barko et Smart, 1981). Les réactions chimiques liées à des activités enzymatiques sont stimulées par la température dans une gamme qui dépend des exigences thermiques des espèces (Short et Neckles, 1999) et de l'acclimatation aux conditions actuelles. Par ailleurs, la température de l'eau intervient dans le cycle de développement, mais aussi dans la sélection des espèces et de leur développement saisonnier (Barko et Smart, 1981; Barko *et al.*, 1982; Madsen et Brix, 1997).

Elle peut modifier aussi la phénologie de la plante en conditionnant la levée de dormance (Handley et Davy, 2005), la germination de tubercules (Haller *et al.*, 1976), la période de floraison (Dawson, 1980;



Thackeray *et al.*, 2010), la durée de saison de croissance (Moeller, 1980), mais aussi la formation d'organes de réserve (Haag, 1979; Winston et Gorham, 1979; Sastroutomo, 1980). Thornley et Johnson (1990) ont notamment démontré que le déclenchement de la croissance chez les plantes était fondé sur l'accumulation d'unités thermiques ou degrés-jours (*degree-day hypothesis*). En effet, l'histoire thermique des racines tubéreuses et la photopériode jouent un rôle crucial dans la floraison de certains macrophytes. La vernalisation anticipe la germination, la formation de rosettes foliaires et la floraison chez *Ranunculus* (Meynet, 1993). Cela a été attribué à la nécessité d'une période froide pour briser la dormance végétative estivale dans les racines tubéreuses, comme dans les conditions de croissance naturelles (Kamenetsky *et al.*, 2005).

Enfin, à une plus large échelle, la température détermine la distribution saisonnière et longitudinale des macrophytes au sein des cours d'eau. Pour Barko et Smart (1981) la température de l'eau est le facteur climatique le plus important affectant la distribution mondiale des plantes aquatiques. Leurs résultats suggèrent que la vaste étendue latitudinale de *Myriophyllum spicatum* en Amérique du Nord pourrait être liée à la large tolérance thermique de cette espèce. Également, des variations de température d'une masse d'eau entraîneraient des modifications de la composition de la communauté de macrophytes (Gallup et Hickman, 1975). Cependant, il existe encore très peu d'études portant sur l'influence de la température sur la distribution des différentes espèces de macrophytes, la structure et la composition des communautés des rivières.

### 1.3. Hydromorphologie

#### 1.3.1. Hydrodynamique

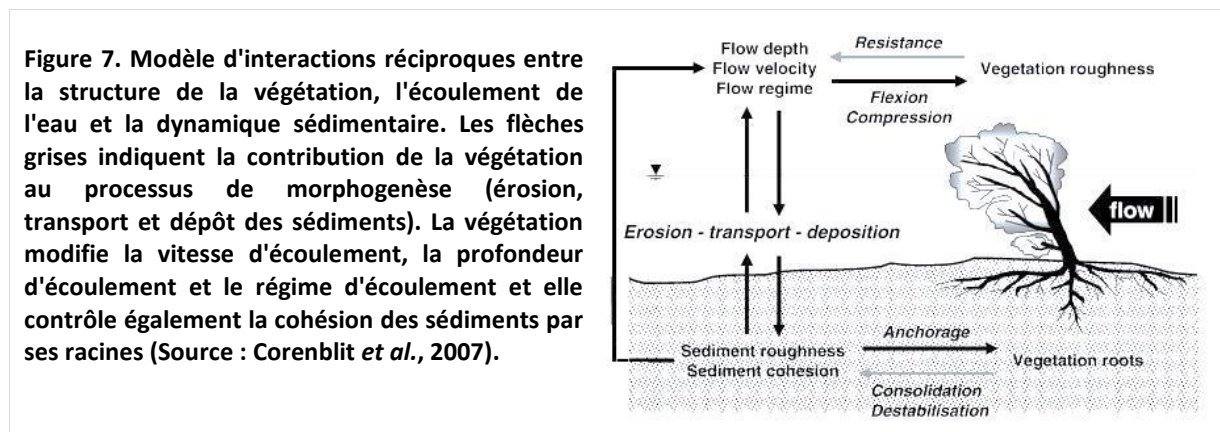
De nombreux auteurs ont montré que la distribution, l'abondance des macrophytes et la composition des communautés qu'ils constituent dans les rivières étaient déterminées par les **conditions d'écoulement** (Haslam, 1978; Madsen *et al.*, 2001; Riis et Biggs, 2003b; Breugnot, 2007). Récemment, Franklin *et al.* (2008) dans leur méta-analyse, ont montré les diverses influences de l'hydrodynamique sur les macrophytes, contrôlant les processus de perte et de production de biomasse.

Dans ces études, la **vitesse du courant** était largement considérée comme le principal facteur de régulation des macrophytes aquatiques, par son action sur la distribution, la composition des communautés, ainsi que sur la morphologie, la production et le métabolisme des espèces.

Il a été notamment avancé que si les diaspores ne sont pas limitantes, la vitesse du courant pourrait déterminer entièrement les espèces présentes dans un écosystème et leurs performances (Haslam, 1978; Riis et Biggs, 2003b). En effet, la vitesse du courant a un effet indirect sur la photosynthèse et la nutrition des espèces, par son interaction avec la couche limite de diffusion (*i.e.* mince film d'eau <1 mm recouvrant la surface immergée des macrophytes (Jørgensen et Revsbech, 1985)) qui favorise le flux de substances dissoutes vers la plante (Nishihara et Ackerman, 2009; Nepf, 2012) : les taux d'absorption photosynthétique et nutritive des macrophytes d'eau douce sont positivement corrélés à la vitesse du courant pour les faibles vitesses (<0,1 m.s<sup>-1</sup>) (Madsen *et al.*, 1990, 2001; Marshall et Westlake, 1990). A vitesse modérée (entre 0,3 et 0,5 m.s<sup>-1</sup>), les macrophytes vont d'autant plus profiter du renouvellement de l'oxygène ainsi que d'une réduction du réchauffement des eaux associée à de fortes intensités lumineuses et à des températures de l'air élevées (Riis et Biggs, 2003b).

Lorsque la force du courant est importante (>1 m.s<sup>-1</sup>), elle conduit généralement à l'arrachage foliaire, ou à la rupture de la tige, voire jusqu'à l'arrachage total de la plante (*i.e.* déracinement de celle-ci) ; les macrophytes ne sont alors présents qu'en quantités négligeables ou sont totalement absents (Butcher, 1933; Chambers *et al.*, 1991; Madsen *et al.*, 2001; Riis et Biggs, 2003b; Riis *et al.*, 2008)

Les dommages mécaniques occasionnés par la vitesse du courant vont toutefois dépendre de la capacité de résistance à la traction et aux forces de cisaillement créées par les turbulences, celle-ci étant corrélée à la morphologie (taille, souplesse des tiges et organes d'ancrage adaptés) des espèces (Haury, 1992; Madsen *et al.*, 2001). Toutefois, la modélisation de l'effet de l'écoulement sur des macrophytes submergés ont montré qu'avant d'atteindre des vitesses limites d'arrachage, certaines plantes se déforment de manière à être parallèles au courant et à réduire les frottements (Sand-Jensen, 2003; Asaeda *et al.*, 2005). D'autres espèces, comme *Myriophyllum spicatum* peuvent également casser (Schutten *et al.*, 2005). A contrario, les espèces les plus sensibles aux effets de l'augmentation de la vitesse sont celles ayant une résistance à l'écoulement élevée et une faible capacité d'ancrage (Haslam, 1978). La figure 7 résume les interactions entre le substrat, les macrophytes et les écoulements ; ces derniers étant eux-mêmes directement modulés par la croissance des plantes (§A.2.1.2).



Outre les variations temporelles des écoulements (annuelles et interannuelles), les écoulements sont rarement uniformes et homogènes au sein des cours d'eau (longitudinalement, latéralement et verticalement) et présentent localement des zones de recirculation ou des zones de stagnation (*e.g.* au sein de bras morts) (Riggs et Harvey, 1990). Pour un débit donné, il y a une distribution inégale des vitesses de courant en fonction de la profondeur, de la rugosité du fond du lit et des berges. La variabilité spatiale s'exprime aussi à travers les modifications des vitesses de courant qui sont plus importantes dans le chenal central et sous la surface que sur les bords et près du fond (Breugnot, 2007). De plus, les fluctuations **du niveau de l'eau** peuvent alors à leur tour influencer sur la distribution, la richesse spécifique et la croissance des macrophytes submergés (Hudon, 1997; Riis et Hawes, 2002) en modifiant la profondeur, et le schéma saisonnier de disponibilité de la lumière et de la température de l'eau. Ces fluctuations sont donc importantes pour le maintien d'une diversité de macrophytes aquatiques en plans d'eau et en rivières (Hudon, 1997; Ferreira et Stohlgren, 1999; Leyer, 2005).

Le **régime hydrologique** d'une rivière, dépendant de la vitesse et de la section mouillée (elle-même liée au niveau d'eau) est ainsi considéré comme ayant une influence indirecte sur la végétation, affectant à la fois les espèces présentes, leur croissance et leur abondance, ainsi que le succès des communautés à certaines périodes de l'année (Wilby *et al.*, 1998; Riis et Biggs, 2003b; Riis *et al.*, 2008). Les espèces végétales présentes dans un tronçon particulier sont celles qui peuvent, à long terme, tolérer toute la gamme de débit qui caractérise le tronçon (Haslam, 1978), ou s'adapter à un régime hydrologique élevé à certaines périodes de l'année. Par exemple, il existe des travaux établissant un lien positif entre la croissance de *Ranunculus sp.*, des débits plus élevés au printemps et les crues estivales, du fait d'une élimination des communautés algales concurrentes (Wright *et al.*, 1982; Wilby *et al.*, 1998). Ainsi, une baisse de débit peut aussi avoir des effets négatifs, même sans

exondation : elle limite le brassage des eaux et peut donc être nocive pour les espèces qui craignent les eaux chaudes et les phénomènes d'hypoxie. Il est aussi probable que la phénologie des plantes puisse être fortement affectée par l'écoulement. Par exemple, un fort débit au printemps pourrait causer de graves dommages à certaines espèces qui ne seraient peut-être pas affectées si ce phénomène se produisait en automne.

Également, **les perturbations hydrodynamiques naturelles** majeures qui peuvent survenir en milieu fluvial sont notamment le fait de grandes crues au moins de fréquence décennale, tandis que des crues moins importantes et plus fréquentes agiront plus comme des perturbations intermédiaires (voire comme un stress), telles que définies par Connell (1978). La richesse en espèces devrait être maximale à une fréquence et/ou une intensité de perturbation intermédiaire, car les espèces colonisatrices à croissance rapide (forte productivité) et les espèces compétitives pourraient coexister (Grime, 1979). Toutefois, bien que cette hypothèse soit soutenue par plusieurs auteurs dont Willby *et al.* (2001), Bornette *et al.* (1998) ont enregistré la plus grande richesse en espèces dans les bras morts à fréquence de crue élevée du Rhône. La composition de la communauté devrait quant à elle, évoluer comme suit : les espèces résistantes ou résilientes aux perturbations devraient prendre la dominance dans les cours d'eau à fréquence élevée de perturbation, alors que dans les milieux à faible fréquence de perturbation, des espèces plus compétitrices constitueront une proportion plus importante dans la végétation (Riis et Biggs, 2001, 2003a; Mackay *et al.*, 2003).

Toutes les études réalisées dans ce domaine ont permis de bien progresser durant les dernières décennies en ce qui concerne notre compréhension du rôle de l'hydrologie sur l'écologie des communautés végétales aquatiques, en particulier sur des petits cours d'eau, des bras morts (car reconnectés en période de crue), ou des voies navigables. Or, les données existantes sur les interactions entre la vitesse du courant et les espèces montrent de grandes différences entre les rivières, les sites, les formes de croissance et les espèces, à la fois dans l'espace et dans le temps (Franklin *et al.*, 2008). Cependant, il reste encore des interrogations et des lacunes dans nos connaissances sur l'effet des écoulements sur la dynamique des macrophytes dans le chenal principal des grands cours d'eau.

### 1.3.2. Substrat

Le substrat va jouer un rôle prépondérant dans l'installation et l'établissement des espèces, particulièrement en terme de support d'ancrage (Butcher, 1933; Barko et Smart, 1986; Riis et Biggs, 2003a; Gurnell *et al.*, 2006). La **granulométrie et la stabilité des sédiments** sont déterminants pour l'enracinement et la fixation des hydrophytes submergés (Anderson et Kalff, 1988; Barko *et al.*, 1991; Baattrup-Pedersen et Riis, 1999; Clarke et Wharton, 2001).

Ces facteurs sont étroitement liés aux conditions d'écoulement (Marshall et Westlake, 1990; Cotton *et al.*, 2006; Wharton *et al.*, 2006). Les espèces possédant des racines superficielles (*e.g. Ranunculus fluitans*) sont alors souvent retrouvées accrochées à des substrats bruts (type dalle, constituée par un affleurement de la roche mère), généralement dans les zones plus lotiques, mais peuvent être retrouvées également sur des zones de galets à plus faible courant. Des espèces à rhizomes ou à stolons (*e.g. Potamogeton nodosus, Myriophyllum spicatum*) auront besoin d'un substrat plus meuble (de type galets et/ou gravier) pour s'y implanter. Elles seront plus sensibles à de forts écoulements, car endommagées ou déracinées (Haslam, 1978; Riis et Biggs, 2003a). De surcroît, Baattrup-Pedersen et Riis (1999) ont montré des corrélations positives entre couverture végétale et granulométrie du substrat.



Ainsi, les variations spatiales et temporelles de l'hydromorphologie des cours d'eau vont caractériser l'espace colonisable des macrophytes. Toutefois, ces variations vont également conditionner la **composition chimique de l'eau et des sédiments**, elle-même particulièrement impliquée dans la nutrition végétale pour la croissance des espèces, mais aussi dans leur distribution et structuration des assemblages.

## 2. Facteurs chimiques

### 2.1. Carbone

La production de biomasse peut aussi être limitée par la **disponibilité de carbone inorganique dissous, essentielle à la réalisation de la photosynthèse**, en cas de diminution des taux d'absorption par des feuilles submergées (Maberly et Spence, 1983; Madsen et Sand-Jensen, 1991; Sand-Jensen *et al.*, 1992; Carr *et al.*, 1997; Jones *et al.*, 2002; Maberly et Madsen, 2002; Raven et Hurd, 2012). En outre, les niveaux de dioxyde de carbone disponible fluctuent fortement dans le temps, tant au cours des cycles circadiens que annuels : des concentrations plus élevées étant généralement présentes la nuit et pendant la saison froide, en raison du métabolisme des organismes phototrophes et des effets de la température sur la solubilité des gaz dans l'eau (Maberly, 1985).

La croissance des plantes peut être en revanche affectée négativement par des concentrations élevées de **carbone organique**, en particulier par des substances humiques. Ces dernières brunifient l'eau et atténuent la lumière, ce qui limite la photosynthèse des macrophytes à de plus grandes profondeurs. Cela conduit à une diminution de l'abondance des macrophytes et de la diversité des espèces. Le carbone organique peut également affecter la réactivité des métaux lourds, la chimie de l'eau et des sédiments, ce qui peut affecter les macrophytes indirectement, les exposant à de multiples facteurs de stress pouvant avoir des effets opposés (Reitsema *et al.*, 2018). Par ailleurs, quelques études ont démontré l'hétérotrophie des macrophytes vis-à-vis du carbone dans des conditions limitantes de photosynthèse (Hillman, 1961; Frick, 1994; Nuttens et Gross, 2017; Reitsema *et al.*, 2018). Dans un contexte de contamination chimique, notamment par des herbicides inhibiteurs de la photosynthèse, l'utilisation de carbone organique par les plantes aquatiques pourrait constituer une alternative métabolique clé, permettant à certaines espèces de se développer en milieu pollué. Toutefois, les mécanismes physiologiques de l'utilisation du carbone organique dissous par les plantes aquatiques restent très peu connus, et les conséquences écologiques de ce type de métabolisme n'ont jamais été étudiées. Par conséquent, il existe des interrogations quant à l'utilisation potentielle du carbone organique dissous (issu de la décomposition de la matière organique) en cas de contamination chimique des milieux par des inhibiteurs de photosynthèse (certains herbicides). Une thèse est actuellement en cours au laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement afin de tester cette hypothèse.

### 2.2. Nutriments

La composition nutritive de l'eau et des sédiments influence fortement la dynamique des macrophytes, en particulier la **minéralisation** (*i.e.* le fait de contenir certaines substances minérales dissoutes) et la **trophie de l'eau** (Harvey *et al.*, 1987; Madsen et Sand-Jensen, 1991; Jones *et al.*, 2002; Mainstone et Parr, 2002; Demars et Edwards, 2009). Toutefois, les effets des éléments nutritifs sur les macrophytes dans les eaux courantes sont souvent confondus avec les effets synergiques des autres variables environnementales (comme le substrat et l'hydrodynamique) qui affectent leur croissance et influencent la biodisponibilité des nutriments (Carignan et Kalff, 1980; Demars et Harper, 1998; Clarke et Wharton, 2001).

En fonction de leurs exigences écologiques, certaines espèces sont inféodées aux milieux oligotrophes, d'autres aux milieux riches en éléments nutritifs (Seddon, 1972). L'**azote** et le **phosphore** sont les deux nutriments les plus susceptibles de limiter la productivité des macrophytes (Nichols et Keeney, 1976; Carignan et Kalff, 1980; Barko et Smart, 1981; Chambers *et al.*, 1989; Barko *et al.*, 1991). Concernant l'azote, Barko *et al.* (1991) ont mis en évidence que les **nitrate**s et l'**ammonium** étaient utilisés pour la croissance, même si certaines espèces préfèrent l'ammonium comme source d'azote (Nichols et Keeney, 1976). Également, d'autres éléments absorbés directement par le feuillage, comme les ions **calcium**, **magnésium**, **sodium** et **potassium**, sont impliqués dans la nutrition végétale (Barko *et al.*, 1991). Toutefois, parmi ceux-ci, seuls le potassium et le calcium sont potentiellement limitants pour la croissance des macrophytes submergés (Barko *et al.*, 1988; Smith et Barko, 1990), étant donné leur rôle respectif dans l'activation d'enzymes du métabolisme énergétique et dans le système des carbonates (*i.e.* système impliqué dans l'absorption du carbone inorganique dissous pendant la photosynthèse) (Smart et Barko, 1986).

Par ailleurs, certains travaux ont établi que la teneur en éléments nutritifs et la texture des sédiments pouvaient influencer non seulement sur la photosynthèse, l'accumulation de biomasse, l'allocation de biomasse au système racinaire (Xie et Yu, 2011; Wang, 2013; Zou *et al.*, 2013), mais aussi sur la production de turions et le stockage de réserves (Xie et Yu, 2011). En effet, un sédiment à forte teneur en nutriments est favorable à la croissance précoce, à la photosynthèse et à une allocation de la biomasse aux parties aériennes, et inversement (Xie et Yu, 2011; Zou *et al.*, 2013). Également, l'accumulation de biomasse est plus élevée dans un substrat argileux à forte teneur en nutriments et plus faible dans un substrat sableux à faible teneur en nutriments (Wang, 2013).

Toutefois, dans les grands cours d'eau, si la richesse en ces nutriments peut être un facteur limitant dans les zones amont pauvres en éléments nutritifs, son importance est beaucoup plus limitée dans les zones aval (plaines). En effet, du fait de l'utilisation des terres à leur périphérie (eaux de lessivage agricole, d'usage industriel), les milieux sont le plus souvent eutrophes, et la richesse en nutriments n'est alors pas limitante pour les macrophytes (Dodds *et al.*, 1998; Dodds et Smith, 2016).

Enfin, l'**augmentation de la charge trophique** (surtout orthophosphates et ammonium) entraîne généralement (i) une augmentation de la biomasse et de l'abondance de certaines espèces (notamment diverses espèces exotiques envahissantes), (ii) une diminution de la diversité spécifique, plus précisément une régression des groupements floristiques des milieux oligotrophes (Carbiener *et al.*, 1990; Riis et Sand-Jensen, 2001; O'Hare *et al.*, 2018), et ainsi, (iii) un changement de la composition de la communauté (Hatton-Ellis *et al.*, 2003). L'augmentation de la charge trophique peut également entraîner une prolifération du phytoplancton, d'algues benthiques et épiphytiques, ce qui augmente la turbidité de l'eau et inhibe à son tour, le développement, la croissance et l'abondance des macrophytes (Sand-Jensen et Søndergaard, 1981; Sand-Jensen et Borum, 1991; Flynn *et al.*, 2002; Mainstone et Parr, 2002; Hilton *et al.*, 2006; Wersal et Madsen, 2011; Dai *et al.*, 2017). Également, des concentrations élevées en ammonium peuvent se révéler toxiques et inhiber la croissance (Clarke et Baldwin, 2002), surtout lorsque les conditions locales favorisent sa transformation en ammoniac.

Ces conséquences sur les communautés de macrophytes sont à la base de méthodes de bio-indication de la santé des écosystèmes aquatiques (Melzer, 1999; Søndergaard *et al.*, 2010). La richesse spécifique et l'abondance des espèces servent à calculer des indices biologiques normalisés définis en accord avec la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE) : (i) au niveau national, tels que les Indices Biologiques Macrophytiques en Rivières (IBMR) (Haury *et al.*, 2006) ou de Lacs (IBML défini par la norme NF T90-328) (Chauvin *et al.*, 2014) ; (ii) au niveau européen, tels que le *Macrophyte River Index* (MRI) (Szozkiewicz *et al.*, 2014) ou le *Trophic Index for Macrophytes* (TMI) (Schneider et

Melzer, 2003) pour les eaux courantes et l'*Ecological State Macrophyte Index* (ESMI) (Ciecierska et Kolada, 2014).

### 3. Facteurs biotiques

#### 3.1. Interactions au sein des macrophytes

Au sein même des communautés de macrophytes, des interactions négatives (compétition) ou positives (facilitation) entre plantes ont lieu à l'intérieur et entre chaque groupe taxinomique.

Dans de nombreux cas, la **compétition interspécifique** qui s'établit entre les macrophytes joue un rôle dans l'équilibre dynamique permettant la coexistence d'espèces de types biologiques souvent différents (§A.1.2). Toutefois, dans certains biotopes, la compétition interspécifique peut déboucher sur une prise de dominance d'une seule espèce de macrophyte, au détriment des autres espèces, pouvant aller jusqu'à la disparition totale d'une espèce végétale. Il est très fréquent d'observer ce phénomène chez certaines espèces exotiques et envahissantes, au sein notamment de plusieurs genres de plantes submergées appartenant à la famille des Hydrocharitaceae (*e.g.* les genres *Egeria*, *Elodea* ou *Lagarosiphon*) et Halogaraceae (*e.g.* *Myriophyllum*) (Evangelista *et al.*, 2014), qui ont pour conséquences la perte de diversité indigène et l'altération des habitats (Madsen *et al.*, 1991; Boylen *et al.*, 1999; Hulme, 2007; Vilà *et al.*, 2011; Thiébaud et Dutartre, 2012; Thouvenot *et al.*, 2013). La compétition interspécifique sélectionne les espèces en fonction non seulement de leur compétitivité mais aussi de leur date relative d'installation (une phénologie décalée pour une espèce étant considérée comme une stratégie d'évitement de la compétition interspécifique) (Tobiessen et Snow, 1984). Par exemple, un développement précoce des espèces flottantes peut alors s'avérer un avantage concurrentiel pour celles-ci dans l'accès à la lumière (Sand-Jensen et Borum, 1991).

Un type de compétition souvent observé à l'échelle intraspécifique et interspécifique, est la compétition dite par exploitation, (définie comme la tendance naturelle des individus/espèces voisin(e)s à prélever les mêmes ressources et à se développer dans le même espace qu'un(e) autre individu/espèce (Grime, 1979)) et notamment, **la compétition pour la lumière**, ayant des conséquences sur la photosynthèse et la croissance des macrophytes (Sand-Jensen, 1977; Sand-Jensen et Søndergaard, 1981; Wilby *et al.*, 1998; Best *et al.*, 2004). Celle-ci est souvent liée à l'ombrage occasionné par la biomasse et la taille d'autres plantes formant une canopée sous la surface (Barrat-Segretain et Elger, 2004), mais aussi par l'épiphytisme (*i.e.* biofilm phototrophe sur les macrophytes, essentiellement à la surface des feuilles), qui réduisent la disponibilité de la lumière, l'absorption du carbone et des nutriments, et limitent ainsi la photosynthèse (Wilby *et al.*, 1998; Flynn *et al.*, 2002; Wade *et al.*, 2002; Riis et Biggs, 2003b; Hilton *et al.*, 2006), et la croissance des macrophytes (Sand-Jensen, 1977; Sand-Jensen et Søndergaard, 1981). Cependant, l'importance de cette relation est apparemment fortement influencée par les conditions environnementales (vitesse du courant, taux de renouvellement de la masse d'eau et statut nutritionnel) (Flynn *et al.*, 2002; Wade *et al.*, 2002; Hilton *et al.*, 2006).

A contrario, la **facilitation** entre macrophytes a souvent été mise en évidence dans le cas d'une compétition pour la lumière entre phytoplancton et macrophytes (Gross *et al.*, 2010). Elle dépend de (i) la capacité des macrophytes à entrer en compétition pour les éléments nutritifs avec le phytoplancton, et donc à augmenter indirectement la disponibilité de la lumière pour les autres macrophytes (effet facilitant), mais aussi de (ii) la tolérance des macrophytes à l'ombre de leurs voisins végétaux et du phytoplancton, c'est-à-dire leur capacité à bénéficier de la facilitation (réponse facilitante). Elle peut ainsi empêcher le déclin de la diversité des plantes aquatiques des écosystèmes d'eau douce menacés par l'eutrophisation, confirmant que les processus à l'échelle du voisinage tels que les interactions avec les plantes peuvent affecter l'ensemble de la communauté végétale (Scheffer

et Carpenter, 2003). Toutefois, Le Bagousse-Pinguet *et al.* (2012) ont montré que la protection par facilitation était réduite en cas de pression d'herbivorie importante. Plus généralement la cooccurrence de stress et de perturbation inhibait les effets des interactions entre les plantes (Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2014).

### 3.2. Interactions avec d'autres organismes

Des interactions biotiques ont aussi lieu avec des organismes appartenant à d'autres groupes biologiques.

Comme vu précédemment au §A.1.3, certains organismes peuvent participer à la dispersion des diaspores (*i.e.* par zoochorie) et ainsi participer à la (re)colonisation des habitats, et plus généralement à la dynamique spatiale des macrophytes. Également, certaines études ont mis en évidence les **relations symbiotiques** entre les macrophytes et certains champignons mycorhiziens arbusculaires ou endophytes bruns cloisonnés présents dans les racines, dont les plantes bénéficieraient pour leur croissance grâce à l'amélioration de leur état nutritionnel (augmentation de l'absorption du phosphore principalement) (Søndergaard et Laegaard, 1977; Kai et Zhiwei, 2006; Wolfe *et al.*, 2006; Kohout *et al.*, 2012). Selon Hart *et al.* (2003) certains champignons mycorhiziens pourraient également être favorables à la croissance d'espèces macrophytiques peu compétitrices par rapport aux espèces dominantes et favoriseraient la coexistence interspécifique. Par conséquent des interactions positives existent entre les macrophytes et d'autres organismes.

En revanche, les macrophytes peuvent subir des contraintes biotiques liées au **broutage** par la faune aquatique et terrestre (§A.2.1.3). Pour lutter contre l'herbivorie, les espèces végétales peuvent mettre en place différents moyens de protection et notamment des protections d'ordre mécanique (inclusions minérales, cuticules ou tissus lignifiés) ou chimique par baisse de la palatabilité des espèces ou de la digestibilité de la partie consommée ou par la toxicité liée à la production de phénols, terpènes, alcaloïdes, etc. (Elger et Willby, 2003; Elger et Lemoine, 2005). De plus, des pertes de biomasses peuvent être observées suite à la simple activité (*i.e.* non consommation) de ces herbivores (fragmentation des tiges ou création de canaux internes fragilisant les organes) (Cronin, 1998). Ceux-ci peuvent également favoriser le développement de **pathogènes (champignons...)** réduisant la surface photosynthétique des hydrophytes et pouvant conduire à la pourriture accélérée des tissus (Van Der Velde *et al.*, 1982).

Outre ces facteurs biotiques naturels, **l'influence anthropique** joue aussi un rôle dans la dynamique des communautés de macrophytes.

### 3.3. Altérations anthropogéniques

Il existe de nombreuses modifications anthropiques des milieux fluviaux qui ont pour conséquences de modifier profondément la structure des communautés.

En effet, la **construction de barrages pour le prélèvement ou la rétention d'eau** favorise la sédimentation et modifie le régime d'écoulement (Madsen *et al.*, 2001; Riis et Biggs, 2003b; Riis et Sand-Jensen, 2006; Franklin *et al.*, 2008). Dans leur étude sur les cours d'eau danois, Baattrup-Pedersen et Riis (1999) ont notamment montré que si la couverture totale en macrophytes peut être similaire dans les cours d'eau gérés (*i.e.* gestion du régime d'écoulement) et non gérés, la richesse et la diversité des espèces sont plus grandes et la distribution spatiale des macrophytes plus hétérogène dans les cours d'eau non gérés. Les divers aménagements constituent notamment des discontinuités amont-aval aux conséquences multiples tant sur la chimie de l'eau (*e.g.* réduction du taux d'oxygène dissous,

risque d'augmentation du taux de nutriments) que sur l'hydrologie (*e.g.* vidanges et lâchers, régulation/réduction des débits) (Breugnot, 2007).

La **gestion artificielle du niveau de l'eau** peut aussi impacter l'équilibre des milieux. Par exemple, le maintien de hauts niveaux d'eau peut limiter le développement de la végétation émergée et réduire l'accès à la lumière pour certaines plantes submergées sensibles à la lumière (Loiselle *et al.*, 2005; Van Geest *et al.*, 2005). De plus, la stabilisation du niveau de l'eau peut réduire la diversité des macrophytes, ce qui conduit à des communautés de macrophytes dominées par des espèces envahissantes (Keddy et Fraser, 2000). Inversement, les plantes submergées sont particulièrement sensibles aux variations brutales du niveau de l'eau (Havens *et al.*, 2004).

Par ailleurs, l'**exploitation accrue des matériaux alluvionnaires pour la construction** (extraction des granulats) entraîne une modification des substrats et des habitats (Bull *et al.*, 1974; Galay, 1983; Erskine *et al.*, 1985; Mathias Kondolf, 1994; Kelly *et al.*, 2005) et peut contribuer à la pollution de l'eau (Kamboj *et al.*, 2018). Celle-ci est d'autant plus accentuée par l'**enrichissement en nutriments causé par le ruissellement des eaux de lessivage agricole et industriel** (Jones *et al.*, 2002; Mainstone et Parr, 2002) dont les effets sur les macrophytes ont été précédemment discutés (§B.2.2).

Enfin, en cas de présence de contamination chimique, les xénobiotiques peuvent occasionner des stress chimiques pour les organismes et sont susceptibles d'exercer un criblage des communautés en fonction de la polluo-sensibilité des espèces (Vaal *et al.*, 1997).

Ces altérations anthropiques peuvent également **faciliter les proliférations de macrophytes**, et particulièrement des espèces exotiques (Bunn et Arthington, 2002), tout en compromettant le maintien des espèces indigènes patrimoniales. La **gestion des forts développements de macrophytes** par des moyens mécaniques (faucardage ou arrachage) ou chimiques (herbicides) (Ham *et al.*, 1982; Wilby *et al.*, 1998; Madsen, 2000; Hussner *et al.*, 2017) influence à son tour la distribution et la biomasse végétale (Wright *et al.*, 1982; Wade, 1994), et peut également altérer la composition et la richesse spécifique (Riis *et al.*, 2000; Baattrup-Pedersen *et al.*, 2002; Bunn et Arthington, 2002; O'Hare *et al.*, 2006). Au Royaume-Uni, il a également été démontré que le type et le moment des coupes peuvent avoir un impact significatif sur la réponse de la communauté, les taux de croissance et la productivité (Ham *et al.*, 1982). Les macrophytes résilients, coupés ou perturbés régulièrement, présenteraient alors des traits caractéristiques essentiels à leur maintien dans les hydrosystèmes fluviaux, à savoir, une croissance rapide, une capacité de dispersion élevée, et des cycles de vie courts (Baattrup-Pedersen *et al.*, 2002; Riis et Sand-Jensen, 2006). Des coupes fréquentes vont probablement maintenir les communautés à un stade précoce de succession et réduire la probabilité d'exclusion compétitive (Baattrup-Pedersen et Riis, 1999).

En conséquence de toutes ces altérations anthropogéniques, divers travaux ont constaté au cours des dernières décennies une simplification et une homogénéisation des communautés au sein des cours d'eau européens (Riis et Sand-Jensen, 2001; Hatton-Ellis *et al.*, 2003; Baattrup-Pedersen *et al.*, 2013).

Enfin, Hossain *et al.* (2017) dans leur méta-analyse ont mis en évidence la vulnérabilité des macrophytes au **changement climatique**, impliquant, entre autres, une hausse des températures et des modifications de l'hydrodynamique. Toutefois, très peu d'études se sont concentrées sur l'impact du changement climatique sur les communautés d'hydrophytes des milieux fluviaux en milieu tempéré.

Ainsi, de nombreux facteurs environnementaux abiotiques et biotiques, agissant de façon interdépendante à différentes échelles spatiales et temporelles, contrôlent la croissance, l'occurrence, la distribution et l'abondance des espèces (Cronin, 1998). Si le déterminisme de l'implantation et de la structuration des herbiers de macrophytes commence à être bien connu, il manque toujours à l'heure actuelle des outils opérationnels, particulièrement en milieu fluvial, pour comprendre, suivre le



développement et la distribution des espèces à grande échelle, mais aussi anticiper les potentielles modifications de la structure des communautés en fonction des variations des conditions environnementales et des multiples interactions entre les facteurs. C'est dans ce contexte que le projet **DEMETHER** a été construit.

## C. DEMETHER, UNE BOITE A OUTILS POUR APPREHENDER LA DYNAMIQUE SPATIALE ET TEMPORELLE DES HERBIERS DES MILIEUX FLUVIAUX

### 1. Genèse et présentation générale du projet

Ce travail de thèse est au cœur du projet interdisciplinaire **DEMETHER**, mené depuis avril 2017 par des membres du laboratoire de recherche d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement et de la société Adict Solutions, spécialisée dans le développement d'outils d'aide à la décision environnementale, en particulier dans le domaine de l'eau. Il s'inscrit dans un dispositif de thèse CIFRE (*i.e.* de Convention Industrielle de Formation par la Recherche).

Ce projet a pour objectif de développer une **boîte à outils** permettant de comprendre et prédire la **dynamique spatiale et temporelle des herbiers de macrophytes submergés, en réponse à différents forçages environnementaux**, et de l'appliquer **en milieu fluvial**. Elle intègre principalement un **modèle mécaniste de végétation aquatique submergée (VAS)**, et **plusieurs outils expérimentaux ou numériques** indépendants, articulés autour de celui-ci.

En effet, au cours des dernières décennies, de nombreux modèles mécanistes de végétation aquatique submergée ont été développés. La plupart ont été développés et appliqués à des écosystèmes de milieux lacustres et marécageux (Berger et Wells, 1999; Muhammetoğlu et Soyupak, 2000; Zhang *et al.*, 2015, 2016; Hu *et al.*, 2016) ou de milieux lagunaires (Plus *et al.*, 2005; Giusti et Marsili-Libelli, 2006). Toutefois, très peu étudient l'effet des conditions hydrodynamiques sur les macrophytes et/ou leur effet rétroactif. Par ailleurs, à notre connaissance, il n'existe pas de modèle appliqué en milieu fluvial. Dans le cadre de la VAS, les modèles mécanistes s'attachent à transcrire par des fonctions mathématiques simples chacun des mécanismes (*e.g.* processus physiologiques, physico-chimiques) impliqués dans la croissance et le développement des macrophytes, la structuration des communautés, et leurs interactions avec des facteurs environnementaux. Ainsi, ils permettent de mieux comprendre le rôle de chacun des processus (et des facteurs les contrôlant) sur la dynamique des herbiers de macrophytes, et ainsi d'évaluer la réponse du système à des modifications de ses conditions environnementales. Par ailleurs, ils peuvent aussi donner un aperçu des domaines dans lesquels les connaissances scientifiques font défaut et peuvent générer des hypothèses pouvant être vérifiées ultérieurement par des expériences (Scheffer *et al.*, 1993). Ainsi, à l'heure où les changements environnementaux, les proliférations macrophytiques estivales et les pressions exercées sur les ressources en eau deviennent particulièrement préoccupants, le développement de modèles mécanistes en milieu fluvial permettant de tester des hypothèses sur les stratégies de croissance des macrophytes et de prédire leur dynamique, devient indispensable.

Bénéficiant d'une participation financière de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne (AEAG), la boîte à outils du projet **DEMETHER** a été développée **sur un tronçon de rivière de la Garonne moyenne et ses principales espèces** (et sera appliquée dans un second temps sur deux autres tronçons), au niveau de la région Toulousaine, où les proliférations de macrophytes sont particulièrement contraignantes en période estivale.

La conceptualisation de la boîte à outils, et surtout son modèle, fait suite à deux études antérieures ayant pour objectif de simuler la dynamique spatiale d'herbiers de macrophytes sur des cycles

pluriannuels. Lors de la première étude, le laboratoire avait développé un modèle mécaniste de VAS en milieu lagunaire, en collaboration avec le Centre de Recherche pour la Conservation des Zones Humides Méditerranéennes de la Tour-du-Valat en Camargue. Il s'agissait de reproduire l'influence de variations temporelles de la salinité sur la croissance des zostères naines de l'étang du Vaccarès (sud-est de la France) (Courty, 2014). Lors de la seconde étude menée par le laboratoire et par Adict Solutions, le développement de ce modèle avait été adapté et poursuivi en milieu fluvial, en collaboration avec EDF R&D (Chatou). L'objectif était de décrire l'influence des crues morphogènes hivernales et printanières de la Garonne sur la dynamique des herbiers de macrophytes présents sur la retenue de Malause (Courty et Elger, 2016). Bien qu'un cortège d'espèces soit présent sur cette retenue, le manque de données sur les capacités photosynthétiques des différentes espèces n'avait pas permis de tenir compte explicitement de l'ensemble d'entre elles dans la modélisation. Les principaux paramètres écophysologiques avaient donc dû être optimisés. Également, dans ces deux précédentes études, les interactions entre le régime hydrologique et les herbiers avaient été abordées de manière simplifiée, en tenant compte d'une variabilité temporelle de la vitesse, mais non spatiale. Or, les variations spatiales d'un paramètre aussi crucial que la vitesse de l'écoulement peuvent fortement influencer les processus impliqués dans la dynamique des herbiers (§B.1.3.1).

Ainsi, dans le cadre du projet **DEMETHER**, le développement du modèle de VAS a été poursuivi en s'appuyant sur les versions précédentes, de façon à :

- (i) **Être adapté à des espèces d'intérêt** (*i.e.* des espèces majeures présentes sur le milieu fluvial considéré) ;
- (ii) **Tenir compte de la dynamique de plusieurs espèces** et de leurs **interactions** ;
- (iii) **Améliorer** ou **intégrer de nouveaux processus** pertinents pour les herbiers de milieux fluviaux ;
- (iv) **Intégrer les variations spatiales et/ou temporelles des conditions hydromorphologiques locales (hydrodynamique et substrat)** dans le modèle numérique.

Pour ce faire, divers outils complémentaires du modèle doivent être développés ou adaptés en parallèle, permettant de le paramétrer, calibrer ou de l'alimenter en données pour son application. Ces outils, une fois intégrés au modèle, permettront à celui-ci de calculer l'évolution spatio-temporelle de la biomasse des différentes espèces, en relation avec certains facteurs environnementaux précédemment évoqués (§B.), à des résolutions temporelles fines (avec un pas de temps horaire) et sur des échelles spatiales de l'ordre de quelques mètres. Grâce à ce dernier, nous serons alors en capacité :

- (i) **D'identifier** les patrons spatio-temporels dans la dynamique des herbiers et de **caractériser** les réponses des espèces au changement climatique et aux facteurs de stress (biotiques et abiotiques) qu'il implique ;
- (ii) **D'évaluer** les conséquences liées à la prise de dominance de certaines espèces (indigènes ou non) ;
- (iii) **D'explorer** les effets de scénarios de forçages environnementaux (*e.g.* hausse de la température, modification du débit), ou de gestion alternative sur la dynamique spatiale et temporelle des herbiers (*e.g.* programmation de la période / fréquence de faucardage, arrachage) ;

Enfin, en s'inscrivant dans une démarche de gestion adaptative menée par des organismes tels que les agences de l'eau, la boîte à outils développée dans le projet DEMETHER pourra **orienter et/ou appuyer** la prise de décision environnementale pour le maintien de la biodiversité végétale aquatique et la gestion des proliférations.

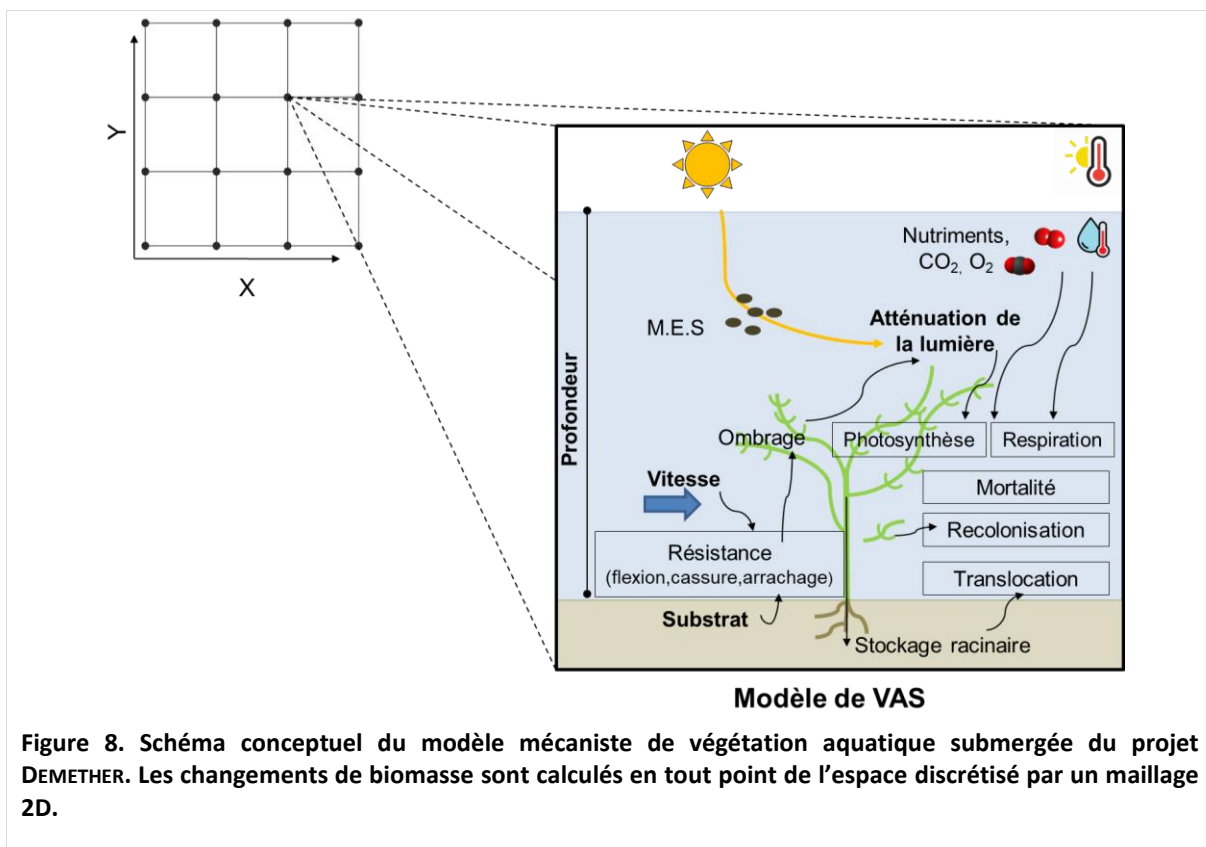
En étroite collaboration avec la société Adict Solutions, ce travail de thèse permettra de contribuer à différentes échelles au développement de la boîte à outils et à son application via la mise en œuvre du modèle DEMETHER. La section suivante présente les composantes de cette boîte à outils développées dans le projet et dans quelle mesure mes travaux s'intègrent dans celui-ci.

## 2. Présentation de la boîte à outils et implication de mes travaux de recherche

### 2.1. Modèle mécaniste multispécifique de la biomasse submergée

La boîte à outils s'articule autour d'un **modèle mécaniste de croissance multi-espèces**, développé parallèlement à mon travail de thèse par le laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement et par la société Adict Solutions dans le cadre du projet DEMETHER.

Le modèle est basé sur les **processus écophysologiques fondamentaux** impliqués dans la **production** et la **perte de biomasse** des macrophytes aquatiques et permet de simuler l'évolution temporelle et spatiale des espèces en réponse à la variabilité spatiale et temporelle de forçages environnementaux. La biomasse sera simulée sur des échelles de temps annuelles ou pluriannuelles et sur un linéaire de Garonne de l'ordre du kilomètre, décrit spatialement à l'aide d'un maillage de points (Figure 8).



Plus précisément, les **processus de production** de biomasse aérienne inclus dans le modèle sont la **photosynthèse brute**, la **translocation** des ressources du stock racinaire vers les parties aériennes (particulièrement dans la phase de reprise printanière), ainsi que la **(re)colonisation** par des fragments végétatifs. Les facteurs environnementaux interagissant à l'échelle tissulaire, et permettant d'expliquer la croissance des modules végétatifs et le développement d'une espèce, comprennent la lumière, la température, le carbone et les nutriments (§B.1.1, §B.1.2 et §B.2). Toutefois, la minéralisation et les



nutriments n'étant apparemment pas limitants sur la Garonne, le processus photosynthétique sera contrôlé par la température de l'eau et la quantité de lumière qui atteint la végétation submergée. Par ailleurs, par ses actions directes (ancrage) (§B.1.3.2) sur les macrophytes, le substrat conditionne l'établissement d'une plante et sa capacité de résistance à l'écoulement. Le modèle tient compte de l'atténuation du rayonnement solaire par divers facteurs contribuant à cette réduction : la hauteur et la flexion de la plante en fonction du courant (effet d'auto-ombrage et d'ombrage par la plante voisine), la profondeur de la colonne d'eau, ainsi que la transparence de la colonne d'eau (*i.e.* turbidité), elle-même liée à la quantité et au type de matière en phase dissoute ou en suspension dans la colonne d'eau (§B.1.1).

Concernant les **processus de perte de biomasse aérienne**, le modèle mécaniste considère la fraction du carbone fixé perdue par la **respiration** (dépendante de la température de l'eau), la **mortalité par sénescence** et sa variabilité saisonnière, l'**allocation d'une partie de la production brute des parties aériennes vers les parties souterraines**, ainsi que les **pertes mécaniques** liées à la cassure, voire au déracinement de la plante (impliquant dans ce cas également la perte de biomasse souterraine), en cas de fort courant.

L'ensemble de ces processus physiologiques sont modélisés à l'aide de relations fonctionnelles mathématiques et chacun de ces processus est décliné pour chaque espèce végétale d'intérêt, en tenant compte des caractéristiques physiologiques et morphologiques propres à chacune d'elle. Les interactions entre espèces, particulièrement les processus de compétition pour la lumière, seront implicitement intégrés dans le modèle du fait de la prise en compte des exigences physiologiques des différentes espèces et de leur rétroaction sur les paramètres abiotiques de l'environnement (*e.g.* intensité lumineuse).

Le modèle mécaniste est **couplé à un code de calcul des écoulements à surface libre** afin d'intégrer la variabilité à la fois temporelle et spatiale des conditions hydrodynamiques locales (*i.e.* d'un site d'intérêt) et de mieux tenir compte des effets de l'hydrodynamique sur la végétation aquatique. Les **simulations hydrodynamiques 2D** sont réalisées avec la suite de calcul *Telemac2D*, développé à l'origine par le Laboratoire National d'Hydraulique et Environnement (LNHE) d'EDF R&D et, depuis 2010, par un consortium d'entreprises. Elles utiliseront des **données météorologiques** (*e.g.* température de l'air) et **hydrologiques** à l'amont et à l'aval du site d'intérêt (**conditions aux limites**). Le **maillage des simulations** (hydrodynamique et d'évolution des biomasses) est défini à partir de données bathymétriques et topographiques des berges, auquel sont associées des **données spatialisées de substrat**, qui serviront de données d'entrée au modèle (*i.e.* des variables indépendantes du temps, contrairement aux données de forçage)

Si la création du maillage et les simulations (hydrodynamique et d'évolution de biomasse) sont réalisées dans le cadre du projet DEMETHER parallèlement à la thèse, **une part importante de ce travail de thèse** a consisté en l'**acquisition précise de données hydromorphologiques** par des campagnes de relevés sur le terrain et d'observations *in situ*.

## 2.2. Outils expérimentaux et numériques pour le développement du modèle

Lors de leur phase de développement, les modèles mécanistes nécessitent d'être paramétrés et calibrés à l'aide de données mesurées ou observées. Dans ce projet, les différentes relations fonctionnelles décrivant les processus écopysiologiques évoqués (§C.2.1) sont paramétrées à l'aide **de données expérimentales de laboratoire**. Le modèle est lui, **calibré à l'aide de mesures de biomasse *in situ***. Les résultats numériques sont ensuite confrontés aux données de terrain afin de valider ou d'affiner la transcription formelle ou mathématique des processus sur lesquels le modèle est basé. Ainsi, **une**

**première part importante** du développement du modèle de VAS (et de ce travail de thèse) repose sur **l'acquisition de données de biomasse** et de **paramètres écophysologiques** adaptées aux espèces de la Garonne moyenne.

En milieu fluvial, bien qu'il soit relativement bien connu que les modèles de dynamique des macrophytes résultent de l'interaction entre de nombreux facteurs environnementaux et anthropiques (§B), la simple utilisation de ces facteurs reste insuffisante pour prédire la distribution des macrophytes. C'est ici que le **suivi spatialisé de la biomasse submergée** (ou des proxys de celle-ci, tel que le recouvrement de la végétation) à différentes époques de l'année peut présenter une ressource majeure dans l'observation et la compréhension de sa dynamique.

Aujourd'hui, un enjeu de la recherche appliquée dans l'étude des macrophytes des milieux fluviaux, est de développer des outils de suivi automatiques, transposables et efficaces, afin d'acquérir des données *in situ* sur la distribution de la VAS à haute résolution spatiale et temporelle pour capturer les variations saisonnières. Ces outils permettront de cartographier la VAS sur de grandes superficies tout en limitant les coûts logistiques, humains et financiers. Une fois opérationnels, ils devraient alors aider à piloter les actions de gestion environnementale comme, par exemple, dans le cas de projets de restauration de la VAS ou, au contraire, de gestion des proliférations (§A.2.2). Ils pourraient aussi fournir, à différentes époques, des données de calibration et de validation pour les simulations de la dynamique des macrophytes.

Dans ce contexte, la télédétection (*i.e.* ensemble des techniques et outils permettant d'étudier à distance des objets ou des phénomènes) associée à la modélisation constitue une voie à explorer pour le **développement d'un outil de cartographie automatique des macrophytes des milieux fluviaux**.

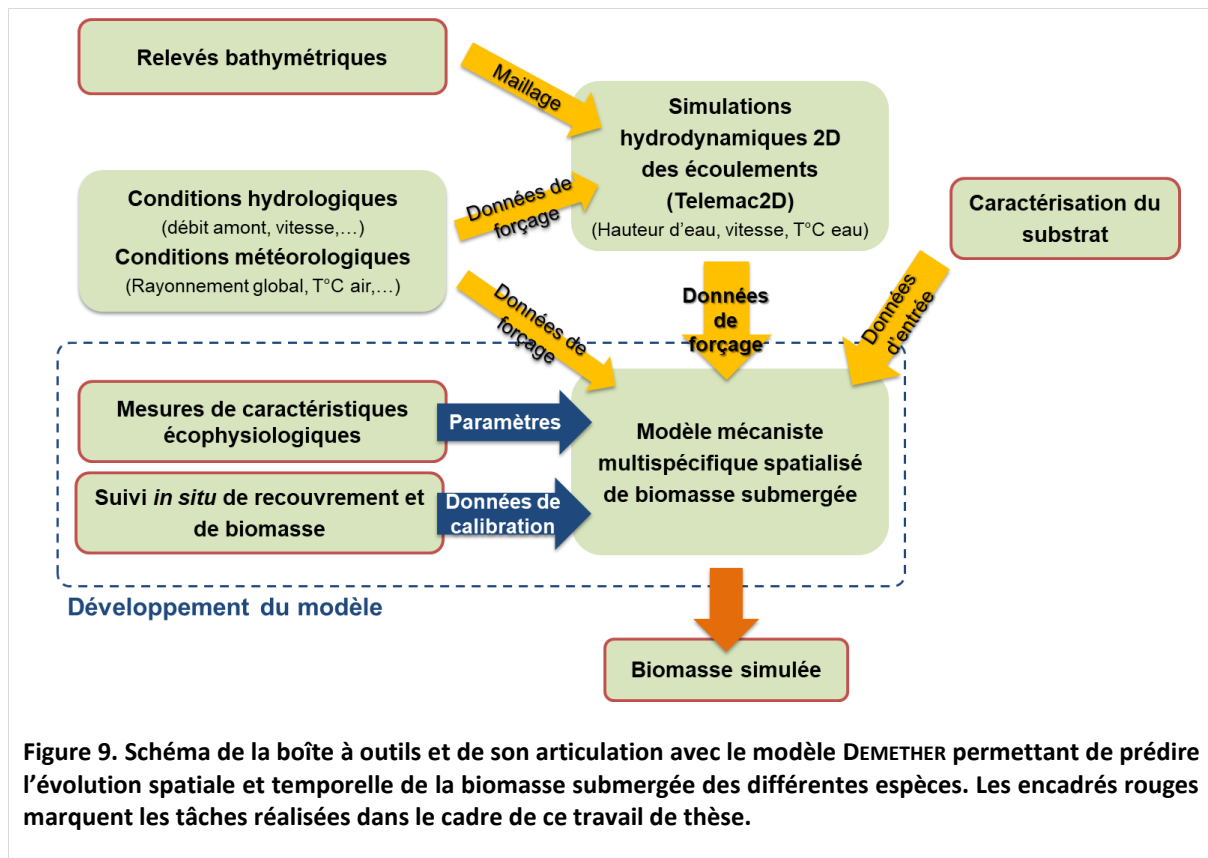
Concernant la paramétrisation du modèle mécaniste, des analyses de sensibilité réalisées sur les précédentes versions du modèle mécaniste (§C.1) ont permis de révéler l'importance des paramètres écophysologiques sur la dynamique des macrophytes : dans un régime non perturbé, les paramètres les plus sensibles du modèle sont ceux caractérisant les **processus de photosynthèse et de respiration**. Cette constatation était en accord avec les travaux de Garbey *et al.* (2004).

Il est donc crucial d'obtenir ces paramètres par des mesures au laboratoire portant sur les **activités photosynthétique et respiratoire des espèces d'intérêt** afin de développer un modèle mécaniste, représentatif des milieux fluviaux et adapté aux espèces considérées. Un avantage de ces mesures, est qu'elles permettraient de limiter le risque d'erreur lié à la sélection d'une valeur inadaptée pour un paramètre physiologique donné.

Par ailleurs, comme expliqué au §C.2.1, seules l'intensité lumineuse et la température de l'eau sont considérées comme les facteurs contrôlant la photosynthèse et la respiration des espèces de la Garonne, à l'échelle d'un module végétatif. Par conséquent, l'obtention de ces paramètres nécessite de **modéliser la réponse photosynthétique et respiratoire aux deux facteurs limitants** évoqués. Cette étape repose sur le **développement en amont d'un outil expérimental d'études des activités photosynthétique et respiratoire de la VAS en milieu contrôlé**.

En résumé, **une deuxième part importante de ce travail de thèse** a consisté à **développer les outils expérimentaux et/ou numériques d'acquisition de données spatialisées de biomasse et de données écophysologiques**.

Finalement, une fois opérationnels, ces outils et l'ensemble des données acquises (bathymétrie, substrat, biomasse et écophysologie) au cours de ce travail de thèse permettront de contribuer au développement et à l'application du modèle **DEMETHER** (Figure 9).



Enfin, chaque outil développé dans ce travail pourra contribuer de façon indépendante à l'enrichissement des connaissances sur les caractéristiques physiologiques des plantes et le déterminisme de la structure des communautés. En outre, ce travail de recherche apportera une réflexion plus large concernant le potentiel de cette boîte à outils et du modèle DEMETHER pour suivre la dynamique spatio-temporelle des herbiers, et pour son utilisation pour certaines problématiques scientifiques et environnementales, notamment au travers d'une application du modèle dans le cadre d'un scénario de changement climatique. Plus généralement, il contribuera à l'avancement des connaissances sur le fonctionnement écologique et physiologique de la phytocénose aquatique et sur sa réponse aux changements environnementaux liés aux pressions exercées sur la ressource en eau.

#### D. ORGANISATION DU MEMOIRE DE THESE

Quatre thématiques se sont dessinées au cours de ce travail de recherche ; elles constitueront les quatre grandes parties de ce manuscrit. :

- (i) La première partie (**Chapitre I**) présentera les espèces submergées d'intérêt et le site d'étude. Ce chapitre fournira entre autres des informations sur les caractéristiques hydromorphologiques (bathymétrie et substrat) et macrophytiques du site (acquises par observations et/ou échantillonnages *in situ* en 2017), constituant les fondements de tout développement de modèle spatialisé de biomasse.
- (ii) Dans la partie suivante (**Chapitre II**) il s'agira de développer une méthode de cartographie automatique de la biomasse végétale submergée à l'échelle d'un tronçon de rivière par télédétection pour un suivi régulier *in situ*. Cette approche reposera sur la mise en relation des données spatiales de biomasse observées *in situ* en 2017 avec des données spectrales issues

d'imagerie grâce au développement d'algorithmes d'apprentissage automatique (*machine learning*). Le modèle de prédiction établi permettra de suivre la distribution spatiale des peuplements de macrophytes pour une période donnée.

- (iii) Le troisième chapitre (**Chapitre III**) englobera le développement d'un outil expérimental et d'une méthodologie pour déterminer l'activité photosynthétique et respiratoire de deux espèces submergées de la Garonne en réponse à différentes conditions thermiques et lumineuses. Elle permettra d'appréhender leur dynamique de croissance à l'échelle du fragment végétatif et l'aptitude compétitive relative des différentes espèces étudiées, au travers d'une approche *in vitro*. Les données obtenues sur le métabolisme des espèces locales permettront également de paramétrer les processus physiologiques intégrés dans le modèle de VAS.
- (iv) Enfin, dans le dernier chapitre (**Chapitre IV**), nous nous intéresserons à l'application de la boîte à outils grâce au couplage des outils précédemment exposés au modèle de VAS. Plus précisément, le modèle mécaniste sera utilisé pour appréhender la dynamique spatiale et temporelle des herbiers de la Garonne pour les conditions environnementales (météorologiques et hydrodynamiques) de l'année 2017 et pour celles d'un scénario hydro-climatique défini, dans un contexte de changement global. Les différentes données d'entrée et de forçage du modèle seront également décrites afin de mettre en application le modèle. Cette partie visera également à identifier et mieux comprendre les facteurs impliqués dans la structuration spatiale et temporelle des herbiers, et permettra de mettre en lumière les potentialités d'applications du modèle mécaniste, et plus généralement, de la boîte à outils **DEMETHER**.

Pour finir, la **conclusion** et la **mise en perspective des outils développés** permettront d'apporter un regard critique global sur les résultats acquis et leur potentialité d'application dans d'autres cas d'études. En s'inscrivant dans une démarche de gestion adaptative menée par des organismes tels que les agences de l'eau, la boîte à outils développée dans ce projet, ainsi que les connaissances acquises lors de son application, pourront, à terme, être valorisées par la société Adict Solutions et par le laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement.



# **Chapitre I :**

## **La Garonne moyenne et ses espèces de macrophytes**

Définition d'un site d'étude et des espèces du modèle

DEMETHER



# La Garonne moyenne et ses espèces de macrophytes

## AVANT-PROPOS

Le projet DEMETHER a pour objectif de développer une boîte à outils, articulée autour d'un modèle mécaniste pour l'étude de la dynamique des macrophytes submergés des milieux fluviaux. Celui-ci est développé et appliqué sur les espèces de la Garonne moyenne présentes sur trois tronçons du fleuve d'une longueur d'environ un kilomètre. Le premier tronçon est utilisé pour le développement de méthodes et outils d'analyse qui seront appliqués à deux autres tronçons.

Tout développement passe par une phase de conceptualisation basée sur des observations afin de faire émerger une description simplifiée du système réel. Cette première phase du projet a donc pour objectif d'identifier un certain nombre de caractéristiques du système : la zone à étudier, les espèces végétales en présence, les conditions environnementales telles que le régime hydrologique du cours d'eau et la nature des substrats.

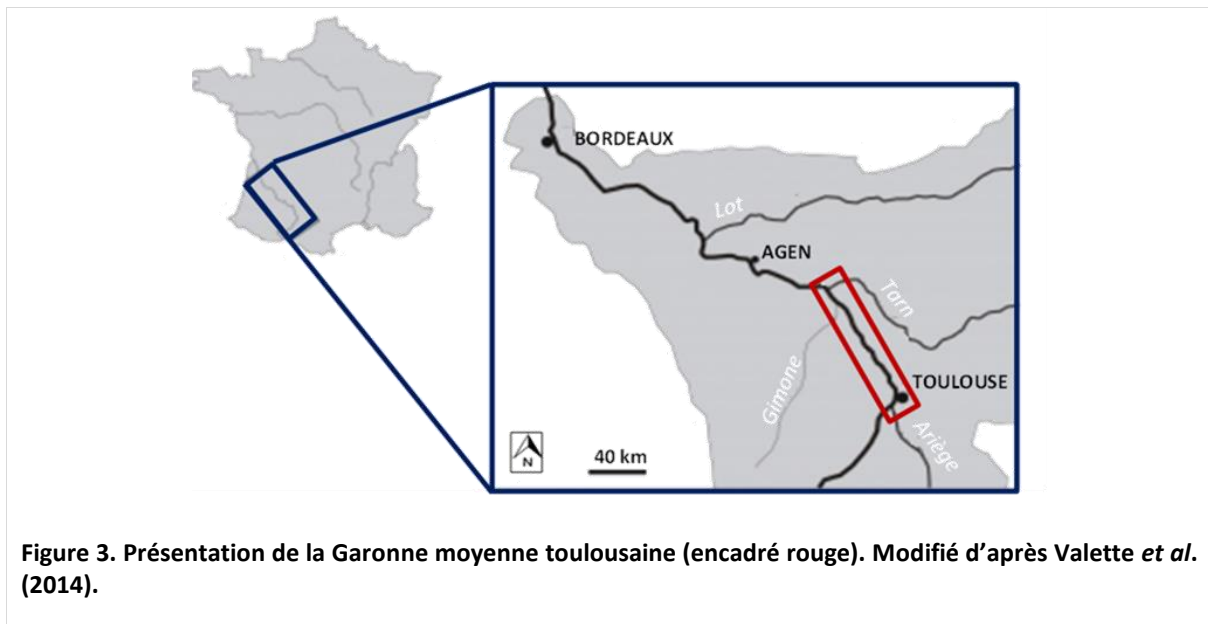






L'influence climatique des régions avoisinantes (notamment des Pyrénées et du Massif Central) se répercute sur l'hydrologie de la Garonne. Celle-ci montre des variations de température et de débit assez importantes au cours de l'année, avec de fortes crues et des étiages sévères. Le régime hydrologique de la Garonne est également très contrasté au niveau spatial. Les débits et les hauteurs d'eau augmentent sensiblement de l'amont vers l'aval, avec un débit moyen (ou module interannuel) de la partie amont (station de Saint-Béat) de  $23,5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  et de l'ordre de  $606 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  au niveau de la partie aval (station de Tonneins) (AEAG, <http://www.eau-adour-garonne.fr>). Bien que la température moyenne annuelle de l'eau soit de **13 °C (associée à un débit moyen de  $190 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$** , mesuré à la station de Ginestous au nord de Toulouse) elle peut atteindre 25 °C en été, en période d'étiage, avec un débit minimal de  $30 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ , ce qui a des conséquences importantes sur les écosystèmes (réduction du taux d'oxygène dissous, augmentation de l'eutrophisation, fortes proliférations d'algues et de macrophytes, etc.). A l'inverse, en hiver la Garonne moyenne peut atteindre des températures très basses, de l'ordre de 0 à 5 °C. Lors de la fonte des neiges au printemps, son débit est alors à son maximum ( $330 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ) et la température de l'eau avoisine les 5 °C (Stoukov, 2012).

Par ailleurs, le domaine montagnard pyrénéen nourrit de gros débits qui peuvent provoquer des épisodes de crues violentes, morphogènes dans les secteurs aval, comme dans la Garonne moyenne toulousaine. La pente dans ce secteur est toujours inférieure à 1 ‰ et la largeur du lit mineur est en moyenne de 150 m. Cette portion de la Garonne dite « débordante » s'étend sur une distance d'environ 90 km de la confluence de l'Ariège (à Portet-sur-Garonne) jusqu'au niveau de la confluence avec le Tarn (à Moissac), et traverse entre autres, la ville de Toulouse. Ses principaux affluents sont l'Ariège (en amont de Toulouse), la Gimone et le Tarn (au niveau de la retenue de Malause en amont de la centrale nucléaire de Golfech) (Valette *et al.*, 2014) (Figure 3).



En aval de Toulouse, la plaine d'inondation devient très large et occupe un espace de 2 à 4 km de largeur contre seulement 250 m en amont de Toulouse (Lambert, 1989). Les crues qui ont lieu peuvent se produire (i) brutalement au printemps lors d'événements pluvieux concomitants à la fonte des neiges sur les Pyrénées (crues océaniques Pyrénéennes), (ii) de façon torrentielle à l'automne lors d'épisodes pluvieux venant du sud-est, associés aux affluents de rive droite (crues méditerranéennes) et (iii) s'inscrire dans la durée en hiver (crues océaniques classiques), faisant suite à de longues périodes pluvieuses (DREAL, 2015). Ces crues ont un impact direct sur le lit mineur des rivières, leurs abords (érosions, dépôts de sédiments) et sur la végétation environnante (autant aquatique que riveraine).

Parmi les crues marquantes sur la Garonne, trois crues en 2013 (janvier, juin et novembre) et une autre en 2014 ont profondément impacté les herbiers de macrophytes submergés, entraînant un arrachage de la biomasse sous l'effet des vitesses de courant élevées (Archambeau et Elger, 2014; Courty et Elger, 2016).

Au cours du XIX<sup>ème</sup> siècle, divers aménagements du territoire fluvial garonnais ont vu le jour afin de gérer la ressource en eau : urbanisation, prélèvements, barrages et seuils, travaux de protection contre les crues et inondations (endiguements) et préservation des milieux naturels sont les principaux moteurs des évolutions territoriales et de la ressource en eau observés sur la Garonne. Toutefois, l'intensification de l'exploitation des ressources en eau douce pour répondre aux besoins en eau (usages domestiques et agricoles), et en énergie (*e.g.* pour le refroidissement des réacteurs de centrales nucléaires) d'une population en pleine expansion, notamment autour de l'agglomération toulousaine, met de plus en plus en danger la biodiversité et les fonctionnalités de l'hydrosystème garonnais (Valette *et al.*, 2014).

De plus, le changement climatique déjà observé risque d'exacerber ces pressions et de nombreux enjeux socio-économiques et environnementaux, à laquelle les gestionnaires de la Garonne doivent faire face. Selon le dernier rapport du GIEC (Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat), nous allons être confrontés à l'horizon 2050 à un réchauffement de la température moyenne annuelle compris entre 0,5 et 3,5 °C dans le sud-ouest de la France, selon le scénario d'émission de gaz à effet de serre considéré (IPCC, 2018). Par ailleurs, cette tendance sera plus marquée en été, avec une fréquence accrue des périodes de canicule et de sécheresse (Agence de l'Eau Adour-Garonne, 2014). Pour la ressource en eau, les projections sont plus incertaines et diffèrent selon les modèles prédictifs. Toutefois, l'analyse des apports naturels passés met en évidence une évolution tendancielle : les températures moyennes de l'eau augmentent régulièrement et même si la baisse des précipitations est peu marquée, on peut s'attendre à une diminution des précipitations neigeuses, transformant un régime pluvio-nival, comme c'est actuellement le cas sur la Garonne moyenne, en un régime pluvial. L'évapotranspiration devrait également augmenter, les débits annuels moyens sont nettement orientés à la baisse (entre 20 et 40 % de réduction en moyenne, pouvant atteindre 50 % en période estivale) et les étiages estivaux se renforcent sur de vastes portions du territoire, et particulièrement dans la moitié Sud-Ouest de la France (Agence de l'Eau Adour-Garonne, 2014; Lhuissier *et al.*, 2016). Cela a été particulièrement le cas sur la Garonne moyenne au cours des étés 2005 à 2012, puis entre 2015 et 2017, ainsi que plus récemment au cours de l'été 2019. Le Débit Objectif d'Etiage (DOE) est alors de plus en plus difficile à maintenir (Chisne *et al.*, 2014) et la satisfaction des besoins humains n'est pas toujours garantie. Sauquet (2009) précise qu'il en résulterait finalement une augmentation de la fréquence des épisodes critiques (non-respect des DOE). Un décalage de la saison de fonte des neiges devrait également être observé.

Ces changements environnementaux vont engendrer des perturbations au niveau du cycle de l'eau, qui ne pourront que s'accroître à l'horizon 2050 sous l'effet du changement climatique (Lhuissier *et al.*, 2016). Ils laissent présager une modification des réserves d'eau et de sédiments, un changement du débit lors des crues, et une augmentation des concentrations en éléments nutritifs et en contaminants chimiques ainsi que du risque d'inondation par ruissellement. Des conséquences directes et indirectes sont à prévoir, incluant par exemple la fragmentation et la dégradation des habitats de nombreuses espèces aquatiques et riveraines.

Ainsi, la Garonne moyenne constitue un très bon exemple d'hydrosystème fluvial soumis à des changements environnementaux et anthropiques dont les évolutions en termes d'hydromorphologie ont été de nombreuses fois étudiées (David *et al.*, 2015, 2016).

## B. DEFINITION DE LA ZONE D'ETUDE ET DES ESPECES DU PROJET DEMETHER

### 1. Site d'étude au sein de la Garonne moyenne

En concertation avec l'Agence de l'Eau, 22 sites référencés de suivis de peuplements de macrophytes de la Garonne moyenne ont été prospectés entre la ville de Muret (31) et la retenue de Malause (82) afin de sélectionner trois tronçons de rivière pour le projet DEMETHER et de définir les espèces de macrophytes submergés pour lesquelles développer le modèle mécaniste.

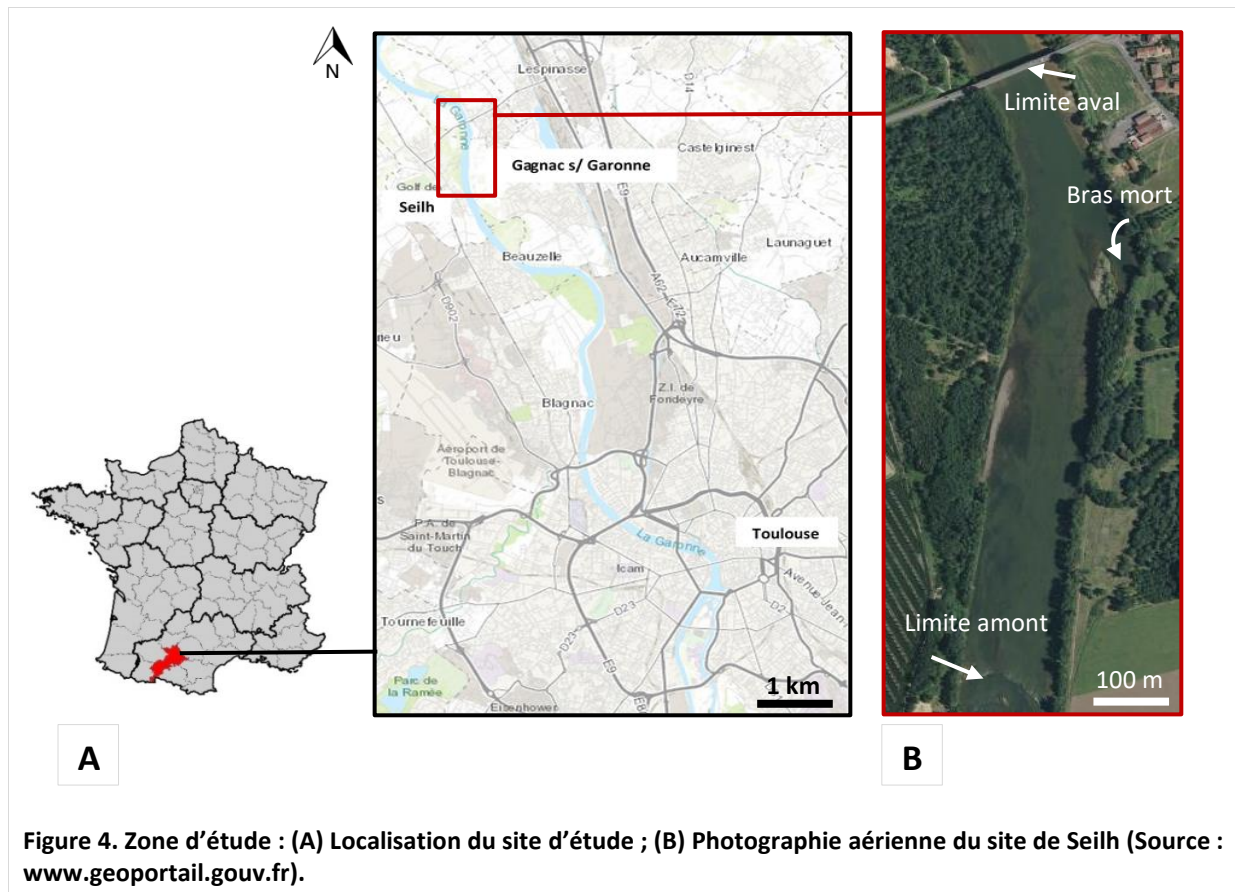
Le choix de ces sites devait en premier lieu prendre en compte des impératifs liés aux opérations d'échantillonnage, notamment en termes d'accessibilité et de présence d'herbiers denses et étendus.

Également, les sites devaient présenter un maximum de variabilité hydromorphologique intra-site et inter-sites (en termes de profondeur, substrat et vitesse du courant) pour le développement du modèle de VAS. De plus, l'éloignement de complexités hydrauliques (de type ouvrage, seuil et affluents) pour chaque site a été un critère de sélection pour faciliter les simulations hydrodynamiques qui seront couplées au modèle de dynamique des herbiers. Enfin, l'acquisition de données d'entrée pour les simulations hydrodynamiques a nécessité de choisir des sites relativement proches de stations appartenant à des réseaux de suivi de qualité (Directive Cadre sur l'Eau, ou DCE) et de quantité des eaux de surface (stations du Réseau National de Bassin ou RNB, de la Banque Hydro).

Bien que le projet ait été mené sur ces trois sites, cette thèse portera exclusivement sur le premier site, élément majeur dans la genèse du modèle mécaniste et de la boîte à outils.

#### 1.1. Caractéristiques géographiques et délimitations du site d'étude

Le site d'étude sélectionné se situe sur la Garonne moyenne à environ 15 km au nord de Toulouse (43°41'51.3"N, 1°22'09.0"E), entre les communes de Seilh et Gagnac-sur-Garonne, en Haute-Garonne (Figure 4).





Il s'étend sur environ 1 km de long et 110 m de large en moyenne. Le site s'élargit progressivement de l'amont vers l'aval. Il est composé d'un bras mort à l'aval en rive droite et est bordé d'un lit de galets sur ses deux rives. Un seuil à l'amont marque le début du site, alors qu'un pont à l'aval en définit sa limite aval. Quelques radiers sont retrouvés en rive droite au niveau de la zone centrale du site.

Les deux stations du RNB (réseau national de bassin) les plus proches sont les stations de Portet-sur-Garonne à 32 km à l'amont, et de Verdun sur Garonne à 38 km à l'aval.

## 1.2. Hydromorphologie

Des relevés de bathymétrie réalisés le 9 mars 2018 ont permis de caractériser la topographie du fond de ce site, grâce au couplage d'un échosondeur (Helix7 - Humminbird®) doté d'une sonde CHIRP (*Compressed High-Intensity Radiated Pulse* ou compression d'impulsion par modulation de fréquences) à faisceau unique, qui permet de mesurer la profondeur, et d'un GPS-RTK (*Real Time Kinematic*) (EMLID Reach RS®), pour déterminer l'altitude de la surface de l'eau. Le GPS utilisé a une précision en z de +/- 3 cm (Figure 5). Les mesures de profondeur à l'échosondeur et d'altitude de surface ont alors permis d'en déduire les cotes de fond.

La figure 5 montre le tracé parcouru en bateau permettant d'acquérir les données altimétriques et de profondeur (les points de mesure étant colorés du rouge vers le bleu lorsque la profondeur augmente).

Les données brutes de bathymétrie ont été ensuite interpolées (TIN : *triangular interpolation*) avec le logiciel commercial Reefmaster 2.0® et lissées grâce à une loi de Gauss, pour générer une cartographie de profondeur.



Figure 5. Relevés de bathymétrie à Seilh à l'échosondeur.

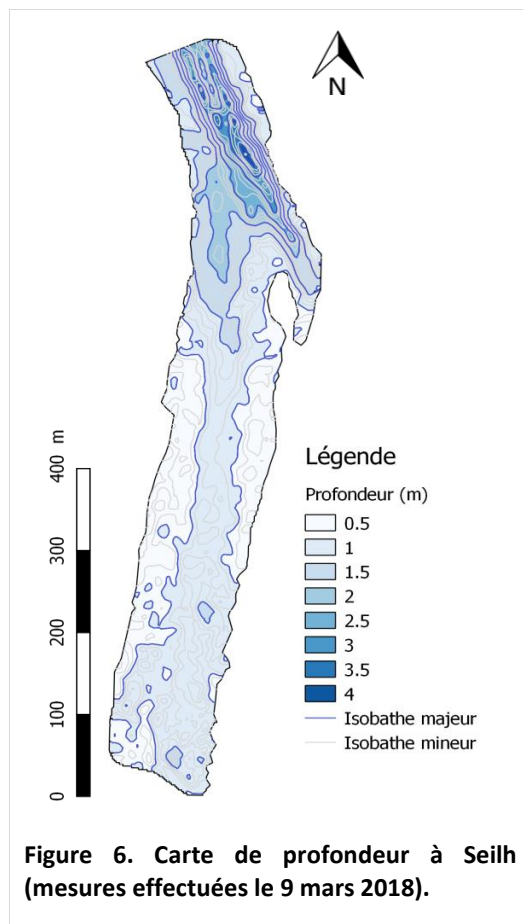
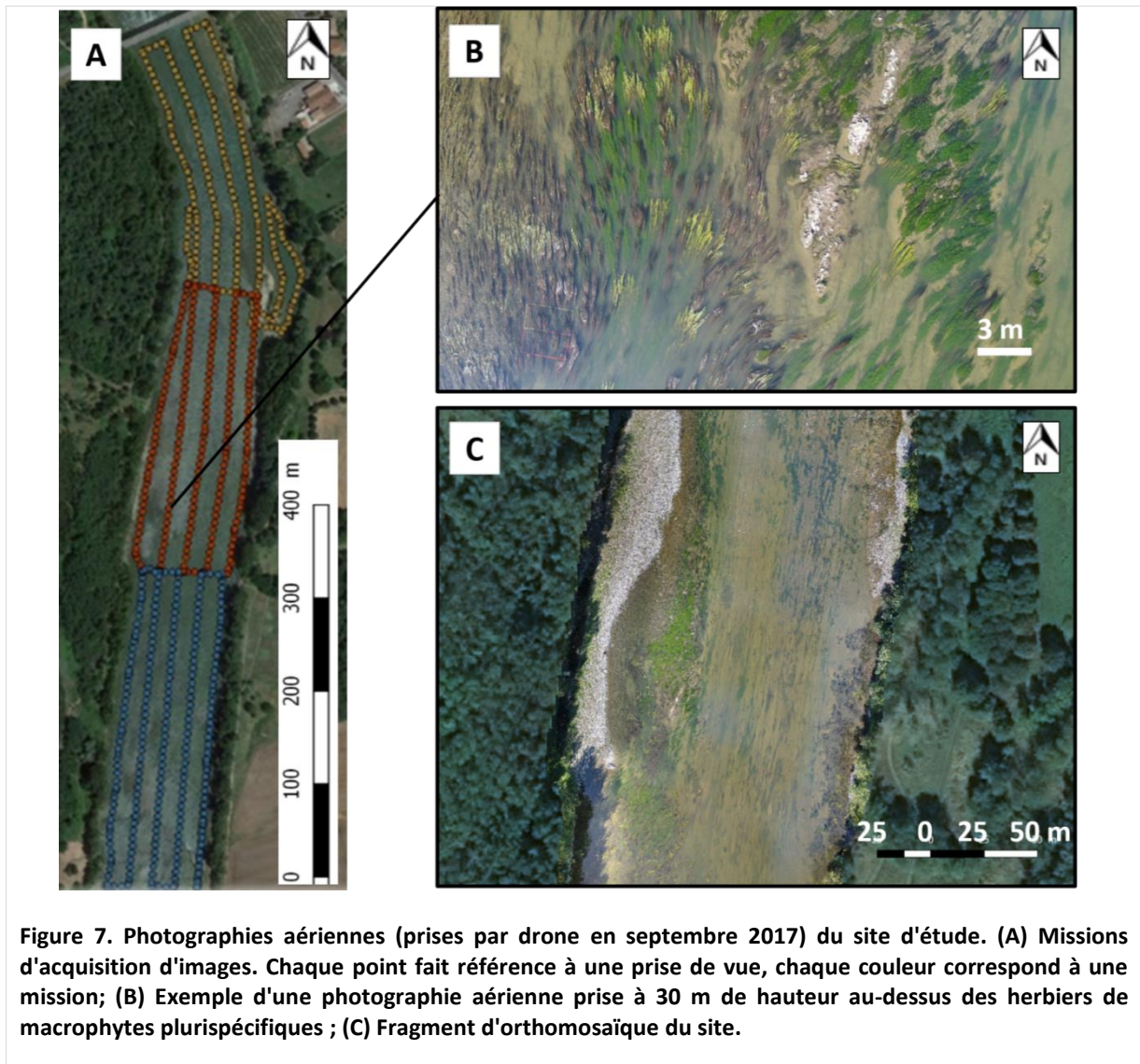


Figure 6. Carte de profondeur à Seilh (mesures effectuées le 9 mars 2018).

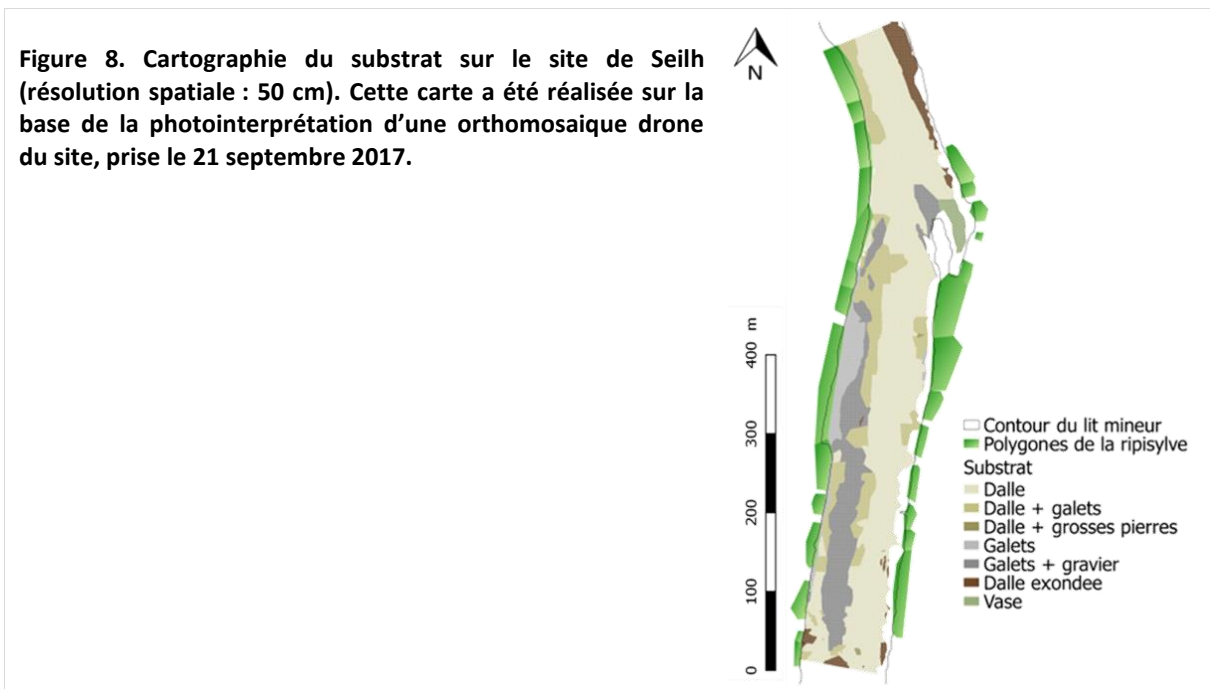
En mars 2018, les niveaux d'eau moyennés sur les stations hydrologiques les plus proches du site (*i.e.* Portet et Verdun sur Garonne) correspondaient à environ 70 % des niveaux moyens calculés durant la période des hautes eaux (*i.e.* du 1er février au 31 mai). Les conditions étaient également très proches des hauteurs d'eau moyennes annuelles mesurées à ces deux stations. La carte obtenue a montré une profondeur maximale à l'aval du site de plus de 4 m. Le long des berges au niveau de la zone médiane du site, la profondeur est minimale et inférieure à 0,5 m. En revanche, un chenal central sur cette zone se dessine avec une profondeur moyenne de 1,5 m. Puis, il s'élargit en amont. Dans le bras mort, la profondeur varie entre 1 et 1,5 m. Les rives à l'aval du site sont marquées par de forts escarpements, créant une rapide augmentation de la profondeur, tandis que les berges dans la zone médiane du site s'abaissent au contraire très progressivement (Figure 6).

La prise de photographies aériennes par drone nous a permis par la suite d'avoir une vision globale du site pour en caractériser son substrat. Ces photos ont été prises le 21 septembre 2017, à l'aide d'un drone Phantom 4 Pro (DJI™, Shenzhen, Chine), pour obtenir une vision globale du site d'étude. Le site d'étude a été survolé pendant le midi solaire à 30 m d'altitude, au cours de trois missions de vol d'une durée moyenne de 10 à 15 minutes et préalablement programmées grâce à l'application Litchi® pour Android (Figure 7A). Les conditions météorologiques de vol étaient ensoleillées avec un vent léger au niveau du sol. Les photographies étaient prises toutes les 2 secondes (afin d'obtenir un recouvrement minimum de 70-80% entre les images), avec un appareil photo numérique DJI™ (à trois bandes spectrales (rouge, vert, bleu), équipé d'un capteur 1" CMOS / 20 mégapixels, d'une distance focale de 24 mm et une ouverture de 2,8 (Figure 7B).



Une orthomosaïque de résolution spatiale de 1 cm a ensuite été obtenue par assemblage d'environ 600 photos, à l'aide du logiciel Metashape Professional Edition développé par Agisoft© (Figure 7C). Son géoréférencement a été effectué avec une précision centimétrique sur le logiciel libre de système d'information géographique QGIS 2.18, grâce à sept points de contrôle pris au GPS-RTK à différents endroits du site d'étude.

La photo-interprétation de cette orthomosaïque drone et une première prospection de terrain ont permis de déterminer le substrat sur ce tronçon de rivière et de renseigner le substrat préférentiel des herbiers. La cartographie obtenue a été réalisée sur QGIS 2.18 (Figure 8).



Ainsi, le site de Seilh est caractérisé par un substrat composé essentiellement de dalles sur le chenal central, et de galets et graviers le long des berges (surtout en rive gauche). Le bras mort est essentiellement constitué de vase. Différents substrats mixtes se trouvent dans la partie médiane de la zone d'étude. Sur les zones de dalle les herbiers sont plus épars et diffus alors que les zones de galets et les substrats mixtes sont généralement colonisés par des herbiers étendus et denses (Figure 8).

D'un point de vue géologique, le secteur se caractérise par des dépôts alluviaux du Quaternaire reposant sur un substratum molassique (roches carbonatées) du Miocène. Le site présente un faciès argilo-calcaire (Revel, 1982).

### 1.3. Ripisylve et disponibilité de la lumière

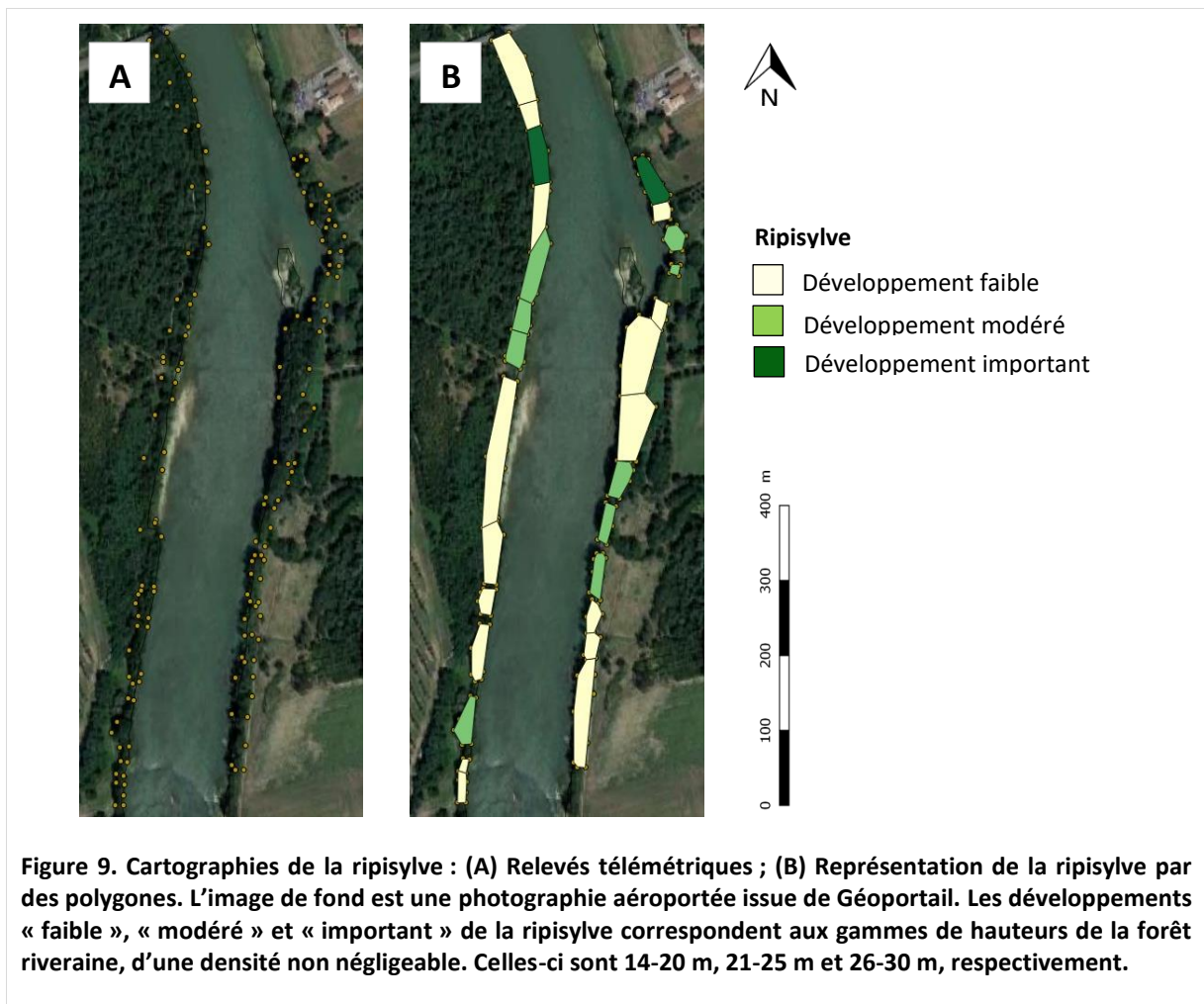
Le corridor riverain allant du bord du chenal actif aux zones terrestres adjacentes est principalement constitué de *Populus* sp. et *Salix* sp., qui s'étendent tout le long du tronçon des deux côtés de la Garonne et contribuent à l'ombrage du site (Figure 8 et Figure 9B).

Une campagne de relevés effectués à l'aide d'un télémètre (Laser Ace 1000 – Trimble®) couplé au GPS-RTK a permis de déterminer la hauteur des arbres le long de ce segment de rivière (Figure 9A) et ainsi d'estimer le volume de la ripisylve (schématisé par des polygones sur la Figure 9B) et d'appréhender son influence dans l'ombrage sur ce site.

En début de journée, le site est ombragé en rive droite. Après le midi solaire, c'est au tour de la rive gauche d'être ombragée. Le chenal central reste quant à lui bien éclairé durant toute la journée. En général, le long des zones de ripisylve haute et dense, l'ombrage observé y est plus important, les herbiers sont bien moins présents et les patches plus disparates. Des patches plus abondants et étendus sont au contraire retrouvés le long d'une ripisylve moins développée, entraînant peu d'ombre au cours de la journée sur la Garonne (Figure 9B). Il serait toutefois prématuré de conclure quant à l'influence



de la ripisylve sur la dynamique des herbiers sur le site d'étude, le niveau de développement de celle-ci n'étant pas indépendant du substrat et de la morphologie des berges (susceptibles également d'avoir un effet sur les macrophytes).



## 2. Espèces macrophytiques du modèle DEMETHER

Le site d'étude est principalement constitué d'espèces submergées qui forment des herbiers clairsemés à denses de mai à début octobre. Au total, 12 espèces de plantes aquatiques y ont été observées.

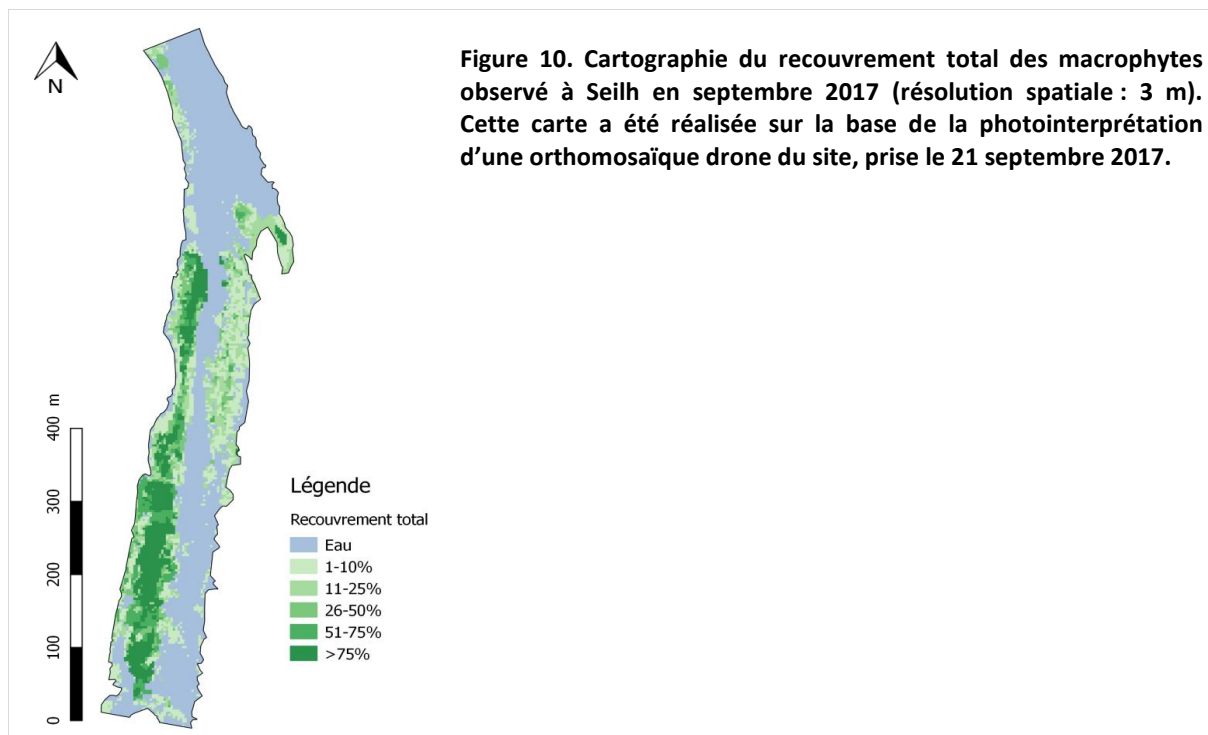
La distribution spatiale et la couverture totale des herbiers (*i.e.* le recouvrement, toutes espèces confondues) à Seilh pendant leur pic de biomasse ont pu être déterminées le 21 septembre 2017 par photo-interprétation de l'orthomosaique drone (Figure 7). Une cartographie du pourcentage de recouvrement total des macrophytes (*i.e.* toutes espèces confondues) a alors été réalisée sur QGIS 2.18 au moyen d'une grille de cellules de 3×3 m (Figure 10).

Les macrophytes sont répartis en fonction de plusieurs facteurs environnementaux précédemment évoqués (*cf.* Introduction générale §B.), à savoir, les écoulements et les variations de certains paramètres étroitement corrélés tels que la pente, la vitesse du courant et la granulométrie des fonds, formant des herbiers mono- ou plurispécifiques.

Au niveau du chenal central, la végétation est quasi absente (Figure 10). Les herbiers sont principalement retrouvés en amont et au niveau du tronçon médian du site, le long des berges de la rivière où la vitesse du courant est fortement diminuée, mais aussi au niveau du bras mort situé à l'aval en rive droite. Dans l'ensemble, un recouvrement total plus dense est observé sur la rive gauche,

formant généralement des bandes longitudinales dans les zones de faible profondeur (0,15-1,20 m), en particulier sur des substrats mixtes. Des densités plus faibles sont observées dans les zones plus profondes. Les herbiers en aval semblent plus inégaux sur la rive gauche, formant des patchs plus ou moins disjoints. Cette répartition est très probablement une conséquence d'une sélection sur la capacité d'ancrage par un substrat compact (dalles) (cf. Introduction générale §B.1.3.2) et la résistance au courant (cf. Introduction générale §B.1.3.1).

Les zones non végétalisées (*i.e.* zones avec 0 % de couverture végétale) sont les plus représentées sur ce site, suivies de recouvrements entre 1 et 10 %, en particulier sur la rive droite, tandis que les recouvrements entre 11 et 25 % et ceux supérieurs à 75 % sont plus rencontrés en rive gauche. Au final, les couvertures intermédiaires supérieures (*i.e.* 26-50 % et 51-75 %) sont les moins représentées sur ce site.



Environ une dizaine d'hydrophytes communs de la Garonne moyenne sont retrouvés sur le site, dont notamment trois espèces particulièrement abondantes : *Myriophyllum spicatum* (myriophylle en épis, L. 1753), *Ranunculus fluitans* (renoncule flottante, Lam. 1779) et *Potamogeton nodosus* (potamot noueux, Poir. 1816). Celles-ci poussent généralement jusqu'à la surface de l'eau, contrairement aux autres espèces qui restent près du fond (*e.g.* *Elodea canadensis*). Toutes ces espèces ont été retrouvées en 2017 et 2019 pendant le projet. Toutefois, en 2018, les fortes crues printanières sur la Garonne n'ont pas permis leur développement. Seule *R. fluitans* a été observée ponctuellement et tardivement en 2018 (*i.e.* à partir de septembre-octobre).

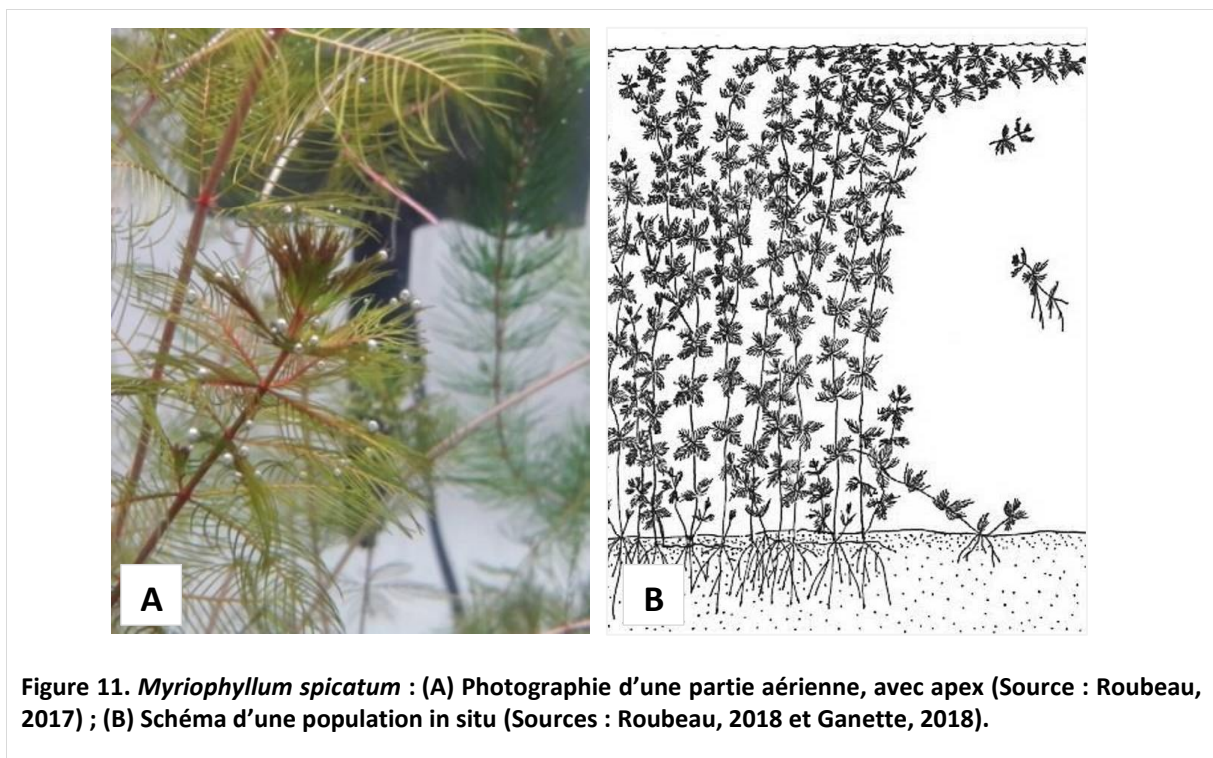
*M. spicatum*, *R. fluitans* et *P. nodosus* sont largement retrouvées sur la plupart des sites de suivi existant sur la Garonne moyenne et forment généralement les herbiers les plus denses et abondants pendant le pic de biomasse des herbiers. C'est pourquoi, elles ont été considérées comme les trois espèces représentatives de ce secteur de la Garonne. Au début du projet DEMETHER, ces espèces devaient être considérées comme les trois espèces d'intérêt pour le développement du modèle de biomasse. Leur physiologie, relative aux processus photosynthétiques et respiratoires, devait donc être caractérisée. Toutefois, le polymorphisme foliaire de *P. nodosus* (*i.e.* avec des feuilles submergées minces et dépourvues de cuticule et de stomates, et des feuilles aériennes plus épaisses, cutinisées et

avec stomates), complexifie la caractérisation des échanges gazeux. Par conséquent, cette espèce a été écartée du projet par la suite, préférant se focaliser sur des espèces exclusivement submergées. *R. fluitans* et *M. spicatum*, qui sont aussi les espèces les plus abondantes sur le site d'étude, ont donc été sélectionnées comme les deux espèces d'intérêt du projet. Une description succincte de la morphologie et de l'écologie de ces deux espèces est présentée ci-après.

### 2.1. *Myriophyllum spicatum* L. (1753)

Le myriophylle en épi est un hydrophyte pérenne de la famille des Haloragaceae, dont l'appareil végétatif est totalement submergé. Originaire d'Eurasie, il est rapidement devenu une nuisance dans de nombreuses régions dans le monde, notamment dans l'est des Etats-Unis et au Canada (Aiken *et al.*, 1979; Nichols et Shaw, 1986; Madsen *et al.*, 1988). C'est une espèce presque cosmopolite (elle est absente de l'Amérique du Sud et de l'Australie) et présente dans toute la France.

Grace et Wetzel (1978) présentent une description détaillée de son écologie et de sa biologie. Pour résumer, cette espèce est constituée de tiges aériennes très ramifiées, avec des feuilles verticillées, pennées, finement disséquées (à raison de 4 feuilles par verticille), et des fleurs rouges en épi (Aiken *et al.*, 1979) ; ses tiges sont rougeâtres, grêles (Figure 11A) et peuvent atteindre 4 m de long.



Les vaisseaux conducteurs sont peu développés et les racines sont très fines et non ramifiées, dépourvues de poils absorbants. Les racines apparaissent souvent sur les tiges (racines adventives), et facilitent l'ancrage de la plante lorsque celle-ci est couchée par le courant (Figure 11B).

Le myriophylle passe l'hiver sous forme de rhizomes dans le sédiment, conservant parfois de courtes tiges au niveau de la colonne d'eau (Grace et Wetzel, 1978). A la fin du printemps, les pousses hivernales poussent plus ou moins directement jusqu'à la surface, puis se ramifient abondamment juste sous la surface, là où la lumière est suffisante, pour former un herbier dense à canopée (Adams *et al.*, 1974; Titus and Adams, 1979) (Figure 11B), morphologie qui peut présenter un avantage important

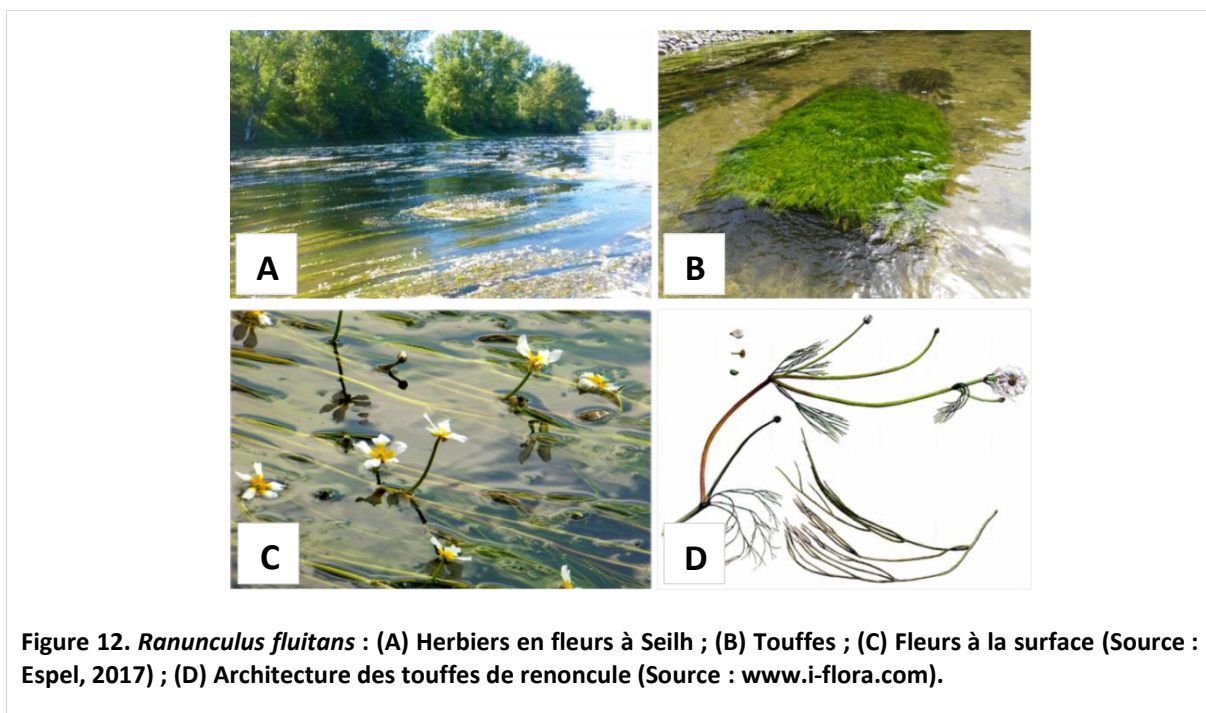


dans la compétition pour la lumière. Au fur et à mesure que la saison progresse, la majeure partie des tissus photosynthétiques se localise dans la canopée dans les 30 premiers centimètres de la colonne d'eau (Adams *et al.*, 1974), tandis que les tiges sans feuilles prédominent sous la canopée. Son pic de biomasse a lieu vers la fin de l'été, en septembre, et sa floraison a lieu dans le courant de l'été. Sa reproduction se fait essentiellement par multiplication végétative, par auto ou allo-fragmentation, particulièrement après la période de floraison. Cette faculté de bouturage en fait une colonisatrice efficace et une espèce très compétitrice (Grace et Wetzel, 1978).

De plus, *M. spicatum* pousse en eaux plutôt eutrophes (avec une forte teneur en sels nutritifs azotés et phosphorés, et marquées par de fortes fluctuations journalières des niveaux d'oxygène dissous), stagnantes à modérément courantes et peu profondes (entre 0,5 et 3 m) (Puijalon et Bornette, 2013). Cette espèce est par ailleurs une espèce se développant typiquement dans des eaux carbonatées ; dans les eaux peu minéralisées (notamment dans le sud-ouest de la France), elle est souvent remplacée par *Myriophyllum alterniflorum*. Enfin, *M. spicatum* est généralement observé en plaine et basse montagne, entre 0 et 1500 m d'altitude, sur des sites marqués par des températures estivales comprises entre 16 et 32°C. Il est retrouvé sur de nombreux types de substrat, avec une préférence pour les textures fines (Grace et Wetzel, 1978).

## 2.2. *Ranunculus fluitans* Lam. (1779)

La renoncule flottante (ou renoncule des rivières) est un hydrophyte de la famille des Ranunculaceae, à feuilles ramifiées découpées en lanières filiformes. La tige, fortement ramifiée, peut atteindre 6 m de longueur. Les fleurs, solitaires et émergentes font plus de 2 cm de diamètre, et se trouvent à l'extrémité de longs pédoncules ; elles portent cinq pétales, blancs tachés de jaune à la base (Figure 12).



La croissance est bimodale ; elle est apparente dès la fin du printemps sur la Garonne, avec un 1<sup>er</sup> pic de biomasse très important en mai-juin, suivi d'un deuxième pic moins conséquent après sa floraison, à la fin de l'été, en septembre. Elle fleurit généralement dès la fin du printemps, de mai à début juillet. En hiver, sa partie épigée est diminuée (Peltre *et al.*, 1997).

La multiplication par graine est elle aussi plutôt limitée, et la plante présente une forte capacité de marcottage grâce à ses racines adventives (Peltre *et al.*, 1997). L'été, elle est proliférante dans certaines régions, et peut provoquer une entrave à l'écoulement, empêcher les déplacements sur les cours d'eau, et générer d'importantes quantités de fragments végétatifs flottants.

Enfin, concernant l'habitat, la renoncule affectionne les eaux fraîches (16-20°C) claires et relativement courantes ( $\leq 2 \text{ m.s}^{-1}$ ). Elle est elle aussi généralement retrouvée en plaine et basse montagne (200-1200 m d'altitude) à des profondeurs pouvant atteindre 3 m. La renoncule est l'une des rares espèces pouvant se fixer sur des substrats compacts, type dalle, du fait de ses fines racines qui s'insèrent dans les fractures de la roche (Peltre *et al.*, 1997).

## C. CONCLUSION

Les campagnes de prospection sur la Garonne moyenne ont permis de définir la localisation et l'emprise des futurs outils du projet (et à fortiori de ce travail de recherche) et notamment des futures simulations (hydrodynamique et de biomasse), ainsi que les espèces d'intérêt du modèle de dynamique de la végétation aquatique submergée. Celui-ci sera donc développé pour deux espèces principales du site d'étude du projet (Seilh) qui ont été décrites dans ce chapitre : *Myriophyllum spicatum* et *Ranunculus fluitans*.

Avant d'appréhender leur dynamique, il est nécessaire d'acquérir des données spatiales et temporelles des macrophytes sur ce site, qui serviront à la calibration du modèle, afin qu'il soit adapté aux espèces communes de la Garonne. Pour cela le développement d'une méthode automatique de suivi *in situ* est requis. Cette méthode sera présentée au chapitre suivant.

# **Chapitre II :**

## **Développer des algorithmes de *machine learning* pour cartographier automatiquement la végétation submergée par télédétection**

Vers une étude spatiale et temporelle des herbiers de la Garonne pour la calibration du modèle DEMETHER



# Développer des algorithmes de *machine learning* pour cartographier automatiquement la végétation submergée par télédétection

## AVANT-PROPOS

Pour rappel, le modèle mécaniste de végétation aquatique submergée (VAS) développé dans le projet DEMETHER permettra de suivre l'évolution spatio-temporelle de composantes telle que la biomasse aérienne (épigée) des macrophytes de la Garonne en fonction de variables environnementales (*i.e.* hydromorphologiques et météorologiques). Pour le calibrer, le modèle nécessite de disposer des données de distributions spatiales et temporelles des macrophytes sur des sites d'intérêt. La possibilité d'un suivi spatialisé automatisé de la biomasse a alors été explorée dans ce travail de recherche.

Ce chapitre traitera donc du développement d'une méthode de cartographie automatique des herbiers en milieu fluvial à très haute résolution spatiale afin d'estimer précisément leur biomasse aérienne et recouvrement en fonction de leur signature spectrale. La méthode développée ici fournira un nouvel outil de surveillance de la VAS en milieu fluvial. Dans ce travail, la biomasse aérienne fera toujours référence à la biomasse épigée des macrophytes.







## A. INTRODUCTION

Contrairement aux écosystèmes terrestres, il existe encore peu d'informations disponibles sur les effets à long terme des changements environnementaux globaux sur la phénologie des écosystèmes aquatiques, et particulièrement sur la végétation aquatique submergée (VAS). Il est alors essentiel d'améliorer notre compréhension des effets des changements saisonniers sur la croissance et le développement des macrophytes afin de faire la lumière sur les facteurs écologiques impliqués dans leur répartition et l'occupation de l'espace, et ainsi de promouvoir des programmes de gestion et/ou de conservation efficaces. De ce fait, une connaissance détaillée de la dynamique des communautés de macrophytes en terme de distribution et de production, permettrait de comprendre le rôle dans le temps et l'espace de différents groupes fonctionnels et de leurs interactions (Bolpagni *et al.*, 2014; Villa *et al.*, 2015). Dans ce contexte, la cartographie de la VAS peut constituer un outil précieux aux gestionnaires, afin de leur apporter une vision synoptique de l'état des herbiers et à plus ou moins grande échelle de l'état des herbiers.

Ainsi, un certain nombre de programmes de surveillance des macrophytes à grande échelle se sont concentrés sur l'obtention d'informations sur les variations spatiales et temporelles de la composition des espèces, de la profondeur maximale colonisée, de la densité, du recouvrement, de la biomasse et de la hauteur des plantes (Johnson et Newman, 2011). De tels programmes ont recours à de nombreuses méthodes de collecte de données directes et indirectes pour la cartographie de la VAS qui sont discutées dans Stocks *et al.* (2019) et regroupées par Sabol *et al.* (2002) en 3 catégories qui seront exposées ci-après.

### 1. Suivi des macrophytes

#### 1.1. Méthodes directes : relevés *in situ*

Les méthodes traditionnelles de suivi des macrophytes consistent généralement en des observations directes et ponctuelles du recouvrement et de la biomasse végétale sur le terrain notamment à l'aide de bathyscopes, par observations subaquatiques en plongée (Hudon *et al.*, 2000; Kelly et Harris, 2010) ou par prélèvement à la main ou au râteau dans le cadre d'échantillonnages effectués dans des quadrats ou le long de transects (Skubinna *et al.*, 1995; Havens *et al.*, 2002; Rodusky *et al.*, 2005).

Cependant, bien que ces approches permettent d'obtenir des données qualitatives et quantitatives, elles sont souvent difficiles à réaliser selon une fréquence régulière sur le long terme. En effet, elles nécessitent un travail de terrain chronophage, intensif et souvent destructif, qui implique ainsi un certain coût (Flynn *et al.*, 2002; Hughes et Peck, 2008) (*e.g.* utilisation d'un dispositif de prélèvement, moyens humains). De plus, les conditions hydrologiques aléatoires peuvent rendre l'accès aux sites et l'acquisition de données difficiles (Vis *et al.*, 2003; Hughes et Peck, 2008). Elles obligent ainsi à concentrer les efforts d'investigations sur de petites zones, ce qui soulève la question de la représentativité des données collectées eu égard à la variabilité spatiale existant au sein d'un hydrosystème (Hughes et Peck, 2008). Ces conditions, généralement fluctuantes, peuvent également augmenter le taux d'erreur lié à l'observation en cas de turbidité ou de hauteur d'eau élevée (Willby *et al.*, 2009). Par ailleurs, un travail de suivi sur de petites échelles rend d'autant plus difficile la caractérisation complète des communautés de macrophytes et de leur hétérogénéité à l'aide de données recueillies de manière discontinue dans l'espace et dans le temps (Downing et Anderson, 1985; Zhang, 1998).

Par conséquent, les approches de terrain restent peu adaptées aux suivis des herbiers à grande échelle, dans les milieux fluviaux. C'est pourquoi, elles sont de plus en plus remplacées et/ou complétées par des méthodes de cartographie indirectes de la VAS.

## 1.2. Méthodes subaquatiques

Dans ce contexte, des progrès techniques ont été réalisés dans l'utilisation de véhicules autonomes subaquatiques (*Remotely Operated Vehicle* ou ROV) équipés d'appareils photo numériques et de quadrats (Yamamuro *et al.*, 2003; Davie *et al.*, 2008; Spears *et al.*, 2009; Kelly et Harris, 2010), et le développement de l'hydroacoustique (*e.g.* Komatsu *et al.*, 2003; Lefebvre *et al.*, 2009) pour détecter la présence de macrophytes et quantifier leur abondance. Cette dernière reçoit notamment une attention croissante pour l'évaluation des communautés de macrophytes en milieux lacustres et côtiers. En effet, la végétation aquatique présente une forte réflectivité acoustique due à la présence d'oxygène et d'autres gaz dissous présents dans les tissus végétaux (Sabot *et al.*, 2002; Warren et Peterson, 2007; Paul *et al.*, 2011) permettant ainsi l'extraction de données acoustiques nécessaires à la cartographie du recouvrement de la VAS. Elle a recours à des systèmes de sonar à faisceau unique, multifaisceaux ou à balayage latéral (Bickers, 2003; Valley *et al.*, 2005; Kruss *et al.*, 2008; Lefebvre *et al.*, 2009; Depew *et al.*, 2011; Rotta *et al.*, 2012; Abukawa *et al.*, 2013; Christia *et al.*, 2014; Netherland et Jones, 2015; Radomski et Holbrook, 2015; Bučas *et al.*, 2016). Elle permet généralement de détecter la hauteur, le recouvrement et la densité des macrophytes, en générant des données volumineuses à haute résolution, tout en limitant le coût de la collecte de ces données.

Toutefois, ce type d'approches n'est pas facilement transposable à la cartographie à large échelle comme dans les milieux fluviaux, et il faut investir beaucoup de temps pour couvrir une zone représentative. De plus, l'approche par échosondeur reste limitée par l'accès en période d'étiage, c'est-à-dire souvent pendant le pic de biomasse des espèces végétales, ainsi que le long des berges, où la hauteur d'eau est très faible. A ce propos, Vis *et al.* (2003) estiment que les échosondeurs ne peuvent pas être utilisés dans des zones de moins de 70 cm de profondeur.

## 1.3. Méthodes aériennes et satellites

Depuis les années 1970, l'utilisation des techniques de télédétection optique et de système d'information géographique est apparue comme une approche alternative, économique, et puissante pour cartographier la végétation aquatique au niveau de vastes zones géographiques (*e.g.* Brown, 1978; Bogucki *et al.*, 1980; Gilmer *et al.*, 1980; Ackleson et Klemas, 1987; Welch *et al.*, 1988; Jensen *et al.*, 1992; Armstrong, 1993; Vis *et al.*, 2003; Valley *et al.*, 2005; Ma *et al.*, 2008; Zhao *et al.*, 2012, 2013; Luo *et al.*, 2014, 2017; Liu *et al.*, 2015). Celle-ci est définie par le site Web du Centre Canadien de Télédétection ([www.ccrs.nrcan.gc.ca](http://www.ccrs.nrcan.gc.ca)) comme l'ensemble des techniques et capteurs aériens et satellitaires permettant de capturer les rayonnements électromagnétiques émis et réfléchis par les écosystèmes terrestres et aquatiques, ainsi que par l'atmosphère, et ainsi d'étudier à distance des objets ou phénomènes. L'imagerie passive qui en résulte (photographies et images numériques) est interprétée subjectivement par un individu ou numériquement à l'aide d'ordinateurs pour générer des cartographies de la surface terrestre. Également, le traitement et l'analyse des informations véhiculées par le rayonnement électromagnétique enregistré par un capteur permettent alors d'accéder à certaines propriétés de la VAS : géométriques (distribution, forme et recouvrement) et optiques (réflectance, transmission, absorption, etc.).

Le principal avantage de cette technologie est qu'elle permet d'acquérir rapidement des données sur la VAS, à différentes échelles spatiales (0,001 km à 1 km) et temporelles (de quelques jours à plusieurs décennies) et qu'elle permet d'assurer une couverture complète et synchrone d'une zone d'intérêt (Gullström *et al.*, 2006; Davranche *et al.*, 2010), tout en réduisant le travail de terrain (Wolf *et al.*, 2013).



### 1.3.1. L'évolution des capteurs

Le potentiel de la télédétection optique pour l'inventaire et le suivi des macrophytes d'eau douce est reconnu depuis longtemps par la communauté scientifique. Notamment, certains travaux ont démontré qu'il était possible de cartographier la distribution et le recouvrement des macrophytes d'eau douce en utilisant des images satellites (*e.g.* Jensen *et al.*, 1993; Wolter *et al.*, 2005; Ma *et al.*, 2008; Carle *et al.*, 2014; Whiteside et Bartolo, 2015; Luo *et al.*, 2017), des avions (*e.g.* Williams *et al.*, 2003; Valta-Hulkkonen *et al.*, 2005; Becker *et al.*, 2007; Bolpagni *et al.*, 2014) ou plus récemment, des drones, appelés *Unmanned Aircraft Vehicles* (UAV) (Flynn et Chapra, 2014; Husson *et al.*, 2014, 2017).

De nos jours, les satellites et les capteurs aéroportés, en perpétuelle amélioration en termes de fidélité de mesure et de résolutions spatiale, spectrale et temporelle, offrent de nombreuses possibilités d'observation de la VAS. Grâce à leur court temps de revisite, certains satellites en orbite polaire (*e.g.* Quickbird et Pléiades), permettent d'obtenir un important flux de données multi-temporelles. Des données satellitaires à long terme peuvent alors être utilisées pour surveiller et quantifier les tendances intra et interannuelles des cycles de végétation et ainsi détecter des changements à des échelles de temps annuelles ou plus précises (*e.g.* Jensen *et al.*, 1986, 1993, 1995; Valta-Hulkkonen *et al.*, 2004).

Aujourd'hui, les données obtenues par ces différents capteurs peuvent avoir deux types de résolution spectrale :

- (i) multispectrale, qui comprend entre 4 et 10 bandes spectrales, dont à minima celles du domaine du visible (bleu (430-450 nm), vert (490-610 nm), rouge (600-720 nm)) et du proche-infrarouge (750-950 nm) ;
- (ii) hyperspectrale, consistant entre 10 et plus d'une centaine de bandes étroites (de 10 nm ou moins), permettant d'avoir une couverture spectrale continue du domaine réflectif.

Un état des lieux non exhaustif des avancées dans le domaine a montré que les données multispectrales ont été largement utilisées pour cartographier les macrophytes submergés (*cf.* Tableau 1). Les données hyperspectrales, sont quant à elles, généralement obtenues via des capteurs aéroportés (*e.g.* CASI, HyMAP, AVIRIS) sur avions, qui offrent des résolutions spectrales considérablement plus élevées que les capteurs embarqués sur satellites. Cependant, ces derniers présentent des limites en termes de coût, de disponibilité, de traitement (Adam *et al.*, 2010).

Ces études portent sur des herbiers monospécifiques ou plurispécifiques, mesurant parfois la biomasse globale ou la biomasse par espèce (à minima des espèces dominantes) (Flynn *et al.*, 2002; Vis *et al.*, 2003; Mutanga *et al.*, 2012) et déterminant l'évolution dans le temps (Ma *et al.*, 2008; Zhao *et al.*, 2013; Brooks *et al.*, 2015). La réponse spectrale des macrophytes a été également exploitée pour la détection des espèces de plantes aquatiques et des groupes fonctionnels (*e.g.* Hestir *et al.*, 2008; Hunter *et al.*, 2010), mais aussi pour l'évaluation et l'estimation de paramètres écophysologiques de plantes (*e.g.* teneur en chlorophylles, capacité photosynthétique) (Peñuelas *et al.*, 1993).

De nombreuses images satellites disponibles gratuitement (*e.g.* MODIS, Landsat, ASTER, Sentinel2, SPOT) ont été utilisées pour cartographier la VAS en eau douce sur de grandes zones géographiques (*e.g.* MacAlister et Mahaxay, 2009; Zhao *et al.*, 2012, 2013; Brooks *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2015; Villa *et al.*, 2018), mais leurs résolutions restent trop grossières (>10 m) pour être applicables aux écosystèmes fluviaux. En effet, les caractéristiques de développement des macrophytes submergés (*e.g.* substrat préférentiel, structures végétales), la forte atténuation de la lumière dans l'eau et la grande variabilité spatiale et temporelle des conditions hydrologiques en rivière (courant, profondeur, turbidité) les rendent difficiles à étudier à l'aide de données à résolution spatiale modérée. A ce

propos, les images satellites propriétaires telles qu'IKONOS, QuickBird ou Worldview-2, offriraient une résolution suffisante (0,5-2,44 m) (cf. Tableau 1) pour l'étude des macrophytes submergés des milieux fluviaux. Toutefois, elles ont été exploitées sur des zones humides ou milieux lacustres.

A notre connaissance deux études ayant recours aux drones ont montré la faisabilité de suivre les macrophytes submergés (plantes ou algues) de rivières depuis des capteurs aéroportés (Flynn et Chapra, 2014; Durand *et al.*, 2016), mais les cartes obtenues étaient limitées à la présence/absence des herbiers ou à quelques classes de recouvrement.

Depuis le 1<sup>er</sup> mars 2017, l'accès aux images des satellites Pléiades (Pléiades-1A et Pléiades-1B), lancés en décembre 2011 et 2012, est devenu gratuit pour les instituts de recherche, après soumission d'un dossier de présentation d'un projet de recherche au CNES (Centre National d'Etudes Spatiales) et demande de programmation ISIS (*i.e. Initiative for Space Innovative Standards*), auprès d'Airbus Defence and Space qui les commercialisent. Ces deux satellites fournissent simultanément deux images à très haute résolution spatiale, à savoir, une image panchromatique (*i.e.* bandes du noir et blanc, 480-830 nm) à 50 cm de résolution spatiale et une image multispectrale à 2 m de résolution spatiale contenant quatre bandes spectrales : le bleu (430-550 nm), le vert (490-610 nm), le rouge (600-720 nm), et le proche infrarouge, ou PIR (750-950 nm). Aujourd'hui la constellation des satellites Pléiades propose une imagerie orthorectifiée spéciale fusionnée, le « *pan-sharpened* », avec ces quatre bandes, permettant d'obtenir du multispectral corrigé par le panchromatique et d'accéder ainsi à une résolution spatiale de 50 cm. Ces satellites ont une orbite héliosynchrone progressive, à une hauteur orbitale de 694 km avec un positionnement à 180° l'un de l'autre, leur attribuant un temps de visite quotidien entre 10h30 et 12h, particulièrement intéressant dans une optique de suivi temporel d'une zone par satellite.

Par conséquent, les images *pan-sharpened* des satellites Pléiades pourraient constituer un formidable outil pour le suivi de la végétation aquatique submergée des rivières, et ouvrent à ce titre de nouvelles voies de recherche.

### 1.3.2. L'évolution du traitement des images

Outre les progrès de la technologie des capteurs, des progrès significatifs ont également été accomplis dans le développement de méthodes de traitement d'images pour une cartographie automatique répétitive, automatique et à distance, des macrophytes sur de vastes zones géographiques. A ce sujet, plusieurs auteurs passent en revue les diverses techniques de télédétection des macrophytes (Silva *et al.*, 2008; Adam *et al.*, 2010; Ashraf *et al.*, 2010; Klemas, 2013). Le tableau 1 présente également une liste non exhaustive de ces applications pour le suivi de la végétation aquatique submergée.

Avant la fin des années 1990, la cartographie de VAS des hydrosystèmes d'eau douce était réalisée à l'aide de photographies aériennes (Orth et Moore, 1983; Nohara, 1991; Marshall et Lee, 1994; Moore *et al.*, 2003; Schulz *et al.*, 2003; Valta-Hulkkonen *et al.*, 2005), la grande majorité des cartes obtenues reposant sur des approches chronophages et/ou subjectives, par photo-interprétation ou par analyse photogrammétrique de photos aériennes.

Ainsi, la méthode classique de cartographie automatique de la distribution des macrophytes consiste généralement en l'estimation de données biophysiques (*e.g.* biomasse, recouvrement de la VAS) à partir de données spectrales avec des bandes ou des combinaisons de bandes (ratios, indices) via la modélisation (*e.g.* Armstrong, 1993; Green *et al.*, 1996; Zhang, 1998; Dekker *et al.*, 2011; Heblinski *et al.*, 2011; Zlinszky *et al.*, 2012; Malthus, 2017). Elle présente un fort intérêt pour le suivi de la distribution spatiale et temporelle de la VAS. Plus précisément, cette méthode de traitement d'images repose sur l'association de données de réflectance de pixels d'une image avec des données de terrain



ponctuelles et géolocalisées. Cette relation est ensuite ajustée à un modèle de données et le modèle est appliqué à un nouveau jeu de données, par exemple l'ensemble d'un site d'intérêt (*i.e.* l'ensemble de l'image). Une cartographie de la distribution de la donnée biophysique est ainsi obtenue, fournissant un outil de suivi automatique spatialité et rétrospectif de la VAS. Ces données spatialisées, acquises de manière régulières, pourraient également servir de données de calibration et de validation à des modèles déterministes de la VAS (comme celui développé dans le projet DEMETHER) et pourraient alors servir à appréhender la dynamique spatiale et temporelles des herbiers.

La modélisation en télédétection s'est souvent faite au moyen de modèles de régression linéaire multiple, car ce sont des modèles simples bien connus. Ceux-ci sont efficaces lorsque le signal spectral est peu perturbé (Xie *et al.*, 2008). Cependant, dans le cas de la télédétection aquatique, le signal peut être perturbé par l'eau en fonction de la profondeur ainsi que la turbidité, rendant des signaux plus confus (Bartolucci *et al.*, 1977; Bierwirth *et al.*, 1993), et difficilement exploitables par modèle linéaire. Également, Peñuelas *et al.* (1993) ont montré qu'avec l'augmentation de la biomasse, la relation entre le signal spectral et la biomasse réelle se rapproche d'une asymptote. Nelson *et al.*, (2006) ont alors utilisé des données Landsat-5 TM (capteur à 7 bandes, de résolution 30 m) pour cartographier des macrophytes d'eau douce dans une série de lacs du Michigan, aux États-Unis via une fonction logistique multinomiale. Ils ont trouvé une forte concordance entre les données Landsat et le recouvrement de plantes à feuilles émergentes et à feuilles flottantes, mais des relations plus faibles avec le recouvrement d'espèces submergées. Toutefois, les modèles de régression logistique utilisés ont mal fonctionné lorsqu'ils étaient extrapolés à d'autres lacs de l'étude. D'autres méthodes non linéaires, telles que la classification supervisée, ou par le biais par exemple de classificateurs de maximum de vraisemblance (*e.g.* Valta-Hulkkonen *et al.*, 2004) et la classification non supervisée par arbre de décision, ont été largement employées avec succès pour la cartographie automatique de la végétation aquatique d'eau douce, avec des précisions allant de 65 à 95 % (*e.g.* Baker *et al.*, 2006; Underwood *et al.*, 2006; Ma *et al.*, 2008; Zhao *et al.*, 2011, 2012, 2013; Villa *et al.*, 2015).

Certains chercheurs ont également clairement démontré la faisabilité de la cartographie des macrophytes par des algorithmes puissants d'apprentissage automatique, entrant dans le cadre de l'intelligence artificielle (*i.e.* algorithmes de *machine learning*), tels que par exemple, les réseaux de neurones artificiels (ANN), le Support Vector Machine (SVM), le Random Forest (RF), et le *K*-Nearest Neighbors (*K*-NN) (*e.g.* Lu et Weng, 2007; Dogan *et al.*, 2009; Hunter *et al.*, 2010; Husson *et al.*, 2017). La particularité de ces algorithmes est qu'ils s'entraînent sur une portion du jeu de données et se servent d'une autre portion pour tester et valider leur modèle. C'est lors de cette validation que le modèle est calibré pour affiner les résultats. Cette calibration est répétée autant de fois que souhaitée, avant de sortir le modèle final de prédiction. Ces algorithmes sont donc particulièrement intéressants pour une estimation précise de la VAS, notamment pour le suivi multi-dates de la VAS. De plus, L'utilisation de ces algorithmes ne nécessite pas l'hypothèse de distributions normales ou non normales de variables. Par rapport à d'autres méthodes non paramétriques, les algorithmes d'apprentissage automatique n'ont également pas de limitation pour le nombre de variables indépendantes. Bien que deux approches (classification et régression) existent en *machine learning* pour certains de ces algorithmes, la majorité des études se sont concentrées sur la classification du recouvrement. Le recouvrement étant une variable quantitative, il serait pourtant plus logique de le traiter par des méthodes de régression pour le suivi des macrophytes.

A l'heure actuelle, ces algorithmes, jugés d'un grand intérêt pour le suivi de la végétation aquatique, ont été essentiellement développés en milieu côtier, pour les grands bassins fluviaux, les milieux fermés d'eau douce, et avec une résolution satellite limitée à 2,41 m (Tableau 1).



**Tableau 1. Synthèse des approches de cartographie automatique de la végétation aquatique submergée par télédétection.**

Type de capteur	Nom du capteur	Références	Milieu	Résolution spatiale (m)	Spectre	Nombre de bandes	Coût (US \$/km <sup>2</sup> )	Traitement d'images	Algorithmes utilisés
	Airborne Thematic Mapper	Malthus et George, 1997	Lac artificiel	2	Multispectral	10	Mission spécifique	Classification	Analyse discriminante linéaire
	AISA	Lu et Cho, 2011; O'Neill et Costa, 2013	Ecosystème côtier	2	Hyperspectral	>200	Mission spécifique	Classification /Régression	Régression linéaire
	APEX	Bolpagni <i>et al.</i> , 2014	Lac	5	Hyperspectral	98	Mission spécifique	Classification	Mahalanobis distance classification
	CASI	Mumby <i>et al.</i> , 1997; Phinn <i>et al.</i> , 2008; Hunter <i>et al.</i> , 2010; Kotta <i>et al.</i> , 2013	Lac/Océan /Ecosystème côtier	1 à 4	Hyperspectral /Multispectral	8 à 25	Mission spécifique	Classification /Régression	Euclidean minimum distance (EMD); Gaussian maximum likelihood (GML); Support Vector Machines (SVM) ; Minimum-distance- to-means classification ; Boosted regression tree ; Régression linéaire
Aéroporté	CASI2	Becker <i>et al.</i> , 2007	Zone humide	2	Hyperspectral	288	Mission spécifique	Classification	Spectral Angle Mapper (SAM)
	CIR	Valta-Hulkkonen <i>et al.</i> , 2005	Lac	0,5	Multispectral	4	Mission spécifique	Classification	Maximum Likelihood Classification (MLC)
	UAV + Go Pro Hero 3	Flynn et Chapra, 2014	Rivière	0,25	Multispectral	3	Mission spécifique	Classification	Spectral Angle Mapper (SAM)
	HYMAP	Williams <i>et al.</i> , 2003; Underwood <i>et al.</i> , 2006; Hestir <i>et al.</i> , 2008	Delta/Rivière	3	Hyperspectral	128	Mission spécifique	Classification	Decision tree Spectral feature fitting (SFF)
	Photographie aérienne	Valta-Hulkkonen <i>et al.</i> , 2003, 2004	Lac	1,56	Multispectral	--	Mission spécifique	Classification	Maximum Likelihood Classification (MLC)

Type de capteur	Nom du capteur	Références	Milieu	Résolution spatiale (m)	Spectre	Nombre de bandes	Coût (US \$/km <sup>2</sup> )	Traitement d'images	Algorithmes utilisés
Satellite	ALOS AVNIR2	Jiang <i>et al.</i> , 2012; Villa <i>et al.</i> , 2015	Lac	10	Multispectral	4	Gratuit	Classification	Classification Tree (CT)
	EO-1 ALI/ Hyperion	Pu <i>et al.</i> , 2012	Ecosystème côtier	10 à 30	Multispectral /Hyperspectral	10 à 220	--	Classification /Régression	Maximum Likelihood Classification (MLC) ; Régression linéaire multiple
	HJ-1A et HJ1B	Luo <i>et al.</i> , 2017	Lac	30	Multispectral	4		Classification	Classification Tree (CT)
	IKONOS	Maeder <i>et al.</i> , 2002; O'Neill et Costa, 2013	Ecosystème côtier /Réservoir	4 4 1	Multispectral	4	5 à 15	Classification /Régression	Maximum Likelihood Classification (MLC) ; K-Nearest Neighbors (K-NN) ; Minimum-distance-to-means classification ; Régression linéaire
	IRS P6, LISS-3	Ma <i>et al.</i> , 2008	Lac	--	Multispectral	--	--	Classification	Decision tree
	Landsat	Ackleson et Klemas, 1987	Bai	30	Multispectral	5 à 7	Gratuit	Classification	CLUSTER
	Landsat-8	Villa <i>et al.</i> , 2015	Lac	30	Multispectral	8	Gratuit	Classification	Classification Tree (CT)
	Landsat ETM+	Baker <i>et al.</i> , 2006; MacAlister et Mahaxay, 2009; Zhao <i>et al.</i> , 2011, 2012, 2013	Zones humides /Lac	30	Multispectral	5 à 7	Gratuit	Classification	Decision tree ; Maximum Likelihood Classification (MLC)
	Landsat TM	Luczkovich <i>et al.</i> , 1993; Mumby <i>et al.</i> , 1997; Zhao <i>et al.</i> , 2013	Ecosystème côtier	30	Multispectral	5	Gratuit	Classification	Régression linéaire
	Landsat-5 TM	Dekker <i>et al.</i> , 2005; Gullström <i>et al.</i> , 2006; Nelson <i>et al.</i> , 2006; Phinn <i>et al.</i> , 2008; Roelfsema <i>et al.</i> , 2009; Pu <i>et al.</i> , 2012; Shuchman <i>et al.</i> , 2013; Brooks <i>et al.</i> , 2015; Oyama <i>et al.</i> , 2015; Villa <i>et al.</i> , 2018	Lac /Ecosystème côtier	30	Multispectral	5	Gratuit	Classification /Régression	Régression logistique ; Minimum-distance-to-means classification



Type de capteur	Nom du capteur	Références	Milieu	Résolution spatiale (m)	Spectre	Nombre de bandes	Coût (US \$/km <sup>2</sup> )	Traitement d'images	Algorithmes utilisés
Satellite	Landsat-7 TM	Dekker <i>et al.</i> , 2005; Schweizer <i>et al.</i> , 2005; Gullström <i>et al.</i> , 2006	Ecosystème côtier	30	Multispectral	7	Gratuit	Classification /Régression	Maximum Likelihood Classification (MLC) ; Distance based methods (Minimum Distance, Spectral Angle Mapper (SAM)) Régression linéaire simple
	MODIS	Liu <i>et al.</i> , 2015	Lac	250	Multispectral	2 à 9	Gratuit	Classification	--
	Quickbird	Wolter <i>et al.</i> , 2005; Phinn <i>et al.</i> , 2008; Yuan et Zhang, 2008; Dogan <i>et al.</i> , 2009; Heblinski <i>et al.</i> , 2011	Lac /Ecosystème côtier	2,44	Multispectral	4	5 à 15	Classification	K-means unsupervised classification Régression linéaire
	Sentinel-2	Traganos <i>et al.</i> , 2018; Villa <i>et al.</i> , 2018	Lac /Ecosystème côtier	10	Multispectral	8 à 13	Gratuit	Classification /Régression	Régression linéaire ; Support Vector Machine (SVM) Random Forest (RF) ; CART
	SPOT XS	Mumby <i>et al.</i> , 1997	Ecosystème côtier	10	Multispectral	3	1,1	Régression	Régression linéaire
	SPOT 5	Jensen <i>et al.</i> , 1993; Lieutaud et Puech, 1996; Pasqualini <i>et al.</i> , 2005; Davranche <i>et al.</i> , 2010; Schmidt et Witte, 2010; Villa <i>et al.</i> , 2018	Milieu lagunaire /Etang /Bai/Lac /Rivière	2,5 à 10	Multispectral	3 à 4	1,1	Classification	Classification Tree (CT) ; Maximum Likelihood Classification (MLC) ; Analyse en composantes principales (ACP) ; Spectral Angle Mapper (SAM)
	WORLDVIEW-2	Shuchman <i>et al.</i> , 2013; Carle <i>et al.</i> , 2014; Robertson <i>et al.</i> , 2015; Whiteside et Bartolo, 2015	Zone humide/Lac	2	Multispectral	8	30	Classification	Maximum Likelihood Classification (MLC) ; Decision Tree



## 2. Vers le développement d'un nouvel outil de cartographie des macrophytes submergés

Compte tenu des récents progrès de la technologie des capteurs et des techniques de traitement et d'analyse des images obtenues par télédétection, il est clair qu'une évaluation des potentialités de la télédétection à haute résolution associée au *machine learning* pour la cartographie des macrophytes submergés des rivières est nécessaire. De nouvelles recherches sont alors requises pour développer ces algorithmes afin d'explorer de nouveaux outils d'estimation automatique de leur distribution en milieu fluvial.

L'échantillonnage de la biomasse implique le prélèvement de plantes, qui sont coupées et arrachées, perturbant physiquement les herbiers. De plus, la collecte, le tri et le conditionnement de la biomasse sont chronophages et nécessitent un accès à des ressources substantielles. Pour s'affranchir d'un prélèvement conséquent de biomasse, la méthode la plus commune repose sur son estimation à partir de techniques rapides et non destructives telles que le pourcentage de recouvrement (Orth et Moore, 1983, 1988; Mellors, 1991; Heidelbaugh et Nelson, 1996; Congdon *et al.*, 2017). Ainsi le nouvel outil proposé dans ce travail de recherche, a consisté à générer des cartographies de biomasse aérienne de la VAS à partir de cartographies, dites automatiques, du recouvrement. L'idée était de calibrer une relation biomasse aérienne-recouvrement afin de s'affranchir d'un prélèvement régulier de biomasse, susceptible de biaiser les futurs résultats d'un suivi temporel *in situ*. Cet outil a été développé sur le site d'étude présenté au chapitre I.

A notre connaissance, il n'y a pas d'étude dans les environnements fluviaux permettant l'optimisation des méthodes de suivi de la VAS, à la fois en termes de protocole d'échantillonnage (*i.e.* déterminant la taille et le nombre minimal requis d'entités d'échantillonnage) et de choix du modèle de prédiction (en termes d'algorithme et de variables spectrales prédictives) pour générer des cartes précises de recouvrement des macrophytes submergés. Par conséquent, dans cette étude, nous nous sommes appliqués à développer une stratégie optimale d'échantillonnage et de cartographie automatique des macrophytes submergés, pour leur suivi en milieu fluvial pendant leur pic de biomasse.

Les principaux objectifs de cette étude ont donc été :

- i) D'évaluer la pertinence d'un ensemble de données multispectrales issues d'une image satellite Pléiades *pan-sharpened* à haute résolution spatiale (50 cm) pour l'estimation du recouvrement total des macrophytes de la Garonne à partir d'un jeu de données de terrain ;
- ii) De tester les performances de trois modèles de régression d'apprentissage automatique (Random Forest, Support Vector Regression et *K*-Nearest Neighbors), couramment utilisés en télédétection et ce, pour de nombreuses applications en écologie (Cutler *et al.*, 2007; Thanh Noi et Kappas, 2017; Traganos *et al.*, 2018; Zafari *et al.*, 2019) ;
- iii) De déterminer l'effort d'échantillonnage minimal pour paramétrer ces algorithmes et obtenir des modèles performants de prédiction de recouvrement ;
- iv) De réaliser une cartographie de la biomasse aérienne pendant le pic de biomasse des espèces ;
- v) De fournir un nouvel outil de télédétection puissant, efficace et peu coûteux prédisant une variable quantitative de VAS des rivières à des résolutions très fines en limitant les coûts logistiques, humains et financiers.

Les tenants et aboutissants de ce nouvel outil seront présentés ci-après.

## B. MATERIELS ET METHODES

L'identification des relations entre le recouvrement total des macrophytes (*i.e.* le pourcentage de surface totale occupée par la végétation, toutes espèces confondues) et leur réflectance est essentielle pour cartographier automatiquement leur distribution spatiale. L'approche adoptée ici est basée sur l'utilisation d'un modèle de régression (construit par un algorithme de *machine learning*) pour prédire le recouvrement total des macrophytes de la Garonne à partir de données de réflectance à haute résolution spatiale et de données de recouvrement observées *in situ*. La carte automatique de recouvrement générée est ensuite transformée en cartographie de biomasse aérienne à l'aide d'une relation biomasse aérienne-recouvrement établie à l'aide de données empiriques. La démarche globale adoptée dans ce travail de recherche est résumée en figure 1 et est présentée en détails dans les sections suivantes.

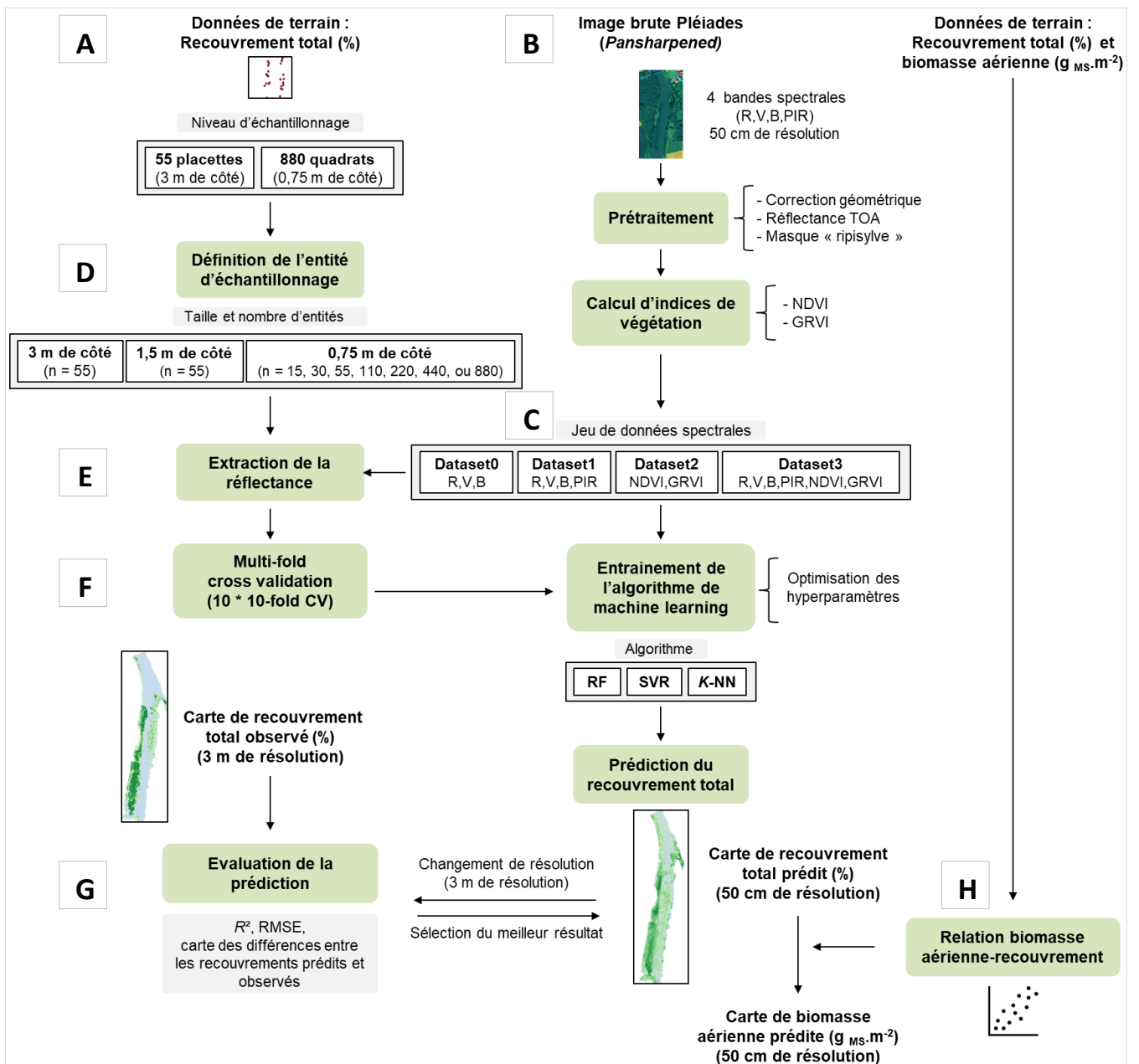


Figure 1. Schéma des principales étapes pour le développement de notre méthode de cartographie automatique de la biomasse aérienne de la végétation aquatique submergée et de son proxy, le recouvrement total.



Tout au long de cette étude, le système de coordonnées de référence utilisé est l'EPSG 2154 (*i.e.* le système de coordonnées géodésique français, RGF93 / Lambert 93). Cette méthode de cartographie automatique a été développée en utilisant des logiciels libres de géomatique et de statistiques avec les outils d'analyse spatiale QGIS 2.18 pour prétraiter les données de télédétection et le logiciel Rstudio R-3.4.2 et ses bibliothèques « rgdal », « randomForest », « e1071 » et « caret » pour développer les modèles de régression et générer des cartes de recouvrement prédit et de biomasse.

## 1. Acquisition de données

L'étape cruciale du développement de notre méthode de cartographie automatique a reposé sur l'acquisition de données *in situ* sur le recouvrement des herbiers (*cf.* Figure 1A) pendant le pic de biomasse de la plupart des espèces de macrophytes submergés, ainsi que sur l'acquisition de données de réflectance (*cf.* Figure 1B).

### 1.1. Relevés terrain de recouvrement

Une campagne de relevés de terrain de la VAS a été réalisée durant la deuxième moitié du mois de septembre 2017 (*i.e.* en période de basses eaux), afin d'obtenir des données observées de recouvrement sur le site d'étude défini au chapitre I. Au total, 55 placettes (correspondant à des carrés de 3 m de côté, matérialisés par un cadre construit à partir de tubes en polychlorure de vinyle) ont été distribuées aléatoirement sur tout le tronçon étudié (Figure 2 et *cf.* Annexe 1). Le protocole d'échantillonnage impliquait de positionner les placettes dans des zones homogènes d'herbiers, selon différentes combinaisons de substrat, profondeur, courant et abondance d'herbiers (*cf.* Annexe 2), afin de maximiser la diversité des situations lors de la phase d'apprentissage d'un futur algorithme de régression.

Il est à noter que le pic théorique de biomasse en zone tempérées apparaît à la mi-août. Néanmoins pour des raisons logistiques, les échantillonnages n'ont pas pu être réalisés avant. De plus, une baisse significative de la biomasse n'a été observée *in situ* qu'à partir d'octobre

Du fait de la dominance des zones de substrat nu sur le site (*i.e.* absence de macrophytes dans la colonne d'eau), les placettes dans les zones de 0 % de recouvrement ont été sur-échantillonnées afin de garantir un apprentissage représentatif de la réalité terrain (Tableau 2).

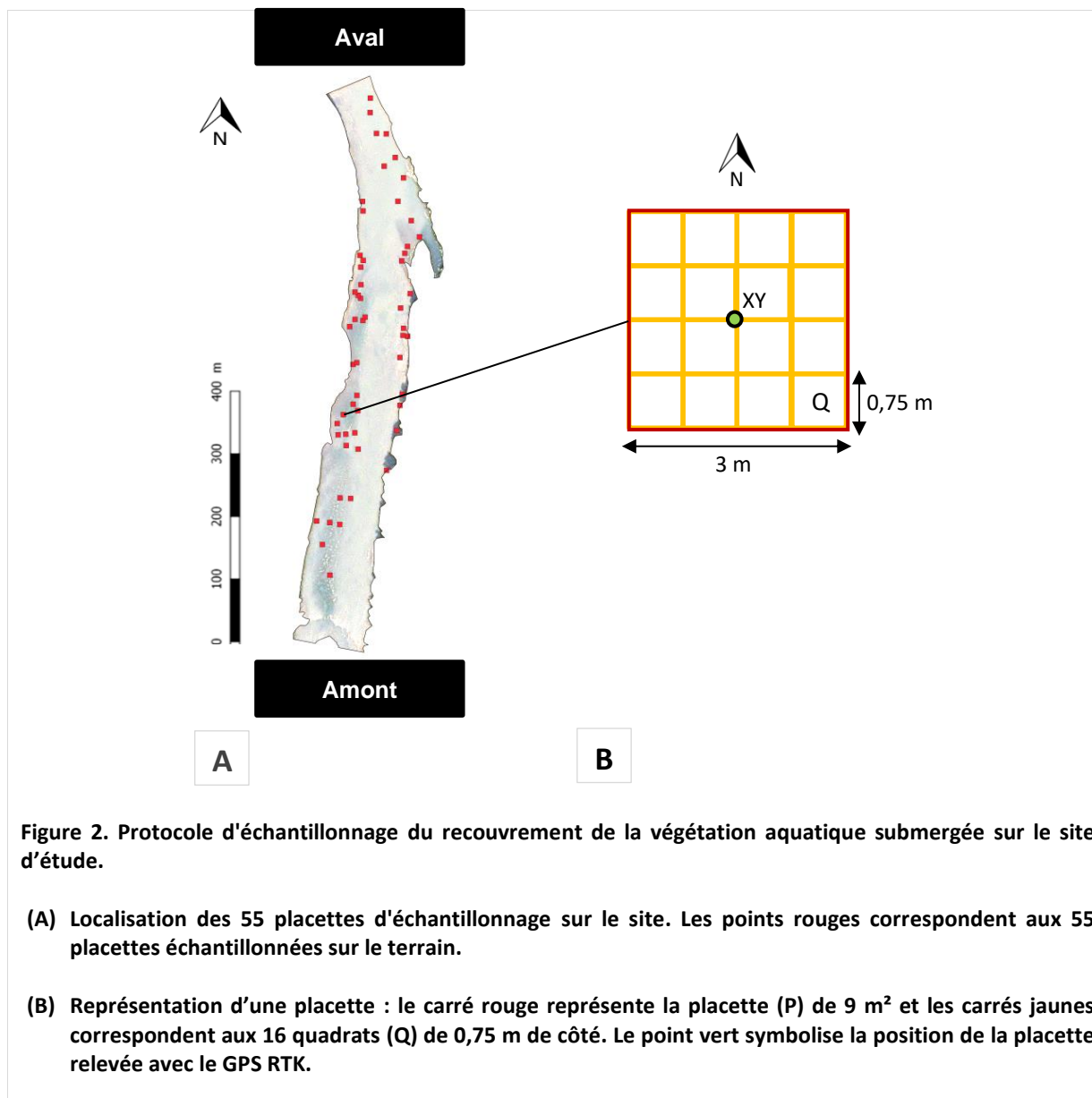
**Tableau 2. Distribution des classes d'abondance des macrophytes (en nombre et %) au sein des entités d'échantillonnage (placettes ou quadrats).**

Classes d'abondance <i>in situ</i>	Placettes	Quadrats
0-1 %	16 (30 %)	359 (40 %)
1-10 %	6 (11 %)	65 (7 %)
11-25 %	7 (12 %)	99 (11 %)
26-50 %	12 (21 %)	160 (18 %)
51-75 %	10 (18 %)	100 (11 %)
>75 %	4 (7 %)	97 (11 %)
Nombre total d'entités	55	880

Toutes les placettes étaient orientées Nord et géolocalisées à leur centre, à l'aide d'un GPS-RTK (*Real Time Kinematic*) portable (Reach EMLID RS) avec une précision en x et y de +/- 3 cm. Le récepteur de référence du GPS-RTK était situé sur le terrain, près de la rive droite de la rivière de la zone d'étude (c'est-à-dire à moins de 1 km de toutes les placettes d'échantillonnage) et sans obstacle pour assurer une exposition maximale aux signaux radiométriques. Les deux récepteurs du GPS-RTK utilisaient les signaux GNSS des satellites GPS et GLONASS.

Pour faciliter l'échantillonnage au sein des placettes, chacune des 55 placettes a été subdivisée en 16 quadrats de 0,75 m de côté, au sein desquels le pourcentage de recouvrement total des macrophytes (*i.e.* le recouvrement de toutes les espèces) a été estimé par des observations subaquatiques à l'aide d'un bathyscope (Figure 2). Au total 880 quadrats ont été ainsi échantillonnés.

Enfin, la moyenne du recouvrement total des 16 quadrats de chaque placette a été calculée, afin d'obtenir le recouvrement total à l'échelle de la placette.



Ainsi, la base de données terrain était constituée de deux niveaux d'échantillonnage : le niveau de la placette et le niveau du quadrat. Ces entités d'échantillonnages ont été numérisées et vectorisées dans un système d'information géographique grâce au logiciel QGIS 2.18.

## 1.2. Acquisition d'une image satellite et prétraitement

Une image *pan-sharpened* de 100 km<sup>2</sup> provenant du satellite Pléiades-1A a été acquise le 27 septembre 2017, englobant notre site d'étude et sa périphérie (Figure 3), correspondant à une des dates de la période d'échantillonnage. L'ortho-image était sans nuage avec un effet du *sun glint* (*i.e.* phénomène qui se produit lorsque la lumière du soleil se reflète sur la surface aquatique au même



angle qu'un satellite regarde la surface) négligeable. Bien qu'il existe des algorithmes de correction du *sunglint*, une image avec un effet minimal a été préférée, car une correction de cet effet est imparfaite et introduit souvent du bruit (Kay *et al.*, 2009). Les effets « off-nadir » avaient été corrigés par les fournisseurs, et l'image Pléiades était également orthorectifiée.

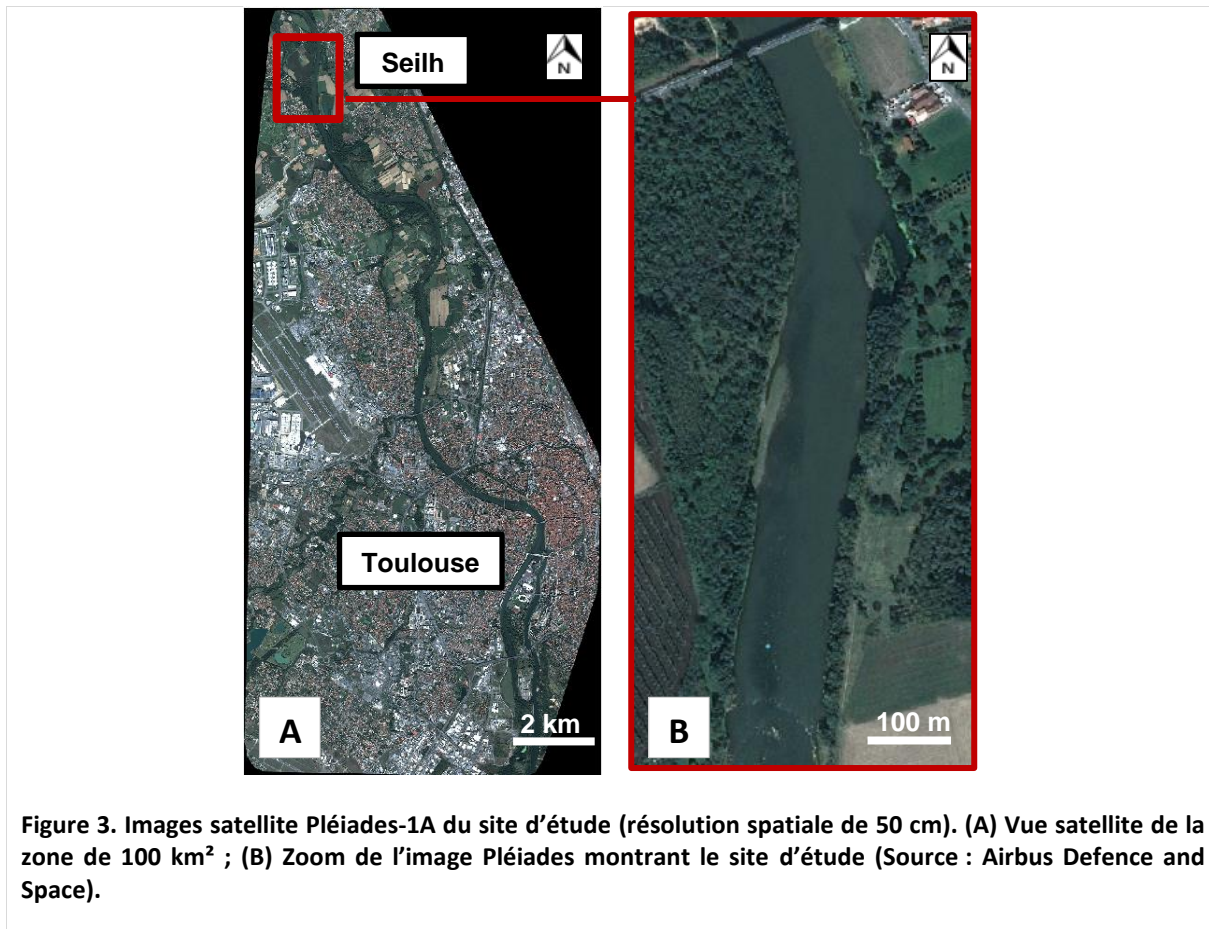


Figure 3. Images satellite Pléiades-1A du site d'étude (résolution spatiale de 50 cm). (A) Vue satellite de la zone de 100 km<sup>2</sup> ; (B) Zoom de l'image Pléiades montrant le site d'étude (Source : Airbus Defence and Space).

Suite à son acquisition, l'image satellite a passé plusieurs étapes de prétraitement, qui ont été effectuées sur QGIS 2.18.

En raison de la bonne qualité de l'image aucune correction atmosphérique n'a été appliquée. Toutefois, l'image brute du satellite Pléiades-1A a une précision planimétrique de 2,5 m (Grazzini *et al.*, 2013). Par conséquent, elle a été re-géoréférencée à l'aide de 17 points de contrôle au sol sur les communes de Seilh et Gagnac-sur-Garonne dont les positions GPS ont été déterminées avec le GPS-RTK. Ce processus de **correction géométrique** a impliqué une transformation linéaire et un rééchantillonnage des pixels (*i.e.* redéfinition de la valeur moyenne des pixels) avec un algorithme du plus proche voisin. La précision de géoréférencement a été estimée à 0,35 m environ.

Afin d'obtenir des mesures physiques indépendantes des caractéristiques du radiomètre imageur, de la date d'acquisition et de l'éclairement, **une correction radiométrique** a été également effectuée pour chaque bande spectrale de l'image Pléiades. Elle a consisté à convertir les comptes numériques de chaque bande spectrale (*i.e.* données spectrales du pixel codé en 16 bits) en réflectance apparente (*i.e.* part de l'énergie réfléchi par rapport à l'énergie incidente) dite TOA (*Top of Atmosphere*). Cette transformation permet de normaliser chaque bande spectrale dans un intervalle de valeurs continues comprises entre 0 et 1. Cette normalisation a été effectuée via l'extension QGIS « Geosud TOA Reflectance », permettant de convertir automatiquement en réflectance les images issues des capteurs Pléiades grâce à la fonction *Convert DN to reflectance*. Celle-ci utilise directement les paramètres de calibration fournis dans les métadonnées associées à chaque bande spectrale de l'image satellite (*i.e.* le gain, le biais ou offset, l'angle zénithal solaire, la distance terre-soleil et l'irradiance solaire).



Enfin, un **masque de la ripisylve et de son ombre** portée sur la Garonne ainsi que des zones exondées (bancs de galets-gravier) a été ensuite appliqué sur cette image pour ne conserver que le lit mineur de la Garonne.

## 2. Modélisation du recouvrement par *machine learning* et cartographie

La possibilité de prédiction du recouvrement des herbiers par un algorithme d'apprentissage automatique (ou *machine learning*) a été ensuite explorée via l'évaluation de la performance de 3 algorithmes couramment utilisés en télédétection, à savoir : le **Random Forest** (RF), le **Support Vector Regression** (SVR), et le **K-Nearest Neighbors** (K-NN).

Chacun de ces algorithmes permet de développer un modèle de régression où les données spectrales sont traitées comme des variables indépendantes et le recouvrement comme une variable dépendante. La construction de ce modèle dépend de différents facteurs tels que **les données spectrales utilisées** (§B.2.1), **les données terrain de recouvrement (taille et nombre d'entités d'échantillonnage)** (§B.2.2), ainsi que **la méthode d'apprentissage et les paramètres de chaque algorithme** (§B.2.3). Une part importante de ce travail de thèse a donc été d'identifier les facteurs optimaux pour l'obtention d'une méthode efficace de cartographie automatique du recouvrement.

### 2.1. Définition des variables prédictives : influence des bandes spectrales

Pour détecter les macrophytes, la région verte du spectre est normalement la plus appropriée, suivie du rouge et du proche-infrarouge (PIR) (Silva *et al.*, 2008). Bradley et Fleishman (2008) ont démontré que l'utilisation d'indices spectraux (résultant de l'addition, soustraction, multiplication ou division de la réflectance entre plusieurs bandes) pouvait améliorer les modèles de discrimination. L'utilisation d'indices de végétation limiteraient aussi les effets de l'atmosphère (Xue et Su, 2017). La troisième étape de développement de la méthode de cartographie automatique (*cf.* Figure 1C) a consisté donc à dériver **quatre jeux de données de réflectance** (appelés « datasets ») de l'image Pléiades prétraitée (§B.1.2) pour évaluer l'influence des caractéristiques spectrales sur la prédiction du recouvrement :

- (i) un jeu de données avec les réflectances moyennes pondérées des bandes spectrales du visible (bandes R, V, B pour les bandes du rouge, vert et bleu, respectivement). Cet ensemble de données est appelé «**dataset 0**» (3 variables) ;
- (ii) un deuxième ensemble de données spectrales combinant des bandes R, V, B et le PIR, correspondant au «**dataset 1**» (4 variables) ;
- (iii) un ensemble de données (défini comme le «**dataset 2**») avec deux indices de végétation largement utilisés pour détecter la signature spectrale très caractéristique de la végétation, tels que l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI ou *Normalized Difference Vegetation Index*), et l'indice de végétation vert-rouge (GRVI ou *Green-Red Vegetation Index*) (2 variables spectrales).

Ces deux indices sont calculés comme suit :

$$\text{NDVI} = \frac{(\text{PIR} - \text{R})}{(\text{PIR} + \text{R})} ; \text{GRVI} = \frac{(\text{V} - \text{R})}{(\text{V} + \text{R})}$$

où PIR correspond à la bande du proche-infrarouge, R à la bande du rouge et V à la bande du vert.

En raison de la rapide absorption du proche-infrarouge dans l'eau (Kirk, 1994; Dogan *et al.*, 2009), certains auteurs ont en effet montré que le GRVI était plus performant que le NDVI pour détecter les changements dans le recouvrement de la VAS (Motohka *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2018a).



- (iv) le dernier jeu de données (« **dataset 3** ») comprend les bandes R, V, B, PIR et les deux indices NDVI et GRVI (soit 6 variables).

## 2.2. Définition de l'entité d'échantillonnage : influence de l'échantillon d'apprentissage

Les moyens humains et financiers pour acquérir des données de recouvrement *in situ* étant généralement limités, étudier l'influence de différentes modalités d'échantillonnage dans la prédiction du recouvrement, peut permettre d'optimiser l'effort d'échantillonnage en termes de taille et de nombre d'entités échantillonnées pour un site de 1 km et des images satellite de cette résolution spatiale (50 cm). L'étape suivante a donc eu pour objectif de **définir une stratégie d'échantillonnage** à utiliser pour modéliser au mieux le recouvrement (*cf.* Figure 1D).

Ainsi, des modèles de régression ont été construits sur la base des **deux niveaux d'échantillonnage de recouvrement** (*i.e.* 55 placettes de 3 m de côté et 880 quadrats de 0,75 m de côté) (§B.1.1), afin d'évaluer en premier lieu leur pertinence sur le terrain pour suivre la dynamique spatiale des herbiers sur la Garonne et de comparer leur performance dans l'apprentissage des algorithmes.

L'**effet de la taille de l'entité d'échantillonnage** sur la prédiction du recouvrement a été également évalué. Pour ce faire, trois tailles d'entités ont été testées (avec  $n$  entités = 55) pour la construction de modèles de régression : 0,75 m (*i.e.* la taille de 1 quadrat par placette), 1,5 m (*i.e.* la taille du regroupement de 4 quadrats voisins par placette) et 3 m de côté (*i.e.* la taille d'une placette). Les performances des modèles de régression qui en sont issus ont alors été comparées. L'objectif ici était de déterminer une échelle d'échantillonnage optimale à privilégier pour un nombre limité d'échantillons (*i.e.*  $n = 55$ ). Il était attendu que les entités de 3 m de côté obtiennent les meilleurs résultats.

L'échantillonnage aléatoire des entités de 0,75 m et 1,5 m était orienté afin d'avoir la même distribution de classes d'abondance de macrophytes par entité d'échantillonnage que pour les 55 placettes (*cf.* Tableau 2, §B.1.1), afin de ne pas biaiser la construction des modèles de régression.

Enfin, une troisième réflexion a été menée sur **l'effet du nombre d'entités échantillonnées** dans l'apprentissage des algorithmes, et donc dans la qualité de la prédiction. Le nombre de placettes ne pouvant être augmenté, le nombre de quadrats de 0,75 m de côté a été progressivement diminué par rapport à l'ensemble de données initial (*i.e.* les 880 quadrats) en sélectionnant au hasard 1, 2, 4 ou 8 quadrat(s) par placette. Cette sélection aléatoire de quadrats a généré des configurations avec 55, 110, 220 ou 440 quadrats. Un sous-ensemble des placettes a été également utilisé pour obtenir une configuration avec 15 et 30 quadrats. Nous avons veillé à ce que la sélection des quadrats maintienne une distribution similaire des classes d'abondance des macrophytes, comme celle de l'ensemble de données initial de 880 quadrats (*cf.* Tableau 2, §B.1.1). Le but était ici de définir un nombre minimal d'entités de 0,75 m de côté permettant un résultat satisfaisant. Les résultats ont été analysés par des courbes d'apprentissage.

L'étape suivante (*cf.* Figure 1E) a été d'**extraire les valeurs de réflectance** au sein de chaque entité d'échantillonnage (placette ou quadrat), à laquelle est associée une valeur de recouvrement total.

Une entité est composée d'un nombre  $N$  de pixels de l'image Pléiades, chacun caractérisé par une valeur de réflectance dans plusieurs bandes spectrales (et/ou indices de végétation), selon le jeu de données spectrales considéré (§B.2.1). Les  $N$  valeurs de réflectance ont alors été extraites pour chaque entité grâce à la fonction *extract()* du package *raster* dans R. Ensuite, une réflectance moyenne pondérée par la surface des  $N$  pixels appartenant à chaque entité a été calculée. Les réflectances des pixels d'une même entité étant peu variables, il nous a paru pertinent d'associer une valeur de réflectance moyenne pondérée par variable spectrale à une valeur de recouvrement pour chaque entité.



## 2.3. Construction des modèles de régression par algorithme d'apprentissage automatique

Le développement d'algorithmes d'apprentissage automatique (*machine learning*), tels que le RF, SVR et  $K$ -NN, pour la construction d'un modèle de prédiction a nécessité **de définir une méthode de partitionnement des échantillons** en données d'entraînement (appelés *trains*) et de test (*tests*), qui va contribuer à son apprentissage, mais aussi à sa paramétrisation (cf. Figure 1F).

Au cours de l'apprentissage, différents hyperparamètres sont examinés et optimisés pour la calibration (*tuning*) d'un modèle de régression (Brenning, 2012; Cracknell et Reading, 2014; Sharma *et al.*, 2017). Il est à noter que les hyperparamètres sont les paramètres propres à un algorithme d'apprentissage qu'il faut spécifier avant l'ajustement du modèle de prédiction. En revanche, les paramètres du modèle sont les paramètres résultant de l'ajustement (*i.e.* les hyperparamètres optimaux). Trouver les bons hyperparamètres pour un modèle est donc crucial pour la performance du modèle.

### 2.3.1. Apprentissage et paramétrisation des algorithmes

Dans le cas d'un nombre limité d'échantillons, la technique de **validation croisée** (ou *cross validation*) est reconnue comme une approche pertinente de partitionnement des échantillons d'apprentissage.

Un exemple de méthodes de *cross validation* est la technique de *k-fold cross validation*. Cette méthode implique la division aléatoire d'échantillons en séries de  $k$  sous-ensembles, appelés *k-folds*, de taille à peu près égale, où  $k$  indique le nombre de partitions (les *folds*) et d'itérations (Hastie *et al.*, 2009). Pour un hyperparamètre donné,  $k-1$  partitions (*training folds*) sont utilisées de manière itérative pour entraîner le modèle de prédiction potentiel, la partition restante (*test fold* ou sous-ensemble de test) servant à tester le modèle (Figure 4). Cette procédure permet potentiellement à chaque échantillon d'être utilisé  $k$  fois pour l'entraînement ou le test, dans le but d'(i) améliorer le processus d'apprentissage, (ii) d'utiliser des ensembles de données indépendants pour l'entraînement et le test, (iii) de limiter les problèmes d'*over-* ou *underfitting*\* et ainsi, (iv) de favoriser des modèles de prédiction plus généralistes (Anguita *et al.*, 2012; Ramezan *et al.*, 2019).

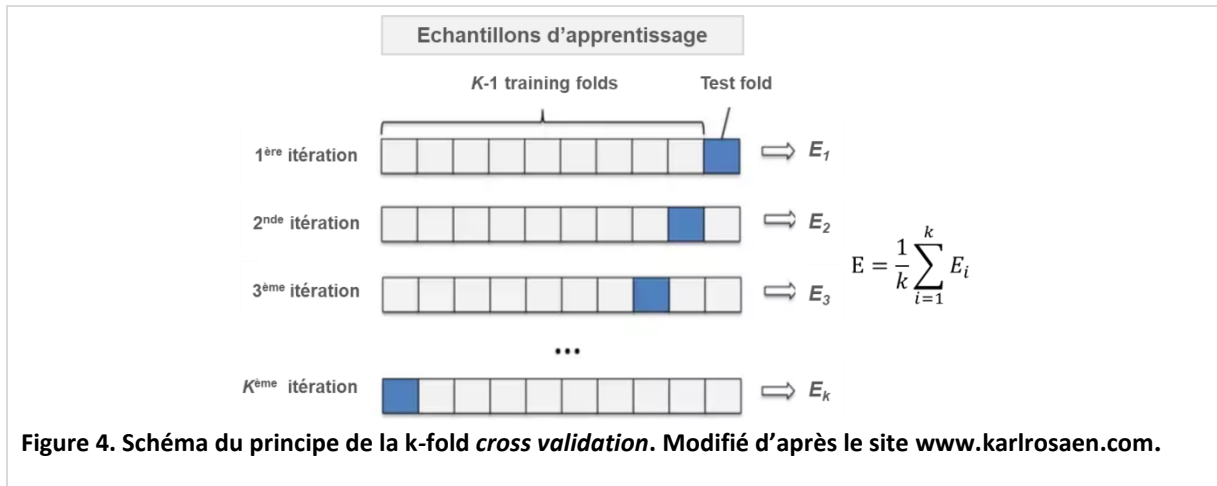
#### \**Overfitting* et *underfitting*

L'*overfitting* et l'*underfitting* en *machine learning*, sont vérifiés par des courbes de validation ("*Validation curves*"), où les performances (ou erreurs) d'un modèle sur le sous-ensemble d'entraînement et sur le sous-ensemble de validation (ou sous-ensemble de test pour un petit jeu de données) sont tracées en fonction du ou des hyperparamètres testés :

- Lorsque l'erreur d'entraînement est faible et l'erreur de validation (ou de test) est élevée, il y a *overfitting* : le modèle a été trop bien ajusté aux points de données spécifiques de l'ensemble d'apprentissage, et sa fonction prédictive se généralise mal.
- Si les deux erreurs sont élevées, il y a *underfitting* : le modèle prédictif généré lors de la phase d'apprentissage s'adapte mal au jeu de données d'apprentissage et ne se généralisera pas bien non plus.



Ainsi, pour chaque hyperparamètre considéré les performances (ou erreur de généralisation moyenne  $E$ ) du modèle final potentiel sont calculées en faisant la moyenne des  $k$  erreurs ( $E_i$ ) calculées (Figure 4). Il y a autant de modèles potentiels qu'il y a d'hyperparamètres testés. Le meilleur modèle de prédiction correspond alors au modèle construit avec un hyperparamètre supposé optimal, c'est-à-dire, qui génère le score de validation (appelé « performance ») le plus élevé soit l'erreur de généralisation moyenne  $E$  la plus faible.



Par ailleurs, préférer une *k-fold cross validation* répétée (appelée « **J-k-fold cross validation** ») permet de réduire la variabilité des paramètres sélectionnés et l'écart-type de l'estimation de la performance du modèle calibré (Moss *et al.*, 2018). Au cours de celle-ci, les erreurs E des J *cross validation* sont finalement moyennées, pour obtenir un score de validation du modèle final. Les paramètres du modèle final sont sélectionnés comme pour une *k-fold cross validation* ; étant les hyperparamètres optimaux, c'est-à-dire générant une erreur E moyenne la plus faible. De plus, utiliser J répétitions permet de s'affranchir d'un effet de la graine aléatoire (*i.e.* nombre utilisé pour l'initialisation d'un générateur de nombres pseudo-aléatoires).

Par conséquent, dans cette étude, une *J-k-fold cross validation* a été utilisée pour paramétrer chaque algorithme d'apprentissage automatique. J a été fixé à 10. Le k a été également fixé à 10 comme couramment utilisé dans la littérature (Jung, 2017). Ainsi, à chaque cycle, un certain nombre de données d'échantillonnage ont été sélectionnées au hasard, avec 90 % utilisées comme données d'apprentissage et 10 % comme données de test. Cette *J-k-fold cross validation* a été réalisée en parallèle de l'optimisation des hyperparamètres grâce à la fonction *tune* du package « e1071 » de R.

### 2.3.2. Optimisation des hyperparamètres

Chaque algorithme de *machine learning* est construit à l'aide d'hyperparamètres qui lui sont propres. Par conséquent, l'optimisation des hyperparamètres du Random Forest (RF), du Support Vector Regression (SVR) et K-Nearest Neighbors (K-NN) a nécessité de comprendre le fonctionnement de chaque algorithme. Une présentation succincte de leurs fonctionnements est donc exposée ci-après.

- **Le Random Forest** : le fonctionnement et l'utilisation des RF en télédétection ont été largement décrits par Breiman (2001) ainsi que Belgiu et Drăguț (2016). En résumé, un RF crée **N arbres de décision (ntree)** entraînés chacun avec un sous-échantillon différent des données d'apprentissage (échantillon bootstrap) selon le principe du *bagging* (*i.e.* à chaque nœud de nouveaux sous-échantillons sont créés par tirage aléatoire dans l'ancien sous-échantillon) et **un nombre de variables prédictives (mtry) aléatoire** (*i.e.* dans notre cas, les variables spectrales). A chaque nœud (division) les variables optimales sont identifiées à partir d'un sous-ensemble aléatoire de toutes les variables à l'aide d'une fonction objective (Degenhardt *et al.*, 2019). Chaque arbre construit alors un modèle de régression indépendant basé sur ces variables optimales et prédit une valeur pour les variables d'intérêt. La moyenne des prédictions de tous les arbres de décision (soit de tous les modèles indépendants) est ensuite calculée pour obtenir la meilleure prédiction de la nouvelle entité et construire le meilleur modèle de prédiction (Figure 5).

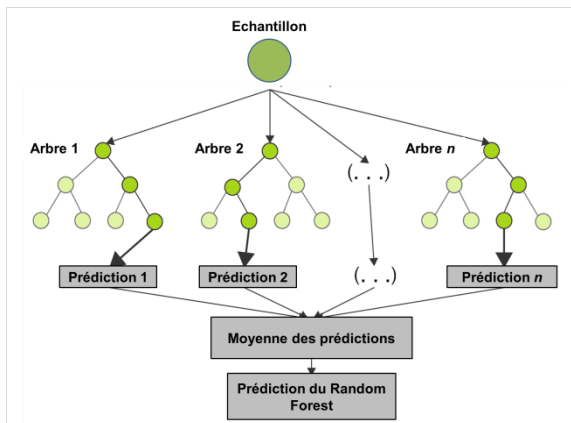


Figure 5. Structure du Random Forest, appliqué en régression. Modifié d'après le site [www.towardsdatascience.com](http://www.towardsdatascience.com).

L'influence des paramètres *ntree* (Breiman, 2001; Liaw et Wiener, 2002) et *mtry* (Cutler *et al.*, 2007; Strobl *et al.*, 2008; Duro *et al.*, 2012) sur les performances de prédiction a été de nombreuses fois démontrés. Par conséquent, dans cette étude, nous avons fait varier la valeur *ntree* de 25 à 1000 (avec un pas de 25), et celle de *mtry* de 1 au nombre maximum de bandes spectrales impliquées dans chaque jeu de données (*e.g.* un maximum de 6 pour le « dataset 3 »). Le nombre de nœuds a été fixé à 2.

- Le Support Vector Regression :** afin de pouvoir traiter des cas où les données ne sont pas linéairement distribuées, le SVR transforme l'espace de représentation des données d'entrées en un espace intermédiaire de  $N$  dimension, dans lequel il existe une fonction de régression  $f(x)$  qui minimise la distance  $\varepsilon$  entre les valeurs réelles  $x_i$  et les valeurs estimées  $y_i$ . La fonction de régression est modélisée par un hyperplan (*i.e.* sous-espace vectoriel de dimension  $n-1$ ) optimal. Les données d'entraînement les plus proches de la marge ( $-\varepsilon$ ;  $\varepsilon$ ) qui sont utilisés pour la détermination de l'hyperplan, sont appelés « vecteurs de support ». La transformation de l'espace pour la recherche de cet hyperplan optimal et de ses paramètres est obtenue par l'introduction d'une fonction noyau (appelée « kernel ») (Figure 6). Plus de détails sur les SVR et leur fonctionnement peuvent être retrouvés dans Djeflal (2012) et leur utilisation en télédétection est discutée dans Mountrakis *et al.* (2011).

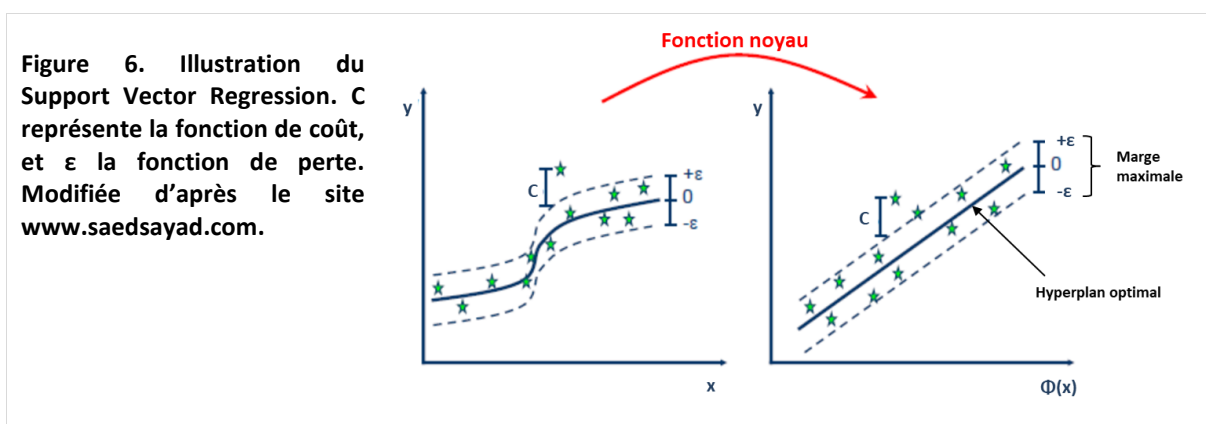


Figure 6. Illustration du Support Vector Regression.  $C$  représente la fonction de coût, et  $\varepsilon$  la fonction de perte. Modifiée d'après le site [www.saedsayad.com](http://www.saedsayad.com).

Trois hyperparamètres cruciaux doivent alors être optimisés pour le SVR, tels que la fonction de noyau à utiliser (*i.e.* le kernel), la fonction de perte caractérisant la marge ( $\varepsilon$ ) et le facteur de pénalité d'erreur ( $C$ ) d'une mauvaise prédiction (appelé aussi « fonction de coût »).

Dans notre étude, **une fonction noyau de type radial Gaussien** (*Radial Basis kernel Function* ou RBF) a été appliquée étant donné ses performances supérieures par rapport aux autres noyaux (*e.g.* linéaire, polynomial ou sigmoïde) (Kavzoglu et Colkesen, 2009). Celle-ci est elle-même définie par un paramètre  $\gamma$  (appelé « largeur de la fonction noyau ») à optimiser, qui mesure la similarité entre deux données d'apprentissage. Si ce paramètre est très faible, le modèle de prédiction sera



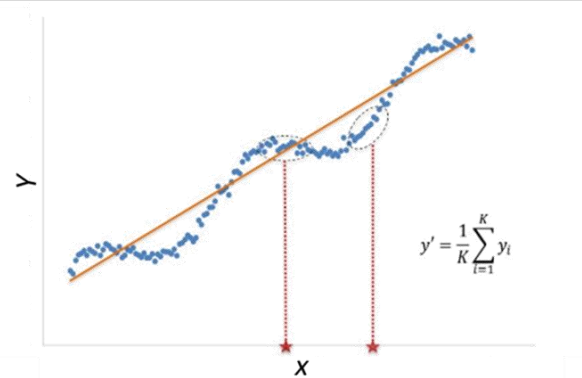
trop contraint (*i.e.* trop spécifique) et ne pourra pas capturer la complexité d'un jeu de données. La valeur  $\gamma$  influence la forme de l'hyperplan, ce qui peut affecter les résultats de précision de la prédiction (Huang *et al.*, 2002; Ghosh et Joshi, 2014). Par conséquent dans ce travail, nous avons testé la gamme suivante :  $\gamma = \{2^{-5}, 2^{-4}, \dots, 2^5\}$ .

Concernant les autres hyperparamètres communs à n'importe quelle fonction noyau, **la fonction de perte ( $\epsilon$ )** détermine le niveau de précision de la fonction de régression approchée. La valeur de  $\epsilon$  influence le nombre de vecteurs de support utilisés pour construire la fonction de régression. Plus  $\epsilon$  est petit, plus de vecteurs de support seront sélectionnés et moins les erreurs de prédiction seront importantes. Par conséquent, dans ce travail, la valeur  $\epsilon$  a été fixée à 0,1 (valeur par défaut).

Le **paramètre de fonction de coût (C)** permet quant à lui de faire un compromis entre l'erreur d'apprentissage et la complexité du modèle de régression. Ainsi, il influe sur les capacités de généralisation du futur modèle de régression. Un C faible encouragera une marge de tolérance  $\epsilon$  plus souple, donc une fonction de régression plus simple, au détriment de la précision de la prédiction, tandis qu'un grand C conduira à un comportement similaire à celui d'un SVR à marge dure : plus C est grand, plus le modèle de régression obtenu est complexe et plus il peut conduire à de l'*overfitting* (Ghosh et Joshi, 2014). Par conséquent, les valeurs C et  $\epsilon$  affectent la complexité du modèle (mais d'une manière différente). Dans notre cas, dans cette étude, une gamme de coût a été testée :  $C = \{0.1, 10, \dots, 10^5\}$ .

- **Le K-Nearest Neighbors** : il figure parmi les plus simples algorithmes d'apprentissage automatique utilisés en télédétection. En régression, dans un espace multidimensionnel composé de variables indépendantes, pour chaque nouvelle observation, ses  $K$  voisins (*i.e.*  $K$  pixels dits de référence) spectralement les plus proches sont sélectionnés : la moyenne pondérée des valeurs de variables (*i.e.* les étiquettes) de ces voisins  $y_i$  est alors attribuée à la nouvelle observation (*i.e.* le pixel non étiqueté) (Chirici *et al.*, 2016) (Figure 7).

Figure 7. Illustration du fonctionnement d'un algorithme K-Nearest Neighbors, appliqué en régression. Modifié d'après Amirudin (2016).



La similitude spectrale entre les pixels non étiquetés et les pixels de référence est mesurée grâce à une fonction de distance (*e.g.* euclidienne, Manhattan). Ainsi, dans notre cas, pour toute nouvelle observation de test (une valeur de réflectance d'un pixel non étiqueté) pour laquelle une prédiction de recouvrement doit être faite, l'algorithme cherche dans le jeu de données d'apprentissage,  $K$  valeurs de réflectance des pixels les plus proches de la nouvelle observation grâce à la fonction de distance préalablement définie. Il attribue ensuite la moyenne pondérée de recouvrement des  $K$  voisins à la nouvelle observation. Par conséquent, le **type de mesures de distance** et le **choix du nombre  $K$  de voisins** doivent être ajustés.

En pratique, la valeur  $K$  doit être suffisamment grande pour que le taux d'erreur de prédiction soit minimisé car une valeur  $K$  trop petite conduit généralement à une distribution spatiale bruitée des estimations. En revanche, la valeur  $K$  doit être aussi suffisamment petite pour que seuls les points d'échantillonnage les plus similaires soient inclus car une valeur  $K$  trop élevée conduit à des distributions spatiales sur-lissées de la variable d'intérêt (Sun *et al.*, 2018). Par conséquent, dans ce

travail, les valeurs de  $K$  ont été optimisées pour chaque modèle dans une gamme de 1 à 144. Nous avons également utilisé une fonction de distance euclidienne.

## 2.4. Cartographies de recouvrement prédit et sélection du meilleur modèle de régression

Au total, **108 modèles de régression** ont été développés (3 algorithmes  $\times$  4 jeux de données spectrales \* 9 configurations d'échantillonnage). Chaque modèle construit par les algorithmes de *machine learning* a été appliqué sur l'ensemble du site d'étude (*i.e.* l'image satellite Pléiades), afin de prédire le recouvrement sur le site et de générer une cartographie automatique du recouvrement à une résolution spatiale de 50 cm. La dernière phase de développement de la méthode de cartographie automatique de recouvrement (Figure 1G) a alors consisté en l'évaluation de la prédiction de ces modèles afin de sélectionner le meilleur modèle de prédiction et donc la meilleure carte de recouvrement prédit.

### 2.4.1. Evaluation de la performance des modèles

La précision de prédiction de chaque modèle a été évaluée à l'aide de deux métriques statistiques :

- **Coefficient de détermination ( $R^2$ )** : il donne une indication sur la qualité de l'ajustement du modèle, qui définit la variance expliquée par le modèle sélectionné. Il varie entre 0 et 1. Un  $R^2$  plus élevé correspondait à une plus grande précision d'un modèle de prédiction du recouvrement des macrophytes.
- **Erreur quadratique moyenne (RMSE)** : elle indique la qualité de prédiction d'un modèle. Plus l'erreur est petite, meilleur est le modèle.

Ces métriques ont été calculées à l'échelle des entités d'échantillonnage (placettes ou quadrats), mais aussi entre les résultats cartographiques de recouvrement prédit et la carte de recouvrement observé (photo-interprété) définie dans le chapitre I, afin d'obtenir des statistiques à l'échelle du site. Toutefois, seules les métriques à l'échelle du site seront discutées dans ce manuscrit, permettant de mieux évaluer la qualité de prédiction des modèles sur le site entier.

### 2.4.2. Evaluation des résultats cartographiques de recouvrement prédit

Afin d'identifier les potentielles zones d'erreurs de prédiction et de préciser localement la qualité de la prédiction des modèles, les différences entre recouvrements prédits et observés ont été cartographiées à une résolution spatiale commune de 3 m, sur la base d'une comparaison entre chaque résultat cartographique issu de la modélisation et la carte de recouvrement observé présentée au chapitre I (une différence inférieure ou supérieure à 0, indiquant une sous-prédiction ou surprédiction, respectivement).

## 3. Estimation de la biomasse à partir du recouvrement prédit

L'obtention de cartes de biomasse aérienne à partir de cartes de recouvrement générées automatiquement repose sur la mise en évidence d'une relation entre le recouvrement total et la densité de biomasse aérienne toutes espèces confondues. C'est la dernière étape de ce travail de recherche (*cf.* Figure 1H).

Pour ce faire, une deuxième campagne de relevés terrain a été effectuée entre septembre et octobre 2017. Plusieurs quadrats ont été positionnés en amont du site d'étude (*cf.* Chapitre I), selon un échantillonnage « stratifié » comme celui défini en §B.1.1.



Une quinzaine de quadrats monospécifiques et plurispécifiques de 1,5 m de côté ont été positionnés en septembre pour l'estimation visuelle du pourcentage de recouvrement de la VAS et le prélèvement de la biomasse fraîche aérienne des espèces. Toutes les espèces à l'intérieur de chaque quadrat ont été considérées : la biomasse dépassant du quadrat n'a pas été prise en compte et les plantes traversant le quadrat ont été intégrées dans la détermination de la biomasse aérienne. Après passage à l'étuve (à 70°C pendant 48h), la masse sèche (MS) a été mesurée.

Nous avons ensuite cherché à modéliser la relation entre le recouvrement estimé et la densité de biomasse aérienne mesurée. Au regard de la distribution des données, nous avons testé 5 modèles :

- Une fonction polynomiale du 1<sup>er</sup> degré (modèle 1) :  $Y = aX + b$
- Une fonction polynomiale du 2<sup>nd</sup> degré (modèle 2) :  $Y = aX^2 + bX + c$
- Une fonction puissance (modèle 3) :  $Y = aX^b$
- Une fonction exponentielle (modèle 4) :  $Y = a * \exp(bX)$
- Une fonction logarithmique (modèle 5) :  $Y = a \ln(X) + b$

**Avec X le recouvrement total (%) et Y la densité de biomasse aérienne toutes espèces confondues ( $g_{MS} \cdot m^{-2}$ ).**

Différents critères statistiques ont été utilisés pour sélectionner la meilleur modèle de prédiction de biomasse en fonction du recouvrement, à savoir, le critère d'information d'Akaike (AIC), l'erreur quadratique moyenne (RMSE) et l'erreur standard résiduelle. Plus ces critères sont faibles et meilleur est l'ajustement des modèles. Également, le coefficient de détermination ( $R^2$ ) a été calculé pour chaque modèle afin de déterminer la part de variance expliquée par le modèle.

La meilleure relation densité de biomasse-recouvrement établie a été ensuite appliquée à la meilleure carte de recouvrement prédit déterminée après sélection du modèle optimal de prédiction du recouvrement (§B.2.4). Ainsi, une carte de biomasse aérienne prédite a été générée, à une résolution spatiale de 50 cm.

## C. RESULTATS

### 1. Modélisation du recouvrement par *machine learning* et cartographie

Concernant la méthode de cartographie automatique du recouvrement, tous les résultats obtenus ont été analysés en termes de performances statistiques des modèles, de distribution spatiale des herbiers (au regard des cartes de recouvrement prédit) et de qualité de prédiction (via l'analyse des différences entre le recouvrement prédit et observé).

Toutes les métriques d'évaluation des 108 modèles telles que le  $R^2$ , la RMSE et la gamme des valeurs prédites de recouvrement sont fournies en annexes (cf. Annexe 3), ainsi que toutes les cartes de recouvrement prédit (cf. Annexe 4) et de différences (cf. Annexe 5) obtenues. Ici, nous nous sommes concentrés sur les résultats les plus pertinents.

#### 1.1. Quelles données spectrales ?

L'étude de l'effet des données spectrales sur la prédiction du recouvrement a montré des différences notables entre les quatre jeux de données spectrales testés (§B.2.1.) quel que soit le niveau d'échantillonnage considéré (*i.e.* placettes ou quadrats).

Les modèles de prédiction construits avec le « **dataset 2** » (*i.e.* NDVI et GRVI) ont obtenu les résultats cartographiques (cf. Annexe 4) et statistiques (cf. Annexe 3) les moins satisfaisants, quel que soit l'algorithme ou le niveau d'échantillonnage. En effet, pour les trois algorithmes de *machine*



*learning*, les coefficients de détermination à l'échelle du site ( $R^2$ ) étaient faibles (compris entre 0,4 et 0,5) et les erreurs de prédiction (RMSE) étaient élevées, variant entre 25 % et 30 % (cf. Annexe 3). Les cartes de recouvrement prédit présentaient le moins de substrat nu (*i.e.* avec 0 % d'herbiers), particulièrement pour le *K*-Nearest Neighbors (*K*-NN), mais aussi le Support Vector Regression (SVR) (cf. Annexe 4). Avec le Random Forest (RF), les cartes de recouvrement étaient légèrement améliorées, avec des limites d'herbiers plus marquées. La plupart des cartes obtenues avec ce jeu de données prédisaient également la présence d'herbiers sur tout le contour du site.

Toutes les cartes des différences entre recouvrements prédits et observés ont montré une surprédiction significative du recouvrement au niveau des zones de substrat nu (*e.g.* chenal central) et de sous-prédiction au niveau des herbiers situés sur les rives gauche et droite (cf. Annexe 5). Plus précisément, les zones de substrat nu étaient prédites comme des zones d'herbiers avec des recouvrements compris entre 0 et 28 %, tandis que les différences de prédiction entre les recouvrements prédits et observés étaient également très importantes, avec des écarts absolus de recouvrement pouvant atteindre 90 %.

Concernant les trois autres jeux de données spectrales (« dataset 0 », « dataset 1 » et « dataset 3 »), aucune différence notable n'a été mise en évidence entre les métriques d'évaluation des modèles avec le RF et le SVR. Toutes indiquaient généralement des corrélations spatiales élevées ( $R^2$ ) entre 0,62 et 0,75, ainsi qu'une relativement bonne précision de prédiction avec une RMSE moyenne de 21 % (avec un maximum de 24 %) (cf. Annexe 3) :

- Pour le **SVR**, seules les cartes de recouvrement obtenues avec les « **dataset 0** » et « **dataset 1** » représentaient relativement bien la distribution spatiale des herbiers sur la Garonne, avec le substrat nu plutôt bien prédit (cf. Annexe 4). Les métriques étaient proches entre les deux ensembles de données spectrales ( $R^2 \sim 0,71$ ; RMSE  $\sim 20$  %) (cf. Annexe 3). Avec le « dataset 3 » les forts recouvrements dans les zones d'herbier étaient mieux prédits (moins d'erreurs de sous-prédiction) qu'avec le « dataset 2 » mais les prédictions dans les zones de faibles recouvrements présentaient d'importantes erreurs de surprédiction (avec des différences locales jusqu'à 28 % entre le recouvrement prédit et observé) (cf. Annexe 5). Ceci a été appuyé par une légère diminution des  $R^2$  et une augmentation des RMSE pour ce dernier dataset. Par ailleurs, l'avantage prédictif de l'ajout du PIR était variable selon le niveau d'échantillonnage utilisé. Par exemple, de meilleurs résultats étaient obtenus sans le PIR (« dataset 0 ») pour des modèles de régression paramétrés sur la base de quadrats : de plus faibles différences locales entre les recouvrements prédits et observés étaient mises en évidence (cf. Annexe 5). Le SVR peut donc être performant avec ou sans le PIR (*i.e.* « dataset 1 » ou « dataset 0 », respectivement).
- Concernant le **RF**, les différences de potentiel de prédiction étaient encore moins marquées entre les différents datasets, avec toutefois une légèrement moins bonne prédiction des zones de substrat nu pour le « dataset 0 ». Les résultats cartographiques obtenus pour les datasets 1 et 3 étaient équivalents (cf. Annexe 4 et Annexe 5). Pour le RF il n'y a donc aucun avantage à utiliser des indices de végétation, l'ajout du PIR (« **dataset 1** ») étant suffisant à l'amélioration des performances des modèles.

En revanche, le **K-NN** semblait plus sensible à l'effet des données spectrales, avec des différences significatives des métriques entre les trois datasets (cf. Annexe 3). Pour cet algorithme, les meilleurs modèles de prédiction ont été obtenus avec les bandes spectrales du visible uniquement (« **dataset 0** ») ( $R^2 \sim 0,7$  et RMSE entre 19 et 21 %), se traduisant par de nettes améliorations de la prédiction du recouvrement avec ce dataset : maximum de recouvrement prédit autour de 90 % et minimum à 0 % (cf. Annexe 3). Les prédictions se dégradèrent ensuite lorsque les modèles se complexifiaient : ajout du PIR, puis du NDVI et GRVI, par mauvais ajustement des modèles de régression.





Par conséquent, pour les trois algorithmes, l'utilisation des deux indices de végétation combinée aux quatre bandes spectrales (« dataset 3 ») ne s'est pas avérée convaincante. Les **deux jeux de données impliquant les indices de végétation** ont donc été exclus du reste de l'analyse, représentant des **indicateurs peu prédictifs**. Ainsi, nous avons choisi de consacrer la suite des résultats de ce manuscrit au « dataset 1 » (RVB PIR) et au « dataset 0 » (RVB) pour le SVR, au « dataset 1 » pour le RF et au « dataset 0 » pour le K-NN. Toutefois, toutes les tendances qui seront présentées par la suite ont été préalablement vérifiées et confirmées pour les autres jeux de données spectrales.

## 1.2. Existe-t-il un meilleur algorithme ?

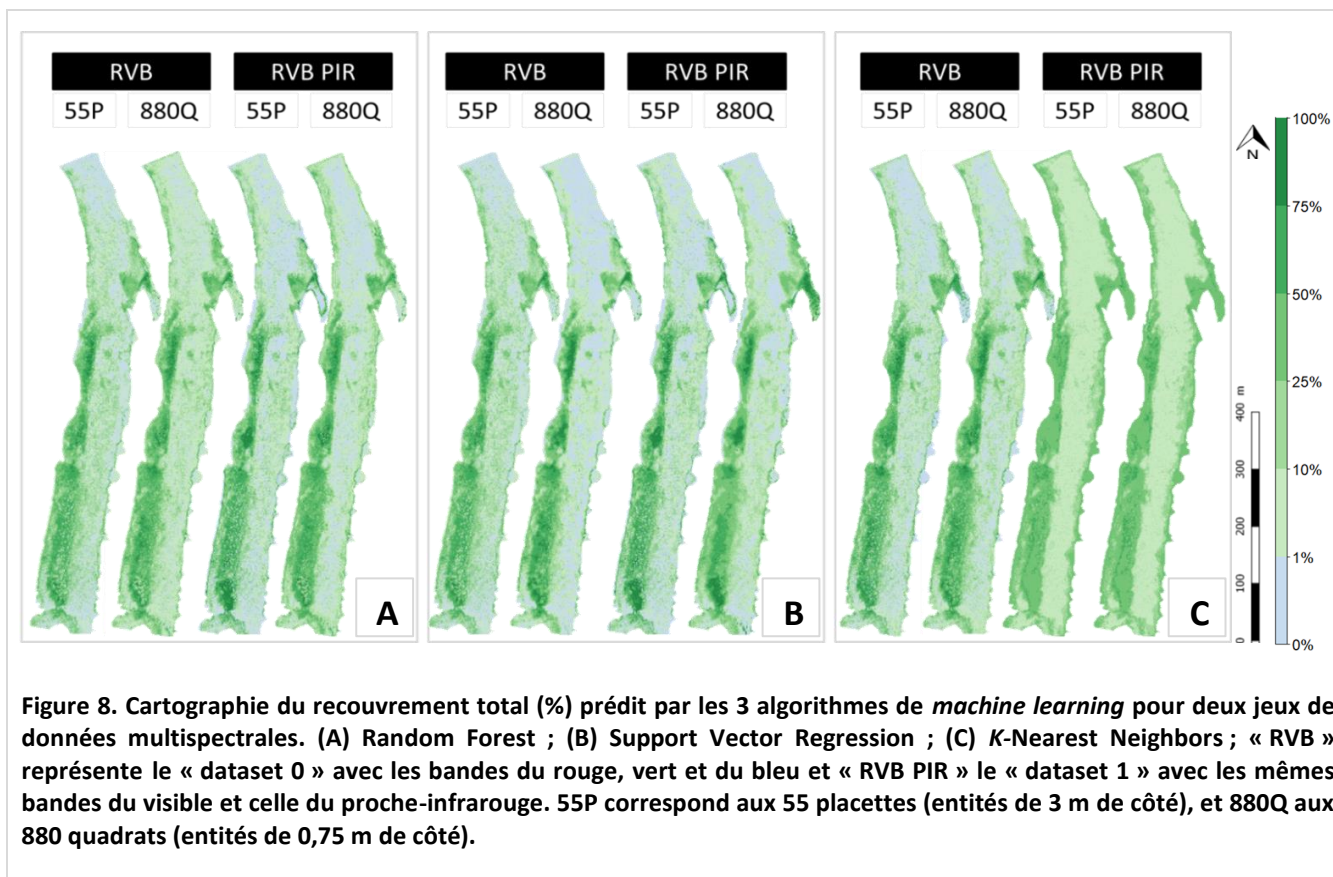
Les trois algorithmes d'apprentissage automatique ont montré qu'ils étaient en mesure de prédire la distribution et le recouvrement des macrophytes dans la Garonne sur la base des deux jeux de données de terrain initiaux (*i.e.* 55 placettes et 880 quadrats).

Aucune tendance statistique n'a été observée entre les trois algorithmes comparés (Tableau 3 et *cf.* Annexe 3). En effet, les métriques d'évaluation des modèles étaient proches entre les algorithmes ; les meilleurs modèles de régression exprimaient des coefficients de détermination ( $R^2$ ) élevés, variant entre 0,67 et 0,74 et de relativement faibles erreurs de prédiction, autour de 19-21 %. Toutefois, seuls le Random Forest (RF) et le Support Vector Regression (SVR) ont été capables de prédire jusqu'à 100 % de recouvrement au sein des herbiers à forte densité, les maximum de prédictions du  $K$ -Nearest Neighbors ( $K$ -NN) étant limitées à 91 % de recouvrement pour son meilleur modèle.

**Tableau 3. Effet de l'algorithme : métriques d'évaluation des meilleurs modèles obtenus avec les 3 algorithmes de *machine learning* (métriques à l'échelle du site).**

Algorithme	Données spectrales	Taille de l'entité (m de côté)	Nombre d'entités	Maximum de recouvrement prédit (%)	$R^2$	RMSE (%)
Random Forest	RVB PIR ("dataset 1")	3	55	87,30	0,69	21,28
		0,75	880	100,00	0,71	20,30
Support Vector Regression	RVB ("dataset 0")	3	55	99,00	0,72	20,37
		0,75	880	100,00	0,74	19,40
	RVB PIR ("dataset 1")	3	55	100,00	0,72	21,28
		0,75	880	100,00	0,67	21,29
$K$ -Nearest Neighbors	RVB ("dataset 0")	3	55	90,51	0,72	20,21
		0,75	880	91,55	0,74	19,61

Par ailleurs, toutes les cartes de recouvrement prédit ont bien reflété la répartition spatiale globale des macrophytes observée sur le terrain : des herbiers denses à forts recouvrements le long de la rive gauche sur plus de la moitié du site et la présence d'herbiers moins denses à hauteur du bras mort en rive droite (Figure 8). Néanmoins, la prédiction des patchs d'herbiers dans la zone aval du site ainsi que le long de la rive droite semble plus en moins difficile selon l'algorithme. A cet égard, le SVR n'a jamais été en mesure de prédire correctement les macrophytes en rive droite au milieu du site d'étude en comparaison avec le RF : pour cet algorithme les herbiers semblaient plus diffus et épars et étaient détectés dans le chenal central. Les mêmes observations ont pu être faites pour le  $K$ -NN bien que celui-ci semblait meilleur que le SVR pour la prédiction des zones de substrat nu (*i.e.* moins de différences locales) (*cf.* Annexe 5).



**Figure 8.** Cartographie du recouvrement total (%) prédit par les 3 algorithmes de *machine learning* pour deux jeux de données multispectrales. (A) Random Forest ; (B) Support Vector Regression ; (C) K-Nearest Neighbors ; « RVB » représente le « dataset 0 » avec les bandes du rouge, vert et du bleu et « RVB PIR » le « dataset 1 » avec les mêmes bandes du visible et celle du proche-infrarouge. 55P correspond aux 55 placettes (entités de 3 m de côté), et 880Q aux 880 quadrats (entités de 0,75 m de côté).

Enfin, l'analyse de la distribution des données de recouvrement prédit en fonction du recouvrement observé à l'échelle des entités d'échantillonnage (placettes ou quadrats) a clairement permis de mieux mettre en exergue la sensibilité relative des trois algorithmes testés (Figure 9) :

- Avec le **SVR (RVB et RVB PIR)**, les données prédites restent globalement très bruitées, avec un écart type important notamment pour les valeurs extrêmes de recouvrement (*i.e.* 0 et 100 %). À cet égard, davantage d'erreurs de prédiction ont été observées pour ces recouvrements, notamment pour l'herbier en rive gauche et au sein du chenal central. De plus, le SVR a montré des difficultés importantes pour prédire les recouvrements moyens (*i.e.* entre 25 et 75 %) (Figure 9). En effet, ils étaient souvent sous-estimés, avec des différences locales des écarts locaux atteignant un maximum de 50 % (*cf.* Annexe 5).
- Les mêmes remarques peuvent être faites pour le **K-NN (RVB)**, même si son modèle de régression semble légèrement plus performant que le SVR pour prédire les recouvrements moyens : les points de recouvrement prédit sont plus regroupés autour du modèle dit « parfait », matérialisé par la ligne rouge sur la figure 9.
- D'un autre côté, les données prédites par le **RF (RVB PIR)** étaient moins dispersées et les recouvrements étaient globalement bien prédits même si les recouvrements les plus élevés (*i.e.* supérieurs à 90 %) restaient souvent légèrement sous-prédits (Figure 9) (avec un maximum d'écart entre les recouvrements prédits et observés inférieur à 28 %). Les zones de substrat nu étaient nettement mieux représentées et, en cas de surprédiction locale, celle-ci était limitée à un maximum de 20 % (*e.g.* le long des berges) (*cf.* Annexe 5). Enfin, les données au sein des entités étaient nettement mieux ajustées aux modèles de régression issus du RF. Il est à noter qu'à l'échelle des entités les  $R^2$  étaient proches de 0,9 et les RMSE entre 6 et 10 % (*cf.* Annexe 3).

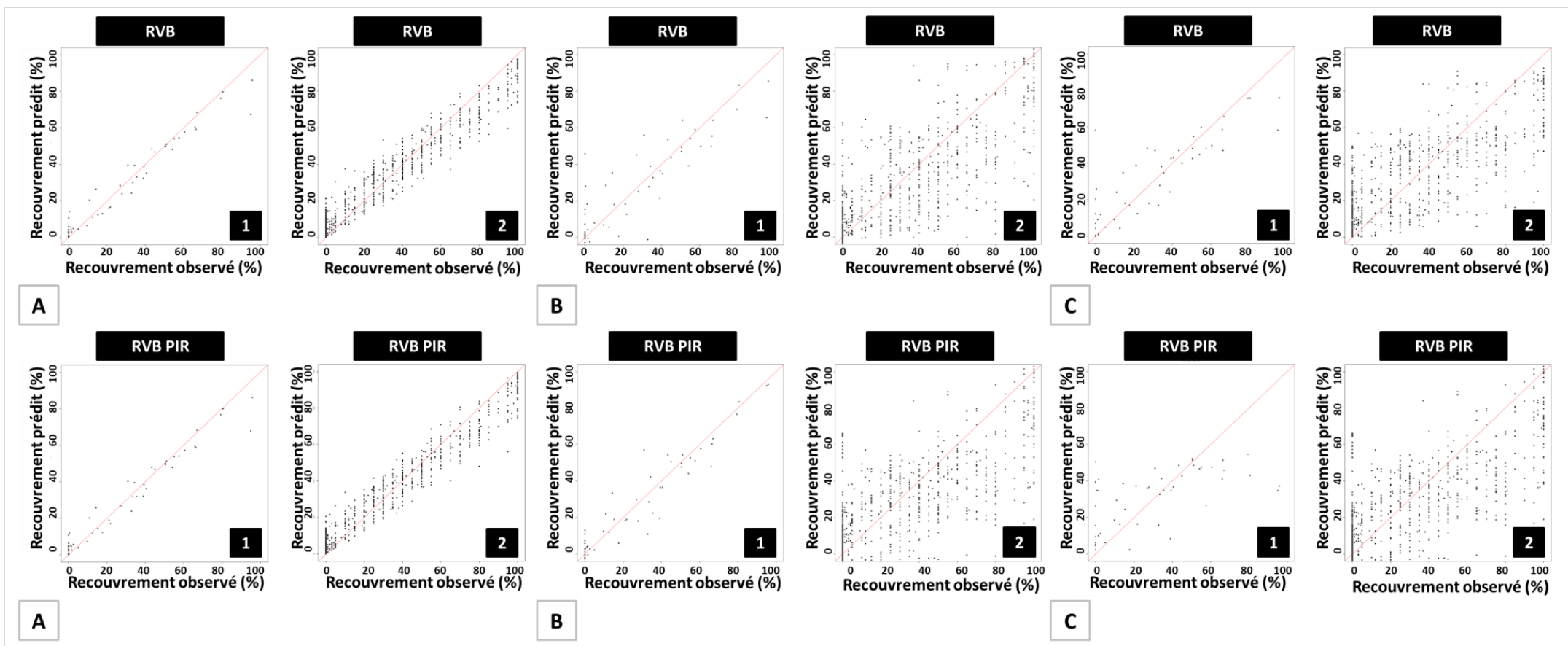


Figure 9. Recouvrement prédit en fonction du recouvrement observé pour chaque algorithme et niveau d'échantillonnage. Résultats pour le « dataset 0 » (RVB) et « dataset 1 » (RVB PIR). (A) Random Forest ; (B) Support Vector Regression ; (C) *K*-Nearest Neighbors ; (1) 55 placettes ; (2) 880 quadrats. La droite rouge représente un modèle linéaire avec lequel le recouvrement serait parfaitement prédit. RVB représente les bandes du rouge, vert et du bleu, respectivement et PIR, le proche-infrarouge.

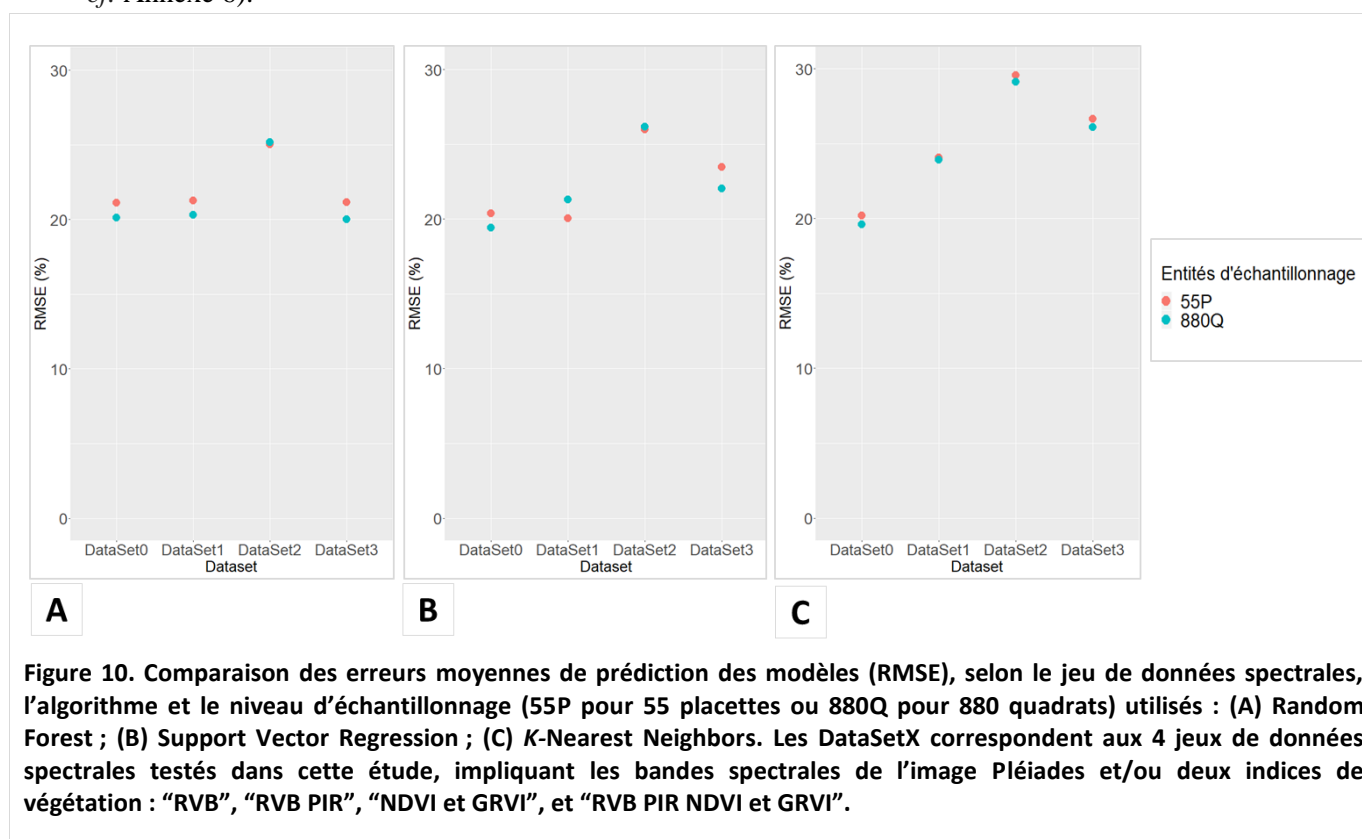
Par conséquent, en comparaison aux deux autres algorithmes, **le RF a été considéré comme le plus convaincant** pour prédire le recouvrement des macrophytes submergés à l'échelle de l'entité mais aussi à l'échelle du site. Également, le *K*-NN n'arrivant pas à prédire le recouvrement au-delà de 91 % et ne permettant d'obtenir des résultats acceptables que pour un seul jeu de données spectrales (« dataset 0 » ou RVB), cet algorithme a été jugé comme le moins adapté pour le développement de la méthode de cartographie automatique.

Ainsi, du fait des précédents résultats obtenus concernant l'effet des données spectrales sur la qualité de la prédiction, les prochains résultats seront essentiellement mis en avant pour le **RF combiné au « dataset 1 » (RVB PIR)**. Néanmoins, les figures tiendront compte des deux autres algorithmes (SVR et *K*-NN) pour appuyer les tendances observées concernant l'optimisation de l'échantillonnage.

### 1.3. Quelle stratégie d'échantillonnage privilégier ?

La comparaison de modèles issus des deux niveaux d'échantillonnage (*i.e.* placettes et quadrats) a permis de mettre en évidence leurs différences dans la capacité de détection des herbiers de macrophytes et de prédiction de leur recouvrement.

Au niveau des performances des modèles, pour chaque algorithme, les coefficients de détermination ( $R^2$ ) et les erreurs de prédiction (RMSE) n'étaient pas significativement différents entre les deux niveaux d'échantillonnage, bien qu'un modèle utilisant 880 quadrats semble montrer des performances légèrement supérieures à celles obtenues avec 55 placettes, particulièrement pour le RF mais aussi pour le *K*-NN (Tableau 3 et *cf.* Annexe 3), et ce quel que soit le jeu de données spectrales (Figure 10, *cf.* Annexe 6).



Par ailleurs, même si ces deux niveaux d'échantillonnage étaient capables de prédire une large gamme de valeurs de recouvrement, les modèles de régression basés sur les quadrats étaient plus en mesure de prédire les valeurs de recouvrement extrêmes, et permettaient d'atteindre les 100 % de recouvrement



(Tableau 3). De plus, les limites des herbiers semblaient moins bien définies avec un modèle de régression basé sur 55 placettes (Figure 8).

Enfin, les cartes des différences ont notamment mis en évidence que les différences locales entre le recouvrement prédit et observé étaient réduites pour les modèles basés sur 880 quadrats : pour le RF (RVB PIR) les différences locales étaient en moyenne inférieures à 20 % (Figure 11).

Néanmoins, quel que ce soit le modèle de régression utilisé, deux zones où l'erreur de prédiction du recouvrement reste très élevée, ont été mises en évidence. Elles sont situées au niveau du bras mort et en aval de l'herbier dense situé en rive gauche, où des recouvrements normalement élevés (>75 %) sont prédit comme des zones de faible recouvrement (différence locale entre le recouvrement prédit et observé pouvant atteindre 100 %).

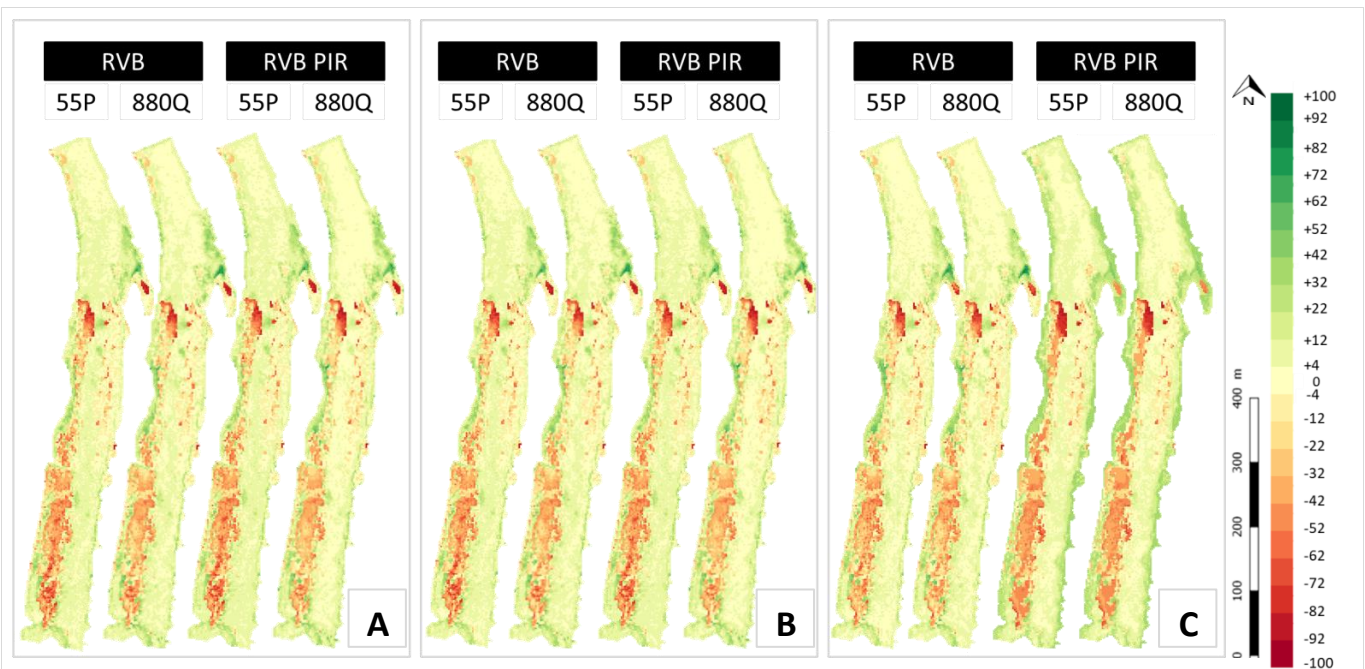


Figure 11. Cartographie des différences entre recouvrements prédits et observés pour les 3 algorithmes de *machine learning* et deux jeux de données spectrales. (A) Random Forest ; (B) Support Vector Regression ; (C) K-Nearest Neighbors ; « RVB » représente le « dataset 0 » avec les bandes du rouge, vert et du bleu et « RVB PIR » le « dataset 1 » avec les mêmes bandes du visible et celle du proche-infrarouge. 55P correspond aux 55 placettes (entités de 3 m de côté), et 880Q aux 880 quadrats (entités de 0,75 m de côté). Les zones vertes (différences positives) représentent une surprédiction du recouvrement alors que les zones rouge (différences négatives) montrent une sous prédiction.

Par conséquent, bien que les modèles basés sur les deux stratégies d'échantillonnage permettent de relativement bien détecter la présence des herbiers, préférer 880 quadrats à 55 placettes pour la même surface d'échantillonnage (495 m<sup>2</sup> soit 55 placettes × 9 m<sup>2</sup>) a clairement permis d'obtenir de meilleurs résultats en termes de qualité de prédiction du recouvrement.

Ainsi, au regard des précédents résultats sur l'effet des données spectrales (§C.1.1) et de l'algorithme (§C.1.2) dans la qualité de la prédiction du recouvrement, la **sélection du meilleur résultat cartographique** (et du meilleur modèle de régression) s'est portée **sur les résultats issus du Random Forest, construit avec les bandes spectrales du visible (RVB) et du PIR, basé sur 880 quadrats**. Toutefois, il restait à savoir si cela était dû à la taille des entités et/ou au nombre d'entités, et si le nombre d'entités pouvait être diminué pour optimiser la stratégie d'échantillonnage.



## 2. Optimisation de la stratégie d'échantillonnage

### 2.1. Effet de la taille des entités échantillonnées

La comparaison des résultats obtenus avec des entités d'échantillonnage de tailles différentes (3 m, 1,5 ou 0,75 m de côté) et avec un nombre fixe d'entités ( $n = 55$ ) a montré des différences très nettes en ce qui concerne la précision de la prédiction du recouvrement total.

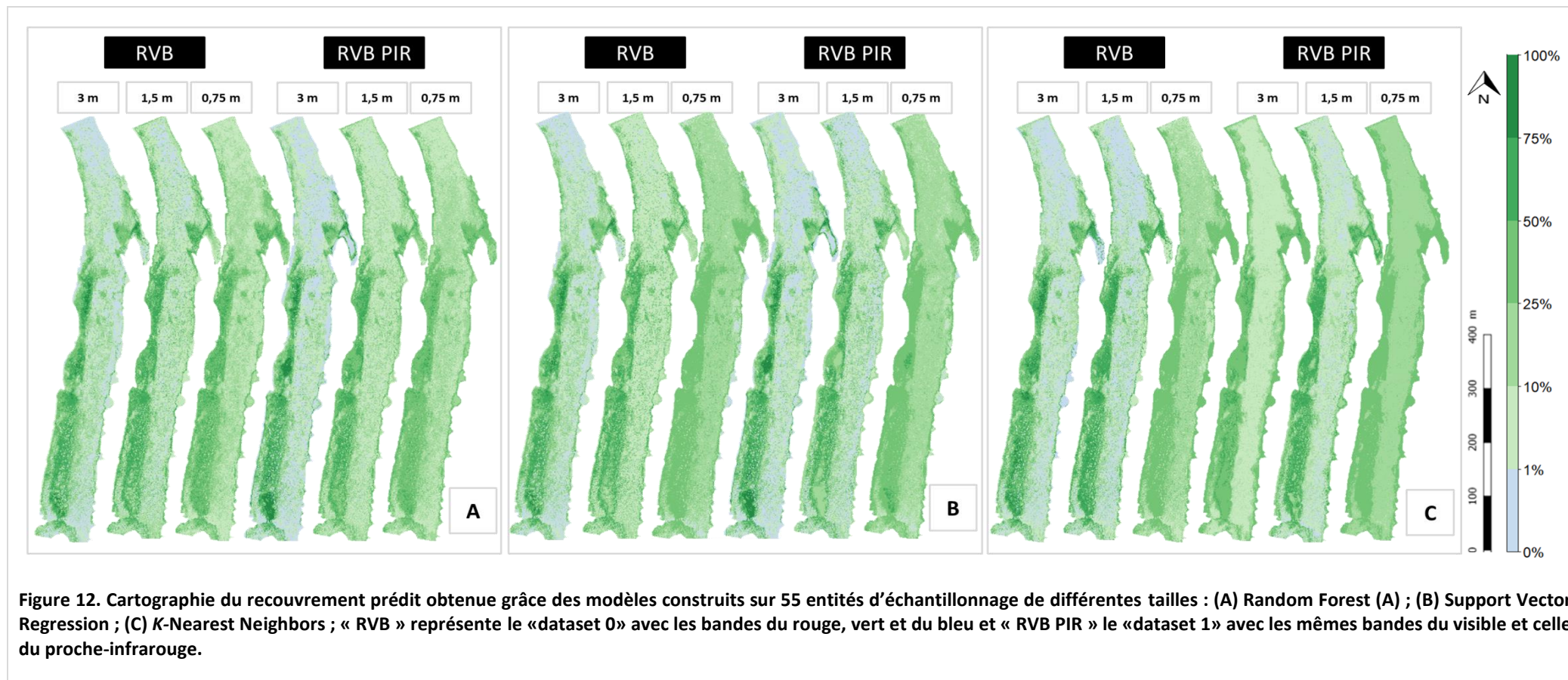
En effet, même si aucune différence significative entre les métriques des modèles ( $R^2$  et RMSE) ne pouvait être observée entre les différentes échelles, le modèle RF construit sur des entités d'échantillonnage de 3 m de côté présentait un  $R^2$  et une RMSE légèrement meilleurs que les modèles utilisant des entités d'échantillonnage plus petites ( $R^2 = 0,69$  et RMSE = 21,3 %) (cf. Annexe 3). Les mêmes tendances avaient été également observées pour le SVR.

Pour le **RF** (mais aussi le **SVR**), c'est seulement à partir de 3 m de résolution pour les entités d'échantillonnage, que toutes les cartes de recouvrement prédit obtenues ont été considérées comme acceptables (Figure 12A). Les modèles développés avec des entités de 3 m de côté ont prédit les recouvrements les plus proches de la réalité terrain en septembre 2017, avec de forts recouvrements supérieurs à 85 % et des zones de substrat nu nettement mieux représentées que pour des entités plus petites (cf. Annexe 3). Les limites entre les différents patches de macrophytes étaient également mieux définies (Figure 12A). Les cartes de différences ont également montré les plus petites différences locales entre les recouvrements prédits et observés : les différences moyennes s'élevaient à +8 % dans les zones de substrat nu et à -40 % dans les zones d'herbiers (Figure 13A) et pouvaient atteindre +12 % sur des zones sans végétation et -72 % au sein des herbiers. Les modèles basés sur des quadrats de 0,75 m de côté ont quant à eux montré les moins bonnes performances (e.g. pour le RF,  $R^2 = 0,62$  et RMSE = 23,7 %) et de très mauvais résultats cartographiques (avec des différences entre recouvrements prédits et observés atteignant +20 % sur substrat nu et -90 % dans les herbiers) (Figure 13A). Avec des entités d'échantillonnage de 1,5 m de côté, les résultats étaient améliorés mais toujours inférieurs aux modèles basés sur des entités d'échantillonnage de 3 m de côté.

Le **K-NN** semblait quant à lui autant s'accommoder d'entités de 1,5 m de côté que d'entités de 3 m de côté, même si de légères différences étaient discernables au regard des cartes obtenues (Figure 12C). Nous avons remarqué par exemple, moins de sous-prédictions locales dans les zones d'herbier à forte densité pour les entités de 3 m de côté (Figure 13C).

Enfin, pour les trois algorithmes, les modèles développés avec des entités de 0,75 et 1,5 m de résolution, n'étaient pas capable de prédire plus de 50 % et 80 % de recouvrement maximum, respectivement (cf. Annexe 3). En revanche, les modèles développés avec des entités de 3 m de côté ont prédit les recouvrements les plus proches de la réalité terrain en septembre 2017, avec de forts recouvrements supérieurs à 85 % et des zones de substrat nu nettement mieux représentées que pour des entités plus petites (cf. Annexe 3).

Par conséquent, **pour un nombre limité d'entités d'échantillonnage ( $n = 55$ ), estimer le recouvrement au sein d'entités de 3 m de côté est bien plus approprié pour prédire la distribution spatiale globale des herbiers sur cette image Pléiades et obtenir des résultats cartographiques acceptables.** Cependant, comme les résultats précédents l'ont montré (comparaison 55 placettes vs. 880 quadrats), **cette stratégie d'échantillonnage n'est pas pleinement efficace pour une prédiction précise du recouvrement** de la VAS, en particulier par rapport à une stratégie d'échantillonnage avec plus d'entités. Toutefois, cette stratégie (880 quadrats) est chronophage et l'étape suivante du développement de notre méthode (§C.2.2) a consisté à diminuer progressivement le nombre de quadrats afin de déterminer un nombre minimal (et toujours optimal) à échantillonner.





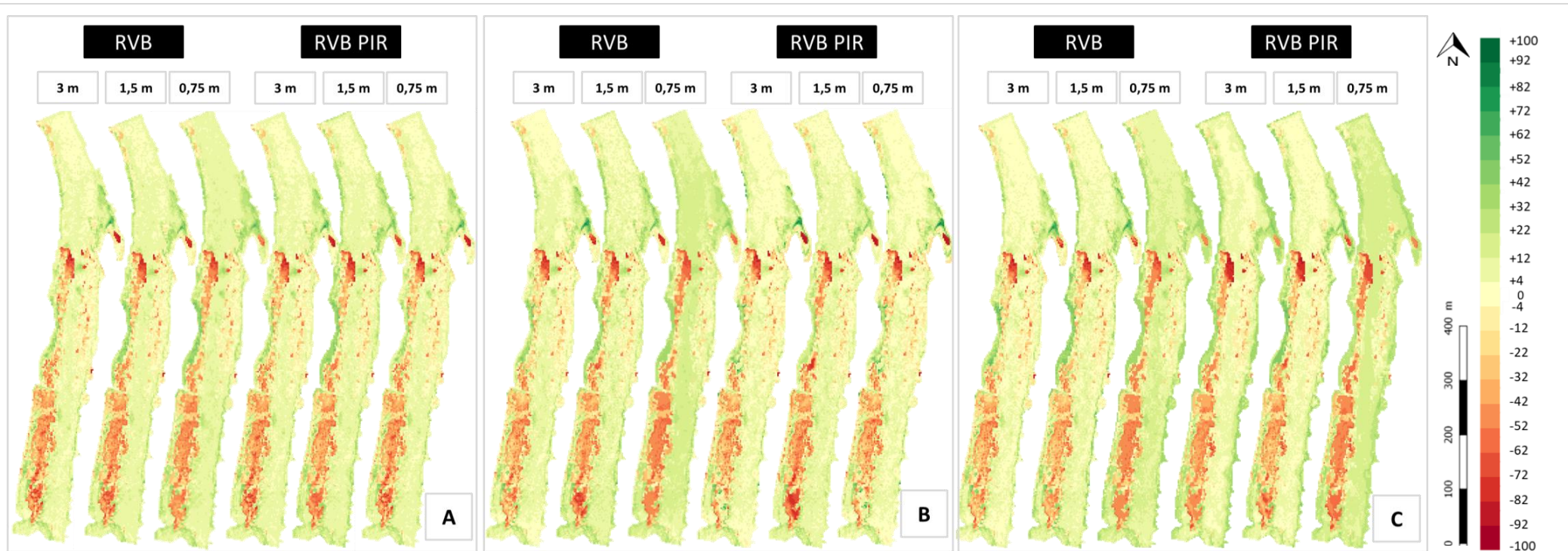
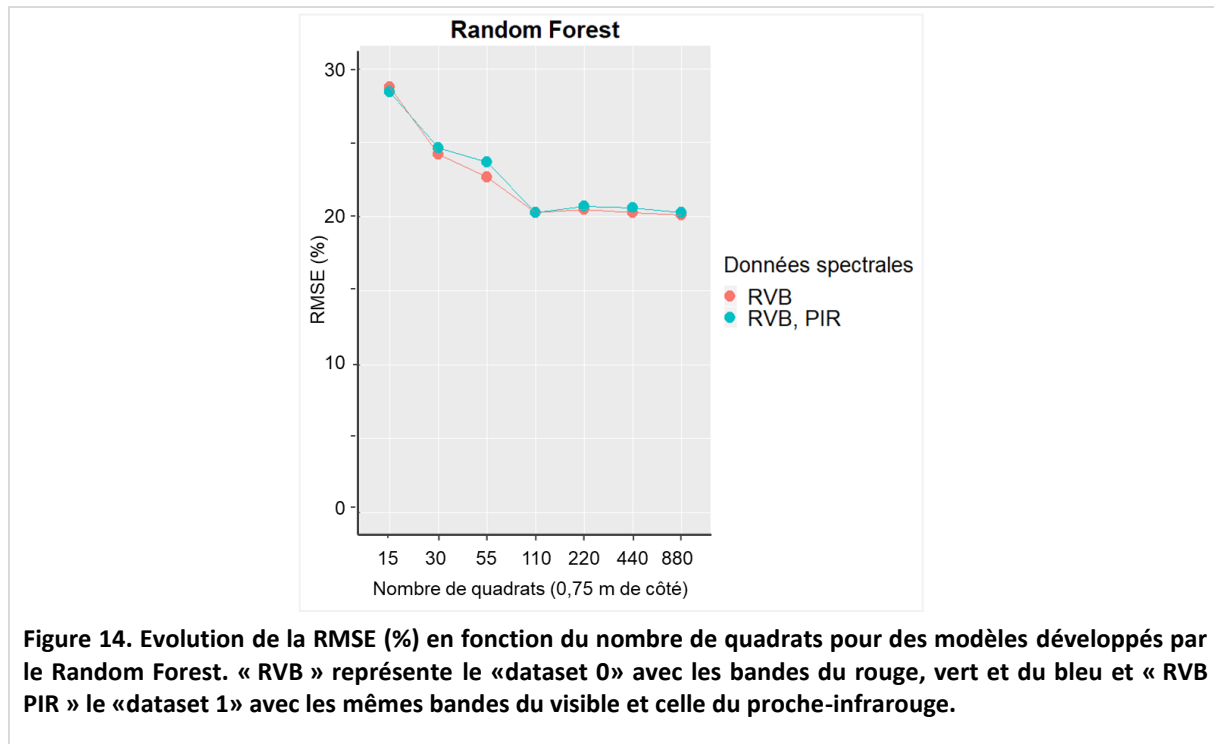


Figure 13. Cartographie des différences locales entre recouvrements prédits et observés. Résultats pour des modèles construits sur 55 entités d'échantillonnage de différentes tailles : (A) Random Forest (A) ; (B) Support Vector Regression ; (C) *K*-Nearest Neighbors ; « RVB » représente le «dataset 0» avec les bandes du rouge, vert et du bleu et « RVB PIR » le «dataset 1» avec les mêmes bandes du visible et celle du proche-infrarouge. Les zones vertes (différences positives) représentent une surprédiction du recouvrement alors que les zones rouge (différences négatives) montrent une sous prédiction.



## 2.2. Effet du nombre d'entités

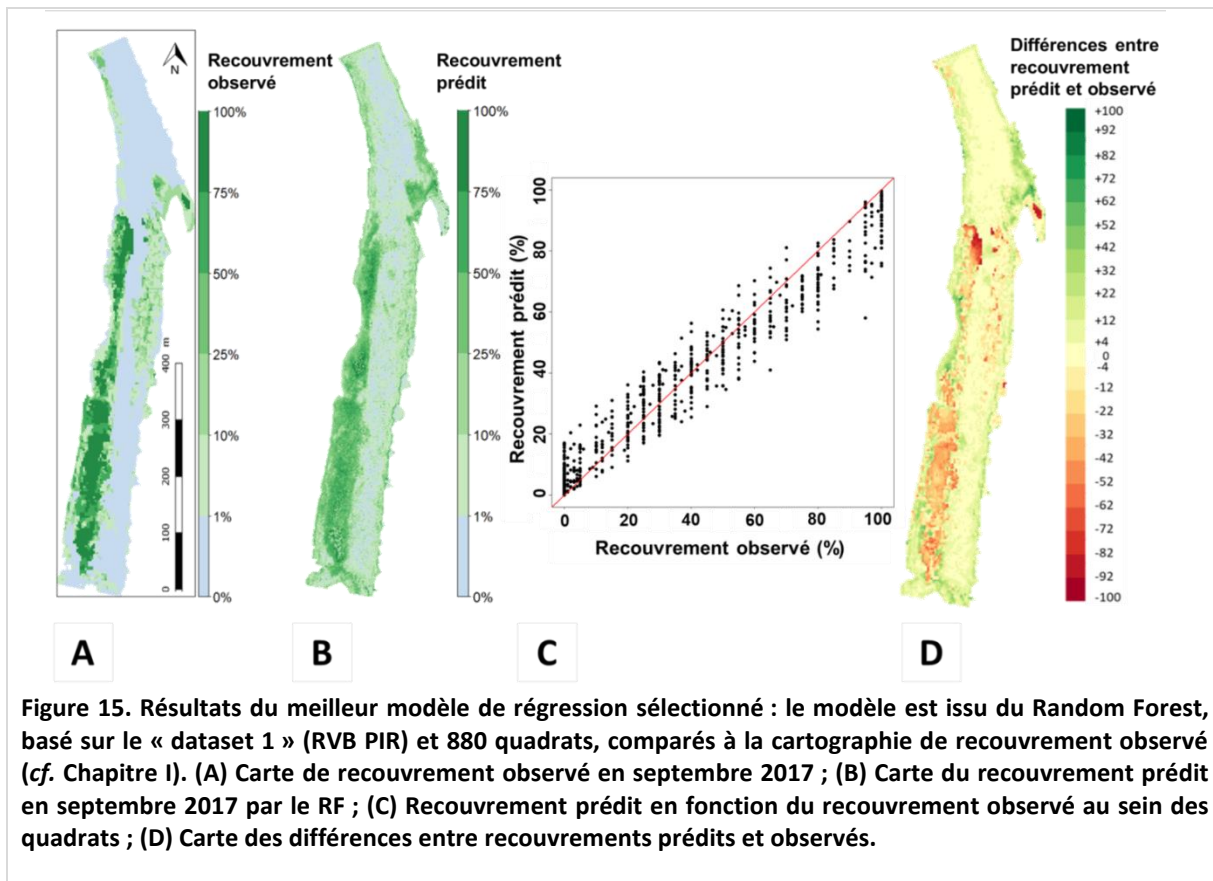
L'analyse de courbes d'apprentissage, qui décrivent les métriques d'évaluation des modèles obtenus en fonction du nombre de quadrats, a montré que les performances maximales des modèles étaient atteintes pour 110 quadrats et plus, quels que soient les jeux de données spectrales et les algorithmes utilisés (cf. Annexe 3 et Annexe 7). Plus précisément, **les métriques d'évaluation des modèles restaient constantes dès 110 quadrats pour les modèles issus du RF** (Figure 14 et cf. Annexe 3 et Annexe 7). Concernant le SVR, les mêmes observations ont pu être faites, même si les métriques semblaient n'être stables qu'à partir de 220 quadrats pour le « dataset 1 » (RVB PIR) (cf. Annexe 3 et Annexe 7).



Par ailleurs, plus le nombre de petites entités (quadrats de 0,75 m de côté) augmentait, plus les différences locales entre recouvrements prédits et observés diminuaient, autant dans les zones de substrat nu du chenal central que dans les zones d'herbiers (cf. Annexe 5). De plus, pour le RF (et les autres algorithmes), en dessous de 110 quadrats, les métriques et les cartes de différences entre recouvrements prédits et observés ont reflété des modèles non performants (RMSE >24 %) (cf. Annexe 3 et Annexe 5).

En termes de surface échantillonnée, 220 quadrats correspondent à 55 entités de 1,5 m de côté (soit 4 quadrats groupés de 0,75 m de côté). Or, un modèle basé sur 220 quadrats s'est révélé plus performant qu'un modèle basé sur 55 entités de 3 m de côté (et, a fortiori, qu'un modèle basé sur 55 entités de 1,5 m de côté). **Pour une même surface échantillonnée, l'estimation du recouvrement de la VAS sera donc meilleure avec des modèles impliquant de nombreuses petites entités** qu'avec des modèles utilisant un nombre limité d'entités plus grandes.

Par conséquent, cette deuxième partie d'analyse (§C.2) a confirmé les premières tendances observées (§C.1) : le meilleur modèle de prédiction du recouvrement est issu du Random Forest, construit avec le « dataset 1 » (RVB PIR) et un grand nombre de petites entités de 0,75 m de côté. La figure 15 résume ce meilleur résultat.



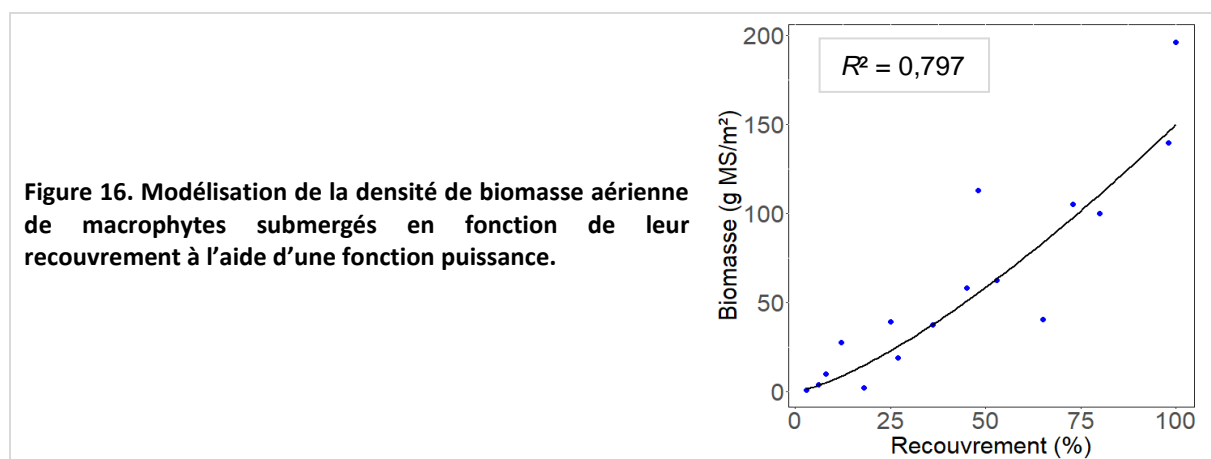
### 3. Estimation de la biomasse à partir du recouvrement

#### 3.1. Définition d'une relation « densité de biomasse aérienne-recouvrement »

La comparaison des différents ajustements des données de densité de biomasse et de recouvrement par un modèle sur la base des différents critères de qualité (§B.3) et de l'analyse des courbes d'ajustement (cf. Annexe 8), a permis de sélectionner le meilleur modèle décrivant la relation « densité de biomasse –recouvrement ». En effet, bien que les critères statistiques soient proches entre les modèles (cf. Annexe 9), seul le modèle 3 a exprimé une erreur standard résiduelle très faible (~0,79), montrant une forte variance expliquée par son modèle de régression. Ce dernier a donc été considéré comme le meilleur modèle matérialisant la **relation « densité de biomasse aérienne-recouvrement »**. Celle-ci a donc été paramétrée par une **fonction puissance** dont l'équation est la suivante :

$$Y=0,2848 \times X^{1,3607}$$

Avec X le recouvrement total (%) et Y la densité de biomasse aérienne toutes espèces confondues ( $\text{g}_{\text{MS}} \cdot \text{m}^{-2}$ ).

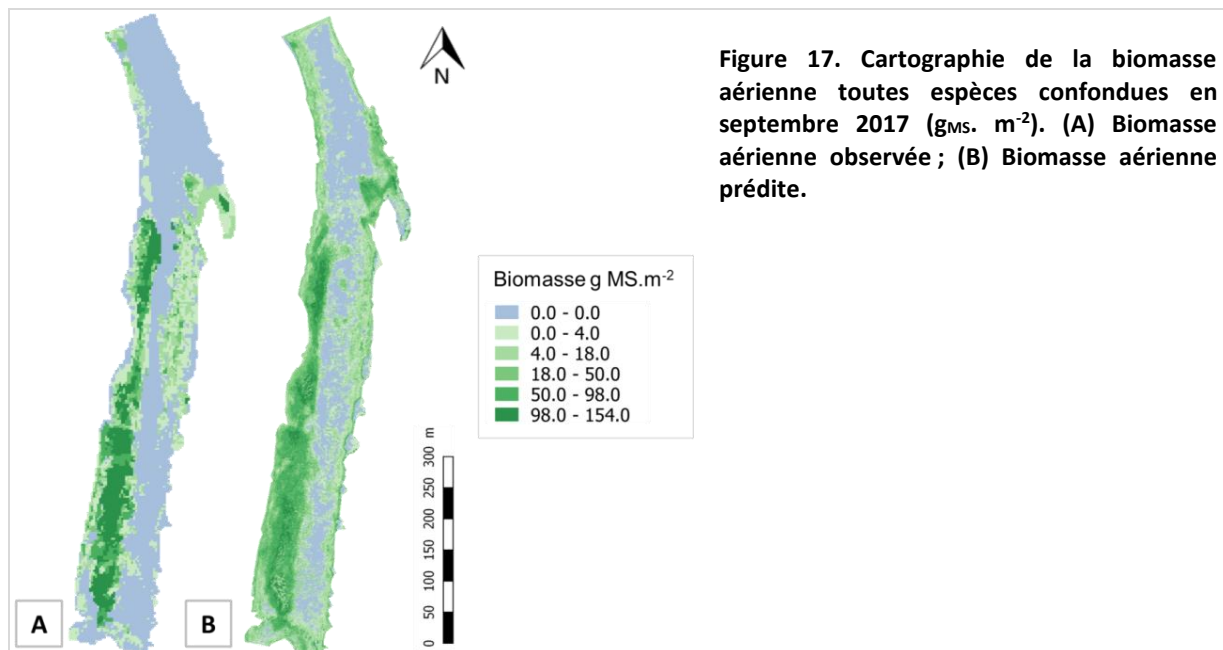




La biomasse aérienne des macrophytes augmente donc de plus en plus rapidement à mesure que le recouvrement total augmente (Figure 16). Le peu de données pour les points supérieurs à 75 % de recouvrement total ne nous permet pas de statuer quant à l'évolution de la courbe pour de fortes densités, bien que l'on s'attende à ce que lorsque 100 % de recouvrement total est atteint, la biomasse aérienne continue d'augmenter.

### 3.2. Cartographie spatiale de biomasse aérienne

Les valeurs de recouvrement total de la meilleure carte de recouvrement prédit (cf. Figure 15) ont été ensuite transformées en densité de biomasse aérienne (toutes espèces confondues) grâce à l'équation définie au §C.3.1. Cette équation a également été appliquée à la cartographie du recouvrement observé issue de la photo-interprétation de l'orthomosaïque drone (cf. Chapitre I, §2). Ainsi, deux cartes de densité de biomasse sèche aérienne ont été générées (Figure 17).



La biomasse aérienne prédite sur le site (d'environ 10ha) a alors été estimée à 1,89 t<sub>MS</sub> en septembre 2017 alors que la biomasse aérienne observée s'élevait à 2,17 t<sub>MS</sub>.

## D. DISCUSSION

Le suivi des macrophytes par télédétection est plus difficile que celui de la végétation terrestre en raison des défis supplémentaires associés à la réflectance de l'eau (liés à la forte réflexion de la surface de l'eau et à l'atténuation de la lumière par la colonne d'eau) (Nelson *et al.*, 2006; Underwood *et al.*, 2006). Des technologies et des méthodes alternatives de suivi des macrophytes doivent être développées pour améliorer les outils existants, réduisant encore les coûts pour les gestionnaires.

Dans cette étude, nous avons développé une nouvelle méthode de cartographie automatique du recouvrement de la végétation submergée et indirectement de biomasse, sur un tronçon de Garonne lors du pic de biomasse. Cette méthode comprenait des données spectrales à très haute résolution (50 cm) à partir d'une image Pléiades *pan-sharpened* combinée à un algorithme d'apprentissage automatique et avec un protocole d'échantillonnage de la VAS des milieux fluviaux optimisé. Ici, nous discuterons de l'influence des différents facteurs testés sur la qualité de la prédiction du recouvrement.

## 1. Développement d'une méthode performante de cartographie automatique des herbiers

### 1.1. Déterminer le meilleur jeu de données spectrales

Au cours du développement de la méthode de cartographie automatique, **l'utilisation d'indices de végétation comme le NDVI et GRVI n'a pas fourni d'informations supplémentaires** pour la modélisation du recouvrement des macrophytes submergés pendant le pic de biomasse. En revanche, l'ajout du PIR a semblé bénéficier légèrement à la prédiction de faibles recouvrements (*i.e.* <25 %), mais n'améliorait pas systématiquement la qualité de la prédiction dans les zones de recouvrement normalement plus élevé. **L'avantage de l'ajout du PIR dépendait de l'algorithme considéré.**

Alors que pour les applications terrestres, la bande du PIR est particulièrement utile pour détecter la variation du couvert végétal (les structures internes du mésophylle reflètent fortement l'énergie dans le PIR (Jensen, 2007; Lillesand *et al.*, 2015), l'utilisation du PIR et des indices qui en sont dérivés (*e.g.* NDVI) sont largement discutés en télédétection aquatique, en raison de la forte absorption du PIR et des longueurs d'onde rouges par l'eau (Pegau *et al.*, 1997; Fyfe, 2003; Cho *et al.*, 2008; Silva *et al.*, 2008). Même si la bande verte permet normalement une meilleure pénétration de la lumière dans les eaux turbides et donc une meilleure détection des macrophytes submergés (Fyfe, 2003; Han et Rundquist, 2003; Williams *et al.*, 2003; Pinnel *et al.*, 2005), l'utilisation du GRVI (calculé via les bandes du rouge et du vert) n'a pas compensé la faible performance du NDVI dans notre étude.

Une étude réalisée sur les zones humides a montré que les bandes du rouge et du PIR pouvaient être saturées au-delà d'une certaine densité de biomasse (Peñuelas *et al.*, 1993; Mutanga et Skidmore, 2004). De plus, dans les milieux aquatiques la variation de la réflectance du PIR enregistrée ne refléterait pas seulement la variation des conditions de végétation, mais aussi la variation de la profondeur de la plante sous la surface de l'eau (Visser *et al.*, 2015). Chen *et al.* (2018) ont clairement démontré que le PIR ne devrait être utilisé que dans le cas d'environnements aquatiques très peu profonds (<1 m). Ceci appuie d'autant plus les résultats de Cho *et al.* (2008), qui montraient que le NDVI n'était vraiment performant que dans la détection de macrophytes flottants, voire submergés mais formant une canopée à la surface. Or, de nombreux macrophytes submergés atteignent la surface en période de basses eaux en septembre, ayant une contribution plus forte au signal et rendant les bandes du rouge et du PIR plus adaptées à la détection de la végétation aquatique. En particulier, le PIR peut être utile pour prédire le recouvrement des macrophytes le long des rives (de profondeur entre 0,15 et 0,75 m), ou lorsque les macrophytes forment un couvert juste en dessous de la surface de l'eau, ce qui est souvent le cas pendant le pic de biomasse.

Par conséquent, **les 4 bandes spectrales (R, V, B et PIR)** de l'image Pléiades doivent être utilisées **pour modéliser le recouvrement des macrophytes.**

### 1.2. Prédire le recouvrement quel que soit l'algorithme

Les algorithmes de *machine learning* sont de plus en plus utilisés comme classificateurs dans le suivi des macrophytes par télédétection (*cf.* Tableau 1, §A.1.3.1). A notre connaissance aucune étude n'a utilisé ces algorithmes en régression dans ce type d'application de la télédétection. Le présent travail a montré que l'utilisation de ces algorithmes en régression basée sur l'imagerie Pléiades constitue une approche relativement efficace pour prédire le recouvrement des macrophytes et, indirectement, la biomasse.

La réalisation de la méthode de télédétection ne dépend pas vraiment des algorithmes de régression testés. Les différences obtenues d'un algorithme à l'autre dépendent surtout des variables prédictives utilisées (*i.e.* les données spectrales) et de la paramétrisation de l'algorithme. Avec le jeu de données





spectrales le plus approprié à chaque algorithme, les résultats statistiques étaient proches entre les algorithmes avec seulement des différences significatives locales dans les cartes de recouvrement prédit. Les meilleurs modèles obtenus pour chaque algorithme ont permis d'obtenir des cartes de recouvrement avec des coefficients de détermination ( $R^2$ ) acceptables (autour de 0,7) et des erreurs de prédiction moyennes sur le site relativement faibles (RMSE <25 %). Une paramétrisation correcte de différents algorithmes d'apprentissage automatique doit donc conduire à des résultats similaires. Cependant, **moins d'erreurs de prédiction locales ont été observées pour les modèles issus du Random Forest (RF)**, suggérant une meilleure paramétrisation pour celui-ci. **Les limites spatiales des herbiers situés le long de la rive droite étaient également mieux définies.** En effet, le SVR est particulièrement sensible au choix des paramètres (notamment le paramètre  $\gamma$ , cf. §B.2.3.2) qui peut altérer considérablement ses performances (Brown *et al.*, 1999; Mountrakis *et al.*, 2011). Par exemple, son paramètre  $\gamma$  était en général faible (<1) (cf. Annexe 3), conduisant à un modèle pas assez généraliste. De plus, le  $K$ -NN étant un algorithme à faible biais et forte variance, il peut être plus souvent sujet à l'*overfitting*. Également, cet algorithme a semblé plus difficile à paramétrer en fonction des jeux de données spectrales, les seuls résultats acceptables ayant été obtenus avec le « dataset 0 », soit avec les bandes du spectre du visible (R, V, B). Le RF est, quant à lui, connu pour être efficace dans la gestion des données de grande dimension et de la multi-colinéarité entre les variables prédictives (Belgiu et Drăguț, 2016). A l'échelle des entités, les métriques d'évaluation des modèles étaient aussi largement supérieures ( $R^2 >0,9$ ) par rapport à celles obtenues avec les autres algorithmes.

Par conséquent, dans cette étude, **le RF a été considéré comme l'algorithme d'apprentissage automatique le plus approprié pour la cartographie des macrophytes fluviaux.** Toutefois, si la taille du jeu de données n'est pas limitante, n'importe quel algorithme de *machine learning* pourrait être en théorie utilisé pour cartographier le recouvrement des macrophytes.

### 1.3. Définir et optimiser une stratégie d'échantillonnage

Les algorithmes de *machine learning* et leur précision de prédiction dans le cas d'une application en télédétection sont **sensibles au nombre et à la taille des entités utilisées lors de la phase d'entraînement.**

L'échelle de l'échantillon d'apprentissage (*i.e.* la taille de l'entité d'échantillonnage) a influencé la précision des prédictions de recouvrement des macrophytes. Avec un nombre limité d'entités d'échantillonnage ( $n = 55$ ), l'utilisation d'entités de 3 m de côté était plus efficace que l'utilisation d'entités plus petites (*i.e.* <1,5 m de côté). Toutefois avec des entités de 3 m de côté, les prédictions obtenues n'étaient pas satisfaisantes, en particulier pour les zones de substrat nu où les surestimations locales étaient encore trop importantes, par rapport à un modèle de régression basé sur 880 quadrats. En effet, la meilleure carte de recouvrement prédit a été obtenue via un modèle de régression développé sur 880 quadrats échantillonnés, suggérant que pour une même surface prospectée (55 placettes *vs.* 880 quadrats), il est préférable d'estimer le recouvrement au niveau d'entités plus petites (cf. taille des quadrats), plus nombreuses (et à fortiori, individuelles). Nos résultats ont montré qu'avec une telle stratégie d'échantillonnage, les herbiers de macrophytes sont particulièrement bien distribués et, lorsqu'elles existent, les erreurs locales de prédiction sont les plus faibles par rapport à d'autres stratégies sur le terrain. Cependant, il n'est pas impossible que l'augmentation du nombre de placettes (entités de 3 m de côté) permette d'obtenir des résultats cartographiques aussi performants que ceux obtenus avec 880 quadrats. Travailler à cette échelle (*i.e.* 3 m) pourrait aussi compenser les incertitudes potentielles dans le géoréférencement d'une image satellite à résolution spatiale de 50 cm en particulier si l'erreur de positionnement GPS des entités d'échantillonnage est supérieure à la taille d'un demi-pixel. Néanmoins, échantillonner plus d'entités de 3 m reste peu envisageable du fait des moyens humains et coûts logistiques conséquents que cela nécessiterait.

Les algorithmes d'apprentissage automatique ont également été influencés par le nombre de données d'apprentissage et leur distribution sur le site d'étude. Les courbes d'apprentissage ont confirmé que **jusqu'à 55 quadrats de 0,75 m de côté, le nombre de données était insuffisant pour faire des prédictions satisfaisantes**. Nos résultats ont montré que pour les modèles utilisant au moins 110 quadrats, les cartes de recouvrement prédit et les statistiques des modèles étaient très similaires à celles basées sur 880 quadrats. De plus, les estimations basées sur 220 quadrats de 0,75 m de côté ont été nettement améliorées par rapport à celles obtenues en utilisant 55 entités de 1,5 m de côté, la surface totale échantillonnée étant la même dans les deux cas. Par conséquent, notre étude confirme la performance supérieure d'un échantillonnage au sein de nombreuses petites entités par rapport à de plus grandes entités en nombre plus restreint. Ce critère est particulièrement avantageux pour le suivi des macrophytes en milieu fluvial où l'estimation visuelle du recouvrement des macrophytes au fond de l'eau est relativement difficile à l'échelle d'une entité de 3 m de côté, en particulier dans les zones profondes, et/ou turbides, et rend nécessaire subdiviser de grandes entités pour obtenir des estimations précises *in situ*.

D'autre part, par rapport à 55 entités de 3 m de côté (*i.e.* placettes), la surface d'échantillonnage prospectée a également été réduite par 8 en utilisant 110 entités de 0,75 m de côté (*i.e.* quadrats). Même si l'utilisation de nombreuses petites entités implique un temps supplémentaire sur le terrain (*i.e.* dû aux déplacements dans l'eau et à l'acquisition des coordonnées GPS), celui-ci est compensé par le temps gagné lors de l'estimation du recouvrement sur une petite échelle d'échantillonnage, et par la manipulation d'une entité d'échantillonnage plus ergonomique, facilitant son déplacement et son maintien au fond de l'eau. D'après notre expérience *in situ*, le temps d'échantillonnage passé sur une entité est donc presque linéairement lié à sa surface : comparé à 110 quadrats de 0,75 m de côté, il faudrait alors environ 8 fois plus longtemps pour estimer le recouvrement au sein de 55 entités de 3 m de côté. Ainsi, par rapport à 55 placettes, l'effort d'échantillonnage global serait réduit par 8 lors de l'utilisation de 110 quadrats, et conduirait à une nette augmentation des performances de prédiction de recouvrement.

Par conséquent, lors de futures campagnes de suivi de la VAS au sein d'un tronçon de rivière de 1 km, **nous recommandons d'estimer le recouvrement au sein de ca.100-200 quadrats individuels de 0,5 voire 1 m<sup>2</sup>, afin d'obtenir une cartographie représentative du recouvrement des macrophytes en utilisant l'imagerie Pléiades**.

Notre méthode de cartographie automatique s'est avérée être fonctionnelle, à moindre coût pour l'opérateur et pour un résultat satisfaisant dans un délai restreint. Néanmoins, l'utilisation de la télédétection des macrophytes submergés des milieux fluviaux dépend en partie des ressources existantes et donc de la phase d'acquisition de données. Cette méthode repose en priorité sur les qualités d'appréciation et d'estimation de l'opérateur : un biais possible concerne la variabilité de l'évaluation visuelle du recouvrement de la végétation (Willby *et al.*, 2009) mais surtout sur le choix de la distribution des entités échantillonnées.

La principale difficulté de cette méthode par régression a été l'apprentissage des valeurs extrêmes de recouvrement (*i.e.* 0 % et >75 %). En effet, même avec le meilleur modèle de régression (*i.e.* avec le Random Forest, construit sur 880 quadrats et le « dataset 1 »), le recouvrement des macrophytes était encore sous-estimé dans une certaine mesure (les différences locales maximales entre recouvrements prédits et observés atteignant toujours 28 %) et certaines zones sans végétation étaient toujours surestimées (les différences maximales atteignant 22 %). Malgré une attention particulière portée sur l'acquisition de données relativement équilibrées de classes d'abondance des herbiers, les forts recouvrements (*i.e.* supérieurs à 75 %) étaient très peu représentés sur les entités échantillonnées (*i.e.* seulement 11 % du nombre total d'échantillons) (*cf.* Tableau 2 §B.1.1). Un certain nombre d'études qui sont résumées dans Guo *et al.* (2017), ont discuté de l'effet des données déséquilibrées sur la





qualité de la classification d'apprentissage automatique. Lorsque certains attributs sont peu présents dans les données d'apprentissage, ils pourraient très probablement être prédits comme des occurrences rares, non détectées ou ignorées, ou supposées comme du bruit ou des valeurs aberrantes, ce qui a conduit à des prédictions plus erronées de certains recouvrements (Ali *et al.*, 2005). Ceci pourrait expliquer les erreurs locales de prédiction pour les forts recouvrements. Cependant, comme l'ont souligné Visa et Ralescu (2005), des données d'apprentissage parfaitement équilibrées ne sont pas nécessairement une garantie d'amélioration des performances d'un classificateur. L'échantillonnage sur le terrain doit être représentatif du site d'étude (Petersen *et al.*, 2005).

Par conséquent, il est possible que l'augmentation du nombre d'entités pour les recouvrements extrêmes permette d'améliorer encore les résultats cartographiques pour de futures campagnes de suivi de la VAS. La prise en compte d'un nombre plus élevé de petites entités, en particulier dans les zones où les valeurs de réflectance étaient très fluctuantes (*e.g.* les zones sans végétation), pourrait aussi améliorer la précision de prédiction du recouvrement en tenant compte d'une plus grande variabilité de la réflectance.

## 2. Estimer la biomasse à partir du recouvrement

La biomasse aérienne prédite (*i.e.* issue du recouvrement prédit) a été estimée à 1,89 t<sub>MS</sub> avec le meilleur modèle de régression alors que la biomasse aérienne calculée à partir du recouvrement observé s'élève à 2,17 t<sub>MS</sub> sur le site de 10 ha ; cet écart résultant de la sous-estimation du recouvrement de la VAS par l'algorithme utilisé pour la cartographie automatique.

Il est important de noter que la biomasse aérienne correspondant au recouvrement observé repose sur une estimation de celui-ci par photo-interprétation. Il est alors probable que la photo-interprétation de certaines zones ait conduit à des valeurs sous ou sur estimées de recouvrement, et donc de biomasse. Malgré cet écart entre les deux valeurs de biomasse aérienne, celles-ci restent dans le même ordre de grandeur et relativement proches, soulignant la performance de notre modèle de prédiction, y compris si l'objectif est d'en inférer des valeurs de biomasse, et encourageant la poursuite du développement de cette méthode de cartographie automatique. Également, bien que la biomasse aérienne soit un indicateur clé de la biomasse totale, la biomasse souterraine (racinaire) étant la principale composante du stockage, l'utilisation du recouvrement restera insuffisante pour fournir des estimations fiables et précises de la biomasse totale (Mellors, 1991; Congdon *et al.*, 2017).

Par ailleurs, le passage d'une cartographie de recouvrement à une cartographie de biomasse dépend de la relation établie entre ces deux grandeurs. Or celle-ci n'est pas linéaire : lorsque le recouvrement maximum est atteint, la biomasse continue d'augmenter. En dépit de notre jeu de données restreint, un début de plateau est néanmoins observable pour des recouvrements de 100 %. De fait, la biomasse prédite pourrait avoir été sous-estimée dans les zones de forts recouvrements, du fait d'une perte d'information. L'obtention de plus de données pourrait préciser la relation actuelle. En outre, les relations linéaires utilisées par certains auteurs (Duarte et Kirkman, 2001; Lyons *et al.*, 2015; Congdon *et al.*, 2017) suggèrent qu'une transformation logarithmique de la densité de biomasse aérienne et du recouvrement, comme proposée en figure 18, pourrait linéariser la relation définie au laboratoire, réduire la variabilité des forts recouvrements et probablement augmenter la qualité d'ajustement par un modèle (la transformation logarithmique de la densité de biomasse seule ne pouvant pas empêcher la saturation de la relation si celle-ci se produit).

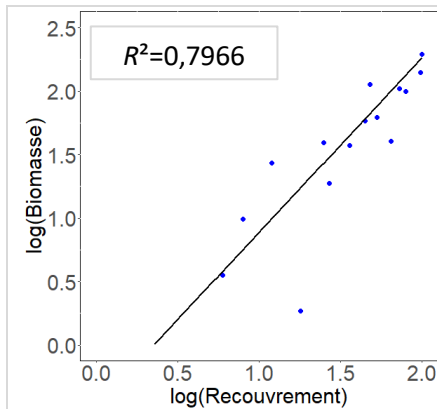


Figure 18. Linéarisation de la relation densité de biomasse aérienne- recouvrement par transformation logarithmique :

$Y = 1,3607X - 0,5457$  avec X et Y les logs du recouvrement et de la biomasse aérienne, respectivement.

Il est aussi possible que sur le site d'étude la biomasse présente n'augmente pas démesurément au-delà des valeurs mesurées. En effet, la relation non linéaire de Carstensen *et al.* (2016) a montré que la biomasse augmentait progressivement avec le recouvrement, mais que passé un certain seuil celle-ci n'augmentait plus du fait d'un phénomène de densité-dépendance (Duarte et Kalff, 1987, 1990; Scrosati, 2005; Carstensen *et al.*, 2016; Vieira *et al.*, 2018). Cela pourrait éventuellement réduire la croissance des macrophytes lorsque 100 % de recouvrement est atteint.

Enfin, la relation utilisée repose sur l'acquisition de données *in situ* de biomasse sur une seule période de l'année (septembre). Or, certaines des espèces présentes sur le site ont deux pics de biomasse dans l'année (*e.g.* *Ranunculus fluitans*). L'idéal serait de constituer un corpus de données de terrain sur la biomasse pour les espèces de macrophytes pour différentes saisons de croissance afin de tester l'effet de la saisonnalité sur la relation biomasse-recouvrement. De futurs travaux devraient également viser à mieux prendre en compte la complexité de la relation en introduisant des données de covariables environnementales (*e.g.* coefficient d'atténuation de la lumière, profondeur) comme déjà entrepris pour certains herbiers marins (Carstensen *et al.*, 2016; Congdon *et al.*, 2017).

### 3. Vers une amélioration de l'analyse spatiale : mieux traiter le signal

De nombreuses études ont révélé que le signal spectral de la VAS pouvait être limité par les interférences atmosphériques, mais aussi par des facteurs environnementaux et biologiques qui seront présentés ci-après. Leur variabilité naturelle spatiale et temporelle au sein des cours d'eau comme la Garonne peut d'autant plus générer des réflexions différentes pour des caractéristiques similaires et donner lieu à une réponse spectrale mixte (Williams *et al.*, 2003), qui pourraient être à l'origine des erreurs locales de prédiction du recouvrement observées. Des zones de surestimations du recouvrement étaient toujours observées au niveau des zones normalement à faible recouvrement macrophytique dans le chenal central ou dans la zone aval du site, où le débit et la profondeur de l'eau étaient importants, et certaines sous-prédictions locales étaient situées dans des zones où les matières en suspension étaient fortement concentrées et le substrat constitué d'une épaisse couche de vase (*e.g.* dans le bras mort).

C'est pourquoi, dans un souci d'amélioration du suivi des macrophytes par télédétection, les futurs travaux devraient **prioriser la séparation du signal des macrophytes de ses nombreuses influences externes.**



### 3.1. Au-dessus de la surface de l'eau

Les principales sources d'atténuation du signal spectral entre le satellite et la surface de l'eau sont la couverture nuageuse, les effets atmosphériques et les angles de vision du système et la rugosité de la surface de l'eau (Bostater *et al.*, 2004; Morel et Belanger, 2006).

En télédétection, le signal total reçu à l'altitude du satellite est dominé par le rayonnement apporté par la diffusion atmosphérique, et seulement 8 à 10% du signal correspond à la réflectance de surface de l'eau (Kirk, 1994; Mishra *et al.*, 2005). En effet, une partie de la luminosité est due à la réflectance de la cible d'intérêt et le reste est dérivé de la luminosité de l'atmosphère elle-même. Par conséquent, une **correction des effets atmosphériques** est nécessaire pour récupérer une information quantitative précise sur la VAS à partir d'images satellites :

- Travailler en réflectance de surface (ou *Bottom of atmosphere reflectance*) permettrait de s'affranchir des effets atmosphériques et de leurs corrections inhérentes et donnerait directement la réflectance de la surface de l'eau. Plusieurs algorithmes opérationnels pour la correction atmosphérique ont été développés (Hadjimitsis *et al.*, 2004; El Hajj *et al.*, 2008; Hadjimitsis et Themistocleous, 2008). Leur problème majeur est de calculer la réflectance de surface à partir de la réflectance *Top of Atmosphere* (définie au §B.1.2). Pour cela, des informations sur le profil spectral du capteur et les propriétés atmosphériques au moment de l'acquisition (*i.e.* l'épaisseur optique de l'atmosphère, la pression atmosphérique, la quantité de vapeur d'eau, la quantité d'ozone, ainsi que la composition et la quantité de gaz aérosols) seraient nécessaires pour estimer les effets de diffusion et d'absorption atmosphérique. A notre connaissance, les satellites Pléiades ne fournissent pas ce type de métadonnées. En revanche, les images Sentinel-2, en accès libre, le permettent. Une solution pourrait être d'extraire les pixels des images Pléiades présents au sein des pixels de Sentinel-2 (de réflectance de surface), de créer une relation linéaire entre les données spectrales de ces deux capteurs et de l'inférer à de futures images Pléiades.
- D'autres méthodes basées sur la soustraction d'objet sombre (Teillet et Fedosejevs, 1995; Chavez, 1996) pourraient être aussi explorées. Ces méthodes éviteraient le recours à des mesures atmosphériques mais nécessiteraient des codes de transfert radiatifs pour effectuer une correction radiométrique absolue.

Par ailleurs, **les ombres occasionnées dans les images** de télédétection entraînent souvent des problèmes de mauvaise prédiction d'une variable biophysique. Le critère de non-obstruction est de fait toujours le plus contraignant le long des berges de cours d'eau boisés ou d'autres obstacles (par exemple des ponts) qui surplombent le cours d'eau. La plupart des études de télédétection en milieu aquatique (comme celle-ci), masquent l'ombre car il n'existe pas encore à notre connaissance de méthode automatique universelle pour les traiter :

- Un lissage des données spectrales par filtre médian (*i.e.* le *Median filter ranks*) pourrait, dans un premier temps, éliminer localement le bruit des échantillons causé par l'ombrage. Avec ce filtre, les pixels affectés pourraient être corrigés en assignant la valeur de réflectance médiane de  $n$  pixels voisins.
- Également, il existe certaines méthodes de détection des ombres en milieu terrestre (Ngo, 2015), ayant recours à différents indices d'ombre, qui mériteraient d'être explorées et adaptées pour de futures études sur les milieux aquatiques.

### 3.2. Sous la surface de l'eau

Les plantes aquatiques ne sont pas aussi facilement détectables que la végétation terrestre en raison des difficultés inhérentes à l'interprétation des valeurs de réflectance de l'eau (Peñuelas *et al.*, 1993; Lehmann et Lachavanne, 1997; Silva *et al.*, 2008).

La hauteur d'eau, les constituants et les composants optiquement actifs (OAC) de l'eau affectent le transfert radiatif et atténuent également le signal radiométrique de la VAS de façon exponentielle (Kirk, 1994; Mobley, 1994; Lieutaud et Puech, 1996; Hestir *et al.*, 2008). Lorsque la colonne d'eau est fortement colorée par la matière organique dissoute ou très trouble en raison de fortes concentrations de seston (*i.e.* ensemble des particules organiques ou inorganiques, minérales, vives ou inertes, en suspension dans l'eau et dénuées de mobilité), les signaux optiques des macrophytes peuvent être fortement atténués par la faible pénétration de la lumière, les rendant parfois impossibles à détecter. Également les OAC, tels que la chlorophylle contenue dans le phytoplancton, peuvent avoir des caractéristiques spectrales similaires à celles de la végétation aquatique (Gitelson *et al.*, 1993; Rundquist *et al.*, 1996; Ampe *et al.*, 2014) et pourraient masquer le signal spectral de la VAS. Ceci a déjà été mis en évidence dans des études portant sur la détection des macroalgues (Goodin *et al.*, 1993; Han *et al.*, 1994; Han, 1997). Ainsi, les mesures de réflectance de surface pour la végétation aquatique submergée sont généralement inférieures à 10 % de la réflectance (Everitt *et al.*, 1999; Dierssen *et al.*, 2003; Fyfe, 2003; Pinnel *et al.*, 2005). Toutefois, des études ont montré que la végétation aquatique submergée pouvait être cartographiée automatiquement par télédétection (par classification) à une profondeur maximale comprise entre 2 m et 3 m (Han et Rundquist, 2003; Sawaya *et al.*, 2003).

Dans ce travail, **l'effet de la profondeur sur le signal radiométrique** de la scène Pléiades n'a pas été corrigé, faute de données adéquates sur les propriétés optiques de la colonne d'eau. Toutefois, des corrections existent dans la littérature :

- Certains études ont montré qu'il était possible de corriger les signaux spectraux de la VAS selon la hauteur d'eau, à l'aide d'algorithmes prenant en compte l'atténuation de la lumière (et sa réflexion) en fonction de la charge des sédiments et de l'eau sus-jacente (Cho *et al.*, 2008; Lu et Cho, 2011; Flynn et Chapra, 2014). Ainsi, des facteurs d'absorption et de diffusion de l'eau étaient appliqués aux données d'une image pour obtenir la réflectance attribuée à la surface du fond de l'eau y compris les herbiers marins. L'application de ces corrections pourrait non seulement conduire à une amélioration de la performance des modèles de prédiction du recouvrement, mais aussi rendre l'utilisation des indices de végétation plus fiable et reproductible qu'actuellement, en raison de l'absorption des signaux du PIR et du rouge qui sont essentiels pour ces indices.

Par ailleurs, les signaux spectraux mesurés par un capteur (aéroporté ou satellite) sont aussi fortement affectés par les interactions avec le rayonnement réfléchi par le fond (*i.e.* le substrat) (Maritorena *et al.*, 1994; Pasqualini *et al.*, 1997; Mishra *et al.*, 2005, 2006, 2007; Lathrop *et al.*, 2006; O'Neill et Costa, 2013). Par exemple, un substrat sombre diminue le contraste avec les macrophytes, se traduisant généralement par une plus faible performance cartographique (Pasqualini *et al.*, 1997; Lathrop *et al.*, 2006; O'Neill *et al.*, 2011). Par conséquent, isoler la réponse spectrale des plantes des interférences liées à la colonne d'eau, et au substrat, doit être le principal défi de la télédétection de la VAS.

Pour ce faire, il pourrait alors être très utile de **connaître la réflectance sous la surface de l'eau, au-dessus de la canopée des macrophytes submergés, mais aussi au fond de l'eau** :

- Ces réflectances peuvent être dérivées à l'aide de modèles de transfert radiatif. En effet, certains modèles peuvent désormais incorporer les herbiers sous forme de canopée tridimensionnelle dans un fluide en mouvement (Zimmerman, 2003; Hedley, 2008). Plusieurs études ont encouragé ce



type d'approches par des mesures terrain à l'aide de spectro-radiomètre afin d'obtenir la réflectance d'herbiers et de différents types de substrat (Pinnel, 2007; Heblinski *et al.*, 2011; Mutanga *et al.*, 2012; Hedley *et al.*, 2017).

- Également, inclure de la télédétection active, telle que la technologie underwater LiDAR, à la télédétection passive (*i.e.* optique), pourrait aussi apporter une nette plus-value à l'acquisition de données sous la surface de l'eau : certaines études portant sur les herbiers marins ont notamment montré qu'il était possible de déterminer la hauteur des espèces et de définir la distance entre le couvert végétal et la surface de l'eau avec ce système (Wang et Philpot, 2007; Pan *et al.*, 2013, 2016).

Néanmoins, les principales limites à la réalisation de ces mesures restent l'acquisition onéreuse de ces outils (spectro-radiomètre ou LiDAR), mais également le coût logistique de ces mesures.

Enfin, concernant les facteurs biologiques, en télédétection, les petits patches d'herbiers sont plus difficiles à détecter que les patches plus denses et étendus (Lechner *et al.*, 2009). Également, plusieurs études portant sur la classification de la végétation submergée ont également montré que les espèces végétales aquatiques ne formant pas de canopée sont les plus sujettes aux erreurs de classification (Vis *et al.*, 2003; Valta-Hulkkonen *et al.*, 2005; Wolter *et al.*, 2005). De surcroît, les plantes à canopée et les plantes à feuilles larges (*e.g.* *Potamogeton nodosus*) ont une zone de réflexion davantage efficace que des espèces poussant verticalement avec une surface foliaire réduite (Williams *et al.*, 2003). Par conséquent sur notre site, certaines des 12 espèces de plantes aquatiques (*cf.* Chapitre I, §B.2) à hauteur et surface foliaire réduites (*e.g.* *Elodea canadensis*) pourraient ne pas avoir été détectées. Enfin, une faible concentration de certains pigments photosynthétiques dans les feuilles, tels que les chlorophylles *a* et *b*, les caroténoïdes (*i.e.* les carotènes et les xanthophylles), pourraient également affecter négativement la réflectance de la végétation (Kumar *et al.*, 2001), augmentant le taux d'erreur lors de la prédiction du recouvrement total.

- Bien que les **caractéristiques morphologiques des espèces** n'aient pas été prises en compte dans cette étude, ces informations pourraient être pertinentes pour une meilleure prise en compte de toutes les espèces dans la détection des herbiers. Certaines études sur les herbiers marins ont notamment utilisé les empreintes spectrales de différentes espèces à plusieurs périodes de l'année pour améliorer la capacité de détection des espèces en fonction de la période d'acquisition des images (Fyfe, 2003; Villa *et al.*, 2017). Ces mesures complémentaires pourraient donc être explorées à l'avenir.

Malgré les nombreuses perturbations du signal spectral qui peuvent s'opérer en milieux aquatiques, les algorithmes d'apprentissage automatique se sont montrés être des outils puissants, capables de créer des modèles convaincants de prédiction du recouvrement total et prometteurs pour d'autres applications.

## 4. Perspectives

### 4.1. Suivre la dynamique temporelle des herbiers des milieux fluviaux

Les données satellites ont montré leur potentialité de cartographie des macrophytes submergés de manière reproductible et même dans des conditions complexes d'applications, que constituent les systèmes fluviaux. La nécessité de cartographier et de surveiller automatiquement les herbiers sur une gamme d'échelles spatiales et temporelles est un prochain défi important à relever pour évaluer l'état des hydrosystèmes et appréhender leur dynamique. Des **cartographies multi-temporelles de biomasse** pourraient d'autant plus aider à la calibration du modèle mécaniste du projet DEMETHER.



Nous pensons qu'il existe une potentialité d'application de notre méthode pour un suivi satellite de la VAS à différentes périodes de l'année et/ ou sur les autres sites de la Garonne. Dans cette optique, de nombreuses images satellites multi-temporelles et pour d'autres sites de la Garonne marqués par de fortes densités d'herbiers durant l'été (*e.g.* Roques sur Garonne et Toulouse-centre), ont été acquises cours de ce travail de recherche (*cf.* Annexe 10). En parallèle, une deuxième campagne de relevés terrain de recouvrement (semblable à celle effectuée en septembre 2017) a été réalisée en juillet 2019 (*cf.* Annexe 11) afin de bénéficier d'un jeu de données de validation pour un éventuel suivi temporel sur le site de Seilh.

Le drone pourrait d'autant plus avoir un intérêt lors des campagnes terrain, pour une meilleure vision des herbiers sur l'ensemble du linéaire de la rivière au cours de l'année, mais aussi comme outil de validation du recouvrement prédit pour du suivi multi-dates, grâce à des photos aériennes au-dessus des entités d'échantillonnage. En ce sens, des entités de validation pourraient être obtenues par photo-interprétation des orthomosaïques drone qui ont été effectuées tout au long de ce travail de recherche pour diverses périodes de l'année (*cf.* Annexe 12), comme cela a été réalisé pour septembre 2017. Actuellement, ces orthomosaïques ont donné un aperçu de la dynamique temporelle des herbiers sur le site d'étude.

- De premiers tests d'application de notre meilleur modèle de régression (issu du Random Forest avec RVB PIR et 880 quadrats) ont été effectués pour un suivi temporel de la dynamique des herbiers sur le site de Seilh. Comme attendu, les différentes cartes de recouvrement prédit entre 2017 et 2019 étaient médiocres (*cf.* Annexe 13), du fait de la variabilité significative des propriétés physiques des milieux (hauteur d'eau, atténuation de la lumière) au cours du temps. Aucune tendance de dynamique temporelle n'était observable. Ces premiers résultats, ont suggéré que le modèle développé pendant le pic de biomasse est trop influencé par les conditions d'apprentissage (*i.e.* le pic de biomasse de septembre 2017) et qu'il n'est pas assez généraliste pour être applicable à ce stade à d'autres situations (*i.e.* autre date ou autre site). Par conséquent, notre modèle de prédiction devra être adapté pour obtenir des résultats prometteurs pour suivre la dynamique spatiale et temporelle des herbiers de la Garonne. Diverses pistes d'améliorations pourraient alors être explorées.

Dans la littérature, les premières tentatives de suivi temporel de la végétation aquatique ont eu recours au développement de **modèles pour chaque date** (Zhao *et al.*, 2012, 2013) ou au développement **d'un modèle intégrant différentes dates d'échantillonnage** (Gullström *et al.*, 2006; Ma *et al.*, 2017). Leurs suivis consistaient en la discrimination des types biologiques de macrophytes (submergés, émergés ou flottants) par classification. Toutefois, ces modèles ne permettent pas d'améliorer les incertitudes de prédiction dues aux changements atmosphériques, à la qualité de l'eau (turbidité), à la hauteur d'eau et à l'angle solaire. Des corrections doivent donc être apportées pour rendre les images comparables entre elles.

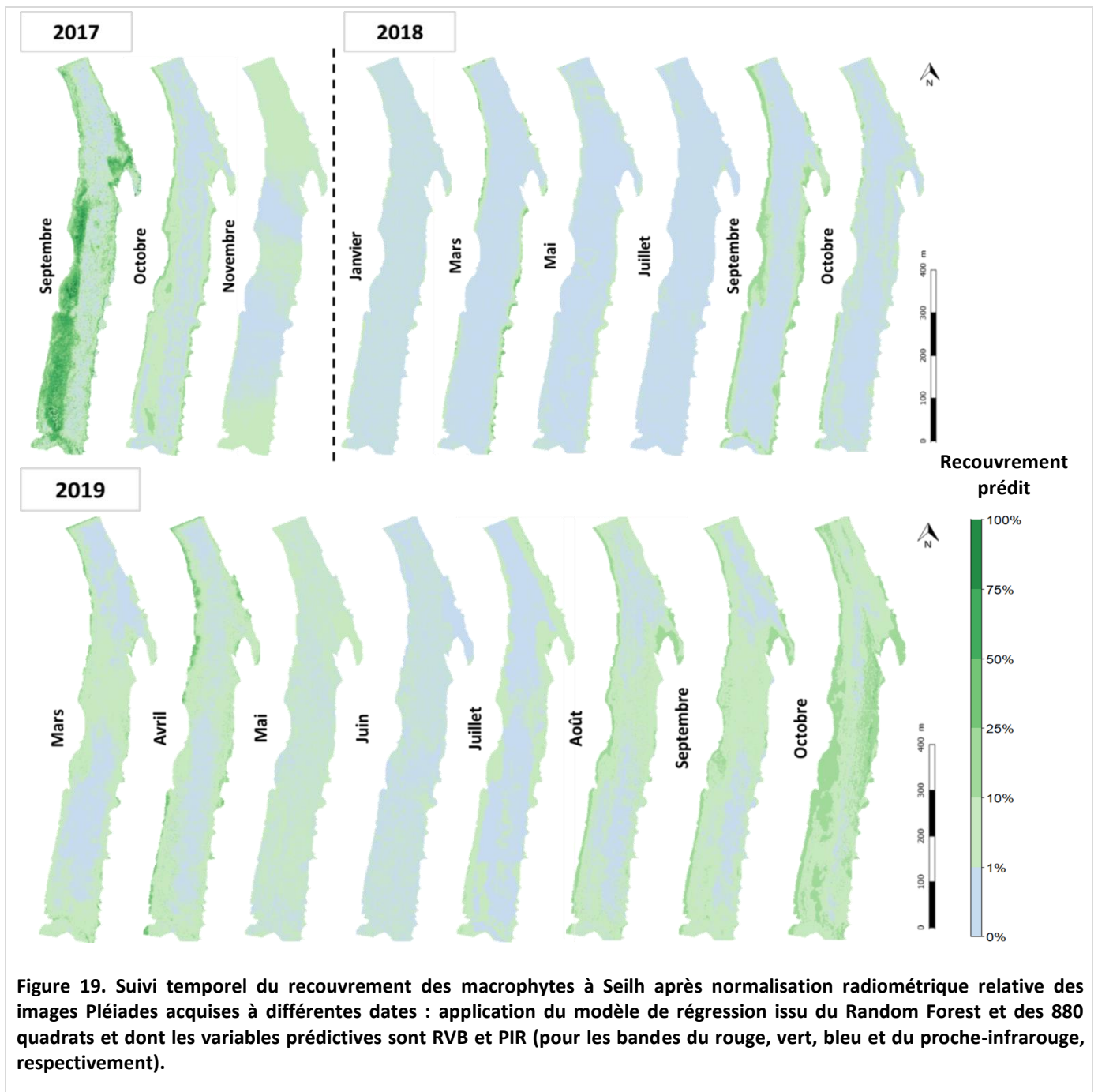
- Pour détecter des changements entre des séries temporelles, de nombreux chercheurs ont recours à la normalisation radiométrique relative des images de séries temporelles (Hall *et al.*, 1991; Furby et Campbell, 2001; Song *et al.*, 2001; Du *et al.*, 2002; El Hajj *et al.*, 2008; Broncano-Mateos *et al.*, 2010) afin de s'affranchir de modèles de transfert radiatifs et de propriétés optiques atmosphériques difficiles à acquérir. La normalisation repose sur l'hypothèse que la relation entre les réflectances *Top of Atmosphere* enregistrées à deux dates différentes à partir de régions de réflectance constante est spatialement homogène et peut être approximée par une fonction linéaire. Des régressions linéaires sont donc appliquées pour chaque bande spectrale entre des images à normaliser (différentes dates) et une image de référence (*i.e.* l'image sur laquelle un modèle de prédiction du recouvrement a été développé). La normalisation radiométrique relative calibre donc les images les unes par rapport aux autres via les relations entre les pixels de séries



temporelles. Cependant, cette approche pourrait entraîner une **normalisation radiométrique subjective**. Effectivement la principale difficulté de cette normalisation relative est de déterminer des cibles spectrales invariantes (*i.e.* des zones du site dont les réflectances sont presque constantes dans le temps).

Cette approche a été testée en considérant l'image Pléiades de septembre 2017 en tant que date de référence. Les zones du site au sein desquelles aucun herbier n'était observé tout le long d'une année ont été considérées comme des cibles invariantes pour les régressions linéaires.

Les résultats obtenus n'étaient toujours pas satisfaisants mais la normalisation des images a légèrement amélioré les prédictions temporelles de recouvrement (Figure 19).



Durant le mois d'octobre 2017, la biomasse *in situ* commençait à diminuer et les conditions hydrologiques étaient semblables à celles de septembre (Figure 19). Également, l'année 2018 a été marquée par une absence d'herbiers durant la quasi-totalité de l'année en raison des fortes



crues printanières qui n'ont pas laissé les macrophytes s'installer, en particulier *Ranunculus fluitans*, au début de l'été. A partir de septembre, quelques renoncules étaient observables le long des berges du site. Mais la biomasse observée n'égalait pas la biomasse observée en septembre 2017. En revanche, en 2019 la biomasse *in situ* commençait à être observable dès le mois de juillet. Les résultats actuels issus du suivi temporel semblent montrer cette dynamique saisonnière, bien que certaines périodes de hautes eaux soient associées à des cartes totalement erronées (*e.g.* en mars, avril, et mai 2019).

Ces derniers résultats, laissent penser **qu'un suivi temporel est bien possible si la hauteur d'eau et la turbidité sont mieux corrigées.**

- Une piste à explorer serait de s'inspirer de l'étude de Flynn et Chapra (2014) qui a recours à des coefficients d'extinctions de la lumière en fonction de concentrations en matière en suspension, combinés à des données de profondeur et d'hydrodynamique afin de corriger la réflectance. La méthode de cartographie automatique devrait par la suite intégrer des données de profondeur simulées ou mesurées régulièrement et une relation établie entre le coefficient d'atténuation de la lumière et les propriétés de l'eau pourraient résoudre la confusion liée à la profondeur entre la VAS et certains types de substrats nus.

Enfin, une fois que la réflectance sera corrigée pour les séries temporelles (et/ou pour les autres sites), les séries chronologiques devront être géoréférencées automatiquement en fonction de la date de référence, sans utiliser de point de contrôle au sol pour éviter les erreurs locales de prédiction.

Par conséquent, cartographier automatiquement le recouvrement (et la biomasse) des herbiers submergés de la Garonne est actuellement possible en période de basses eaux et la méthode développée est encourageante pour la réalisation d'un suivi de leur dynamique spatiale et temporelle par télédétection. Toutefois, elle nécessite encore un certain nombre d'ajustements pour arriver à l'obtention automatique de données biophysiques précises temporelles.

#### 4.2. Evaluer les potentialités d'application sur des images drone

Bien que notre méthode ait été développée à l'aide de logiciels libres, le seul obstacle à son application pour des gestionnaires reste le coût de l'acquisition des images satellite, surtout dans le cadre d'une programmation pour un suivi temporel. En effet, pour des gestionnaires, les coûts des données à haute résolution spatiale telles que Pléiades restent importants ( $>5,22\text{€}.\text{km}^{-2}$ ) et prohibitifs pour les études sur des surfaces importantes et limitent leur utilisation immédiate et généralisée.

En attendant, l'acquisition par drone pourrait être une alternative intéressante au satellite et ce pour plusieurs raisons. Les drones sont maintenant très répandus sur le marché et peuvent facilement être achetés à prix raisonnable et constituent sur le long terme **un investissement rentable pour leurs coûts d'exploitation inférieurs à des commandes d'images satellites.**

Un autre point positif est leur **résolution nettement supérieure à celle proposée par les satellites actuels.** Leurs capteurs ont désormais la capacité de fournir des images d'une résolution spatiale très fine (0,01-5 cm). La qualité des images obtenues permet d'identifier de manière fiable la présence/absence d'herbiers (Flynn et Chapra, 2014; Durand *et al.*, 2016).

Également, **la flexibilité dans la planification des vols et l'acquisition d'images** constitue un atout majeur dans l'utilisation des drones pour des suivis aériens réguliers et précis des macrophytes. Il est aussi possible de se procurer des capteurs supplémentaires pour le drone, comme par exemple des capteurs infrarouges, permettant au drone d'acquérir des données de réflectance non seulement dans le visible mais aussi dans le PIR, comme l'imagerie satellite. Toutefois nos résultats ont montré que le PIR n'était pas forcément obligatoire pour la réalisation d'une cartographie des herbiers (*e.g.* de bons



résultats étaient obtenus avec le SVR et les bandes du visible). Par conséquent, une simple caméra pourrait tout aussi bien permettre de réaliser un suivi automatique des herbiers de qualité en milieu fluvial. Les drones pourraient donc offrir la possibilité d'une augmentation de la précision du modèle développé pour prédire le recouvrement.

De nos jours, il existe un intérêt croissant pour l'utilisation des drones pour la cartographie et le suivi des herbiers marins (Gonzalez, 2015; Husson *et al.*, 2017; Chayhard *et al.*, 2018; Duffy *et al.*, 2018; Marcello *et al.*, 2018; Nahirnick *et al.*, 2019; Taddia *et al.*, 2019) mais aussi d'eau douce (Flynn et Chapra, 2014; Husson *et al.*, 2014, 2017; Durand *et al.*, 2016). Les performances obtenues via notre méthode de cartographie automatique développée sur des images satellites, encouragent à explorer un transfert de celle-ci pour une utilisation avec ces capteurs aéroportés.

L'étape critique et décisive pour l'exploitabilité des images reste l'acquisition, combinant des facteurs techniques (vecteur, capteur), administratifs (certification de télépilotage et autorisations de vol) et surtout des facteurs liés au milieu lors de la réalisation de la mission (*e.g.* ondes, accès aux sites, etc.). Notre expérience en vol et les résultats de Duffy *et al.* (2018) ont montré que le drone pouvait être utilisé en conditions nuageuses très faibles (<10 % de couverture nuageuse) ou au contraire très élevées (<90 %), l'important étant une homogénéité de la lumière incidente sur les différentes zones du site d'étude. Le vent est également un facteur limitant puisqu'il est conseillé de ne pas effectuer de survol en cas de vent dépassant 8 km.h<sup>-1</sup> afin d'éviter les ondulations à la surface de l'eau (Duffy *et al.*, 2018; Nahirnick *et al.*, 2019). Enfin, la phase de prétraitements (ortho-rectification et mosaïquage des images) est elle aussi sensible puisqu'une bonne qualité des produits-images conditionne les traitements semi-automatiques tels que la cartographie automatique de recouvrement.

- Une piste intéressante à explorer serait de **dégrader progressivement la résolution des images drone de septembre jusqu'à la résolution des images Pléiades (*i.e.* 50 cm) afin de déterminer la résolution minimale optimale pour une cartographie optimale du recouvrement des macrophytes**. Également, la comparaison des deux capteurs (satellite et drone) pour une résolution similaire (50 cm) permettrait de vérifier le gain en termes de qualité de prédiction d'une acquisition drone par rapport à celle issue d'un satellite.
- Une dernière perspective d'exploitation du drone pour la cartographie automatique des herbiers serait de **tester la potentialité d'identification de types fonctionnels voire d'espèces avec des données à très haute résolution spatiale**. La végétation submergée est clairement visible à l'œil nu sur les images drone qui leur permet d'être cartographiées dans les canaux actifs. D'autre part, notre base de données terrain (*cf.* Annexe 1) contient des informations concernant le recouvrement par espèce. Si elle fonctionne, elle pourrait également offrir des perspectives de suivi des macrophytes invasifs spectralement bien caractérisés.

## E. CONCLUSION

Ce chapitre relate le développement d'une méthode de cartographie automatique du recouvrement et de la biomasse des herbiers pendant le pic de biomasse à l'aide de logiciels libres et en limitant les coûts logistiques, humains et financiers.

- Les résultats ont confirmé qu'une prédiction relativement précise de la distribution des macrophytes des milieux fluviaux est possible en utilisant des procédures de régression automatisées à l'aide d'algorithmes d'apprentissage automatique (dits de *machine learning*). En particulier, la télédétection des macrophytes fluviaux par imagerie Pléiades grâce au Random Forest s'est révélée être un outil de recherche plutôt performant pour estimer les mesures biophysiques, telles que le recouvrement des macrophytes à une résolution spatiale très élevée (50 cm) et spectrale limitée (4 bandes : R, V, B, PIR).
- Les coefficients de détermination des modèles étaient supérieurs à 0,7 et l'erreur de prédiction absolue limitée à 20 % sur un tronçon de Garonne de 1 km. Également, la biomasse prédite reflétait correctement la variabilité spatiale des macrophytes pendant leur pic de croissance et la biomasse estimée était proche de la biomasse observée.
- Par ailleurs, les tests réalisés ont permis de statuer sur la taille et le nombre des entités d'échantillonnage à envisager pour de futures investigations en milieu fluvial pour limiter l'effort d'échantillonnage : seulement *ca.* 100-200 quadrats de 0,5 à 1 m<sup>2</sup> seront nécessaires pour des images d'une résolution aussi fine.
- La relation biomasse aérienne-recouvrement déterminée et appliquée sur notre meilleure carte de recouvrement prédit a aussi permis de générer une carte de biomasse « prédite » proche de la réalité terrain (1,89 t<sub>MS</sub> vs. 2,17 t<sub>MS</sub>).

Par conséquent nous avons fourni un outil de télédétection rapide et puissant pour quantifier la biomasse des herbiers à leur maximum de développement, période particulièrement surveillée par les gestionnaires. L'outil développé apportera alors une réelle plus-value en support des opérations de surveillance des macrophytes et de la gestion des milieux fluviaux (*e.g.* dans le cas de projets de restauration ou de gestion de la prolifération des macrophytes).

Les futures recherches permettront de (i) consolider la méthodologie pour pallier aux interférences du signal spectral de la VAS, (ii) de poursuivre le suivi spatialisé de la biomasse submergée à différentes époques de l'année mais aussi sur d'autres sites, et (iii) ainsi de fournir un outil parfaitement transposable à d'autres sites et opérationnel pour l'observation et à la compréhension de la dynamique des herbiers à des échelles plus larges et à différentes dates.

Ce travail peut être retrouvé dans une publication de la revue internationale *Water Research* (*cf.* Espel *et al.*, 2020 dans les « Références bibliographiques » de ce manuscrit).

A termes (*i.e.* lorsque la méthode sera approfondie pour du suivi multi-dates, au regard des limites exposées), les données temporelles prédites de distribution spatiale de la biomasse des macrophytes fourniront des connaissances précises sur la dynamique de production des macrophytes submergés, liée à leurs conditions écologiques et environnementales de croissance. Elles pourront d'autant plus servir à calibrer des modèles de dynamique de biomasse submergée, comme le modèle mécaniste du projet DEMETHER. A ce propos, du fait de l'acquisition actuelle de données par télédétection pour une seule date (*i.e.* septembre), seules les données sur placettes ont été exploitées pour la calibration du modèle mécaniste du projet, du fait d'une meilleure précision des données.

Enfin, pour prédire la dynamique future des herbiers à l'aide du modèle DEMETHER, connaître la distribution spatiale et temporelle des macrophytes n'est pas suffisant ; il est nécessaire de connaître également les processus physiologiques qui interviennent dans leur développement à l'échelle d'un herbier.

# **Chapitre III :**

## **Développement d'outils pour l'étude par oxymétrie de la réponse physiologique des macrophytes à des variations de lumière et de température**

Paramétrisation de la production photosynthétique et  
de la respiration du modèle DEMETHER



# Développement d'outils pour l'étude par oxymétrie de la réponse physiologique des macrophytes à des variations de lumière et de température

## AVANT-PROPOS

Un modèle de dynamique des macrophytes submergés intégrant tous les mécanismes de production et de pertes importants est nécessairement complexe. Afin de permettre à un modèle mécaniste de générer des prédictions quantitatives fiables, les valeurs de certains paramètres sensibles doivent être définies par l'acquisition de données écophysiologicals expérimentales sur les espèces d'intérêt. Ces paramètres sont relatifs à la production photosynthétique, déterminante dans la production de biomasse.

Paramétrer un modèle mécaniste de production de biomasse végétale aquatique, tel que le modèle DEMETHER, nécessite de prendre en compte les caractéristiques physiologiques des espèces dominantes au sein des communautés d'un hydrosystème d'intérêt (Madsen et Brix, 1997; Plus *et al.*, 2005).

Par ailleurs, du fait de la relation étroite entre la croissance et la production primaire issue de l'activité photosynthétique (Agami *et al.*, 1980; Barko *et al.*, 1982; Madsen et Brix, 1997; Olesen et Madsen, 2000; Tavecchio et Thomaz, 2003; Wei *et al.*, 2018), quantifier précisément la production primaire des macrophytes est fondamentale pour développer notre compréhension et appréhension de la dynamique de croissance des macrophytes en réponse aux pressions externes.

Ce chapitre traitera donc du développement d'un outil d'acquisitions des caractéristiques photosynthétiques et respiratoires des deux espèces d'intérêt du projet, en réponse à deux facteurs environnementaux particulièrement influents dans la production nette de biomasse au niveau tissulaire : la température et la lumière (*cf.* Introduction générale).







## A. INTRODUCTION

### 1. Production photosynthétique et facteurs limitants

Les fluctuations de la biomasse des macrophytes reflètent des changements dans l'équilibre entre de nombreux processus physiologiques impliqués dans la production et la perte de biomasse, dont notamment, la production photosynthétique et la respiration. La production photosynthétique subaquatique est le processus clé de la production primaire au sein de tous les hydrosystèmes. Étudier l'activité photosynthétique des plantes submergées permet de comprendre la productivité des écosystèmes dans une perspective à long terme, d'autant qu'il existe une forte corrélation entre les taux relatifs de croissance et la production photosynthétique des organismes végétaux. Par exemple, Berry et Raison (1981) déterminent que les différences entre les espèces de macrophytes dans la réponse de la croissance à la température, correspondent très bien aux différences dans la réponse à court terme de la photosynthèse foliaire à la température.

Plusieurs facteurs environnementaux affectent la production en régulant directement le processus photosynthétique et/ou la respiration et en modifiant les concentrations pigmentaires et enzymatiques qui définissent la cinétique de réaction du processus : la lumière, la température de l'eau, le carbone inorganique dissous (CID), l'oxygène dissous et la disponibilité des éléments nutritifs (Sand-Jensen, 1989; Bornette et Puijalon, 2011). Ces facteurs peuvent être couplés de manière saisonnière (la lumière et la température) et circadienne (oxygène et carbone), et en tant que tels, ils peuvent avoir des effets combinés pour modifier les caractéristiques photosynthétiques (Sand-Jensen, 1989). Pour cette raison, ils affectent la dynamique spatiale (Chappuis *et al.*, 2014) et temporelle (Neiff *et al.*, 2014) des macrophytes. Les gradients environnementaux agissent comme des cribles, limitant l'occurrence de certaines espèces au sein d'une communauté donnée, déterminant ainsi leur distribution et leur abondance (Austin, 1985; Weiher et Keddy, 1995). De surcroît, le long de ces gradients, des interactions biotiques façonnent les communautés (Keddy *et al.*, 1998). Les performances photosynthétiques d'une espèce dans une gamme de conditions environnementales indiquent ainsi sa dynamique de croissance et permettent d'appréhender sa réponse à certains facteurs. Par ailleurs, examiner les réponses physiologiques à de tels facteurs environnementaux, permet d'établir des liens mécaniques importants entre les conditions environnementales et les performances de l'organisme entier.

La plupart des macrophytes enracinés sont capables d'obtenir les nutriments (N, P...) à partir des sédiments et de l'eau (Barko et Smart, 1981; Barko *et al.*, 1991) afin de satisfaire de façon efficace leurs besoins nutritionnels. D'autre part dans les cours d'eau eutrophes (comme c'est le cas sur la Garonne) les nutriments et les carbonates ne sont généralement pas limitants. Ainsi, au sein d'un herbier déjà établi et à l'échelle d'un fragment végétatif, les principaux facteurs limitant la production photosynthétique et la croissance des macrophytes concernent majoritairement la disponibilité de la lumière (*e.g.* Agami *et al.*, 1980; Dennison, 1987; Henley, 1993; Herb et Stefan, 2003) et la température de l'eau (*e.g.* Titus et Adams, 1979; Wright et McDonnell, 1986; Collins et Wlosinski, 1989; Scheffer *et al.*, 1993), du fait de leur importance prépondérante dans de nombreux systèmes aquatiques.

#### 1.1. Influence de la lumière

Les variations saisonnières de la biomasse et les taux de croissance des macrophytes submergés sont étroitement liés aux variations du rayonnement incident (Sand-Jensen, 1975; Sand-Jensen *et al.*, 1989), et à l'atténuation de la lumière par la colonne d'eau (Chambers et Kaiff, 1985). En effet, la lumière est le facteur environnemental déterminant dans la réalisation de la photosynthèse et donc dans la

croissance des espèces (*cf.* Introduction générale). Plus précisément, c'est le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR ou *Photosynthetically Active Radiation*), soit la lumière dans la gamme de longueurs d'ondes de 400 à 700 nm, qui fournit la source d'énergie nécessaire à la fixation du carbone pour ces organismes autotrophes pour la réalisation de la photosynthèse (Barko et Smart, 1981; Middelboe et Markager, 1997; Sand-Jensen *et al.*, 2007).

Les travaux de recherches sur les relations de certaines espèces de macrophytes submergés avec la lumière (le PAR) ont montré différents degrés de tolérance physiologique à des conditions d'atténuation de lumière (Spence et Chrystal, 1970; Haller et Sutton, 1975; Titus et Adams, 1979). Leur croissance dans des conditions de lumière limitante dépend de leurs exigences d'éclairement minimales (Sand-Jensen et Madsen, 1991; Madsen et Sand-Jensen, 1994) et de leur efficacité d'utilisation de la lumière. Enfin, la tolérance à l'ombre et les changements morphologiques observés liés à la lumière (*e.g.* élongation des tiges jusqu'à la surface, production de feuilles fines et larges dans de faibles conditions lumineuses) (Spence et Dale, 1978; Bintz et Nixon, 2001; Schneider *et al.*, 2006) peuvent conférer des avantages compétitifs dans des conditions de lumière limitante, influençant ainsi la composition des communautés de macrophytes dans de telles conditions (Barko et Smart, 1981; Tanner *et al.*, 1986).

## 1.2. Influence de la température

La température joue également un rôle majeur dans les processus métaboliques chez les plantes (Berry et Bjorkman, 1980; Berry et Raison, 1981; Sand-Jensen, 1989; Bornette et Puijalón, 2011). Elle influe sur la productivité des plantes aquatiques en contrôlant la vitesse à laquelle les réactions chimiques métaboliques ont lieu (Kirk, 1994). Ainsi, la température affecte l'équilibre entre l'assimilation du carbone minéral (photosynthèse) et le catabolisme du carbone organique (respiration) (Bulthuis, 1987; Pérez et Romero, 1992). Les fluctuations quotidiennes de la température au sein des hydrosystèmes ont une importance mineure par rapport aux effets des variations quotidiennes de lumière sur les taux de photosynthèse des producteurs primaires (Sand-Jensen, 1989). En revanche, le schéma de production saisonnier est principalement affecté par la température (Zupo *et al.*, 1997; Lee *et al.*, 2005) : la productivité des macrophytes présente généralement une augmentation au printemps et en été et une diminution en automne et en hiver (Vermaat et Sand-Jensen, 1987; Lee *et al.*, 2005). La température est donc considérée comme un facteur majeur contrôlant la croissance saisonnière des herbiers.

Les réponses physiologiques à la température diffèrent selon les espèces, tout comme la dépendance de la croissance à la température. En général, les macrophytes semblent être eurhythmiques (*i.e.* capables de se développer dans une large gamme de températures). La gamme de tolérance à la température des espèces végétales individuelles est génétiquement fixée, bien que la plupart des espèces possèdent une certaine plasticité phénotypique et des capacités d'acclimatation (Madsen et Brix, 1997). Le taux maximal de photosynthèse des espèces de milieux tempérés se situe généralement à des températures relativement élevées comprises entre 20 et 35 °C (Santamaría et van Vierssen, 1997; Bornette et Puijalón, 2011). Toutefois, cela n'empêche pas que les espèces puissent encore croître et se multiplier végétativement à des températures plus fraîches, voire froides (Boyley et Sheldon, 1976; Olesen et Madsen, 2000). La température peut également délimiter l'aire de répartition latitudinale des espèces de macrophytes (Sculthorpe, 1967; Boyley et Sheldon, 1976; Barko et Smart, 1981). En conséquence, la température a des effets importants sur la distribution des espèces dans la gamme de températures à laquelle la vie végétale peut prospérer et peut affecter les relations compétitives entre les espèces. Or, peu d'informations sont disponibles sur les effets de la température sur la production photosynthétique individuelle des différentes espèces.



## 2. Modélisation de la dynamique de production photosynthétique des macrophytes submergés

Déterminer les variations des capacités photosynthétiques et respiratoires des espèces en réponse à la température et à l'intensité lumineuse permet d'appréhender les variations spatiales et/ou temporelles de biomasse végétale dans un contexte de changement global. La modélisation des processus physiologiques (photosynthèse et respiration) peut être une approche utile pour estimer la dynamique de la production primaire en fonction du forçage environnemental comme celui lié à ces deux facteurs potentiellement limitants.

Du fait de l'importance de la lumière et de la température dans la production de biomasse (§A.1), le **terme de production** des modèles mécanistes, comme celui qui est développé dans le projet DEMETHER, est généralement décrit à l'aide d'un taux de variation instantané spécifique de production par photosynthèse brute (P), s'exprimant par un taux de production maximal ( $P_{\max}$ ) (dans des conditions non limitantes de température et d'intensité lumineuse), multiplié par deux fonctions limitantes de la production photosynthétique par l'intensité lumineuse et par la température (Titus *et al.*, 1975; Scheffer *et al.*, 1993; Zharova *et al.*, 2001) :

$$P = P_{\max} \cdot f(I) \cdot g(T) \quad (\text{Eq. 1})$$

Avec  $P_{\max}$  le **taux maximal de photosynthèse brute dans des conditions optimales de température et d'intensité lumineuse**,  $f(I)$  et  $g(T)$  les **fonctions limitantes de production photosynthétique par l'intensité lumineuse (I) utilisée par les macrophytes (ou PAR) et par la température (T), respectivement, toutes deux bornées entre 0 et 1.**

Le **taux de respiration (R)** est, quant à lui, souvent défini comme une fonction dépendante de la température et d'un taux maximal de respiration ( $R_{\max}$ ) à une température optimale ( $T_{\text{opt}}$ ) (Duarte et Ferreira, 1997; Garbey *et al.*, 2004; Zimmerman, 2006) :

$$R = R(T) \text{ avec } R(T) = f(T, R_{\max}, T_{\text{opt}}) \quad (\text{Eq. 2})$$

L'ensemble de ces fonctions fournissent ainsi des informations essentielles pour les modèles mécanistes de production de biomasse. Or, la caractérisation de ces fonctions limitantes et de la fonction de respiration repose sur l'obtention et la paramétrisation de courbes de réponses photosynthétiques et respiratoires à la lumière et à la température.

### 2.1. Courbe de réponse photosynthétique à la lumière

Généralement, la réponse de la production photosynthétique à la lumière est représentée par une courbe d'activité photosynthétique (assimilation de carbone ou libération d'oxygène) en fonction de l'intensité lumineuse (I) (Falkowski et Raven, 1997) à l'aide d'une fonction hyperbolique où la saturation à la lumière est abordée asymptotiquement (Cosby *et al.*, 1984). A l'obscurité, il n'y a bien sûr pas de photosynthèse et les plantes aquatiques présentent une consommation nette d' $O_2$  et une libération de  $CO_2$ , dues à la respiration cellulaire (R). Ensuite, le taux de photosynthèse (P) augmente linéairement avec la lumière jusqu'à un plateau, où les augmentations d'intensité lumineuse ne conduisent plus à aucune augmentation de la productivité, en raison de la saturation de la chaîne de transport d'électrons (Cosby *et al.*, 1984; Kirk, 1994). Ce taux a désormais atteint un taux de photosynthèse maximal (nette ou brute) ( $P_{\max}$ ) dans des conditions optimales de température (Figure 1). Enfin, à des niveaux d'intensité lumineuse extrêmement élevés, en fonction des espèces, la photosynthèse peut commencer à diminuer en raison de la photoinhibition (associée à la destruction

photochimique des pigments) (Jassby et Platt, 1976; Titus et Adams, 1979). Cependant, il existe une incertitude quant à la prévalence de la photoinhibition se produisant chez les macrophytes submergés (Titus et Adams, 1979; Sondergaard, 1988).

La courbe de réponse photosynthétique à la lumière est souvent décrite par (i) l'ordonnée à l'origine qui renseigne sur l'intensité respiratoire à l'obscurité, (ii) la pente positive ( $\alpha$ ) considérée comme une mesure de l'efficacité photosynthétique (*i.e.* le rendement photosynthétique), (iii) le taux de photosynthèse maximal ( $P_{\max}$ ) souvent appelé capacité photosynthétique, (iv) l'intensité lumineuse à laquelle la photosynthèse nette est égale à zéro ( $I_c$  ou point de compensation), ainsi que (v) l'intensité de saturation ( $I_s$ ) lorsque le  $P_{\max}$  est atteint (Figure 1). En raison de l'apparition progressive de la saturation à mesure que l'intensité lumineuse augmente, il est difficile de déterminer précisément la valeur d'éclairement à laquelle la photosynthèse vient juste d'être saturée. Un paramètre plus facilement mesurable au moyen duquel le début de la saturation peut être caractérisé est la constante de demi-saturation ( $I_k$ ) correspondant à l'intensité lumineuse à laquelle 50 % de la production maximale  $P_{\max}$  serait atteinte et continuerait d'augmenter linéairement avec  $I$ . La pente  $\alpha$ , quant à elle, est approximée par  $P_{\max}/I_k$  (Figure 1).

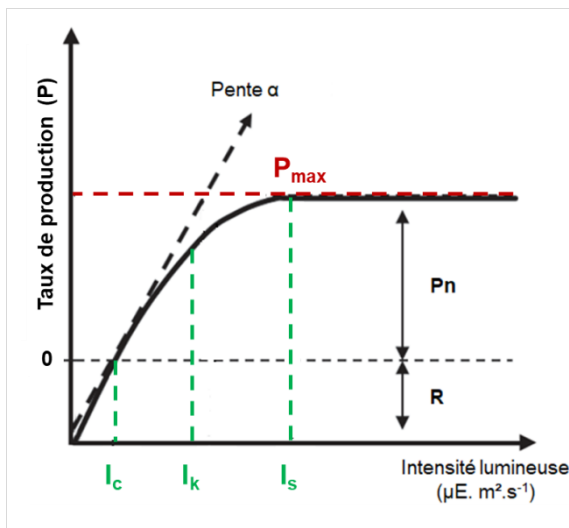


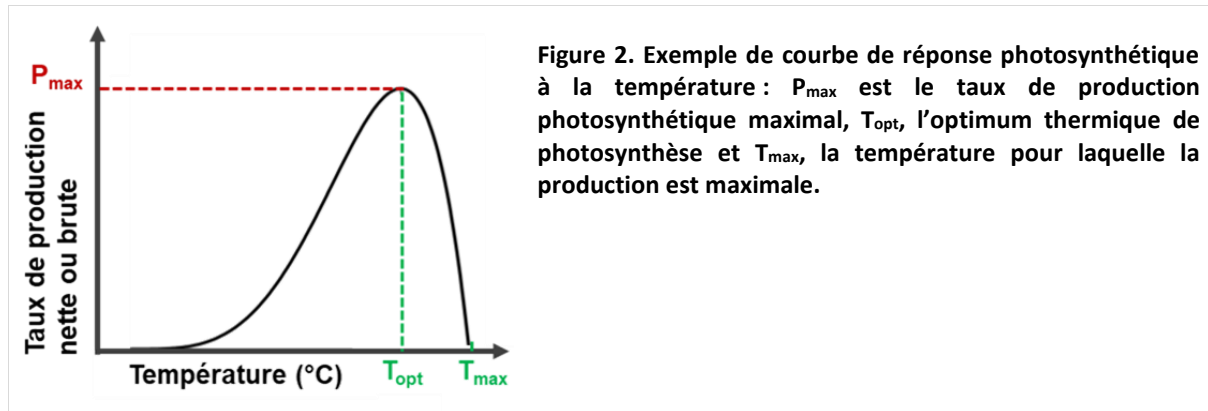
Figure 1. Schéma d'une courbe de réponse photosynthétique à la lumière.  $I_c$  correspond au point de compensation,  $P_{\max}$  au taux de photosynthèse maximal,  $I_s$  à l'intensité de saturation,  $I_k$  l'intensité de demi-saturation et  $\alpha$ , au coefficient de pente.  $P_n$  fait référence au taux de photosynthèse nette, alors que  $R$  représente le taux de respiration. Le taux de production en ordonnées correspond à un taux de production photosynthétique.

Un certain nombre d'études ont proposé des expressions mathématiques permettant un ajustement aux courbes empiriques reliant  $P$  à  $I$  pour du phytoplancton et des macrophytes, et sont discutées dans Lederman et Tett (1981), Cosby *et al.* (1984) et plus récemment dans Garbey *et al.* (2006). Elles sont généralement basées sur la fonction de Michaelis-Menten (une hyperbole rectangulaire) ou la fonction de tangente hyperbolique, qui décrivent les relations photosynthèse-intensité lumineuse ( $P$ - $I$ ) en l'absence de photoinhibition dans les systèmes aquatiques (Titus *et al.*, 1975; Jassby et Platt, 1976; Wetzel et Neckles, 1986; Wright et McDonnell, 1986; McBride, 1992; Scheffer *et al.*, 1993; Hootsmans et Vermaat, 1994; Zimmerman, 2003).

## 2.2. Courbes de réponses photosynthétique et respiratoire à la température

Les taux de production photosynthétique et de respiration sont stimulés dans une certaine gamme de températures (jusqu'à une température  $T_{\max}$  pour laquelle la production est maximale) qui dépend des espèces. Dans des conditions d'intensité lumineuse optimale, les courbes de réponse à la température ( $P$ - $T$ ) montrent généralement des taux qui augmentent de façon exponentielle jusqu'à un niveau maximal ( $P_{\max}$  en cas de photosynthèse ou  $R_{\max}$  dans le cas de la respiration) à un optimum thermique ( $T_{\text{opt}}$ ) (Titus et Adams, 1979; Marsh *et al.*, 1986; Lee *et al.*, 2005). Ces valeurs élevées sont

généralement suivies d'une baisse rapide au-delà de cet optimum, en raison d'une dénaturation des enzymes (Carr *et al.*, 1997; Santamaría et van Vierssen, 1997; Pedersen *et al.*, 2016). La figure 2 est une illustration de l'évolution du taux de production photosynthétique en fonction de la température. La forme de la courbe de respiration est généralement similaire.



Concernant la **respiration**, d'un point de vue physiologique, celle-ci correspond à la consommation de l'oxygène et au catabolisme du carbone organique, fournissant l'énergie nécessaire pour synthétiser la nouvelle biomasse (respiration de croissance) et pour maintenir l'activité métabolique (respiration d'entretien) (Garbey *et al.*, 2004). Elle a lieu à la lumière ainsi qu'à l'obscurité (dite *dark respiration* ou respiration sombre). Ce processus a été modélisé de plusieurs façons dans la littérature (Wright et McDonnell, 1986; Madsen et Adams, 1989), bien que la plupart des modèles de respiration se concentrent uniquement sur la respiration à l'obscurité. En effet, les mesures de respiration à la lumière sont entachées par l'influence d'un autre processus de consommation d'oxygène impliqué dans le métabolisme du carbone des plantes : la photorespiration. Cette dernière est générée à la lumière par la fonction oxygénase de la RubisCO (*i.e.* l'enzyme végétale impliquée dans le cycle du carbone) lorsque le rapport  $O_2/CO_2$  est élevé dans le milieu (Madsen et Adams, 1989). Toutefois, les modèles de respiration ne tiennent généralement pas compte de cet autre processus, ce qui ne semble pas être un problème dans la mesure où l'influence de la photorespiration est comprise dans la mesure de photosynthèse nette (Madsen et Adams, 1989). Les modèles existants de respiration à l'obscurité sont décrits principalement comme dans l'équation 2 (*cf.* Eq. 2) définie précédemment.

A propos de la **production photosynthétique**, les modèles actuels utilisés pour simuler l'effet de la température sur les taux de photosynthèse nette ou brute des macrophytes sont basés sur la fonction de Hill (Thornton et Lessem, 1978; Barko *et al.*, 1982; Madsen et Adams, 1989; Scheffer *et al.*, 1993), la fonction Arrhenius (Goldman et Carpenter, 1974; Toerien *et al.*, 1983), l'équation Q10 ou de van't Hoff, et la fonction de température qui en est dérivée (Shugart *et al.*, 1974; Titus *et al.*, 1975), mais aussi la fonction de Lehman (Bocci *et al.*, 1997; Elkalay *et al.*, 2003; Garbey *et al.*, 2006a; Zaldívar *et al.*, 2009). Certains proposent également une productivité optimale sur une plage de température optimale plutôt qu'une seule température (Thornton et Lessem, 1978; Collins et Wlosinski, 1989).

### 2.3. Paramètres photosynthétiques et respiratoires des macrophytes d'eau douce

Les paramètres des courbes de réponses photosynthétiques et respiratoires à la lumière et à la température précédemment décrites, étant spécifiques à chaque espèce (Van *et al.*, 1976; Titus et Adams, 1979), l'adaptation de modèles mécanistes à des espèces d'intérêt requiert donc l'obtention de ces données pour le paramétrage des fonctions limitantes de la production photosynthétique et du taux de respiration pour chaque espèce.



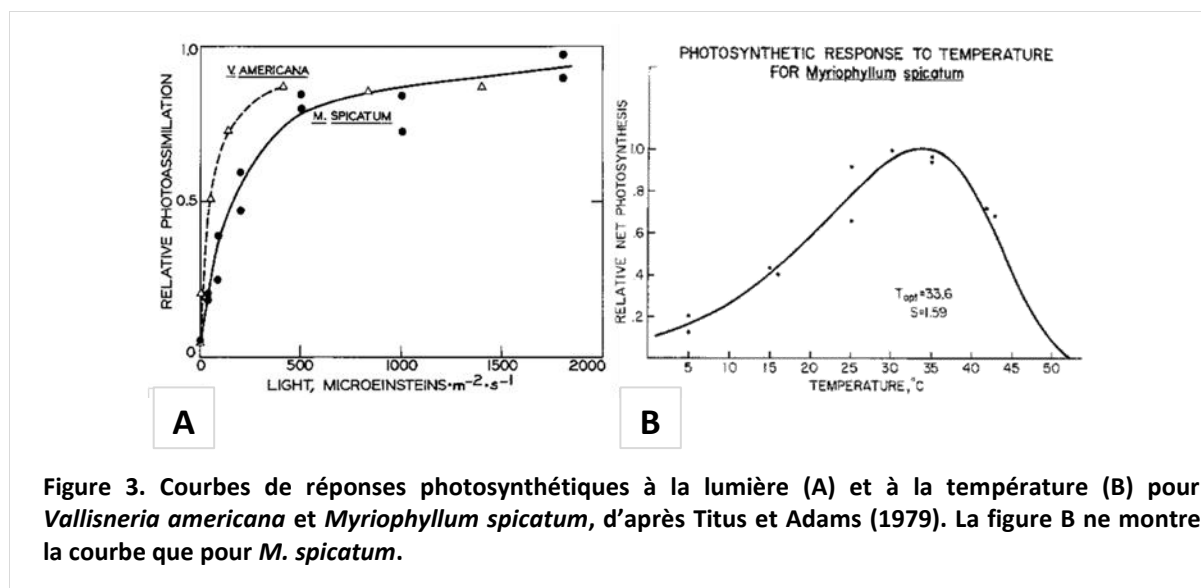
Dans la littérature, la majorité des équations utilisées pour décrire les courbes de réponse photosynthétique nette et respiratoire à la lumière et/ou à la température concernent des macrophytes et des algues de milieux marins et lacustres (Titus *et al.*, 1975; van der Bijl *et al.*, 1989; Henley, 1993; Pérez-Lloréns *et al.*, 1996; Carr *et al.*, 1997; Rodrigues *et al.*, 2000; Middelboe et Binzer, 2004; Binzer *et al.*, 2006; van der Heide *et al.*, 2006). Un état des lieux des connaissances pour les macrophytes submergés d'eau douce a montré que les paramètres disponibles dans la littérature concernent un nombre limité d'espèces (Tableau 1).

**Tableau 1. Courbes de réponses photosynthétiques et respiratoires des macrophytes submergés d'eau douce disponibles dans la littérature : (P-I) Dépendance de la production photosynthétique à la lumière ; (P-T) Dépendance à la température ; (R) Respiration à l'obscurité en fonction de la température.**

Espèces	P-I	P-T	R	Localisation	Références
<i>Cabomba caroliniana</i>	✓			Floride, USA	(Van <i>et al.</i> , 1976)
<i>Callitriche cophocarpa</i>	✓			Dannemark, UE	(Madsen et Sand-Jensen, 1994)
<i>Callitriche obtusangula</i>		✓	✓	Pays-Bas, UE	(Pilon et Santamaria, 2001)
<i>Ceratophyllum demersum</i>	✓			Floride, USA	(Van <i>et al.</i> , 1976)
<i>Egeria densa</i>	✓	✓	✓	Mississippi, USA	(Barko et Smart, 1981)
<i>Egeria najas</i>	✓			Brésil	(Tavechio et Thomaz, 2003)
<i>Elodea canadensis</i>	✓			Dannemark, UE	(Madsen et Sand-Jensen, 1994)
		✓		Dannemark, UE	(Madsen et Brix, 1997)
<i>Hydrilla verticillata</i>	✓	✓	✓	Mississippi, USA	(Barko et Smart, 1981)
	✓			Floride, USA	(Van <i>et al.</i> , 1976)
<i>Lagorasiphon major</i>	✓			Nouvelle-Zélande	(Hussner <i>et al.</i> , 2011)
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	✓	✓		Europe centrale	(Hussner, 2009)
	✓			Wisconsin, USA	(Adams <i>et al.</i> , 1978)
<i>Myriophyllum spicatum</i>	✓	✓		Wisconsin, USA	(Titus et Adams, 1979)
	✓			NY, USA	(Harley et Findlay, 1994)
	✓			Floride, USA	(Van <i>et al.</i> , 1976)
<i>Najas marina</i>	✓			Israël	(Agami <i>et al.</i> , 1980)
<i>Potamogeton natans</i>	✓			Dannemark, UE	(Frost-Christensen et Sand-Jensen, 1995)
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	✓			Dannemark, UE	(Frost-Christensen et Sand-Jensen, 1995)
<i>Potamogeton gramineus</i>	✓			Dannemark, UE	(Frost-Christensen et Sand-Jensen, 1995)
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	✓			Dannemark, UE	(Frost-Christensen et Sand-Jensen, 1995)
	✓			NY, USA	(Harley et Findlay, 1994)
<i>Potamogeton zizii</i>	✓			Dannemark, UE	(Frost-Christensen et Sand-Jensen, 1995)
	✓			Pays-Bas, UE	(Hootsmans et Vermaat, 1994)
<i>Potamogeton pectinatus</i>	✓	✓	✓	Dannemark, UE	(Madsen et Adams, 1989)
		✓		Pays-Bas, UE	(Pilon et Santamaria, 2002)
		✓	✓	Pays-Bas, UE	(Pilon et Santamaria, 2001)
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	✓			Dannemark, UE	(Frost-Christensen et Sand-Jensen, 1995)
		✓	✓	Pays-Bas, UE	(Pilon et Santamaria, 2001)
<i>Ranunculus aquatilis</i>		✓	✓	Dannemark, UE	(Madsen et Brix, 1997)
<i>Ranunculus peltatus</i>	✓	✓		Lorraine, France	(Garbey, 2003)
<i>Vallisneria americana</i>	✓	✓		Wisconsin, USA	(Titus et Adams, 1979)
	✓			NY, USA	(Harley et Findlay, 1994)
<b>Communauté (&gt; 10 espèces)</b>	✓			Dannemark, UE	(Binzer <i>et al.</i> , 2006)

Sur la Garonne moyenne, les deux espèces majeures sont *Myriophyllum spicatum* et *Ranunculus fluitans* (cf. Chapitre I). D'après le tableau 1, il n'existe qu'une seule étude fournissant les fonctions des courbes de réponse photosynthétique à la lumière et à la température (avec leurs paramètres) de *M. spicatum* mais celle-ci a été réalisée en milieu lacustre dans le Wisconsin aux Etats-Unis (Titus et

Adams, 1979) (Figure 3). Également, peu de travaux ont été effectués sur le genre *Ranunculus* (Tableau 1) et aucun sur *Ranunculus fluitans*. Or, les réponses physiologiques à la température et à la lumière des espèces peuvent différer selon leur morphologie et la latitude/altitude des régions où elles se développent (Santamaría et van Vierssen, 1997).



Ainsi, un enjeu aujourd'hui pour progresser dans la modélisation mécaniste des herbiers de macrophytes de la Garonne (et plus généralement des cours d'eau européens) est d'enrichir les connaissances concernant la dépendance des processus photosynthétiques et respiratoires à la température de l'eau et à l'intensité lumineuse, appliquées aux espèces de macrophytes dominantes des hydrosystèmes fluviaux. Par ailleurs, sur la Garonne moyenne, les différences de *Myriophyllum spicatum* et *Ranunculus fluitans* en termes de morphologie et d'exigences écologiques (cf. Chapitre I) confèrent un partage spatial et temporel de leur habitat. De fait, prédire comment la production photosynthétique de chacune de ces deux espèces réagit à la température et à la lumière est alors d'autant plus essentiel pour comprendre leur dynamique de croissance et appréhender les interactions compétitives entre ces espèces et ainsi comprendre la structuration des communautés.

### 3. Vers le développement d'outil de mesures des réponses photosynthétiques et respiratoires des espèces de la Garonne

Les valeurs des paramètres nécessaires pour décrire la forme de ces courbes sont généralement estimées à partir d'expériences où les taux de production photosynthétique et de respiration des espèces considérées sont mesurés en fonction d'une gamme d'intensités lumineuses ou de température, grâce à différentes méthodes utilisées *in situ* ou au laboratoire. Ces dernières sont largement discutées dans Pedersen *et al.* (2013). Contrairement aux études de terrain, les expériences de laboratoire permettent de contrôler la plupart des paramètres externes tels que l'intensité lumineuse et la température de l'eau pour étudier leurs effets sur la photosynthèse et la respiration d'un matériel végétal. Elles sont, de fait, les mieux adaptées pour obtenir des informations très spécifiques, comme des données sur les processus biochimiques liés à la photosynthèse. La plupart des méthodes explorées à ce jour sont basées sur la production et la consommation de carbone inorganique ou d'oxygène (Maberly et Spence, 1983; Sand-Jensen *et al.*, 1992; Raven et Hurd, 2012), lors des processus de photosynthèse et respiration. Ces échanges gazeux sont principalement influencés par la température, l'intensité lumineuse et le carbone inorganique dissous (CID) (Sand-Jensen, 1989).

D'après Vermaat et Sand-Jensen (1987) le CID peut être mesuré par injection de petites quantités d'eau dans un acide dans une chambre à bulles, purgée avec du N<sub>2</sub> gazeux transportant le CO<sub>2</sub> libéré jusque dans un analyseur de gaz à infrarouge (IRGA). Titus et Adams (1979) ont notamment utilisé ce système IRGA, analysant l'air à l'état d'équilibre avec le milieu aqueux. Cependant, cette méthode repose sur des mesures discrètes et compliquées par les différentes formes de carbone présentes dans l'eau (Pedersen *et al.*, 2013). Maberly (1996) propose alors une autre méthode de suivi du CID, basée sur des mesures continues de pH en solution. Toutefois ces deux techniques peuvent entraîner des biais de mesure de la photosynthèse, si par exemple, le CID est éliminé par précipitation externe de carbonates (McConnaughey *et al.*, 1994; Sand-Jensen *et al.*, 2009). D'autres auteurs utilisent l'assimilation du CO<sub>2</sub> dans la matière organique pour étudier ces échanges, en employant du <sup>13</sup>C (Mateo *et al.*, 2001; López-Sandoval *et al.*, 2018) ou du <sup>14</sup>C (Adams *et al.*, 1978; Best et Meulemans, 1979; Beer et Wetzel, 1982; Kemp *et al.*, 1986; Pedersen *et al.*, 2013). Cependant, des analyses cinétiques ou des comparaisons entre plusieurs conditions pour un même échantillon sont impossibles à réaliser avec ces méthodes car le matériel biologique est détruit pour obtenir la quantité de <sup>13</sup>C ou de <sup>14</sup>C nécessaire à l'analyse. Par ailleurs, l'utilisation de <sup>14</sup>C nécessite une homologation du laboratoire pour travailler avec de telles substances radioactives et l'acquisition d'outils spécifiques de mesure (*e.g.* scintillateurs liquides).

Face à la difficulté de mesurer et de contrôler en continu la concentration de CO<sub>2</sub> dans l'eau en raison de l'équilibre complexe entre les différentes formes de CID dans le milieu liquide, en interaction avec le pH et l'air (Pedersen *et al.*, 2013), de plus en plus de méthodes d'étude de la photosynthèse subaquatique, se basent sur des **mesures de dioxygène dissous** (*i.e.* **oxymétrie**), afin de déterminer des taux de respiration (consommation d'O<sub>2</sub>) et de photosynthèse (production d'O<sub>2</sub>) d'un organisme. Elles sont largement discutées et comparées dans Silva *et al.* (2009). Historiquement, les électrodes galvaniques de Clark étaient largement utilisées dans les travaux d'oxymétrie sur les herbiers marins (Silva *et al.*, 2009), les algues (Jahnke *et al.*, 1991; Hanelt *et al.*, 1993) et sur les macrophytes d'eau douce (Van *et al.*, 1976; Titus et Adams, 1979; Allen et Spence, 1981; Madsen et Brix, 1997; Binzer *et al.*, 2006). Toutefois, si elles sont encore utilisées dans des études de recherche, un certain nombre de limitations telles que leur sensibilité à la pression atmosphérique et à la température sont discutées (Kragh *et al.*, 2008). En outre, elles ne conviennent pas aux mesures réalisées à l'aide de systèmes expérimentaux limités en termes d'échelle, en raison de leur taille importante et de la consommation d'oxygène lors des mesures (Kragh *et al.*, 2008). Pour pallier à ces limites, des capteurs à oxygène alternatifs ont été développés plus récemment, tels que les optodes, caractérisés par une résolution de mesure plus importante et un principe de mesure via une fibre optique (Silva *et al.*, 2009). Dans une optode, la lumière instantanée excite un fluorophore appliqué sur la pointe de la fibre optique ou directement sur la paroi du conteneur. Le fluorophore est excité de l'extérieur par la fibre optique ou la paroi transparente. Les molécules d'O<sub>2</sub> neutralisent ensuite le retour de fluorescence (processus de «désactivation de la fluorescence dynamique»), de sorte que la pression partielle d'oxygène dans le milieu puisse être déterminée avec précision (Pedersen *et al.*, 2013). Enfin, les mesures réalisées avec des optodes ne sont pas impactées par l'agitation du milieu de mesure, contrairement aux mesures avec des électrodes de Clark qui impliquent un renouvellement constant de la couche d'eau en contact avec la surface de l'électrode. Enfin, bien que ces méthodes de mesures soient couramment utilisées, elles se limitent actuellement à des expériences descriptives à court terme et pour certaines conditions lumineuses et/ou thermiques (Pedersen *et al.*, 2013).

Dans ce contexte, un enjeu de ce travail de thèse a été de développer un outil expérimental pour mesurer par oxymétrie la réponse photosynthétique et respiratoire de macrophytes aquatiques à une large gamme d'intensités lumineuses et de température et de l'appliquer aux espèces d'intérêt de la Garonne moyenne. Pour ce faire, un fragment de tige feuillée de macrophytes a été considéré comme



l'unité fonctionnelle de base d'un herbier de macrophytes, dont ses évolutions physiologiques à la lumière et la température permettent d'appréhender la dynamique de production photosynthétique des macrophytes de la Garonne.

Les principaux objectifs de cette étude ont donc été de :

- (i) Développer un dispositif de mesures des échanges gazeux au laboratoire sur des fragments végétatifs de macrophytes submergés et une méthode de traitement et d'analyses de données ;
- (ii) Mesurer l'influence de la température et de l'intensité lumineuse sur les capacités photosynthétiques et respiratoires d'individus de *M. spicatum* et *R. fluitans* via l'analyse des échanges d'oxygène lors des processus de photosynthèse et de respiration ;
- (iii) Constituer une base de données écophysiologicals sur les macrophytes submergés des cours d'eau européens, relative à la photosynthèse et à la respiration ;
- (iv) Paramétrer les fonctions limitantes  $f(I)$  et  $g(T)$  et la fonction de respiration  $R(T)$ .

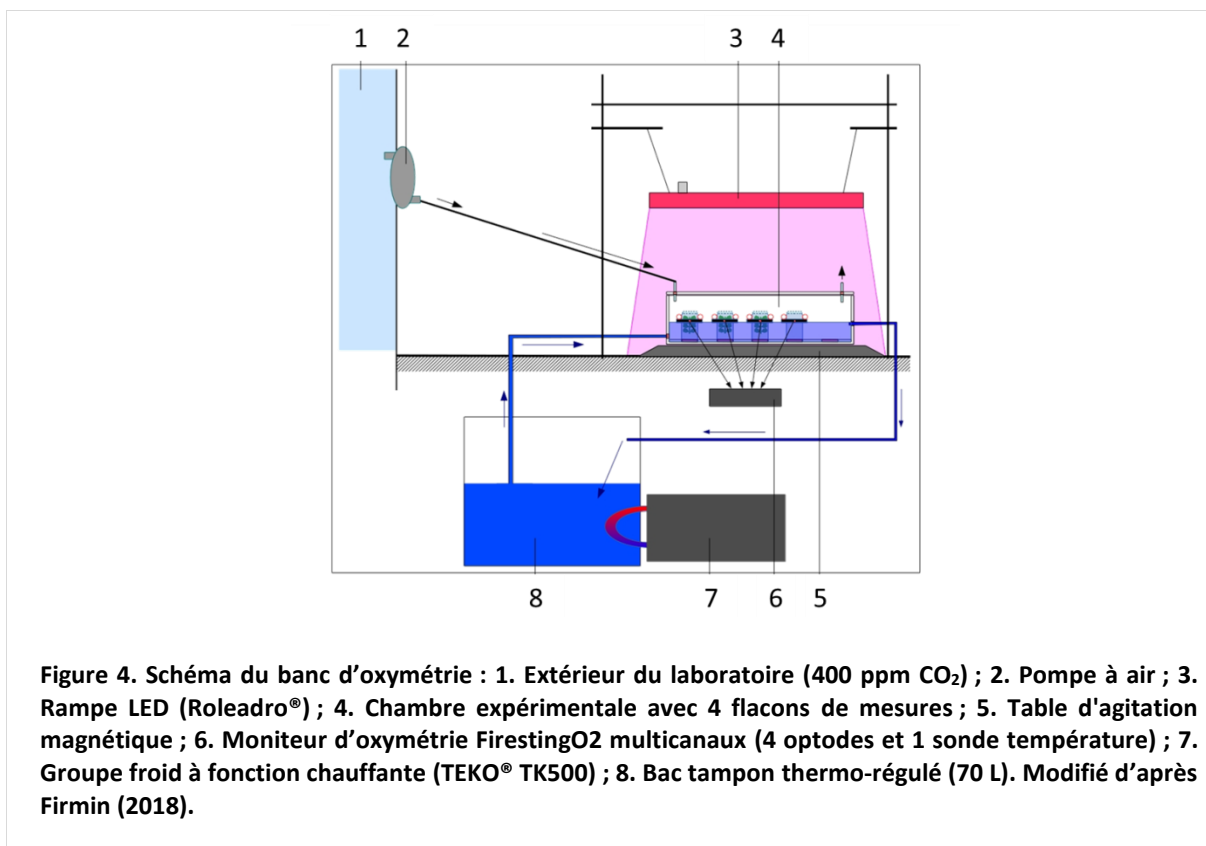
A terme, ces données permettront de paramétrer les termes de production et de perte de biomasse épigée du modèle mécaniste de végétation aquatique submergée (VAS) du projet DEMETHER. L'étude des caractéristiques photosynthétiques de *M. spicatum* et *R. fluitans* qui est présentée dans ce chapitre permettra en outre, de mieux comprendre leur dynamique de croissance à un niveau monospécifique et d'appréhender les interactions entre ces espèces en réponse à des changements environnementaux.

## B. MATERIELS ET METHODES

### 1. Développement d'un dispositif expérimental pour l'oxymétrie

Un dispositif expérimental a été développé afin de déterminer la production ou la consommation d'oxygène par des macrophytes submergés lors des processus de photosynthèse et respiration, en réponse à différentes conditions d'intensité lumineuse et de température. Plus précisément, il consiste en un banc d'oxymétrie (Figure 4), permettant de réaliser des mesures optiques précises et à haute fréquence de la concentration en dioxygène dissous dans des conditions physico-chimiques contrôlées (*i.e.* lumière, température, nutriments et carbone).

Ainsi, le banc d'oxymétrie est composé de quatre unités interconnectées : (i) une unité de contrôle de la température, (ii) une chambre expérimentale contenant des flacons de mesures de dioxygène, (iii) une unité de gestion de l'intensité lumineuse, et (iv) une unité d'acquisition de données de dioxygène via un système d'optodes (Figure 4).

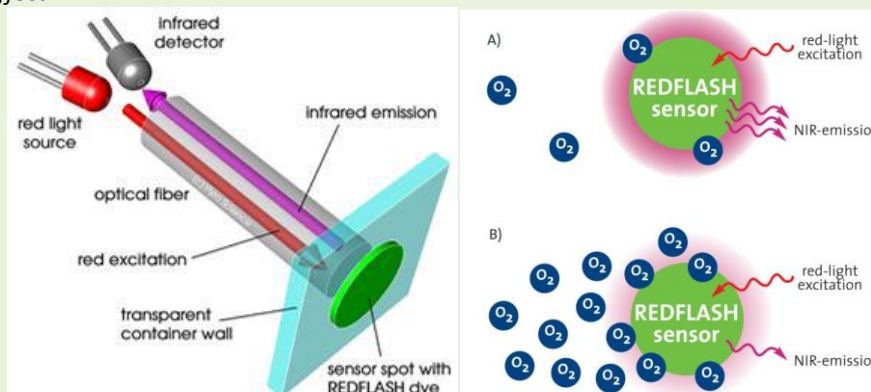


L'unité de contrôle de la température comprend un groupe froid avec fonction de chauffage (TEKO® TK500) (Figure 4, n°8), et un bac tampon (Figure 4, n°7). Elle permet de réguler la température à l'intérieur de la chambre expérimentale. Celle-ci (Figure 4 n°4) correspond à un caisson en polyméthacrylate de méthyle semi-fermé (*i.e.* fermé d'un couvercle mais doté de petites aérations latérales) fonctionnant sur le principe d'un bain-marie et permettant de thermo-réguler 4 flacons de 20 mL. Dans chaque flacon est collé un capteur à oxygène (OXSP5, Ø5 mm – Pyroscience ®) qui assure une mesure de la concentration en oxygène dans le flacon toutes les 2 secondes, sans contact, grâce à une sonde optique de mesure d'O<sub>2</sub> dissous (*i.e.* optodes) (SPFIB-BARE, Ø1mm - Pyroscience ®) et à son système REDFLASH expliqué dans l'encart ci-après (*cf.* « Principe du fonctionnement des optodes REDFLASH »). L'ensemble des optodes a été calibré sur deux points : 100% air et 0% O<sub>2</sub> par

bullage d'air et d'azote respectivement. Une sonde de température (TSUB21, Ø2,1mm – Pyroscience®) permet également de suivre l'évolution de la température à l'intérieur des flacons.

### Principe du fonctionnement des optodes REDSPLASH

Les optodes Pyroscience® fonctionnent sur le principe d'excitation/désexcitation des molécules de dioxygène présentes dans un milieu en utilisant une longueur d'onde d'excitation dans le rouge (610-630 nm) et de désexcitation dans le proche-infrarouge (760-790 nm). Plus la luminescence dans le proche-infrarouge est faible et plus il y a d'oxygène. On parle de *quenching effect*.



Schémas du principe de mesures de concentration en oxygène (Source : Pyroscience®).

Le moniteur émet un flash rouge (*red light source*) transmis via l'optode (*optical fiber*) au capteur (REDFLASH *sensor spot*) fixé à l'intérieur du flacon. Les molécules de dioxygène présentes dans le flacon sont excitées par le signal. Le capteur reçoit alors l'excitation des molécules de dioxygène, émises dans le proche-infrarouge et le boîtier réceptionne enfin le signal proche-infrarouge transmis dans l'optode.

Chaque sonde (oxygène et température) est reliée à un moniteur d'oxymétrie multiports ("FireStingO2" de Pyroscience®) (Figure 4 n°6), constituant l'unité d'acquisition de données de dioxygène. L'oxymètre est équipé d'un capteur d'humidité et de pression, afin de se calibrer automatiquement à ces paramètres qui peuvent influencer les mesures. Ce moniteur est lui-même relié à un ordinateur permettant le suivi cinétique de la concentration en O<sub>2</sub> dans les flacons, grâce au logiciel Pyro Oxygen Logger (Pyroscience®).

Un système de pompe (Figure 4 n°2) relié à l'extérieur du bâtiment permet de placer la chambre expérimentale en conditions atmosphériques standardisées (*i.e.* 400ppm de CO<sub>2</sub>). Les ouvertures de la chambre, permettent d'éviter une saturation en CO<sub>2</sub> lors des phases d'obscurité.

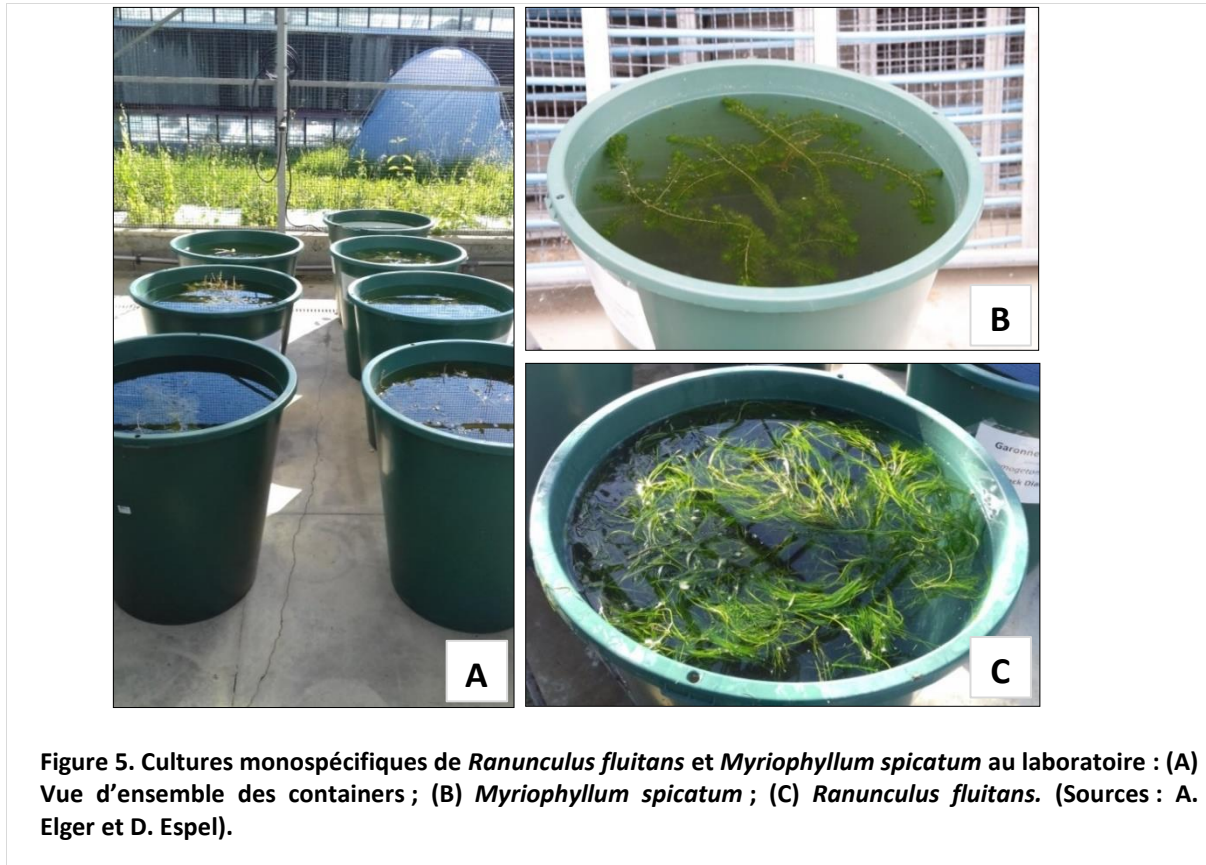
Enfin, l'intensité lumineuse est régulée artificiellement par son unité de gestion : un éclairage LED dont l'intensité est modulable par un potentiomètre (Roleadro®, 300W, 400×208×60mm) (Figure 4 n°3). L'intensité lumineuse dans la chambre et le milieu contenu dans les flacons de mesures a été mesurée en utilisant un PARmètre (Rainbow light MR-16) (*cf.* Annexe 1).



## 2. Mesures des réponses photosynthétiques et respiratoires à des variations d'intensité lumineuse ou de température des espèces de la Garonne

### 2.1. Cultures de *Myriophyllum spicatum* et *Ranunculus fluitans*

Des individus de *Myriophyllum spicatum* et de *Ranunculus fluitans* ont été collectés sur le site d'étude entre mai et juin 2018 (et à la même période en 2019) et cultivés dans des containers monospécifiques de 210 L, remplis d'eau du robinet (pH 7,0 +/- 0,5), placés dans un abri grillagé (Figure 5).



Dans chaque container, 6 L de sable de filtration ( $\varnothing$  0,5-1 mm) ont été utilisés comme substrat, auxquels de l'osmocote NPK 16-09-10 sous forme de granulés (Fertiligène<sup>®</sup>, engrais avec oligoéléments) a été ajouté ( $0,6 \text{ g.L}^{-1}$  de sédiment), pour faciliter la croissance. Le brassage de l'eau a été assuré par des pompes à eau pour aquarium.

Les parties épigées étaient dans de bonnes conditions jusqu'à fin-septembre, période où les tiges et les feuilles commençaient à perdre leur couleur verte, en particulier pour *Ranunculus fluitans*, très sensible aux variations de température et aux proliférations algales pendant les fortes chaleurs estivales.

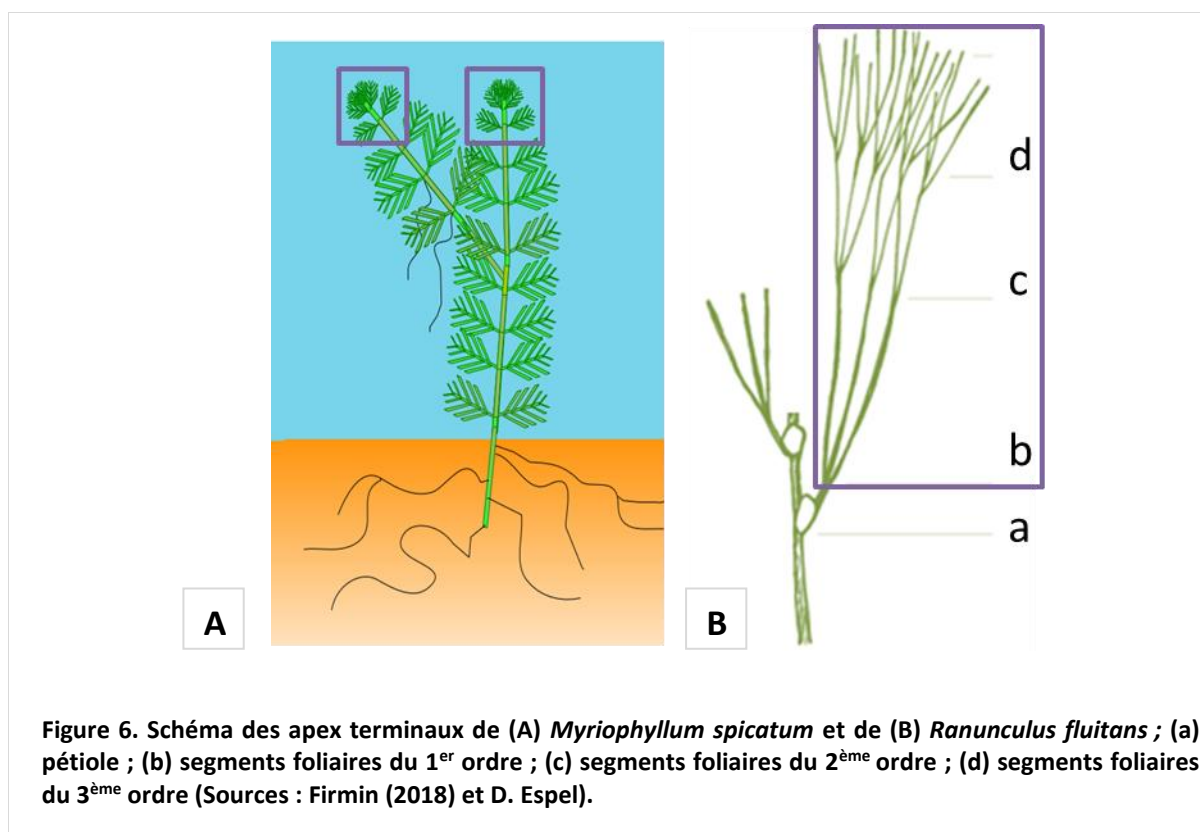
### 2.2. Détermination d'un milieu standardisé pour les expérimentations

Le milieu pour les expérimentations d'oxymétrie sur macrophytes a été basé sur le milieu Smart et Barko (1985), couramment utilisé pour des études métaboliques sur macrophytes (Pedersen *et al.*, 2013). Par ailleurs, de précédents travaux au laboratoire avaient révélé son efficacité pour la culture de macrophytes (Roubeau Dumont, 2018).

Afin de se placer dans des conditions non limitantes en carbone inorganique et en nutriments, ce milieu a été modifié à partir de milieux plus complets proposés par Szabó *et al.* (2005) et McCann (2016). Sa composition est décrite dans l'annexe 2 de ce chapitre. Le pH du milieu a été ajusté à 7. Le milieu a été ensuite stérilisé par autoclavage.

### 2.3. Mesures des réponses photosynthétiques et respiratoires des espèces de la Garonne à des variations d'intensité lumineuse ou de température

La plupart des études sur la relation entre la photosynthèse et la lumière et / ou la température ont été menées sur des fragments végétatifs terminaux (apex, feuilles) de macrophytes (*e.g.* Barko et Smart, 1981; Madsen et Brix, 1997; Pilon et Santamaria, 2001). Ainsi, grâce au banc d'oxymétrie et aux cultures de macrophytes, des mesures des échanges de dioxygène ont été réalisées lors des processus respiratoires et photosynthétiques en réponse à des variations de température ou à différentes intensités lumineuses, sur (i) des fragments apicaux (d'environ 4 cm) d'individus de *M. spicatum* et (ii) des segments foliaires du 1<sup>er</sup> ordre de tiges terminales d'individus de *R. fluitans* (encadrés violets sur la figure 6). En effet, la grande taille de *R. fluitans* n'a pas permis de travailler avec des fragments apicaux de tiges feuillées. Toutefois, les segments foliaires des renoncules sélectionnés correspondaient aux premiers segments les plus proches des parties apicales des tiges, et dont les feuilles étaient à un stade intermédiaire de développement (*i.e.* n'ayant pas encore terminé leur élévation).



Plus précisément, pour chacune des deux espèces, les expérimentations se sont déroulées pendant leur période de croissance avant leur période de floraison et ont été scindées en deux parties :

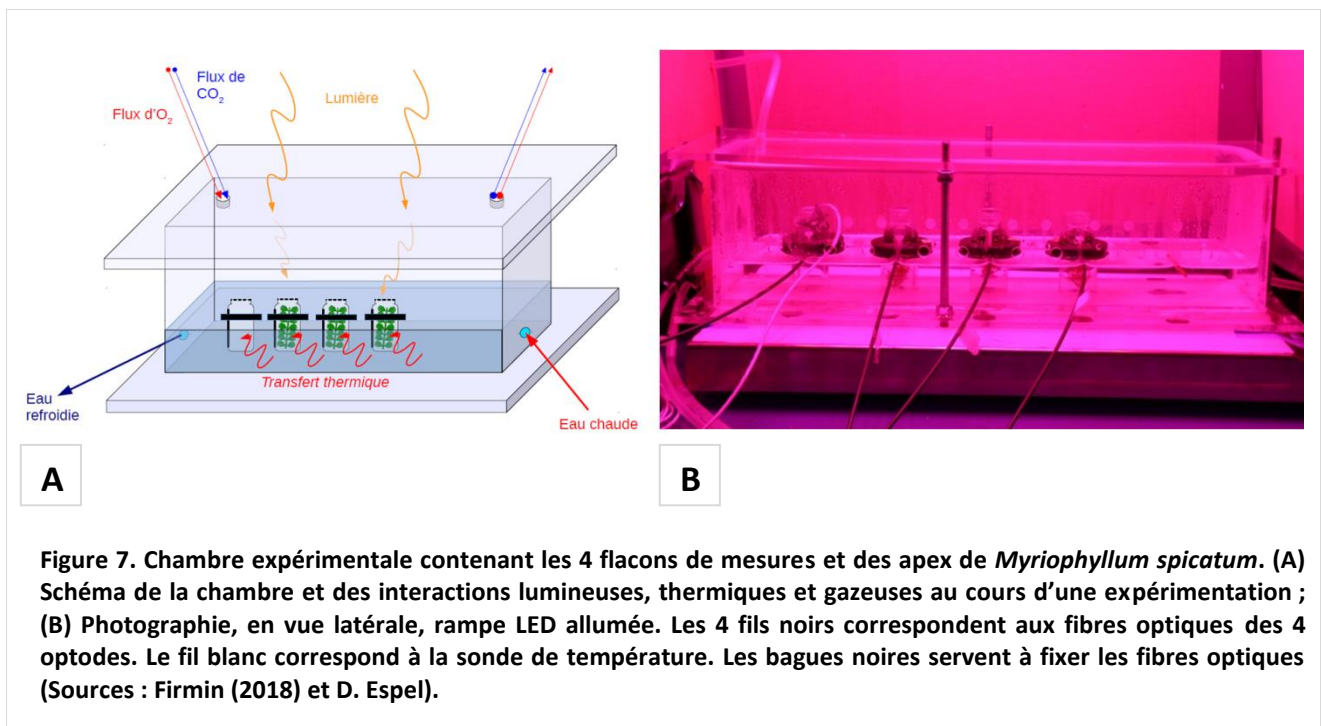
❶ **Expérience 1 (« Influence de la température »)** : mesures des réponses photosynthétiques et respiratoires de fragments végétatifs à des variations de température, dépendantes des limites

expérimentales (entre 3 et 42 °C), à une intensité lumineuse non limitante pour la photosynthèse (*i.e.* 406  $\mu\text{mol photons.m}^2.\text{s}^{-1}$  de rayonnement photosynthétique actif ou PAR).

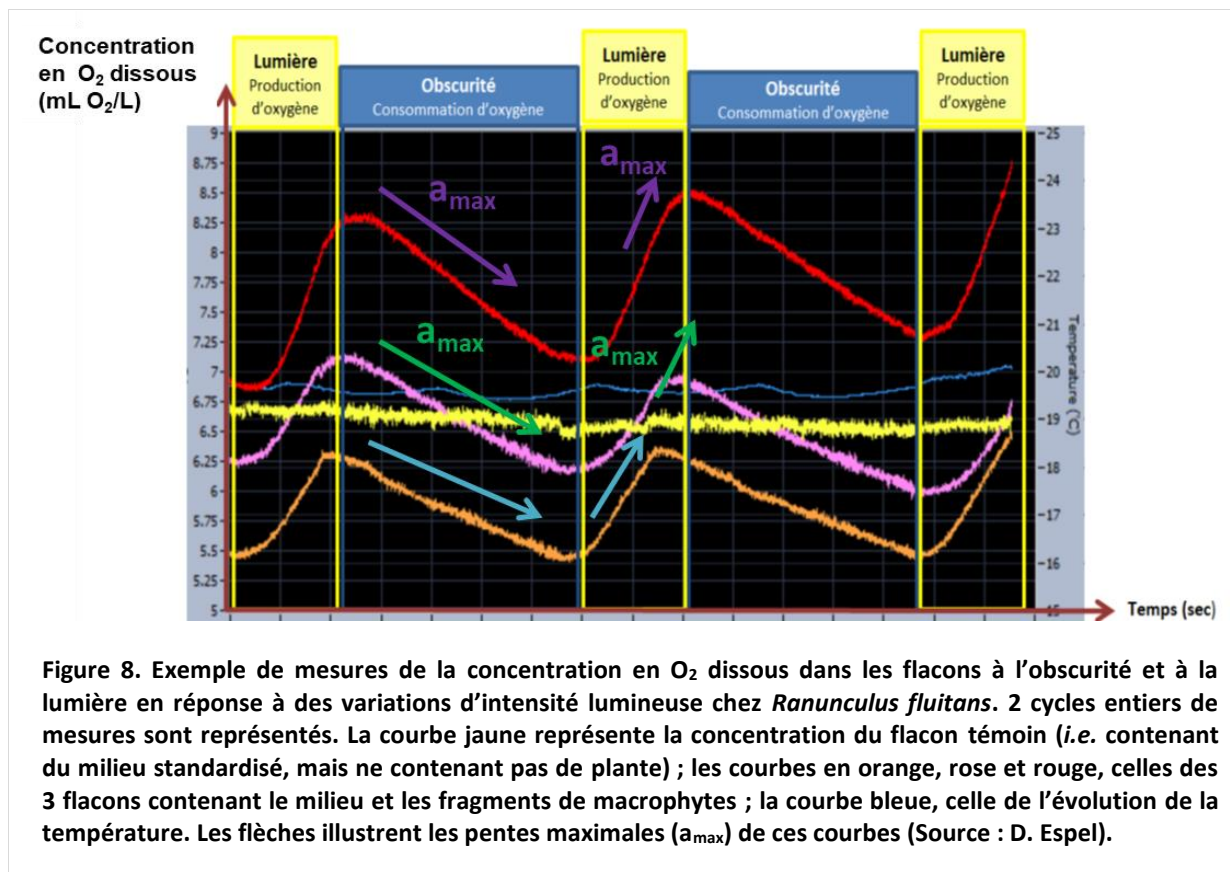
❷ **Expérience 2 (« Influence de l'intensité lumineuse »)** : mesures des réponses photosynthétiques et respiratoires de fragments végétatifs à des variations d'intensité lumineuse (*i.e.* une 30<sup>aine</sup> d'intensités lumineuses entre 20 et 577  $\mu\text{mol photons PAR.m}^2.\text{s}^{-1}$  (*cf.* Annexe 3)), à une température optimale (donc ici aussi non limitante) relative à chaque espèce. Cette température optimale a été déterminée suite à l'expérience 1. De précédentes mesures au-delà de 577  $\mu\text{mol photons PAR.m}^2.\text{s}^{-1}$  (*i.e.* jusqu'à 1063  $\mu\text{mol photons.m}^2.\text{s}^{-1}$ ) avaient confirmé l'absence de photoinhibition.

Dans ce travail, le postulat adopté était que les fragments végétatifs réagissaient quasi instantanément aux différentes modalités de facteur (température ou intensité lumineuse) et que les facteurs agissaient de façon indépendante. Une expérience préliminaire sur *M. spicatum* croisant la gamme de température explorée en expérience 1 à 3 intensités lumineuses (*i.e.* 109, 374 et 611  $\mu\text{mol photons PAR.m}^2.\text{s}^{-1}$ ) n'avait pas mis en évidence d'interaction entre ces deux facteurs dans ces conditions expérimentales.

Avant chaque expérience, et pour chaque espèce, 3 fragments végétatifs apicaux d'individus étaient prélevés, nettoyés afin d'enlever de potentiels épiphytes, et ont été incubés pendant 15 min dans 100 mL de milieu standardisé. Les fragments végétatifs ne devaient présenter aucune lésion visible. Chaque fragment a été ensuite placé dans un flacon contenant 17 mL de milieu standardisé. Ces trois flacons ont été appelés « flacons tests ». Un dernier flacon a servi de flacon témoin, contenant 17 mL de milieu standardisé. Dans chaque flacon, le milieu était constamment homogénéisé par agitation magnétique. Tous les flacons étaient ouverts et placés dans la chambre semi-fermée (Figure 7). En effet, de précédents essais sur flacons fermés et flacons ouverts avaient montré des variations nettement inférieures par rapport aux variations inter-flacons : l'écart entre les mesures en flacons fermés et ouverts a donc été considéré comme négligeable (<5 %). D'autre part, maintenir l'ouverture des flacons permet d'éviter l'atténuation de l'intensité lumineuse par un bouchon, de réaliser des mesures sur des intensités lumineuses plus élevées et de placer une sonde de température au sein des flacons.



Au cours d'une expérience (❶ ou ❷), pour chaque modalité testée (*i.e.* température ou intensité lumineuse, respectivement), la concentration en dioxygène dissous dans chaque flacon était mesurée durant 2 cycles successifs de lumière (15 min) /obscurité (20 min) (Figure 8). De fait, au cours d'une expérience, 6 réplicats (*i.e.* 2 cycles  $\times$  3 flacons avec macrophytes) étaient utilisés par modalité testée, avec une mesure de concentration dans le flacon sans plante (« flacon témoin ») par cycle. Ainsi, pour  $N$  modalités (de température ou d'intensité lumineuse) testées au cours de 10 h d'exposition sur une journée,  $2N$  cycles successifs de mesures en continu ont été réalisés. Chaque expérience a été répétée une deuxième fois.



Il est à noter que chaque expérience a commencé par une phase de consommation d'O<sub>2</sub> à l'obscurité (*i.e.* respiration à l'obscurité) après bullage du milieu au sein des flacons. Le basculement en phase de lumière (*i.e.* production d'O<sub>2</sub> ou photosynthèse nette à une intensité lumineuse définie) s'opérait après vérification de l'obtention d'une pente stable de consommation de dioxygène pour chaque flacon.

L'évolution de la concentration en oxygène dissous au sein de chaque flacon a été mesurée grâce aux optodes et au moniteur Firesting O<sub>2</sub> (Pyroscience ®) et exprimée en mL O<sub>2</sub>.L<sup>-1</sup> de milieu standardisé. L'intensité lumineuse et la température ont été modulées grâce au système d'éclairage réglable en intensité et à l'unité de contrôle de la température, du banc d'oxymétrie, respectivement. Par ailleurs, au cours des mesures, un léger flux d'air extérieur (400 ppm CO<sub>2</sub>) traversait la chambre expérimentale semi-fermée et la température des flacons a été contrôlée en continu (avec un point de mesure toutes les secondes) à l'aide de la sonde de température et de capteurs internes aux optodes. Elle a été maintenue constante par circulation d'eau à travers la chambre.

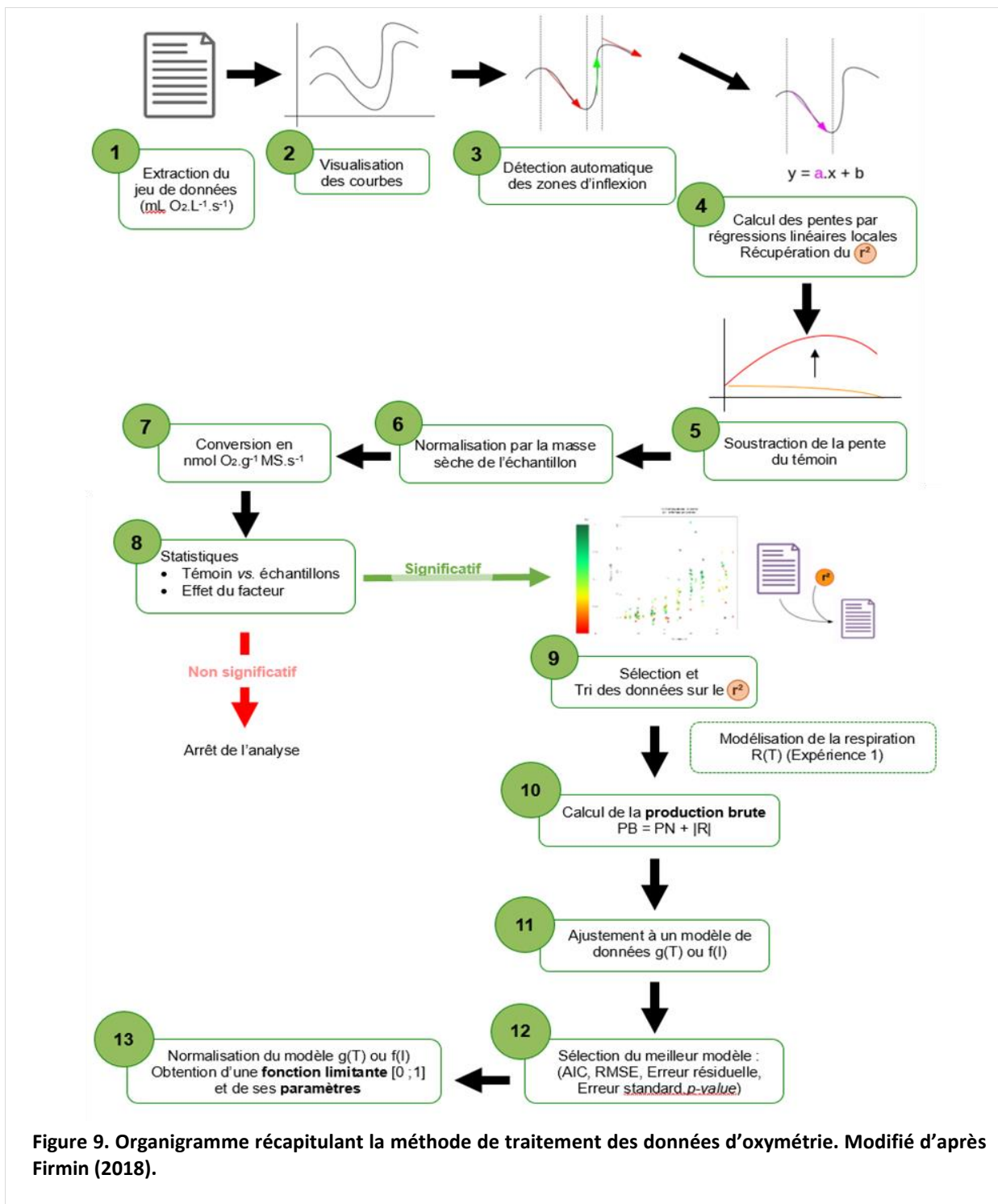
A la fin de chaque expérience, la masse sèche de chaque fragment végétatif a été déterminée après passage à l'étuve (70 °C) pendant 48 h. La masse fraîche n'a pas été mesurée en début d'expérience



afin d'éviter la perte de biomasse. De plus, le RGR (*Relative Growth Rate* ou taux de croissance relative) de *M. spicatum* est de 0,05 jour<sup>-1</sup> en moyenne. Par conséquent, sur des expériences de 10h, la prise de masse due à la croissance d'un fragment apical a été considérée comme négligeable (~ 2 % de la biomasse totale finale). Le même postulat a été adopté pour *R. fluitans*.

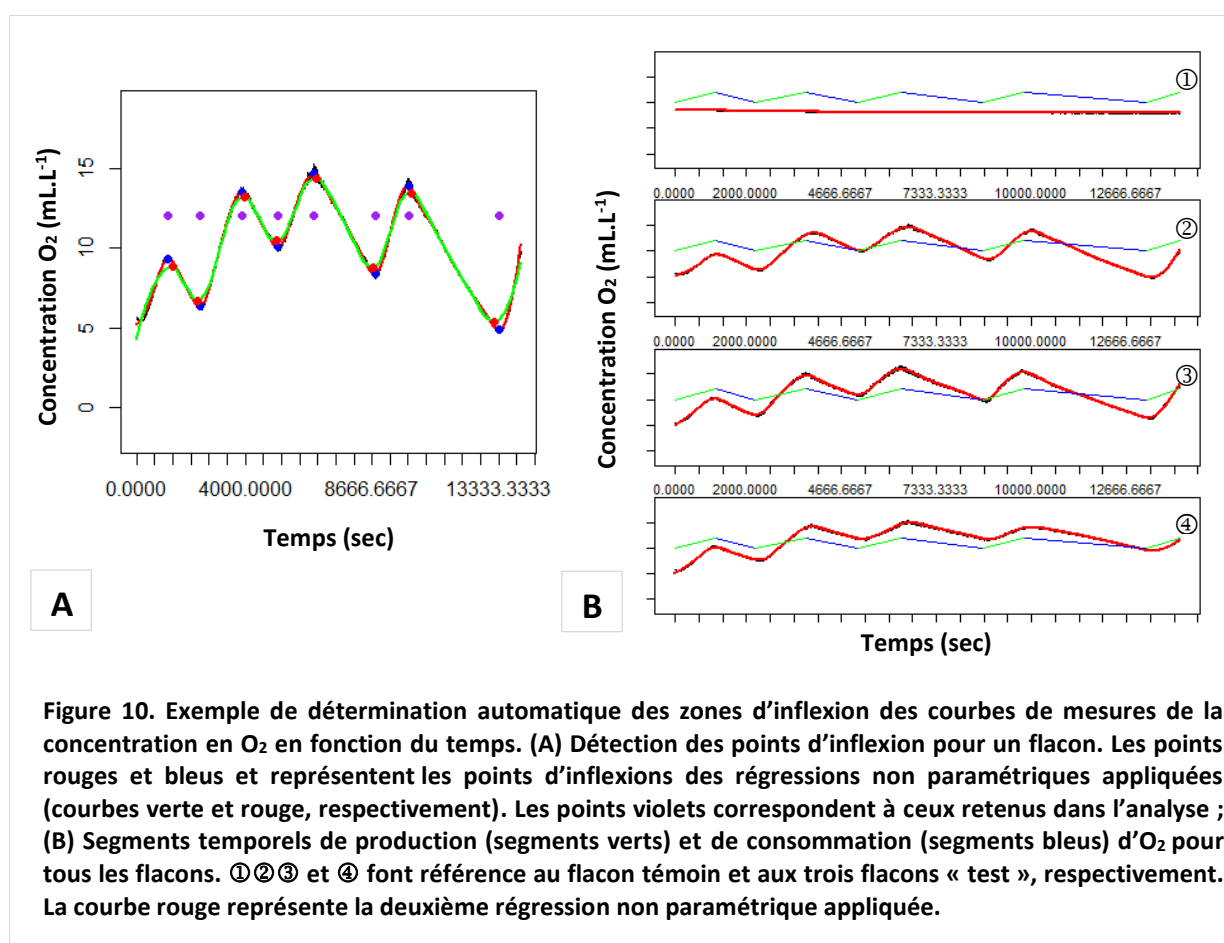
### 3. Traitement des données d'oxymétrie

Une méthode automatique de traitement et d'analyse statistique a été développée pour les deux expériences (① et ②), sur le logiciel libre Rstudio (R-3.4.2) après acquisition des concentrations en O<sub>2</sub> sur le logiciel d'oxymétrie Pyro Oxygen Logger (Pyroscience®). La figure 9 résume les étapes générales de cette méthode d'analyse. Cette méthode a été adoptée pour les deux espèces et les deux expériences et est détaillée dans les sections ci-après.



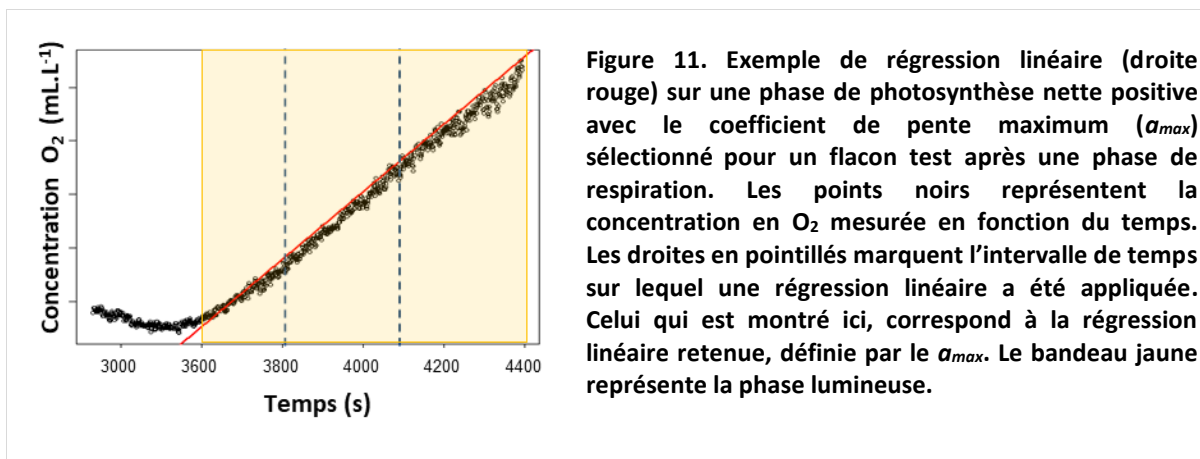
### 3.1. Détermination des coefficients de pente lors de la consommation/production d'O<sub>2</sub>

Pour chaque expérience, les mesures ayant été effectuées en continu pour chaque flacon, deux régressions non paramétriques (type *Loess* sur R) ont été appliquées sur les courbes de mesures d'O<sub>2</sub> obtenues pour chaque flacon (Figure 10A). L'objectif était de déterminer localement des points d'inflexion (des points d'abscisses) et de partitionner l'ensemble des concentrations en O<sub>2</sub> en phase de production (photosynthèse nette) ou de consommation (respiration à l'obscurité) en fonction de leur pente (positive ou négative) : la première régression (courbe verte sur la figure 10A) a permis de déterminer de premiers points d'inflexion (points rouges sur la figure 10A) ; la deuxième régression (courbe rouge sur la figure 10A) a permis de corriger les erreurs de détection (points bleus sur la figure 10A). Les points d'inflexion retenus entre ces deux régressions (marqués par des points violets sur la figure 10A) ont servi à la détection des segments temporels de production et de consommation d'O<sub>2</sub> (segments verts et bleus, respectivement sur la figure 10B). Ainsi les phases de photosynthèse nette positive (photosynthèse + respiration) ou négative (respiration uniquement) ont été identifiées.



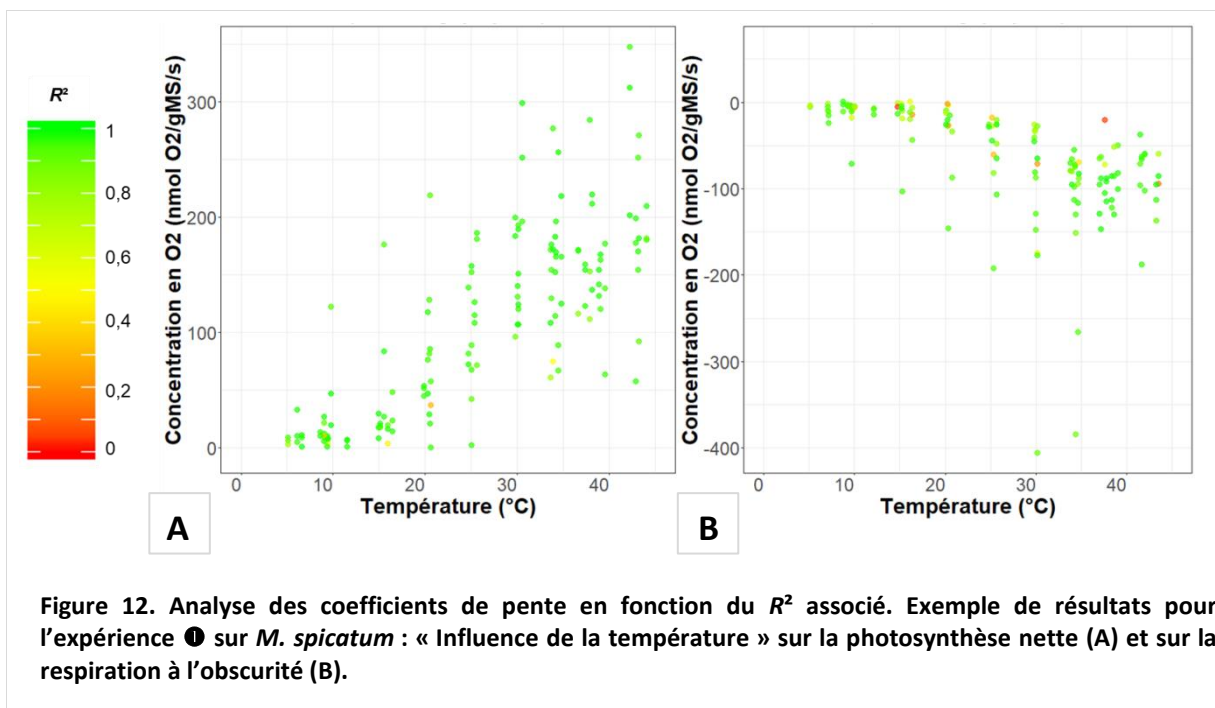
Pour chaque flacon, de multiples régressions linéaires locales (de type  $y = ax + b$ ) (sur un intervalle de temps défini) ont été ensuite appliquées sur les données de concentrations en O<sub>2</sub> pour chaque phase de production et de consommation nette d'O<sub>2</sub> (*i.e.* sur chaque segment), afin de déterminer des coefficients de pente maximaux ( $a_{max}$ ). Ainsi,  $N$  coefficients de pente  $a_{max}$  et  $N$  coefficients de détermination ( $R^2$ ) ont été obtenus, correspondant à  $N$  conditions de température ou d'intensité lumineuse appliquées en fonction de l'expérience réalisée (expérience ① ou ②) (Figure 11).





Ensuite, chaque coefficient  $a_{max}$  des flacons tests (*i.e.* avec fragment végétatif) a été normalisé en calculant la différence avec le coefficient du témoin, puis en divisant le taux obtenu par la masse sèche de chaque échantillon. Les concentrations en  $mL O_2 \cdot L^{-1}$  ont été alors converties en  $nmol O_2 \cdot g_{MS}^{-1} \cdot s^{-1}$  (conversion basée sur la loi des gaz parfaits). Il est important de noter que l'influence de la température ou de l'intensité lumineuse sur les coefficients de pente lors de la photosynthèse pour les expériences ❶ et ❷ respectivement, était significative (Anova,  $p$ -values < 0,05) pour chaque flacon tests et espèce.

Enfin, une analyse des coefficients de détermination ( $R^2$ ) associés aux coefficients de pente  $a_{max}$  calculés a été réalisée afin de vérifier la fiabilité des  $a_{max}$  qui serviront à construire les courbes de réponses photosynthétiques et respiratoires, à la température et à la lumière pour les deux espèces (Figure 12 ; cf. Annexe 4 et Annexe 5).



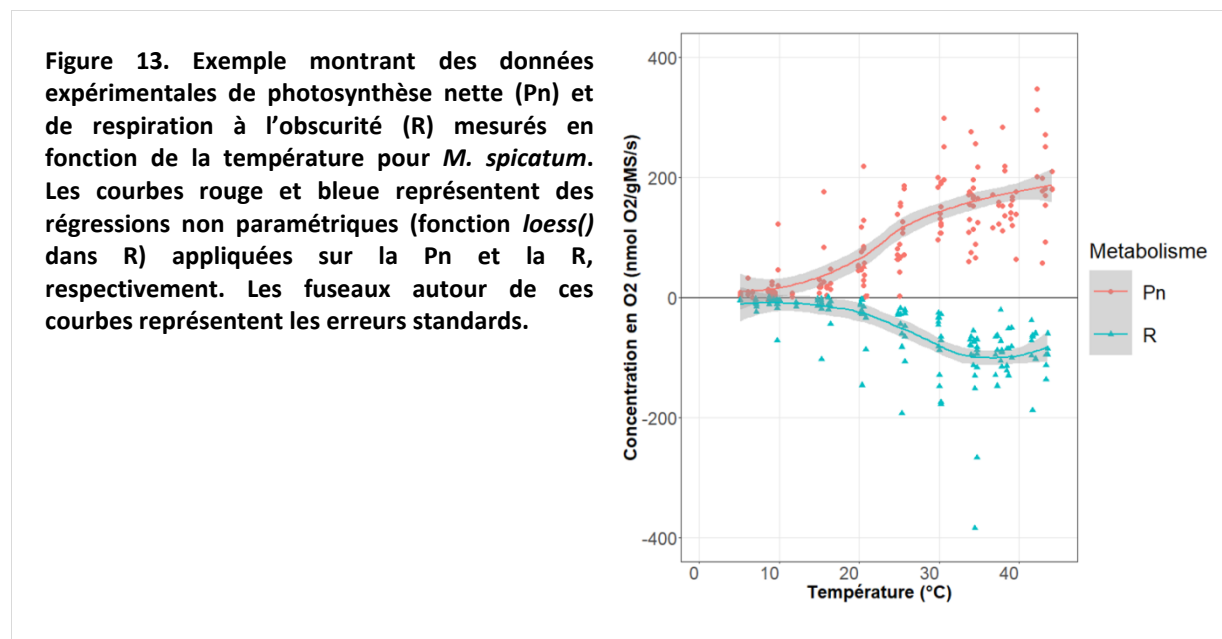
La plupart des  $a_{max}$  obtenus pour *M. spicatum* et *R. fluitans* et les expériences ❶ et ❷ présentaient des  $R^2$  supérieurs à 0,6 (Figure 12 ; cf. Annexe 4 et Annexe 5). Les rares  $a_{max}$  associés à des  $R^2$  inférieurs à 0,6 ont été considérés comme non limitants pour la réalisation de courbes de réponses

photosynthétique nette et de respiration en fonction des variations de température ou d'intensité lumineuse pour chacune des espèces. Ils n'ont donc pas été retirés de la suite de l'analyse, pour l'obtention des courbes de réponses photosynthétiques et respiratoires.

## 3.2. Courbes de réponses photosynthétiques et respiratoires

### 3.2.1. Respiration et photosynthèse brute en fonction de la température

L'expérience ❶ (« Influence de la température ») a permis d'obtenir des données expérimentales de photosynthèse nette et de respiration à l'obscurité en fonction de variations de température (Figure 13 et cf. Annexe 6).



Le taux de photosynthèse brute (PB) est généralement calculé pour chaque valeur de température appliquée à partir des données expérimentales de photosynthèse nette ( $PN_{\text{mesurée}}$ ) et de respiration ( $R_{\text{mesurée}}$ ) :

$$PB = PN_{\text{mesurée}} + |R_{\text{mesurée}}|$$

Toutefois, dans notre cas, les données de respiration ayant été acquises lors d'une phase d'obscurité, il existait un léger décalage entre les abscisses (valeurs de température) des points de respiration et celles de photosynthèse (Figure 13). Il y avait donc très peu de points de photosynthèse nette et de respiration exactement à la même valeur de température. Par conséquent, la respiration a été modélisée afin d'obtenir une parfaite correspondance entre les points d'abscisse de la photosynthèse nette et ceux de la respiration, et de prédire un taux de respiration pour n'importe quelle température entre 0 et 45 °C.

Pour ce faire, les données expérimentales de respiration à l'obscurité ont été ajustées par un modèle de données via une fonction  $R(T)$  dépendante de la température. Trois modèles d'ajustement ont donc été testés, basés sur des équations normalement appliquées à des modèles de production photosynthétique en fonction de la température (cf. Eq. 6, 7 et 8) :

- **Modèle R1 :**

$$R(T) = R_0 \times C_p^{(T-T_0)}$$

(Eq. 3)

Avec  $R_0$  un taux de respiration à une température  $T_0$ ,  $C_p$  un coefficient et  $T$  la température.

- **Modèle R2 :**

$$R(T) = R_{\max} \times \exp \left[ -\left( \frac{T - T_{\text{opt}}}{T_r} \right)^2 \right] \quad (\text{Eq. 4})$$

- **Modèle R3 :**

$$R(T) = R_{\max} \times \left( \frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{\text{opt}}} \right) * \left( \frac{T}{T_{\text{opt}}} \right)^{T_{\text{opt}} / (T_{\max} - T_{\text{opt}})} \quad (\text{Eq. 5})$$

Avec  $R_{\max}$  le taux de respiration maximal ;  $T_{\max}$  la température pour laquelle la respiration est maximale ;  $T_{\text{opt}}$  la température optimale de respiration au-delà de laquelle la respiration diminue ;  $T_r$  la sensibilité à la température pour la respiration et enfin,  $T$  la température.

L'analyse des résidus et cinq critères statistiques ont été utilisés pour comparer les modèles entre eux et sélectionner le meilleur modèle d'ajustement des données de respiration, à savoir l'AIC (ou *Akaike Information Criterion*), la RMSE (ou *Root Mean Squared Error*), l'erreur standard, l'erreur résiduelle et la *p-value*.

Grâce au meilleur modèle, une respiration prédite ( $R_{\text{prédite}}$ ) a donc été calculée pour chaque température utilisée en phase de lumière (*i.e.* de photosynthèse nette). Ainsi, les capacités respiratoires ( $R_{\max}$ ) des espèces ont pu être déterminées pour une température donnée.

Par ailleurs, à partir des valeurs expérimentales de photosynthèse nette à la lumière ( $PN_{\text{obs}}$ ) et de respiration prédite ( $R_{\text{prédite}}$ ), des données de photosynthèse brute ( $PB_{\text{calc}}$ ) ont pu être calculées pour chaque valeur de température :

$$PB_{\text{calc}} = PN_{\text{obs}} + |R_{\text{prédite}}|$$

Les données de photosynthèse brute estimées ont été alors ajustées par un modèle de production photosynthétique dépendante de la température  $G(T)$ . Trois modèles couramment utilisés dans la littérature sur des espèces de plantes marines et d'eau douce ont été testés :

- **Modèle G1**, utilisant une fonction puissance :

$$G(T) = P_0 \times C_p^{(T - T_0)} \quad (\text{Eq. 6})$$

Avec  $P_0$  un taux de photosynthèse brute à une température  $T_0$  ;  $C_p$  un coefficient et  $T$  la température.

- **Modèle G2**, issu d'une fonction de Lehman qui atteint son maximum à une température optimale (Bocci *et al.*, 1997; Elkalay *et al.*, 2003; Garbey *et al.*, 2006b; Zaldívar *et al.*, 2009) :

$$G(T) = P_{\max} \times \exp \left[ -\left( \frac{T - T_{\text{opt}}}{T_r} \right)^2 \right] \quad (\text{Eq. 7})$$

- **Modèle G3**, proposé par Yan et Hunt (1999), basé sur l'équation du  $Q_{10}$  et destiné à modéliser la réponse à la température de plantes terrestres, et qui suppose que la température minimale est nulle :

$$G(T) = P_{\max} \times \left( \frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{\text{opt}}} \right) * \left( \frac{T}{T_{\text{opt}}} \right)^{T_{\text{opt}} / (T_{\max} - T_{\text{opt}})} \quad (\text{Eq. 8})$$

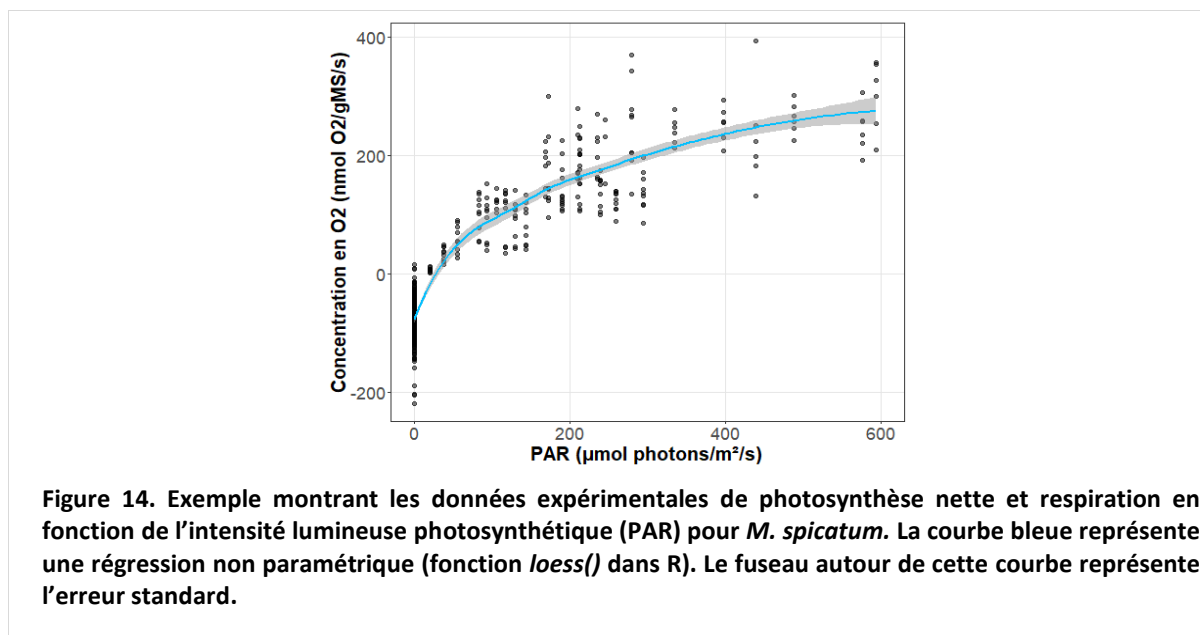
Avec  $T$  la température,  $P_{\max}$ , le taux de photosynthèse brute maximal en conditions d'intensité lumineuse non limitantes ;  $T_{\text{opt}}$  la température optimale de photosynthèse brute,  $T_{\max}$  la température pour laquelle la photosynthèse brute est maximale et  $T_r$  la sensibilité à la température pour la photosynthèse.

Le meilleur modèle de photosynthèse brute en fonction de la température  $G(T)$  a été sélectionné suivant la même analyse que précédemment évoquée pour sélectionner le meilleur modèle de respiration  $R(T)$ .

Par conséquent, la modélisation de la photosynthèse brute en fonction de la température a permis de déterminer les paramètres de température relatifs à la production photosynthétique ( $T_0$ ,  $T_{max}$  et/ou  $T_{opt}$ ) pour chaque espèce, caractérisant le plateau de la courbe de réponse « photosynthèse *versus* température », ainsi que leur taux de photosynthèse maximal ( $P_{max}$  ou capacité photosynthétique) respectif en conditions de laboratoire non limitantes.

### 3.2.2. Photosynthèse brute en fonction de l'intensité lumineuse

L'évaluation de l'influence de l'intensité lumineuse sur la photosynthèse brute a été globalement basée sur le même principe d'analyse que celle de l'influence de la température. Les mesures de la concentration en  $O_2$  réalisées au cours de l'expérience ② (« Influence de l'intensité lumineuse ») ont permis d'obtenir des données expérimentales de photosynthèse nette ( $PN_{obs}$ ) et de respiration à l'obscurité ( $R_{obs}$ ) en fonction de l'intensité lumineuse (Figure 14).



A partir de ces données, un taux de photosynthèse brute (PB) a été calculé pour chaque intensité lumineuse grâce la formule suivante, sous l'hypothèse que le taux de respiration à la lumière était constant quelle que soit l'intensité lumineuse et identique au taux mesuré à l'obscurité :

$$PB = PN_{obs} + |R_{obs\ moyenne}|$$

**Avec  $PN_{obs}$  la photosynthèse nette mesurée à intensité lumineuse  $I > 0 \mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  et  $R_{obs\ moyenne}$  le taux de respiration moyen calculé pour  $I = 0 \mu\text{mol photons PAR}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .**

Une fois les données de photosynthèse brute obtenues, une courbe réponse de photosynthèse brute en fonction de l'intensité lumineuse a pu être générée (*cf.* Annexe 7). Enfin, les données de photosynthèse brute ont été ajustées en fonction de l'intensité lumineuse par un modèle paramétrique de données.

Trois modèles connus dans la littérature ont été testés :

- le **modèle F1** utilisé par Auby *et al* (1999) et développé par Webb *et al.* (1974) :

$$F(I) = P_{\max} \times \left(1 - \exp\left(-\frac{I}{I_p}\right)\right) \quad (\text{Eq. 9})$$

- le **modèle F2** utilisé dans la littérature par de nombreux auteurs (Titus *et al.*, 1975; Wetzel et Neckles, 1986; McBride, 1992; Scheffer *et al.*, 1993; Hootsmans et Vermaat, 1994; Bocci *et al.*, 1997; Calado et Duarte, 2000; Elkalay *et al.*, 2003; Herb et Stefan, 2003; Garbey *et al.*, 2006a; Zaldívar *et al.*, 2009). Il s'agit d'une hyperbole rectangulaire dont la formule est basée sur l'équation de Michaelis-Menten, qui néglige la photoinhibition :

$$F(I) = P_{\max} \times \left(\frac{I}{I + I_k}\right) \quad (\text{Eq. 10})$$

- le **modèle F3**, utilisé par Jassby et Platt, (1976) et Garbey *et al.* (2006) :

$$F(I) = P_{\max} \times \tan\left(\frac{I}{I_p}\right) \quad (\text{Eq. 11})$$

avec  $P_{\max}$  le taux de photosynthèse brute maximal en conditions de température non limitantes ;  $I$  l'intensité lumineuse (PAR),  $I_k$  l'intensité de demi-saturation et  $I_p$  une constante d'intensité lumineuse permettant de calculer  $I_k$ , avec la formule suivante :

$$I_k = I_p \times -\ln(0,5) \quad (\text{Eq. 12})$$

La détermination du meilleur modèle de photosynthèse brute en fonction de l'intensité lumineuse,  $F(I)$ , a reposé sur le même système de sélection des modèles  $R(T)$  et  $G(T)$  (§B.3.2.1).

Ainsi, la courbe de photosynthèse brute modélisée (en réponse à la lumière) a permis de déterminer l'intensité de demi-saturation ( $I_k$ ) caractérisant la pente de la courbe « photosynthèse en fonction de l'intensité lumineuse », et le taux de photosynthèse brute maximal ( $P_{\max}$ ) à température optimale, caractérisant le plateau de saturation de la courbe et la capacité photosynthétique d'une espèce.

#### 4. Détermination de fonctions limitantes de la production photosynthétique par la température et par l'intensité lumineuse

Pour rappel, dans le modèle mécaniste du projet DEMETHER, la production de biomasse épigée des espèces est modélisée à l'aide de fonctions indépendantes et limitantes de production photosynthétique par la température  $g(T)$  et par l'intensité lumineuse  $f(I)$ . Ces dernières ont été obtenues par la normalisation (entre 0 et 1) de modèles de production photosynthétique dépendante de la température  $G(T)$  et de l'intensité lumineuse  $F(I)$ , respectivement. Par exemple, la fonction limitante par l'intensité lumineuse appliquée vaut 0 au-dessous du point de compensation pour la lumière (*cf.* §A.2.1 pour la définition) et 1 au-delà du point de saturation, étant donné qu'aucune augmentation supplémentaire de croissance (*i.e.* de production) n'est observée. Leurs équations et leurs paramètres respectifs (*e.g.*  $T_{\text{opt}}$ ,  $T_{\text{max}}$ ,  $I_k$ , ...) ont été définis en §B.3.2. par la modélisation des courbes de réponses photosynthétiques et respiratoires à la température et à la lumière.

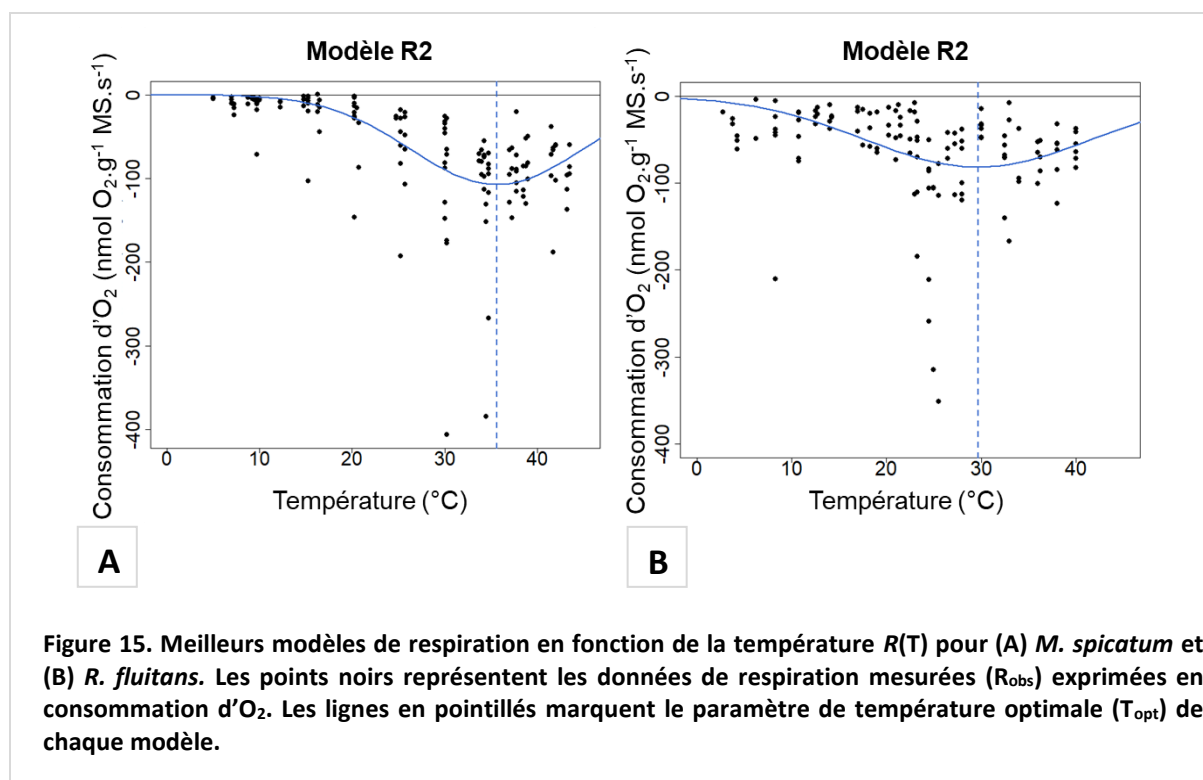
## C. RESULTATS

### 1. Courbes de réponse respiratoire à la température

A la suite de l'expérience ① (« Influence de la température »), les courbes de réponse respiratoires des macrophytes en fonction de la température ont montré une différence dans l'influence de la température sur la respiration pour les deux espèces.

L'ajustement des données expérimentales de respiration à un modèle  $R(T)$  pour chacune des espèces a permis de clarifier ces tendances. Tout d'abord, pour les deux espèces, le modèle R1 sur la température a montré une courbe de respiration prédite aberrante due à un ajustement impossible ( $p$ -values  $\gg 0,05$ ), en particulier pour *R. fluitans* (cf. Annexe 8 et Annexe 9). En effet, comme attendu, ce modèle exprimant une fonction puissance, n'était pas adapté aux données expérimentales de respiration qui semblaient suivre une distribution ayant une forme en cloche. En revanche, les deux autres modèles testés (i.e. R2 et R3), ont exprimé un ajustement significatif aux données ( $p$ -values  $\ll 0,05$ ) (cf. Annexe 8 et Annexe 9).

Par manque de données mesurées aux températures extrêmes ( $< 5$  °C et  $> 40$  °C), il a été difficile de discerner une différence claire entre l'ajustement des données de respiration aux modèles R2 et R3 par simple observation des courbes pour chacune des espèces (cf. Annexe 8). Toutefois, les critères statistiques d'évaluation des modèles (§B.3.2.1) ont permis de sélectionner le modèle R2 comme meilleur modèle de respiration pour *M. spicatum* et pour *R. fluitans* (cf. Annexe 9). La figure 15 en est l'illustration.



La renoncule s'est montrée moins sensible que le myriophylle aux variations de température, notamment entre 3 et 15 °C, avec une respiration quasi constante pour ces températures alors que le taux de respiration du myriophylle augmentait progressivement dès 7 °C (Figure 15). Malgré une certaine variabilité dans les données de respiration de *R. fluitans*, une légère augmentation du taux de respiration a été observée à partir de 15-17 °C, jusqu'à un certain plateau de saturation entre 27 et 32 °C. Toutefois, le taux de respiration de *R. fluitans* était plus élevé que celui de *M. spicatum* pour les



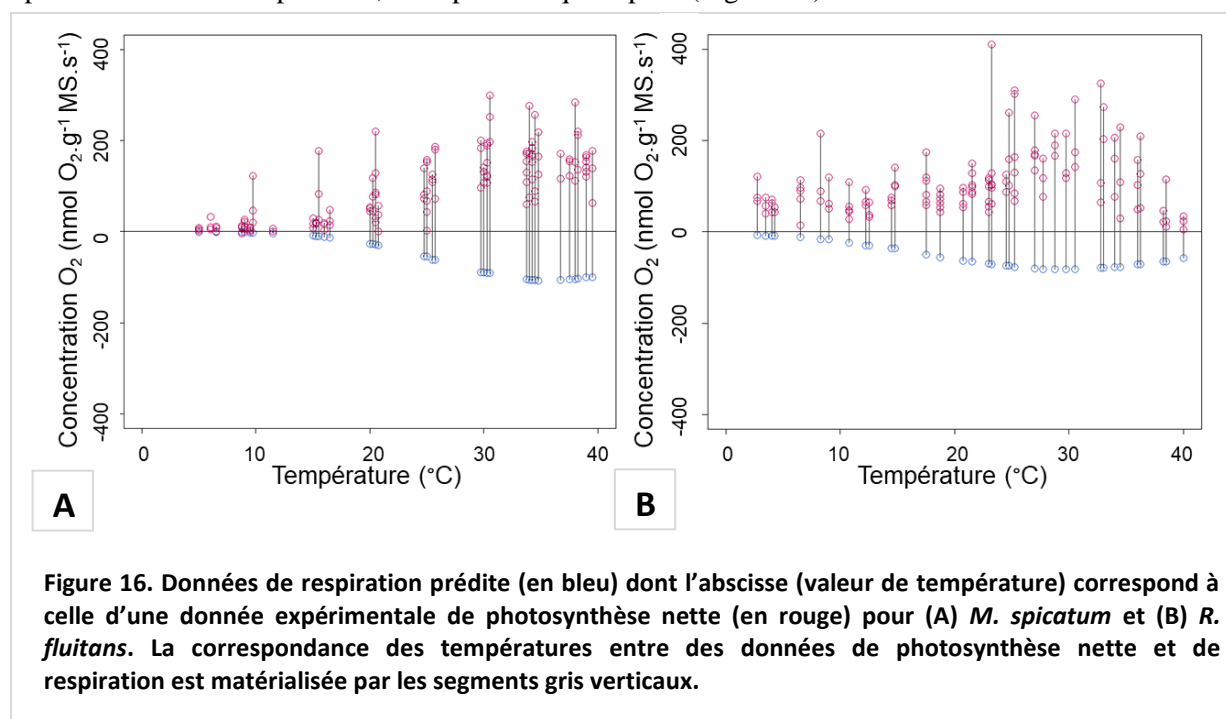
faibles températures (*i.e.* < 10 °C). D'après ces modèles, l'augmentation du taux de respiration était nettement plus rapide avec l'augmentation de la température pour *M. spicatum* avec une pente négative plus importante entre 15 et 32 °C, relativement à *R. fluitans*. Également, le taux diminuait de moitié au-delà de la température optimale, avec une forte rupture de pente (Figure 15). Pour *R. fluitans* la température semblait avoir moins d'effet sur le taux de respiration : son modèle arbore une courbe plus aplatie.

La paramétrisation des modèles R2 a permis de préciser les capacités maximales ( $R_{\max}$ ) des espèces et leur température optimale de respiration ( $T_{\text{opt}}$ ). Le taux de respiration maximal ( $R_{\max}$ ) de *M. spicatum* s'est révélé légèrement plus élevé que celui de *R. fluitans*, montrant une capacité respiratoire pour le myriophylle légèrement supérieure (Tableau 2 et *cf.* Annexe 10). De plus, la température optimale de respiration de *M. spicatum* était de 6 °C supérieure à celle de *R. fluitans*, autour de 35 °C (Tableau 2). Toutefois, la courbe de respiration prédite de la renoncule semblait plus montrer une gamme de température optimale de respiration (entre 27 et 32 °C) plutôt qu'une valeur optimale (Figure 15).

**Tableau 2. Paramètres des meilleurs modèles de respiration en fonction de la température  $R(T)$  pour *M. spicatum* et *R. fluitans* : le taux de respiration maximal ( $R_{\max}$ ) est exprimé en  $\text{nmol O}_2 \cdot \text{g}_{\text{MS}}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$  ; la sensibilité à la température pour la respiration ( $T_r$ ) et l'optimum thermique de respiration ( $T_{\text{opt}}$ ) en °C.**

Espèces	Meilleur modèle $R(T)$	Paramètres des modèles		
		$R_{\max}$	$T_r$	$T_{\text{opt}}$
<i>M. spicatum</i>	$R2(T) = R_{\max} \times \exp \left[ -\left( \frac{T - T_{\text{opt}}}{T_r} \right)^2 \right]$	$-107,38 \pm 14,85$	$13,16 \pm 1,80$	$35,60 \pm 1,18$
<i>R. fluitans</i>		$-81,79 \pm 7,31$	$17,06 \pm 3,03$	$29,68 \pm 1,85$

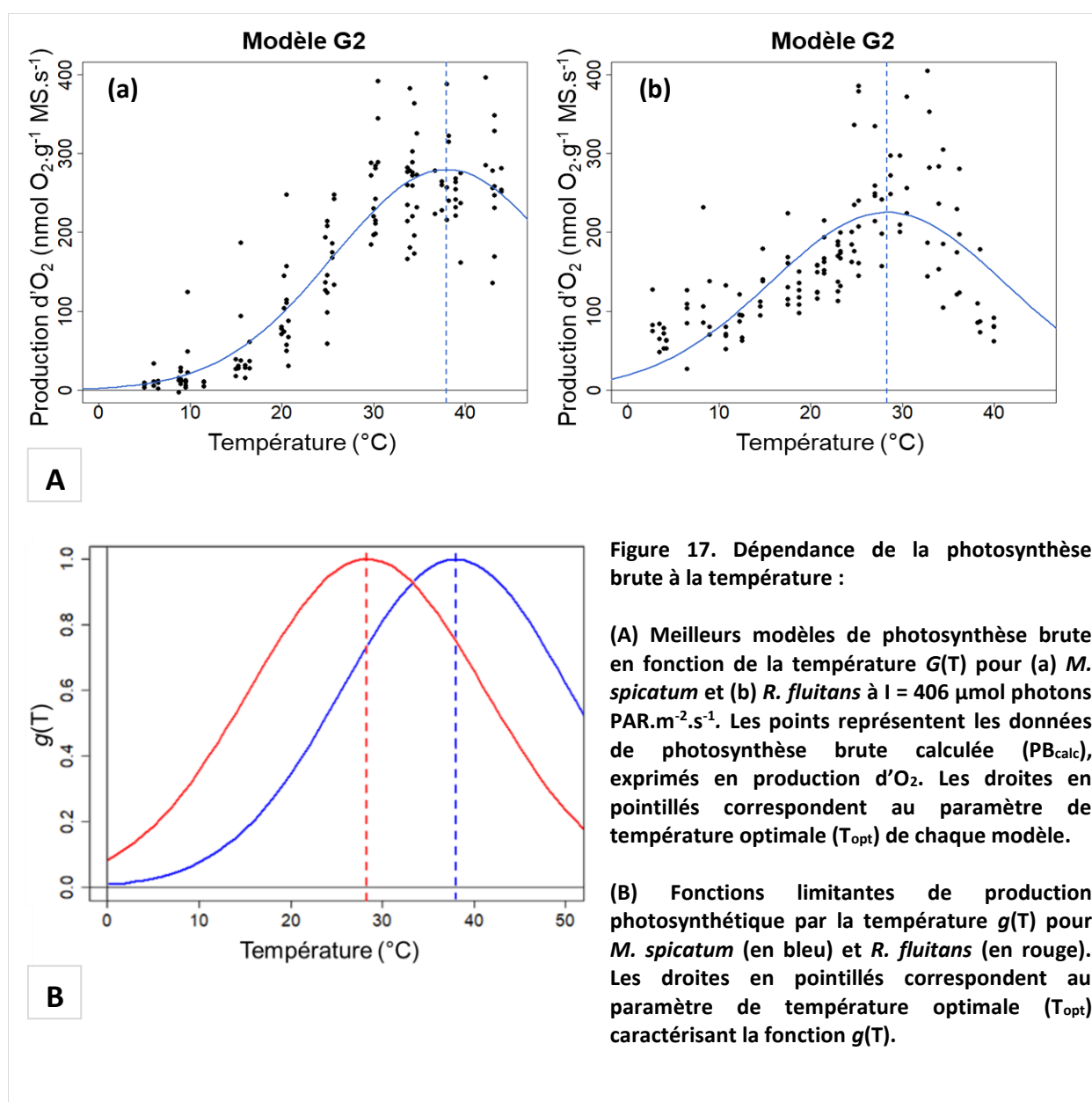
Par ailleurs, grâce à la modélisation de la respiration, un taux de respiration en fonction de la température a été calculé pour chaque valeur de température testée en phase de photosynthèse nette positive dans cette expérience, et ce pour chaque espèce (Figure 16).



La respiration prédite (en valeur absolue) a alors été ajoutée aux données de photosynthèse nette mesurées afin de calculer un taux de photosynthèse brute en fonction de la température (*cf.* Annexe 11).

## 2. Dépendance de la photosynthèse brute à la température

Pour les deux espèces, les données de photosynthèse brute calculées n'ont pas pu être ajustées par le modèle G1 ( $p$ -values  $\gg 0,05$ ), qui impliquait une croissance exponentielle de la production photosynthétique sans saturation et sans optimum thermique (cf. Annexe 12 et Annexe 13). En revanche, les modèles G2 et G3 étaient nettement plus appropriés pour la prédiction de la photosynthèse brute en fonction de la température avec des ajustements très significatifs ( $p$ -values  $\ll 0,05$ ) (cf. Annexe 13). Les courbes de réponses à la température issues de ces deux modèles prenaient la forme d'une courbe en cloche, où la photosynthèse était ralentie, voire inhibée aux faibles ( $< 10$  °C) et hautes ( $> 40$  °C) températures, et maximale ( $P_{\max}$ ) à une température optimale (cf. Annexe 12). Toutefois, pour les deux espèces, ce sont les modèles G2 qui ont été considérés comme les meilleurs modèles de photosynthèse brute  $G(T)$  en fonction de la température (Figure 17A), du fait de meilleurs résultats concernant les critères statistiques évalués (cf. Annexe 13).



Des résultats très satisfaisants au niveau de la production photosynthétique en fonction de la température ont été obtenus (Figure 17A) avec une forte influence de ce facteur sur la production, en particulier pour *M. spicatum*, pour lequel celle-ci augmentait de façon exponentielle entre 10 et 30 °C. Puis elle se stabilisait entre 35 et 40 °C, ayant atteint une valeur maximale ( $P_{\max}$ ) autour de 280 nmol  $O_2 \cdot g_{MS}^{-1} \cdot s^{-1}$  (Tableau 3). Concernant *R. fluitans*, l'influence de la température sur la photosynthèse brute a paru moins marquée, avec une pente positive plus faible entre 3 et 20 °C (Figure 17A). En revanche, au-delà de 20 °C une forte augmentation du taux de photosynthèse brute, comparable à celle du myriophylle entre 5 et 35 °C a été observée, jusqu'à un plateau de saturation ( $P_{\max}$ ), proche de celui du myriophylle, à savoir de 225,34 nmol  $O_2 \cdot g_{MS}^{-1} \cdot s^{-1}$  (Tableau 3 et cf. Annexe 14).

**Tableau 3. Paramètres des meilleurs modèles de photosynthèse brute en fonction de la température  $G(T)$  pour *M. spicatum* et *R. fluitans* : le taux de photosynthèse brute maximal ( $P_{\max}$ ) est exprimé en nmol  $O_2 \cdot g_{MS}^{-1} \cdot s^{-1}$  et la sensibilité à la température pour la photosynthèse ( $T_r$ ) et l'optimum thermique de production photosynthétique ( $T_{opt}$ ) en °C.**

Espèces	Meilleur modèle $G(T)$	Paramètres des modèles		
		$P_{\max}$	$T_r$	$T_{opt}$
<i>M. spicatum</i>	$G2(T) = P_{\max} \times \exp \left[ -\left( \frac{T - T_{opt}}{T_r} \right)^2 \right]$	279,77 ± 13,63	17,46 ± 1,06	37,97 ± 1,67
<i>R. fluitans</i>		225,34 ± 8,51	18,03 ± 1,38	28,34 ± 0,85

Ainsi, la comparaison des modèles  $G(T)$  entre *M. spicatum* et *R. fluitans* a montré que les deux espèces avaient des capacités photosynthétiques légèrement différentes en conditions expérimentales non limitantes (en termes de nutriments et lumière), avec un  $P_{\max}$  pour *M. spicatum* légèrement supérieur.

La normalisation des taux de photosynthèse brute modélisés  $G2(T)$  en fonction de la température entre 0 et 1 a permis de déterminer les fonctions limitantes de production photosynthétique par la température,  $g(T)$ , pour *M. spicatum* et *R. fluitans* avec leurs paramètres respectifs d'optimum thermique ( $T_{opt}$ ) (Figure 17B). Les fonctions  $g(T)$  de *M. spicatum* et *R. fluitans* suivaient la même forme, avec toutefois un décalage de 10 °C du  $T_{opt}$  pour un même potentiel de croissance (Figure 17B). L'optimum thermique de production photosynthétique chez la renoncule était notamment atteint plus rapidement, à une température de 28,34 °C, d'après les paramètres du modèle  $G2$  (Tableau 3). L'optimum thermique de *M. spicatum* était lui situé à 37,5 °C. A l'optimum thermique de la renoncule, le taux de production du myriophylle était à 70 % de sa valeur maximale. En revanche, à l'optimum thermique du myriophylle, le taux de photosynthèse brute de la renoncule avait déjà diminué de 30 %. Cette espèce est donc impactée négativement par les températures élevées (> 30 °C).

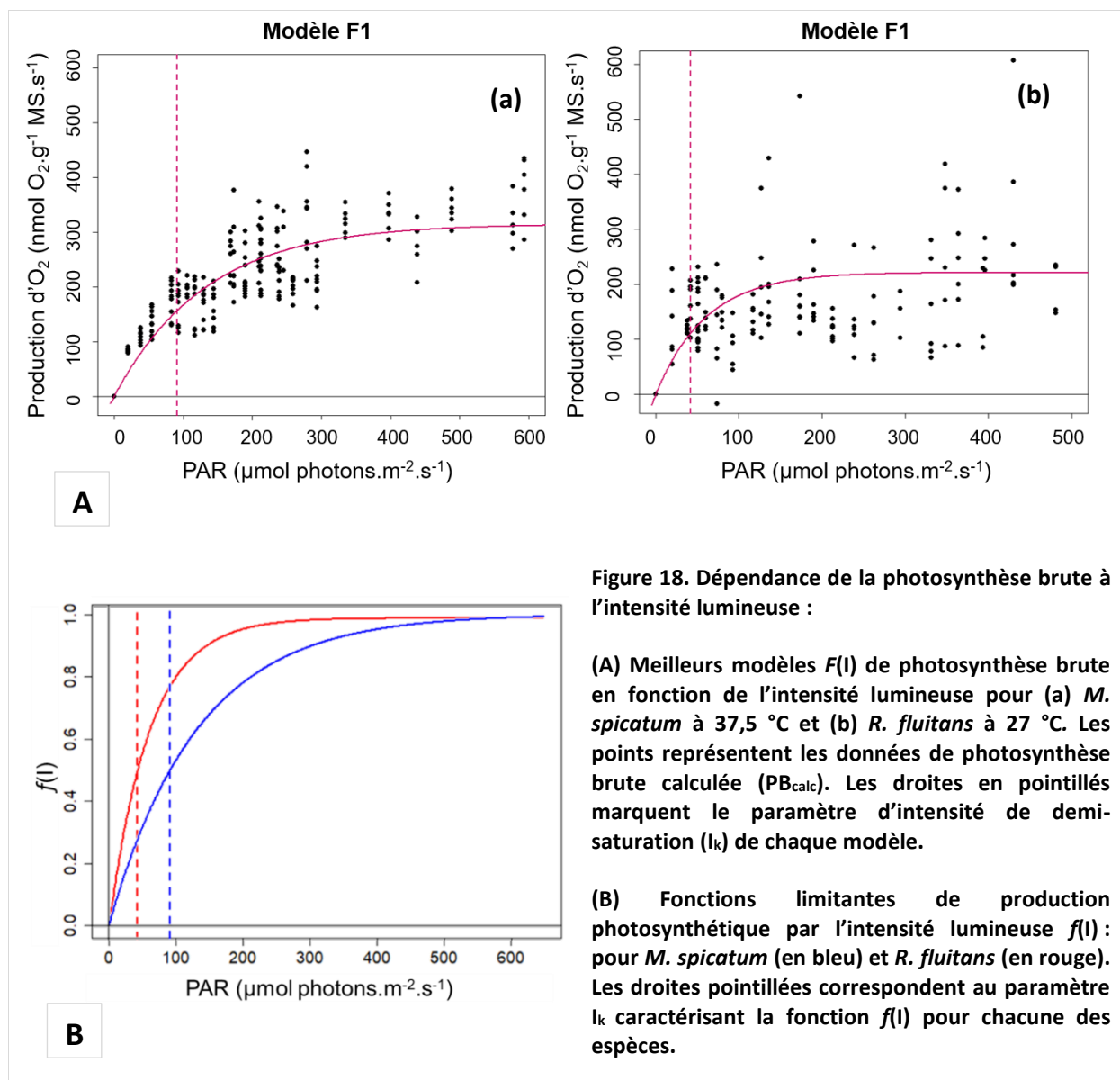
Enfin, la fonction limitante de production photosynthétique par la température  $g(T)$  de *R. fluitans* montre ainsi une plus forte production dès les faibles températures, avec 50 % de capacité maximale atteint dès 17 °C, contre 25 °C pour *M. spicatum*. La fonction  $g(T)$  de *R. fluitans* ne met pas non plus en évidence de taux nul aux très faibles températures (< 5 °C). Par conséquent, *R. fluitans* est particulièrement sensible aux variations de température.

### 3. Dépendance de la photosynthèse brute à la lumière

L'analyse des modèles de photosynthèse brute en fonction de l'intensité lumineuse a également montré une forte influence de ce facteur sur la production de *M. spicatum* (cf. Annexe 15). Les trois modèles d'ajustement des données de photosynthèse brute  $F(I)$  testés présentaient des courbes à asymptote très similaires, notamment pour les modèles F1 et F3, avec des pentes maximales positives

modérées pour *M. spicatum* et plus fortes pour *R. fluitans*. De plus, quelle que soit l'équation utilisée pour décrire l'influence de l'intensité lumineuse sur la production, les courbes montraient toutes un plateau de saturation de photosynthèse brute beaucoup plus élevé et tardif pour *M. spicatum* par rapport à *R. fluitans*.

Toutefois, la comparaison des différents ajustements des données de photosynthèse brute par un modèle  $F(I)$  sur la base de l'évaluation des critères statistiques, a permis de sélectionner la meilleure équation pour ajuster les données de photosynthèse brute (cf. Annexe 16), à savoir, celle du modèle F1 de paramètre  $I_p$ . Ce modèle a donc été considéré comme le meilleur modèle permettant de décrire la dynamique de photosynthèse brute de *M. spicatum* et *R. fluitans* en fonction de l'intensité lumineuse. La figure 18A en est une illustration.



Le taux photosynthèse brute de *M. spicatum* en fonction de l'intensité lumineuse a montré une forte croissance de la production d'O<sub>2</sub> entre 0 et 200  $\mu\text{mol photons PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Au-delà de cette intensité, le taux de photosynthèse brute était ralenti, exprimant une pente moins importante jusqu'à un plateau de saturation (Figure 18Aa). Concernant *R. fluitans* une tendance similaire pouvait être observée

malgré l'importante variabilité dans les données en fonction de l'intensité lumineuse, notamment pour les intensités supérieures à 100  $\mu\text{mol photons PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (Figure 18Ab).

Enfin, la paramétrisation des modèles  $F(I)$  pour *M. spicatum* et *R. fluitans*, a permis de déterminer leurs capacités photosynthétiques ( $P_{\text{max}}$ ) en conditions non limitantes et à une température expérimentale de 37,5 et 27,5 °C +/- 0,5 °C respectivement, d'après les résultats de l'expérience ① (Tableau 4 et cf. Annexe 17).

**Tableau 4. Paramètres des modèles de photosynthèse brute  $F(I)$  pour *M. spicatum* et *R. fluitans*. Le taux de photosynthèse brute maximal ( $P_{\text{max}}$ ) est exprimé en  $\text{nmol O}_2.\text{gMS}^{-1}.\text{s}^{-1}$ , et le paramètre  $I_p$  en  $\mu\text{mol photons PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .**

Espèces	Meilleur modèle $F(I)$	Paramètres des modèles	
		$P_{\text{max}}$	$I_p$
<i>M. spicatum</i>	$F1(I) = P_{\text{max}} \times \left(1 - \exp\left(-\frac{I}{I_p}\right)\right)$	315,02 ± 14,00	131,61 ± 17,31
<i>R. fluitans</i>		221,56 ± 32,33	59,98 ± 1,16

Par conséquent cette expérience a montré, comme nous nous y attendions, que l'intensité lumineuse conditionne particulièrement la production photosynthétique d'une espèce. Également, les  $P_{\text{max}}$  obtenus au cours des expériences ① (« influence de la température ») et ② (« influence de l'intensité lumineuse ») étant légèrement différents pour chaque espèce, les valeurs maximales obtenues de ce taux ont été retenues et intégrées au terme de production du modèle DEMETHER.

La normalisation de ces modèles de photosynthèse brute  $F1(I)$  en fonction de l'intensité lumineuse a permis de déterminer les fonctions limitantes  $f(I)$  des deux espèces (Figure 18B), avec leur paramètre respectif (*i.e.*  $I_p$ ) qui seront implémentés dans le terme de production du modèle mécaniste DEMETHER (*cf.* Eq.1, §A.2).

Le point d'inflexion des courbes de photosynthèse brute en fonction de l'intensité lumineuse (*i.e.* l'intensité de demi-saturation ou  $I_k$ ), calculé à partir du paramètre  $I_p$  des modèles  $F1$  (Eq.12), a quant à lui, permis de caractériser  $f(I)$  (Figure 18B). Ainsi, le paramètre  $I_k$  obtenu pour *M. spicatum* était deux fois supérieur à celui obtenu pour *R. fluitans* (*i.e.* 91,2 +/- 12,0 vs 41,6 +/- 21,60  $\mu\text{mol photons PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , respectivement), se traduisant par une fonction  $f(I)$  saturant plus rapidement (vers 200  $\mu\text{mol photons PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) pour *R. fluitans* que pour *M. spicatum*. Les deux espèces se distinguent ainsi par leur capacité à atteindre (ou non) leur production photosynthétique maximale dès les faibles intensités lumineuses. En effet, à l'intensité  $I_k$  de *R. fluitans*, *M. spicatum* n'atteint que 20 % de sa capacité. À l'inverse, à l' $I_k$  de *M. spicatum*, *R. fluitans* atteint quasiment son plateau de saturation.

Par conséquent, ces fonctions montrent une utilisation efficace des faibles intensités lumineuses par *R. fluitans*, lui permettant d'atteindre sa capacité maximale pour des intensités lumineuses plus faibles par rapport à *M. spicatum*.

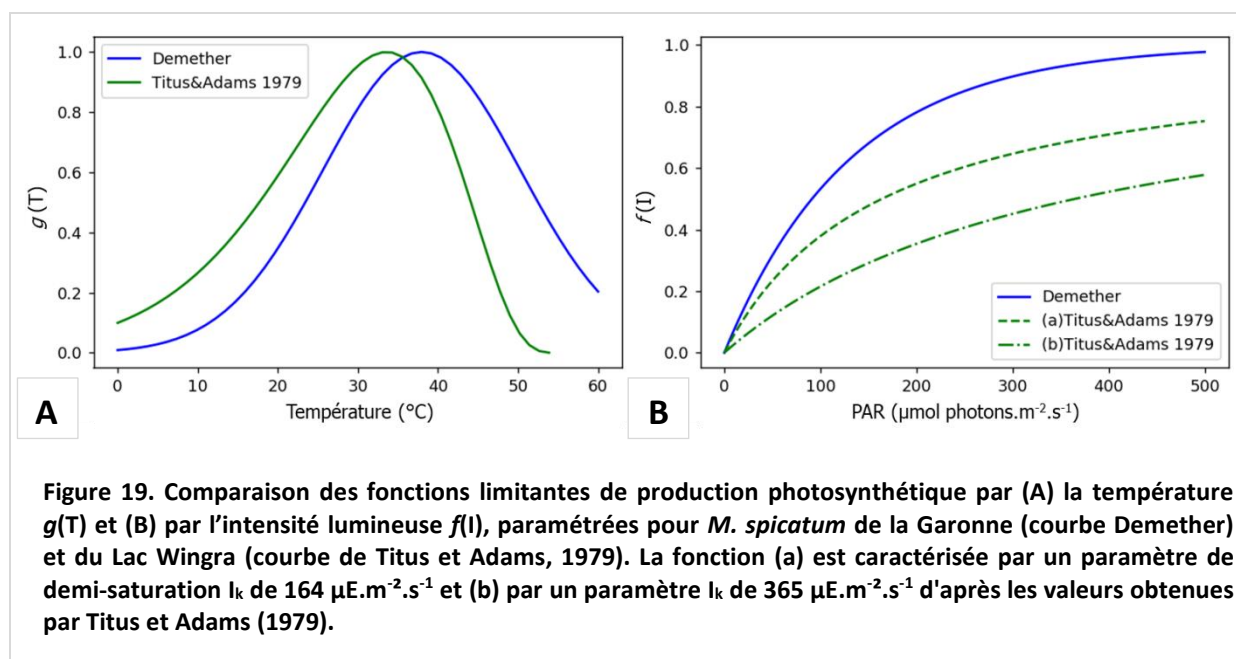
## D. DISCUSSION

Dans cette étude, nous avons développé un outil de mesures des réponses photosynthétique et respiratoire de deux espèces de macrophytes submergés de la Garonne (*M. spicatum* et *R. fluitans*), basé sur les échanges de dioxygène de fragments végétatifs terminaux (*i.e.* apex ou feuilles terminales), afin de caractériser leur dynamique de photosynthèse et de respiration pendant leur période de développement dans des conditions lumineuses et thermiques données, mais aussi d'obtenir des données nécessaires à la paramétrisation de modèles mécanistes. La pertinence des données obtenues par ce nouvel outil expérimental est discutée dans cette partie et nous évaluerons ses potentielles limites et les voies d'amélioration/de perfectionnement possibles de ce prototype.

## 1. Un outil fonctionnel d'étude des caractéristiques photosynthétiques et respiratoires des macrophytes submergés

Cette étude a montré la forte dépendance de la production photosynthétique à la température et à l'intensité lumineuse pour *M. spicatum* et *R. fluitans* et de l'influence de la température sur leur taux de respiration. Du fait de l'absence de données physiologiques de référence sur *R. fluitans* dans la littérature, l'évaluation de la fonctionnalité de notre dispositif expérimental et la validité des paramètres obtenus ont reposé en partie **sur la comparaison de la forme des courbes  $g(T)$  et  $f(I)$  et des valeurs de paramètres photosynthétiques et respiratoires associés issus de la littérature pour *M. spicatum*** (Tableau 5).

Le taux de photosynthèse brute maximal ( $P_{max}$ ) obtenu dans cette étude sur *M. spicatum* était très proche de la valeur de Stanley et Naylor (1972), mais il tendait globalement à être plus élevé que ceux issus des autres sources de données (Tableau 5) ; en particulier par rapport au taux obtenu sur le terrain (avec une différence d'un facteur 4). La différence entre ces taux pourrait en partie s'expliquer par la température à laquelle l'exposition à différentes intensités lumineuses a été réalisée. Dans cette étude, la courbe  $g(T)$  de *M. spicatum* de la Garonne avait notamment montré qu'à 28 °C ( $T_{opt}$  de *R. fluitans*) le taux de production photosynthétique du myriophylle n'était pas à son maximum dans des conditions non limitantes (Figure 19A).



Par ailleurs, la température optimale de *M. spicatum* pour la production photosynthétique mise en évidence par nos mesures était également relativement plus élevée que celles issues de la littérature, mais restait dans la même gamme, c'est-à-dire, entre 30 et 40 °C (Tableau 5). De plus, les courbes  $g(T)$  de *M. spicatum* de la Garonne et du lac Wingra (Titus et Adams, 1979) suivaient la même distribution avec cependant un léger décalage de l'optimum thermique et une augmentation plus rapide du taux de production pour le myriophylle de la Garonne à partir de 17,5 °C environ, et une gamme de tolérance à la température plus large (Figure 19A). Etant donné que dans les régions tempérées, les températures réelles de l'eau, comme celles de la Garonne sont souvent inférieures aux optima thermiques observés, il est probable que la photosynthèse soit prédéterminée pour profiter des températures estivales élevées et que *M. spicatum* s'acclimate très bien à différents régimes de température.



Tableau 5. Paramètres écophysologiques issus de la bibliographie pour *M. spicatum*. Les conversions concernant les taux de photosynthèse brute ( $P_{\max}$ ) et de respiration ( $R_{\max}$ ) ont été faites avec un quotient photosynthétique (*i.e.* ratio mol O<sub>2</sub>/mol C) moyen (PQ) de 1,1 pour la photosynthèse et un PQ de 1 pour la respiration) (Westlake, 1963; Madsen *et al.*, 1991; Kirk, 1994; Rosenberg *et al.*, 1995; Blanch, 1997; Jones, 2005; Pedersen *et al.*, 2013). Le coefficient de conversion gC/gMS a été fixé à 0,45 d'après Rader *et al.* (2001).  $I_k$  représente l'intensité de demi-saturation. Les températures entre parenthèses correspondent aux températures auxquelles les mesures ont été prises lors des expositions à différentes intensités lumineuses. Le  $T_{\text{opt}}$  correspond à l'optimum thermique de photosynthèse brute obtenu avec des courbes de réponse photosynthétique à la température.

Références	Lieu de collecte	Mesures	$P_{\max}$ (h <sup>-1</sup> )	$R_{\max}$ (h <sup>-1</sup> )	$I_k$ (μE.m <sup>-2</sup> .s <sup>-1</sup> )	$T_{\text{opt}}$ (°C)
(Harley et Findlay, 1994)	Hudson River, rivière, New York, USA	<i>In situ</i>	0,007 (moyenne)	0,0013 (moyenne)	128	--
(Madsen <i>et al.</i> , 1991)	Lake George, lac, New York, USA	Laboratoire	0,0049 (à 20 °C)	0,0014 (à 20 °C)	90 (20 °C)	
(Titus et Adams, 1979)	Lake Wingra, lac, Wisconsin, USA	Laboratoire	--	--	164-365 (à 25 °C)	33,6
(Stanley et Naylor, 1972)	Guntersville, réservoir, Alabama, USA	Laboratoire	0,029	--	--	--
(Van <i>et al.</i> , 1976)	Crystal River, rivière, Floride, USA	Laboratoire	--	--	120 (à 30 °C)	35
(Adams et McCracken, 1974)	Lake Washington, lac, Washington, USA	Laboratoire	0,0121	--	--	--
(Owtrim et Colman, 1989)	Buck-horn Lake, lac, Ontario, Canada	Laboratoire	--	--	--	30
DEMETHER	Garonne à Seilh, fleuve, France	Laboratoire	0,028* (à 37,5 °C)	0,0103 (à 35,6 °C)	91,2 (à 37,5 °C)	37,9

\* cette valeur correspond au  $P_{\max}$  obtenu avec le meilleur modèle  $G(T)$  ( $P_{\max} = 315,02 \text{ nmol O}_2 \cdot \text{gMS}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ), car étant supérieure à celle obtenue avec le meilleur modèle  $F(I)$  ( $P_{\max} = 279,77 \text{ nmol O}_2 \cdot \text{gMS}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ).



Concernant la respiration, le taux de respiration maximal ( $R_{\max}$ ) déterminé dans cette étude était quant à lui supérieur d'un facteur 10 aux valeurs issues de la littérature pour cette espèce (Tableau 5). Toutefois, cette différence entre les taux  $R_{\max}$  pourrait être attribuée ici aussi à la différence des températures dans lesquelles ceux-ci ont été mesurés (Tableau 5).

Enfin, la valeur d'intensité de demi-saturation ( $I_k$ ) obtenue pour *M. spicatum* était plus faible que la majorité de celles obtenues dans la littérature (Tableau 5). De plus, quelle que soit la valeur de  $I_k$  de Titus et Adams (1979), la courbe  $f(I)$  du myriophylle de la Garonne, a montré une augmentation nettement plus rapide dès les faibles intensités avec un plateau de saturation plus rapide (Figure 19B), reflétant une meilleure utilisation de plus faibles intensités lumineuses pour ce génotype Garonne.

Les conditions régnant dans l'habitat naturel et pendant la croissance des macrophytes sont des déterminants importants de la réponse photosynthétique. Par exemple, des génotypes poussant dans des environnements plus froids ont généralement des températures minimales, optimales et maximales pour la photosynthèse qui sont inférieures aux températures respectives de génotypes poussant dans des environnements plus chauds (Berry et Bjorkman, 1980). De fait, la différence observée entre les paramètres  $I_k$  et  $T_{\text{opt}}$  obtenus dans cette étude et issus de la littérature pourrait être due à des contextes différents d'un point de vue hydrologique (milieux lacustres à faible turbidité pour la plupart des études vs. milieu fluvial) ou biogéographique (Santamaría et van Vierssen, 1997), les données dans la littérature étant exclusivement issues de génotypes nord-américains.

Par conséquent, les données obtenues pour *M. spicatum* étant dans le même ordre de grandeur que celles issues de la littérature, les résultats obtenus dans cette étude ont été estimés fiables et pertinents pour modéliser leur dynamique de production photosynthétique.

Bien que nous ne soyons pas en mesure de certifier la validité des paramètres obtenus pour *R. fluitans*, **l'analyse interspécifique des réponses physiologiques** a ensuite permis de vérifier si la dynamique de production photosynthétique des deux espèces mesurée à l'aide de notre dispositif expérimental était cohérente avec la **biologie et l'écologie contrastées de ces deux espèces** (cf. Chapitre I) et d'évaluer la fonctionnalité de notre dispositif expérimental.

L'étude des réponses de *M. spicatum* et *R. fluitans* a mis en évidence une certaine variabilité interspécifique dans leur réponse physiologique à la température et à la lumière. Comme attendu, les dynamiques de photosynthèse brute et de respiration des deux espèces en fonction de la température suivaient une évolution parabolique, avec un maximum à l'optimum thermique et un ralentissement des taux de photosynthèse brute et de respiration aux températures extrêmes. Les  $P_{\max}$  et  $R_{\max}$  des deux espèces étaient du même ordre de grandeur, suggérant un potentiel de croissance équivalent des espèces à leur optimum thermique et dans des conditions lumineuses non limitantes (même si ces taux étaient légèrement supérieurs pour *M. spicatum*). Toutefois, la photosynthèse brute et la respiration de *R. fluitans* étaient accrues dès les premiers degrés. Ceci a pour conséquences un optimum thermique ( $T_{\text{opt}}$ ) nettement plus faible et une plus forte sensibilité aux températures élevées par rapport à *M. spicatum*, suggérant une croissance plus rapide pour la renoncule et une adaptation aux températures fraîches. Les courbes de réponse photosynthétique à la lumière montraient quant à elles, une augmentation plus ou moins rapide de la photosynthèse brute en fonction de l'intensité lumineuse selon l'espèce : l'intensité de demi-saturation ( $I_k$ ) de *M. spicatum* était effectivement 2,5 fois plus élevée que celle de *R. fluitans*, indiquant une efficacité d'utilisation des faibles intensités lumineuses beaucoup plus importante pour *R. fluitans*. En conséquence, la saturation du taux de photosynthèse brute était plus tardive pour *M. spicatum*, avec un  $P_{\max}$  légèrement plus élevé. Ainsi, *R. fluitans* atteint son maximum de photosynthèse brute plus rapidement (donc plus précocement) dans l'année. Elle s'accommode d'intensités plus faibles, ce qui lui confère une efficacité photosynthétique plus élevée en conditions lumineuses atténuées (et a fortiori des besoins en lumière plus faibles) par rapport à *M. spicatum*.

La variabilité interspécifique observée entre les paramètres  $T_{opt}$  et  $I_k$  était donc en accord avec les **exigences écologiques** des espèces : une espèce d'eaux fraîches comme *R. fluitans* (cf. Chapitre I) aura nécessairement un optimum thermique ( $T_{opt}$ ) plus faible qu'une espèce préférant des eaux plus chaudes, telle que *M. spicatum* (cf. Chapitre I). De surcroît, la différence d'optimum thermique observée peut aussi être liée aux conditions lumineuses dans lesquelles sont retrouvées ces espèces. Effectivement, une étude sur les herbiers marins a montré que les macrophytes poussant dans des conditions de faibles intensités lumineuses ont des températures optimales de photosynthèse inférieures à celles des plantes dans des conditions de forte luminosité (Bulthuis, 1987). Les espèces à optimum thermique plus élevé ont donc probablement besoin de plus de lumière pour maintenir un bilan carbone positif que celles à des températures plus basses. C'est notamment le cas de *M. spicatum* qui affectionne donc des températures plus élevées et de plus fortes intensités lumineuses.

Également, la différence interspécifique de dynamique de production photosynthétique observée (*i.e.* une croissance plus rapide aux faibles intensités lumineuses et températures pour *R. fluitans* par rapport à *M. spicatum*) pourrait être corrélée à la **phénologie** décalée de ces deux espèces. En effet, le pic de biomasse le plus important de la renoncule a lieu précocement dans l'année par rapport au myriophylle (cf. Chapitre I), c'est-à-dire au moment où les niveaux de la Garonne sont encore élevés (induisant une plus forte atténuation de la lumière), associés à une température de l'eau plus fraîche. La forte capacité de production photosynthétique de *R. fluitans* dès les faibles intensités lumineuses pourrait donc être liée à sa phénologie et indirectement à son environnement : des profondeurs importantes, une eau relativement turbide du fait d'un débit important lors de sa reprise de croissance post-hivernale, et de fait, une atténuation de la lumière considérable. Ceci est soutenu par les travaux de Masini et Manning (1997), qui ont démontré que des individus prélevés à des profondeurs plus importantes ont des rendements photosynthétiques (*i.e.* des pentes  $\alpha$ ) plus importants et des besoins en lumière plus faibles pour la photosynthèse. Également, d'après Demmig-Adams *et al.* (1999), les espèces adaptées à un environnement de faible luminosité, ont généralement des teneurs en chlorophylle et autres pigments photosynthétiques dans les feuilles plus importantes permettant de maximiser l'absorption des photons et donc d'utiliser les faibles intensités, et ont une faible capacité photosynthétique. Etant donné qu'il existe peu de travaux en écologie comparative cherchant à relier les capacités photosynthétiques des plantes aquatiques aux caractéristiques de l'environnement dans lequel elles se développent, dans cette étude, la comparaison avec les variations observées au niveau interspécifique nous livre donc des enseignements intéressants.

Enfin, d'après différents travaux, l'utilisation d'une certaine gamme d'intensités lumineuses par une espèce est étroitement **liée à deux autres facteurs : la morphologie et l'architecture de la plante** (Madsen *et al.*, 1991; Middelboe et Markager, 1997). Or, les réponses photosynthétiques de *M. spicatum* et *R. fluitans* à la lumière semblent dépendre de ces deux facteurs. En effet, *M. spicatum* développe généralement une canopée dense près de la surface, la majeure partie de sa biomasse photosynthétique se trouvant dans le mètre sous sa canopée (Adams *et al.*, 1974; Titus et Adams, 1979; Madsen et Boylen, 1990), afin de maximiser son accès aux fortes intensités lumineuses. Ainsi, bien que se développant dans des eaux souvent assez turbides, une biomasse près de la surface dans un environnement très éclairé autorise un point de compensation de lumière plus élevé. Par conséquent, les feuilles de *M. spicatum* ont besoin de fortes intensités lumineuses pour atteindre un maximum de production, comme les feuilles dites de lumière chez les plantes terrestres (Björkman, 1968). Le point de demi-saturation plus élevé de *M. spicatum* peut donc être dû à sa formation d'un couvert végétal concentré à proximité de la surface. La canopée de *M. spicatum* est donc compatible avec une physiologie de plante de lumière.

Ainsi, les tendances physiologiques mesurées sont relativement cohérentes avec l'écologie comparée des espèces. Nous avons donc considéré que l'outil expérimental développé dans cette étude était



fonctionnel pour étudier la dynamique de production photosynthétique des macrophytes submergés. Toutefois, l'obtention de résultats reproductibles et exploitables dépend en partie de la phase d'acquisition de données, et donc du protocole expérimental adopté, qui présente encore quelques limites.

## 2. Limites de l'outil expérimental et du protocole associé

### 2.1. Sources de variabilité et reproductibilité des mesures

Les résultats de la présente étude ont clairement montré le potentiel du système expérimental pour révéler les réponses spécifiques de photosynthèse et de respiration à la température et à la lumière via des mesures sur des fragments végétatifs de chacune des espèces. Toutefois, l'application des mesures nécessite de **sélectionner des fragments végétatifs homogènes, homologues, photosynthétiquement actifs et en bon état** (*i.e.* bien verts, et n'ayant pas été recouverts par des algues filamenteuses durant les cultures), dont le positionnement sur la plante conditionne les réponses physiologiques. Concernant les espèces présentant des apex discernables sur les tiges terminales, comme *M. spicatum*, le choix des fragments végétatifs pour les mesures est facile car aucune variabilité d'activité photosynthétique n'a été observée entre des apex primaires (*i.e.* sur un axe principal) ou secondaires (*i.e.* sur des ramifications). En revanche, pour *R. fluitans*, la sélection de fragments végétatifs actifs est plus complexe. De nombreux essais non concluants ont été réalisés sur des fragments végétatifs terminaux d'une même touffe ne présentant aucune activité photosynthétique : malgré une exposition des fragments à la lumière, les concentrations en oxygène dans le milieu diminuaient, reflétant une activité exclusivement respiratoire. Il est possible que certaines feuilles sélectionnées aient fini leur élongation et se comportent comme des sources de carbone. De plus, certains auteurs ont démontré que, selon leur disposition sur une même pousse de plante, des feuilles montraient différentes réponses à la lumière (Ikusima, 1965; Spence et Chrystal, 1970; Björkman, 1981). Il est alors possible que la position d'un fragment végétatif de renoncule sur une touffe et son niveau d'exposition à la lumière aient une influence dans l'expression de certains gènes, conditionnant le maintien de l'activité photosynthétique. Un fragment végétatif provenant d'un module à l'ombre sous une touffe de renoncule pourrait alors ne pas fonctionner physiologiquement de la même manière qu'un fragment végétatif d'un module. Chez des espèces terrestres, les différences de capacité photosynthétique entre des feuilles ombragées et exposées au soleil ont notamment été partiellement attribuées aux différences de potentiel de carboxylation (Björkman, 1968). Les variations inter-fragments pourraient ainsi expliquer la variabilité des données de photosynthèse et de respiration mesurées. Enfin, le taux de production photosynthétique dépend de la façon dont les photons sont répartis sur les modules d'un individu (Russel *et al.*, 1990; Binzer et Sand-Jensen, 2002).

Une deuxième limite du protocole expérimental peut provenir de la **périodicité des mesures**. En effet, les expérimentations ont été réalisées durant une seule période de l'année (mai-juillet). Or, quelques études ont montré que les paramètres photosynthétiques et respiratoires pouvaient varier selon la saisonnalité des mesures pour certaines espèces, en réponse aux cycles saisonniers d'irradiance et de température et/ou à une cyclicité endogène (*e.g.* Dennison, 1987; Pérez et Romero, 1992; Herzka et Dunton, 1997) : les taux  $P_{\max}$  et  $R_{\max}$  atteignaient des valeurs les plus faibles en hiver, entraînant une diminution de l'intensité de saturation (et a fortiori de demi-saturation) et du point de compensation à la lumière ; ces taux ré-augmentaient progressivement avec la hausse des températures au printemps pour atteindre des valeurs maximales en été. Par exemple, le  $P_{\max}$  était généralement multiplié par deux en été par rapport au  $P_{\max}$  à la fin de l'hiver, et l'intensité de saturation par 6 environ (Wetzel, 1964; Titus *et al.*, 1975; Bulthuis, 1983; Dennison, 1987; Pérez et Romero, 1992; Carr *et al.*, 1997; Herzka et Dunton, 1997; Masini et Manning, 1997). Également, la plupart des études sur l'influence

de la variation saisonnière des températures dans les échanges gazeux sur les plantes terrestres (Lange *et al.*, 1975; Oechel, 1976; Berry et Bjorkman, 1980) et marines (Drew, 1978; Pérez et Romero, 1992) ont montré que les différences saisonnières dans le régime thermique entraînaient un changement de température optimale pour la photosynthèse nette. Toutefois, il semble que la saisonnalité des paramètres photosynthétiques ne soit pas systématique selon les espèces. Également, si une saisonnalité des paramètres photosynthétiques existe, celle-ci pourrait rester modérée. Pilon et Santamaria (2001) avaient notamment montré que l'optimum thermique pour la photosynthèse brute de trois espèces de macrophytes d'eau douce (*Callitriche obtusangula*, *Potamogeton pectinatus* et *Potamogeton perfoliatus*) ne variait que très peu en fonction de la saison (avec une variation du  $T_{opt} < 5$  °C). Les variations observées du  $P_{max}$  et du  $R_{max}$  (variations  $< 20$  %) dépendaient en revanche, de la phénologie des espèces et les taux maximum étaient obtenus durant la période de développement des espèces (entre mai et mi-juillet), c'est-à-dire au moment où le métabolisme photosynthétique est à son maximum d'activité.

Par conséquent, dans cette étude, même s'il existe une variabilité saisonnière des paramètres photosynthétiques et respiratoires pour le myriophylle et la renoncule de la Garonne, ceux déterminés au cours de nos mesures ont été considérés comme maximaux durant l'année car obtenus durant la période optimale de développement des macrophytes.

Toutefois, il est possible qu'à la suite d'une modification de l'environnement sur le long terme (*e.g.* changement climatique), les paramètres photosynthétiques des espèces de la Garonne varient et modifient la dynamique et la coexistence des espèces de la Garonne. Dans de futures expérimentations, comparer les réponses physiologiques d'un même génotype avant et après une acclimatation en milieu contrôlé à une certaine température pourrait apporter des informations physiologiques sur la réponse potentielle des espèces de la Garonne au changement climatique.

## 2.2. Représentativité des mesures au laboratoire

Effectuer des mesures à l'échelle du tissu végétal permet d'appréhender les réponses physiologiques des espèces. Cette étude a permis de quantifier respectivement les capacités photosynthétiques et respiratoires maximales de chaque espèce d'intérêt du modèle mécaniste du projet DEMETHER, afin de fournir des paramètres adaptés aux besoins du modèle. Toutefois, travailler à l'échelle tissulaire peut soulever une question de représentativité des mesures pour leur extrapolation à l'échelle individuelle, en particulier lorsqu'elles sont exclusivement concentrées sur des tiges et/ou feuilles (à l'exclusion donc des parties souterraines), et surtout à l'échelle communautaire.

Ce travail s'est exclusivement concentré sur l'acquisition de paramètres de respiration sur les parties érigées, renseignant un terme de respiration pour cette composante, pour les besoins du modèle DEMETHER. Néanmoins, bien que la respiration « souterraine » soit nettement inférieure à la respiration « aérienne » (Touchette et Burkholder, 2000), les **tissus non photosynthétiques souterrains** interviennent pour une part non négligeable dans la respiration à l'échelle de la plante, étant donnée leur biomasse : pour *R. fluitans*, par exemple, le système racinaire représente environ 20 % de la biomasse totale d'après des mesures réalisées pendant la thèse (données non présentées). Par conséquent, si les modèles mécanistes incluent une composante racinaire, l'activité respiratoire des organes souterrains devrait donc être prise en compte dans des expériences ultérieures d'oxymétrie (comme celles présentées dans ce chapitre pour les parties érigées), afin de paramétrer un taux de respiration racinaire. Néanmoins, à ce jour, les paramètres fournis dans cette étude répondent bien aux objectifs fixés pour la paramétrisation du modèle DEMETHER.





Par ailleurs, *in situ*, les plantes aquatiques submergées poussent dans **des communautés** de densité variable où la structure spatiale et l'ombrage ont des influences importantes sur la productivité des espèces et sur les paramètres photosynthétiques associés (Kelly *et al.*, 1983; Sand-Jensen *et al.*, 1989; van der Bijl *et al.*, 1989; Uehlinger *et al.*, 2000; Binzer et Sand-Jensen, 2002; Pedersen *et al.*, 2013). Ces derniers (*e.g.* intensité de saturation) peuvent alors varier selon la densité des communautés. Par conséquent, les mécanismes de photosynthèse et de respiration au sein d'une communauté sont complexes à appréhender. Néanmoins, un des intérêts d'un modèle mécaniste comme le modèle DEMETHER est qu'il permet d'intégrer cette complexité : l'influence de la communauté et des potentielles interactions pour la lumière sont prises en compte en considérant chaque fragment végétatif comme une unité fonctionnelle de communautés, composées de deux espèces majeures (*M. spicatum* et *R. fluitans*) et en intégrant un sous-modèle d'atténuation de la lumière (basé sur la loi de Beer-Lambert et prenant en compte la profondeur, les matières en suspension, l'auto-ombrage et l'ombrage par les espèces voisines) pour anticiper la dynamique des communautés (*cf.* Chapitre IV). Néanmoins, si l'objectif avait été de mesurer directement la productivité totale d'une communauté, le dispositif expérimental aurait pu être adapté pour des mesures en aquarium avec un pool d'espèces.

A ce jour, ce travail de recherche a permis de développer un prototype d'outil expérimental fonctionnel et prometteur pour l'obtention de paramètres écophysologiques sur les macrophytes submergés, relatifs aux réponses photosynthétique et respiratoire à la lumière et à la température. Il fournit de premières informations tangibles et concrètes sur la dynamique de production photosynthétique des espèces d'eau douce des milieux fluviaux en Europe. Toutefois, au regard de certaines limites évoquées, ce nouvel outil devra être amélioré à l'avenir, tant au niveau de sa conceptualisation que sur sa mise en application pour l'acquisition de nouvelles informations physiologiques et/ou l'amélioration de la précision des données mesurées. Ces potentielles voies d'améliorations sont donc discutées ci-après.

### 3. Perspectives d'améliorations

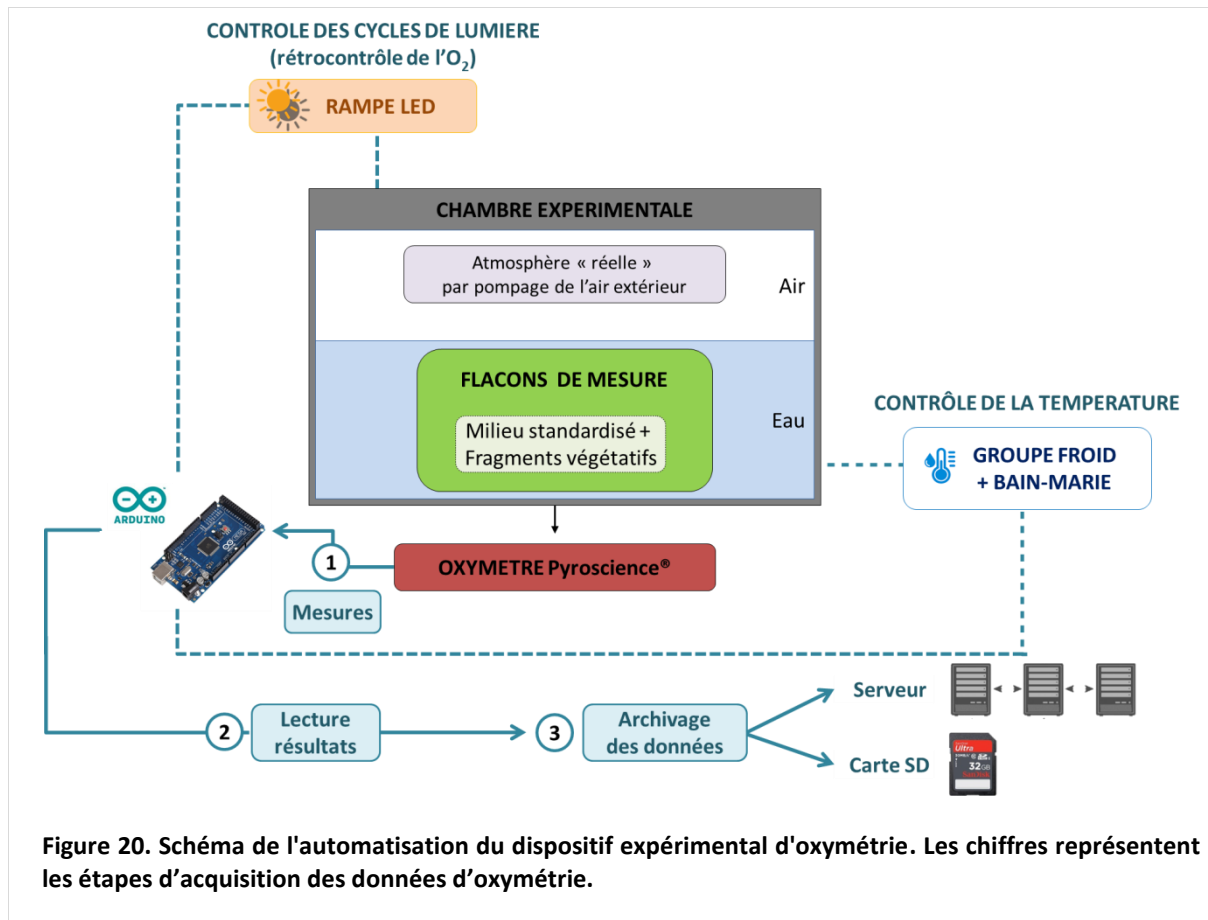
#### 3.1. Amélioration de l'outil expérimental

La difficulté à sélectionner des fragments végétatifs actifs pour les renoncules pourrait être à l'avenir, contournée par un **changement d'échelles des mesures** : des flacons de taille plus grande pourraient être utilisés (*e.g.* des bocaux, voire directement des aquariums), permettant d'effectuer des mesures sur une unité fonctionnelle complète (tige présentant au moins une feuille est un apex terminal), voire plusieurs unités fonctionnelles (*cf.* « ramets », clones de tiges feuillées enracinées, issus de la multiplication végétative). Cette solution pourrait d'autant plus limiter la variabilité inter-modules (§D.2.1) et améliorer la représentativité des mesures (§D.2.2).

Également, la phase d'acquisition des données expérimentales reste chronophage, particulièrement lors d'une expérience ❶ (« Influence de la température ») où le maintien de la température au sein du caisson est plus complexe, surtout pour les valeurs extrêmes. Par conséquent, un enjeu important de ce travail de recherche consiste en **l'automatisation de la méthode d'oxymétrie** afin d'en assurer son utilisation précise, rapide, répétable ou en continu lors de la phase d'expérimentation et d'enregistrement des données. Celle-ci est actuellement en cours au laboratoire. Pour ce faire, un microcontrôleur Arduino® interfacé avec l'oxymètre, ainsi qu'avec les unités de contrôle de la température et de l'intensité lumineuse du dispositif expérimental, permettrait de programmer, contrôler les conditions expérimentales (*i.e.* la durée des cycles lumière/obscurité, l'intensité lumineuse et la température à appliquer), et d'enregistrer en continu les données brutes d'oxymétrie



sur une carte SD et/ou un serveur (Figure 20), en se libérant en grande partie des contraintes techniques et humaines.



Ainsi, le dispositif automatisé pourrait être déployé sur plusieurs journées d'expérimentation, avec une maintenance très réduite, tout en conservant la collecte de données robustes avec une haute résolution temporelle pendant de longues périodes. L'automatisation de ce dispositif apporterait alors une nette plus-value à ces expérimentations, et l'expérimentateur pourrait consacrer le temps gagné à une amélioration du protocole de mesures pour une meilleure estimation des réponses photosynthétique et respiratoire à la lumière et/ou à la température.

### 3.2. Vers une meilleure estimation des taux de photosynthèse brute et de respiration

L'exploitation des données obtenues a reposé sur l'adoption de certains postulats concernant les processus métaboliques, qu'il faudra approfondir dans de futures applications du dispositif pour améliorer la précision d'estimation de la photosynthèse brute et de la respiration des parties épigées.

En effet, dans cette étude la photosynthèse brute a été estimée à partir de mesures sur la photosynthèse nette et de respiration à l'obscurité, supposant comme dans de nombreux travaux, que le taux de respiration à la lumière est équivalent à celle à l'obscurité, et donc constant sous n'importe quelle intensité lumineuse (e.g. Drew, 1978; Fair et Meeke, 1983; Santamaría et Hootsmans, 1998). Or, Søndergaard (1979) avait mis en évidence que le taux de respiration à la lumière pouvait être plus faible qu'à l'obscurité chez certaines espèces submergées comme *Fontinalis antipyretica* et *Elodea canadensis*. Par conséquent, nous pourrions avoir **surestimé le taux réel de photosynthèse brute** en fonction de l'intensité lumineuse par **une surestimation de la respiration à la lumière**.



Afin d'améliorer la précision des mesures de photosynthèse brute à la lumière, plusieurs expérimentations seraient envisageables :

- Une solution pourrait être d'obtenir **directement des données de photosynthèse brute via la photosynthèse nette, en bloquant la chaîne respiratoire à la lumière**. Concrètement, cela reviendrait à mesurer l'effet de l'intensité lumineuse sur l'activité photosynthétique des fragments végétatifs en les exposant à la lumière tout en bloquant la respiration grâce à des herbicides agissant sur la chaîne de respiration mitochondriale avant le complexe IV (*e.g.* l'antimycine A) qui catalyse la réduction de l'oxygène en deux molécules d'eau. Toutefois, les travaux de Peñuelas *et al.* (1988) ont montré que certains macrophytes submergés étaient plus ou moins résistants à certains inhibiteurs de respiration des tissus végétaux terrestres et ont suggéré l'existence d'une voie alternative au système cytochrome « classique » de respiration. Par conséquent, à l'heure actuelle cette solution reste encore à être testée sur les espèces de la Garonne.
- Une autre possibilité serait de réitérer ces expériences d'exposition à la lumière mais en **inhibant** cette fois-ci **la photosynthèse brute pour mesurer directement la respiration à la lumière**. Des herbicides de la famille des triazines (*e.g.* l'atrazine) connus pour inhiber l'activité des photosystèmes II (PSII) (complexe enzymatique à fonction d'oxydoréductase) contenus dans les membranes des chloroplastes pourraient alors être utilisés. En effet les PSII sont, entre autres, responsables du dégagement d'oxygène, de la conversion de l'énergie lumineuse reçue par la chlorophylle en énergie électrochimique, nécessaire à la fixation du CO<sub>2</sub> lors de la photosynthèse (Berard et Pelte, 2005). Ainsi l'exposition des fragments végétatifs à la lumière et à une de ces molécules, dosée à quelques µg.L<sup>-1</sup>, permettrait de n'avoir que la consommation d'O<sub>2</sub> et donc d'en **déduire le taux de respiration aux différentes intensités lumineuses**.
- Une troisième solution consisterait à **utiliser des techniques isotopiques** afin de séparer les flux d'évolution et d'absorption des gaz impliqués dans les processus de photosynthèse et de respiration. Divers auteurs ont notamment proposé l'utilisation **de l'isotope <sup>18</sup>O comme traceur de la photosynthèse brute et de la consommation d'oxygène à la lumière** dans les communautés de plancton (Bender *et al.*, 1987; Grande, 1988; Grande *et al.*, 1989; Kana, 1990). Ces techniques permettraient entre autres de détecter non seulement la respiration mitochondriale mais également la consommation d'oxygène liée à la réaction de Mehler et à la photorespiration (Kana, 1990, 1992), afin de les prendre en compte dans le calcul de la photosynthèse brute.

Enfin, un autre biais possible dans la quantification de la photosynthèse brute, est que la **photorespiration** a été négligée dans ce système de mesures. Dans cette étude, les phases d'exposition à la lumière ayant été réalisées à la suite de phases d'exposition des fragments végétatifs à l'obscurité, les concentrations en O<sub>2</sub> en début de phase de lumière dans le milieu expérimental ont été considérées comme suffisamment faibles pour limiter la photorespiration. Celle-ci entraîne une réaction oxydative impliquant l'absorption d'oxygène à la lumière, au détriment de la fixation du carbone, qui lui, est libéré via le métabolisme du glycolate (Bowes *et al.*, 1971). Cette perte de dioxyde de carbone pourrait alors être un facteur de réduction de l'efficacité photosynthétique nette des macrophytes aquatiques.

Quantifier le taux de photorespiration serait possible via deux approches :

- Une technique couramment utilisée en milieu terrestre est de saturer le milieu en CO<sub>2</sub> pour **maximiser la photorespiration par le biais de l'activité carboxylase de la RubisCO** et de refaire des mesures de taux de production photosynthétique en milieu non saturant en CO<sub>2</sub> afin d'évaluer la différence entre les deux expériences et d'en déduire un taux de photorespiration.

→ Hough (1974) a également proposé **une technique de suivi de la perte de CO<sub>2</sub> à la lumière** grâce au <sup>14</sup>C sur une espèce submergée (*Najas flexilis*).

Ainsi, les voies d'amélioration de l'estimation des taux de production photosynthétique et de respiration des parties épigées sont relativement nombreuses pour cette première étude par oxymétrie. Elles nécessiteraient un approfondissement afin de vérifier leur faisabilité d'application et d'intégration au dispositif expérimental, ainsi que leur pertinence pour caractériser la dynamique de production photosynthétique des macrophytes submergés.



## E. CONCLUSION

Ce chapitre relate une étude du potentiel de croissance de deux espèces de la Garonne, *M. spicatum* et *R. fluitans*, via le développement d'un outil de mesures de leurs réponses photosynthétique et respiratoire à deux facteurs potentiellement limitants, la lumière et à la température.

- Notre dispositif expérimental a consisté en un outil, simple, performant et prometteur, couplant des données d'oxymétrie mesurées et des outils numériques permettant de caractériser la physiologie des espèces au niveau d'un fragment végétatif, et ainsi d'appréhender leur potentiel de croissance respectif.
- Les réponses physiologiques obtenues sont en accord avec leur écologie et la dynamique annuelle des espèces (présentant des patrons saisonniers marqués), mais aussi avec les rares références bibliographiques existantes pour *M. spicatum*. Ces réponses ont montré un pic de production à de plus faibles intensités lumineuses et à des températures plus fraîches pour *R. fluitans* que pour *M. spicatum*, dont le pic de biomasse arrive plus tardivement dans l'année.

Par conséquent nous avons fourni un outil de mesures sur fragments végétatifs de macrophytes pouvant contribuer à l'élaboration d'une base de données physiologiques concernant les macrophytes submergés des milieux fluviaux, et plus généralement d'eau douce (les études existantes étant essentiellement concentrées sur les herbiers marins). Celle-ci pourrait d'autant plus être utile si d'autres mesures étaient effectuées pour des espèces invasives, fournissant des informations précieuses à des gestionnaires sur leur productivité, ou bien encore en écologie comparative, où les banques de données sur les traits fonctionnels des macrophytes sont encore peu développées.

- Par ailleurs, la modélisation de la respiration et de la production brute en fonction de la température et/ou de l'intensité lumineuse a permis de déterminer les capacités photosynthétiques et respiratoires ( $P_{\max}$  et  $R_{\max}$ , respectivement), et les paramètres d'intensité de demi-saturation ( $I_k$ ) et d'optimum thermique ( $T_{\text{opt}}$ ) de photosynthèse brute, spécifiques à *M. spicatum* et à *R. fluitans*. Ceux-ci ont caractérisé les fonctions limitantes de la production photosynthétique par la température  $g(T)$  et par l'intensité lumineuse  $f(I)$  et la fonction de respiration dépendante de la température  $R(T)$ .
- Adaptés aux espèces de la Garonne, ces paramètres seront donc intégrés aux taux de production photosynthétique brute ( $P$ ) et de respiration ( $R$ ) du modèle DEMETHER lors de son développement :

$$P = P_{\max} \cdot f(I) \cdot g(T) \text{ et } R = R(T)$$

Enfin, la variabilité interspécifique des paramètres  $T_{\text{opt}}$  et  $I_k$  joue probablement un rôle dans la coexistence entre les deux espèces grâce à un partitionnement spatial et à leur phénologie décalée. Localement, *M. spicatum* serait peu compétitive vis-à-vis de *R. fluitans* ou d'autres espèces d'eaux fraîches et/ou d'ombre jusqu'à des températures de 17 °C et en période de hautes eaux ( $I_k$  très faible). En revanche, à partir de 28 °C ( $T_{\text{opt}}$  de *R. fluitans*), en période d'étiage, *M. spicatum* est nettement plus productive que *R. fluitans*. Il semble donc raisonnable de voir les herbiers constitués par ces deux espèces comme le résultat d'équilibres impliquant à la fois des traits permettant un développement saisonnier précoce, dans des conditions stressantes pour de nombreuses espèces végétales, et d'autres traits permettant de maximiser la production dans des conditions environnementales favorables. Toutefois, cet équilibre pourrait être modifié soit par des perturbations extrêmes (e.g. crues), soit par des changements environnementaux plus progressifs, tels que le changement climatique et la hausse des températures. Par conséquent, anticiper si les espèces submergées seront en mesure de suivre le rythme du changement climatique et si l'équilibre interspécifique sera maintenu, est une question urgente et importante en écologie, en évolution et en science de la conservation. L'application du modèle mécaniste DEMETHER permettra de répondre, entre autres, à cette question (cf. Chapitre IV).



# **Chapitre IV :**

## **Application de la boîte à outils et du modèle DEMETHER pour simuler la dynamique spatiale et temporelle de la VAS**

Comparaison de scénarios climatiques





# Application de la boîte à outils et du modèle DEMETHER pour simuler la dynamique spatiale et temporelle de la VAS

## AVANT-PROPOS

Les travaux présentés dans les précédents chapitres ont fourni des outils d'étude de la distribution spatiale des herbiers et de la dynamique de croissance des deux espèces codominantes sur la Garonne moyenne, mais aussi des éléments nécessaires à la paramétrisation des processus écophysologiques impliqués dans le modèle mécaniste de végétation aquatique submergée (VAS) et à la calibration de celui-ci. Le code de ce modèle a été développé dans le projet DEMETHER par Stephanie Courty co-encadrante de ce travail de thèse et ingénieur de recherche au sein de l'entreprise Adict Solutions. Ce modèle, couplé à des variables environnementales simulées, permettra l'étude de la dynamique spatiale et temporelle de macrophytes submergés de la Garonne. Toutefois, en raison du caractère confidentiel de son développement pour l'entreprise Adict Solutions, seule une description succincte du modèle sera présentée dans ce chapitre afin de comprendre les résultats mis en exergue. Sa paramétrisation et calibration ayant été réalisées dans le cadre du projet DEMETHER sur la base des données acquises au cours de cette thèse, le modèle sera considéré comme opérationnel dans ce chapitre.

Dans un contexte de changements globaux, ce chapitre mettra en lumière la capacité du modèle à prédire la dynamique des macrophytes pour des conditions environnementales et thermiques observées au cours de la 1<sup>ère</sup> année de ce travail de recherche (*i.e.* 2017) et pour des conditions thermiques prévues sur la Garonne à l'horizon 2041-2070.





## A. INTRODUCTION

Les écosystèmes aquatiques fluviaux et leur biodiversité sont soumis à des changements globaux, impliquant de nombreuses pressions anthropiques et environnementales, notamment des régimes hydrologiques modifiés par des aménagements et par des modifications de débits (barrages, seuils, endiguements, etc.), la présence d'espèces envahissantes, l'eutrophisation ou la pollution et le changement climatique. Dans une évaluation à l'échelle mondiale, Sala *et al.* (2000) considéraient **les écosystèmes aquatiques comme étant les plus sensibles** aux changements d'occupation du sol, à l'introduction d'espèces exotiques, mais aussi, **au changement climatique**. Cependant, l'importance de ces facteurs peut varier selon les régions, notamment en fonction de la latitude : les fleuves des hautes latitudes étant plus fortement menacés par le changement climatique que par d'autres facteurs. Ces facteurs de stress écologiques affecteront d'autant plus les régimes hydrologiques et thermiques des rivières en augmentant la variabilité naturelle des débits et des températures dans les écosystèmes fluviaux (Kundzewicz *et al.*, 2007). L'ensemble de ces facteurs pourrait d'autant plus impacter de nombreux écosystèmes, entraînant potentiellement une réorganisation des communautés et des modifications drastiques de leur fonctionnement (Scheffer et Carpenter, 2003).

La modélisation est aujourd'hui fondamentale pour comprendre et prédire comment diverses conditions environnementales sont susceptibles d'avoir un impact sur les espèces et les communautés, particulièrement dans ce contexte de changements globaux. Les macrophytes étant une composante essentielle de la structure et du fonctionnement des systèmes aquatiques, les facteurs qui influencent leur biomasse et distribution ont été largement étudiés (*cf.* Introduction générale). Plus que jamais, nous avons besoin de modèles robustes pour soutenir les évaluations quantitatives de la dynamique des macrophytes en réponse à ces changements globaux afin d'orienter les activités de gestion des hydrosystèmes fluviaux

### 1. Modélisation de la dynamique spatiale et temporelle des macrophytes

La plupart des études de modélisation sur la végétation aquatique se sont concentrées sur des simulations de production, afin de prédire la croissance quotidienne ou les tendances saisonnières de la biomasse de macrophytes en réponse à des forçages environnementaux (Westlake, 1967; Collins et Wlosinski, 1989; Scheffer *et al.*, 1993; Best *et al.*, 2001; van Nes *et al.*, 2003). Elles permettent entre autres, de définir les préférences hydro-écologiques des espèces et des communautés végétales aquatiques à une échelle et dans un contexte écologique donnés, dont la connaissance est essentielle à la compréhension des réponses des macrophytes aux facteurs de stress anthropiques, et à la gestion opérationnelle de terrain. Ces modèles varient dans leur structure et leur degré de complexité, et le choix du type de modèle utilisé dépend des informations requises par le modélisateur.

Quelques **modèles empiriques** ont été développés pour prédire la biomasse ou la production de macrophytes submergés (Canfield *et al.*, 1985; Duarte *et al.*, 1986; Duarte et Kalff, 1990; Duarte et Ferreira, 1993; Janse *et al.*, 1998; Squires *et al.*, 2002; Håkanson et Boulion, 2004; Wang *et al.*, 2005). Ils correspondent à des constructions mathématiques, basées sur des relations statistiques établies entre des variables observées ou mesurées et limitées à certains paramètres, qui décrivent les tendances temporelles ou spatiales des données collectées dans un ou plusieurs hydrosystèmes (Peters, 1986). Cependant, ces modèles ne sont pas capables de faire des prédictions pour des conditions environnementales pour lesquelles ils n'ont pas été calibrés (Best, 1989). De surcroît, en raison de l'interaction de nombreux facteurs influant sur la dynamique des macrophytes et de l'ampleur des préoccupations, les approches empiriques sont souvent trop limitées pour éclairer les politiques et la prise de décisions. Elles ont donc été moins utilisées que les approches mécanistes, basées sur des

processus formalisés par des fonctions mathématiques, dans lesquels le système étudié obéit à des principes universels, complétés par quelques lois empiriques, et implique des variables dépendantes du temps et/ou de l'espace. Les modèles mécanistes constituent ainsi de formidables outils numériques pour tester et expliquer des hypothèses d'évolution des macrophytes.

Dans les **approches mécanistes**, l'évolution des macrophytes est généralement calculée sous la forme de bilan massique en terme de carbone, de sorte que les variations temporelles de biomasse (*i.e.* matière organique totale) sont simulées en fonction de termes de production et de perte (Verhagen et Nienhuis, 1983; Collins et Wlosinski, 1989; Scheffer *et al.*, 1993; Bocci *et al.*, 1997; Best *et al.*, 2001; Plus, 2003; van Nes *et al.*, 2003; Zharova *et al.*, 2008; Zaldívar *et al.*, 2009; Jin et Ji, 2013). Les modèles existants ont été largement examinés par Best (1989) et plus récemment par Carr *et al.*, (1997). Certains d'entre eux ont notamment été développés pour examiner l'effet des macrophytes enracinés sur les écosystèmes aquatiques et simuler l'effet des méthodes de gestion sur la croissance des macrophytes, et ainsi, examiner les stratégies de contrôle des forts développements estivaux (Wright et McDonnell, 1986; Davis et McDonnell, 1997).

Bien que plusieurs espèces de macrophytes puissent être abondantes au sein d'un hydrosystème, certaines études n'ont pas différencié la biomasse des macrophytes par espèce : les modèles décrivent alors la végétation macrophytique dans son ensemble (Wright et McDonnell, 1986; Collins et Wlosinski, 1989; Park et Uchirin, 1997; Janse *et al.*, 1998; Muhammetoğlu et Soyupak, 2000). La plupart des modèles actuels ont été appliqués pour la simulation de populations homogènes (Carr *et al.*, 1997). Cependant, si les espèces d'un même hydrosystème présentent des dynamiques saisonnières de croissance et de développement différentes, les modèles de biomasse indifférenciée peuvent être inappropriés et peu représentatifs de la dynamique des communautés. En revanche, les modèles différenciant la biomasse spécifique décrivent la croissance de certaines espèces en utilisant des données physiologiques sur leurs métabolismes (Titus *et al.*, 1975; Best, 1981; Scheffer *et al.*, 1993; van Dijk et Janse, 1993; Hootsmans et Vermaat, 1994; Chen et Coughenour, 1996; Carr *et al.*, 1997; Calado et Duarte, 2000; Best *et al.*, 2001), comme celles considérées dans le chapitre III. Également, certaines études de modélisation considèrent deux composantes au sein des herbiers, en distinguant la biomasse aérienne de la biomasse souterraine (Verhagen et Nienhuis, 1983; Bach, 1993; Davis et McDonnell, 1997; Best et Boyd, 1999; Cerco et Moore, 2001; Zharova *et al.*, 2001; Bartleson *et al.*, 2005; Jin et Ji, 2013), alors que les autres vont intégrer une biomasse totale.

Par ailleurs, des progrès ont été réalisés dans la recherche **sur les facteurs environnementaux** qui affectent la présence et la croissance de macrophytes submergés. Les modèles diffèrent alors en fonction des facteurs environnementaux modélisés pour influencer sur les taux de croissance et des équations différentielles utilisées pour décrire les processus physiologiques associés au métabolisme des plantes (van Dijk et Janse, 1993; Carr *et al.*, 1997). Ils fournissent des outils essentiels pour la compréhension de l'importance relative des facteurs environnementaux dans la dynamique de la VAS (Calado et Duarte, 2000; van Nes *et al.*, 2003). Les mécanismes qui conditionnent la réponse de la végétation aquatique à son environnement sont examinés dans Koch (2001) et de Boer (2007). Ils intègrent généralement la photosynthèse brute ainsi que la respiration, la mortalité par senescence, la compétition et l'arrachage. Les termes de production de ces modèles sont souvent dépendantes de la température (Room, 1986; Yan et Hunt, 1999; van der Heide *et al.*, 2006), ou à la fois de la lumière et de la température (Titus *et al.*, 1975; Titus et Adams, 1979; Best et Boyd, 1999, 2003) ou de la lumière et des nutriments (Duarte, 1990, 1991; Bocci *et al.*, 1997; Plus, 2003; Kenov, 2013). Certains modèles de production tiennent compte de la photosynthèse brute et de la respiration à travers une colonne d'eau segmentée afin de prendre en compte la distribution verticale de la biomasse végétale et son influence sur la pénétration de la lumière dans l'eau et les concentrations en nutriments et en gaz



dissous (van der Bijl *et al.*, 1989; Carter *et al.*, 1991). En fonction du degré de complexité du modèle de biomasse et de l'écosystème considéré, d'autres contributions à la dynamique des herbiers peuvent être prises en compte. En effet, outre la respiration, les processus de perte de biomasse tels que l'arrachage par des vitesses de courant élevées et l'herbivorie ont été modélisés en utilisant un taux de perte constant du fait d'un manque de compréhension et/ou de connaissances de ces phénomènes complexes (Wright et McDonnell 1986). Par exemple pour Muhammetoğlu et Soyupak (2000), l'arrachage foliaire est inclus dans la mortalité ; il est effectif uniquement au-dessus d'une certaine biomasse de feuilles dans Titus *et al.* (1975), alors que pour Cornacchia *et al.* (2018) l'arrachage est modélisé de façon indépendante en fonction de la vitesse du courant. Enfin, jusqu'à présent, la compétition interspécifique n'a guère été abordée dans les modèles (Wortelboer, 1990; Davis et McDonnell, 1997). Par ailleurs, il est impossible de modéliser toute la complexité des paramètres physiologiques, même dans une population homogène.

Enfin, les caractéristiques hydrodynamiques des écoulements étant depuis longtemps reconnues comme des déterminants de la variabilité annuelle et interannuelle des herbiers de macrophytes (*cf.* Introduction générale), quelques modèles de végétation aquatique submergée ont été développés en tenant compte des mécanismes décrivant le rôle de l'hydrodynamique sur le comportement des herbiers, dont notamment leur capacité de résilience à des changements graduels ou radicaux des conditions environnementales et régimes de perturbation (Bini *et al.*, 1999; Schutten et Davy, 2000; Verduin et Backhaus, 2000; Teeter *et al.*, 2001; Schutten, 2004; Giusti et Marsili-Libelli, 2006; Carr *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2015; Špoljar *et al.*, 2017). Également, un herbier dense est capable de réduire de façon drastique les courants et, par conséquent, la quantité de sédiments en suspension dans la colonne d'eau, réduisant ainsi la turbidité de l'eau (Madsen *et al.*, 2001; Newell et Koch, 2004; Carr *et al.*, 2010). Quelques modèles ont donc été développés pour étudier la rétroaction des herbiers sur le courant (Abdelrhman, 2003, 2007; Green, 2005; Berger et Wells, 2008; Carr *et al.*, 2012; Rolland *et al.*, 2015; Bulat *et al.*, 2019).

Par conséquent, l'herbier et l'hydrodynamique s'influencent l'un l'autre par le biais de phénomènes complexes qu'il convient d'intégrer. Toutefois, très peu d'études ont utilisé une spatialisation de l'hydrodynamique, et celle-ci reste limitée (*i.e.* les caractéristiques des hydrosystèmes sont généralement segmentées par zone) et non appliquée en milieu fluvial (Bach *et al.*, 1992; Muhammetoğlu et Soyupak, 2000; Cerco et Moore, 2001; Jin et Ji, 2013; Špoljar *et al.*, 2017). Or, les écoulements sont rarement uniformes et homogènes et présentent localement des zones de recirculation ou des zones de stagnation, influençant fortement les processus impliqués dans la dynamique des herbiers, qu'il faut considérer.

Plus généralement, l'utilisation de modèles spatialisés constitue une étape importante dans la mise en œuvre des stratégies de surveillance et de gestion des espèces. Certains ont notamment été développés pour prédire la distribution des espèces indigènes (Lehmann, 1998; Mutanga *et al.*, 2012; Pulido *et al.*, 2012) afin de détecter des sites favorables à leur établissement et développement pour contribuer aux éventuelles stratégies de gestion. Au contraire, d'autres ont été établis pour mettre en évidence les sites favorables à la colonisation d'une espèce préalablement à son introduction pour prévenir les risques d'invasion potentiels (Bini *et al.*, 2005; Lodge *et al.*, 2006; Tamayo et Olden, 2014; Bolpagni *et al.*, 2015). Également, développer des modèles pour comprendre et prédire l'effet combiné de facteurs de stress environnementaux sur les herbiers permettrait de contribuer à la prise de décisions concernant des stratégies de conservation d'espèces rares et/ou patrimoniales. Toutefois, la plupart des modèles se sont concentrés principalement sur l'analyse de la probabilité d'occurrence des plantes, de la profondeur de colonisation maximale et du taux de couverture végétale (Chambers et Kaiff, 1985; Duarte *et al.*, 1986; Scheffer *et al.*, 1992; Håkanson et Boulion, 2004).



Par conséquent, le manque actuel d'outils permettant de prédire précisément et localement, la biomasse submergée en réponse à différentes conditions environnementales, et ce, particulièrement en milieu fluvial, incite à développer des outils de modélisation transposables, adaptables et applicables à n'importe quel hydrosystème lotique et n'importe quelle espèce submergée d'intérêt, afin de calculer les tendances évolutives spatiales et temporelles des herbiers pour des contextes environnementaux définis. L'un des enjeux de la recherche en écologie aquatique d'eau douce est donc de développer des outils numériques basés sur les processus/mécanismes fondamentaux impliqués dans la dynamique de la biomasse, tout en intégrant la variabilité spatiale et/ou temporelle des conditions hydromorphologiques et météorologiques locales. C'est dans ce contexte que l'application du modèle multisécifique de végétation aquatique submergée (VAS) du projet DEMETHER, couplé à des données de simulations hydrodynamiques spatialisées constitue un outil précieux pour prédire la dynamique des macrophytes submergés sur des tronçons de cours d'eau.

## 2. Changement climatique et dynamique des macrophytes

Le dernier rapport du GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat) a réaffirmé que l'augmentation de la concentration des gaz à effet de serre entraînera des changements climatiques majeurs, **notamment au niveau des températures** (IPCC, 2018). Au **niveau global**, les modèles prédictifs prévoient une hausse des températures de l'air allant de 0,3 à 4,8 °C d'ici 2100, avec des hivers plus doux et humides en régions tempérées (Collins *et al.*, 2013). Au **niveau national**, les trois scénarios climatiques de *Representative Concentration Pathway\** (RCP<sub>2.6</sub>, RCP<sub>4.5</sub> et RCP<sub>8.5</sub>) du GIEC mettent en évidence une augmentation de la température moyenne au cours des 100 prochaines années sur le territoire métropolitain (*cf.* Annexe 1). Plus précisément, cette évolution est croissante pour les scénarios RCP<sub>4.5</sub> et RCP<sub>8.5</sub>, mais pas pour le scénario RCP<sub>2.6</sub>, pour lequel le réchauffement se stabilise, voire diminue en fin de siècle par rapport à l'horizon à moyen terme (*i.e.* 2041-2070). Quant au **bassin hydrographique de la Garonne**, selon l'étude EXPLORE2070 (<http://www.developpement-durable.gouv.fr>), il fera face dès les prochaines décennies (*i.e.* horizon 2041-2070) à une hausse des températures moyennes de l'air entre 1,5 et 2,8 °C sous les scénarios RCP<sub>8.5</sub>, et RCP<sub>4.5</sub>, par rapport à la période de référence (1976-2005). Le scénario RCP<sub>2.6</sub> montre quant à lui une augmentation de la température moyenne de l'air limitée à 0,5 °C.

### \*Scénarios Representative Concentration Pathway (RCP)

Les scénarios RCP du GIEC représentent des profils d'évolution possibles des températures moyennes quotidiennes, allant du plus optimiste (*i.e.* RCP<sub>2.6</sub>: avec une politique climatique internationale visant à baisser les émissions en CO<sub>2</sub> susceptible de limiter le réchauffement planétaire à 2 °C) au plus pessimiste (*i.e.* RCP<sub>8.5</sub>: sans politique climatique internationale). Le scénario RCP<sub>4.5</sub> est un scénario climatique « intermédiaire » résultant d'une politique stabilisant les concentrations en CO<sub>2</sub>. Le projet DRIAS (« Donner accès aux scénarios climatiques Régionalisés français pour l'Impact et l'Adaptation de nos Sociétés et environnements ») intègre ces scénarios climatiques au niveau national pour trois horizons, représentant des fenêtres temporelles sur 20-30 ans : proche (2021-2050), moyen (2041-2070) et lointain (2070-2100) et les compare à un scénario climatique, dit de référence, au cours des années 1976-2005 (RCP<sub>ref</sub>).



Etant donné que la température de l'eau est directement reliée à la température de l'air (Sharma *et al.*, 2015), la température des cours d'eau sera obligatoirement affectée par le réchauffement de l'air (Hammond et Pryce, 2007).

Les systèmes d'eau douce sont particulièrement vulnérables à ces changements climatiques, du fait des fortes pressions exercées sur la ressource en eau (Hobday et Lough, 2011). **Ce réchauffement des**



**eaux a déjà été observé dans de nombreux hydrosystèmes dulciques** à l'échelle mondiale durant les dernières décennies (Carpenter *et al.*, 1992; Webb, 1996; Nicholson, 2001; Vollmer *et al.*, 2005; Rosenzweig *et al.*, 2007; Bates *et al.*, 2008; Döll et Zhang, 2010; Lough et Hobday, 2011). L'agence européenne pour l'environnement a notamment signalé qu'au cours des 100 dernières années, une augmentation de la température de l'eau de 1 à 3 °C a déjà été observée dans les principaux fleuves européens (European Environment Agency, 2007).

Les effets les plus évidents de cette hausse des températures sur les macrophytes **concernent leur survie, leurs taux de croissance, et leur abondance** durant les périodes chaudes et sèches, en fonction de leur tolérance thermique.

Bien que la plupart des plantes aquatiques aient une large gamme de tolérance à la température pour leur croissance (Haramoto et Ikusima, 1988; Pilon et Santamaría, 2002), de petites différences dans la réponse à la hausse des températures entre les espèces peuvent être importantes pour le succès de l'établissement et/ou la compétitivité d'une espèce (Mooij *et al.*, 2005; Wrona *et al.*, 2006). Cependant, la réponse des macrophytes au réchauffement des eaux dépend de l'espèce.

En effet, certaines études ont montré qu'aucun effet significatif du réchauffement des eaux sur l'abondance totale des macrophytes ou le taux de croissance n'était observé (Mckee *et al.*, 2002), alors que d'autres soulignent une diminution du recouvrement des macrophytes (Kosten *et al.*, 2009) et de la production de biomasse (Wrona *et al.*, 2006; Rip *et al.*, 2007; Heino *et al.*, 2009; Meerhoff *et al.*, 2012; Dhir, 2015). D'autres travaux ont montré que certaines espèces pouvaient être favorisées par le réchauffement (Mckee *et al.*, 2002; Feuchtmayr *et al.*, 2009; Riis *et al.*, 2012; Gillard *et al.*, 2017). Par exemple, au cours de certaines saisons, une nette augmentation des températures peut favoriser la régénération et le développement d'espèces exotiques à caractère envahissant, (Rahel et Olden, 2008; Patrick *et al.*, 2012; Riis *et al.*, 2012; Thouvenot *et al.*, 2013; Thiébaud *et al.*, 2016; Gillard *et al.*, 2017; Silveira et Thiébaud, 2017). De plus, l'augmentation des températures hivernales, peut favoriser la survie d'une année à l'autre des espèces invasives présentant différents types biologiques (Mckee *et al.*, 2002; Alahuhta *et al.*, 2011; Peeters *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2017).

Quelques études ont également mis en évidence **un changement du cycle saisonnier** de certaines espèces de macrophytes submergés comme *Potamogeton pectinatus* et *Utricularia australis* (Calero *et al.*, 2015) en réponse au changement climatique. Selon l'espèce, une hausse des températures peut entraîner **une réduction ou au contraire, une prolongation de la période de croissance** (Barko et Smart, 1981; Patrick *et al.*, 2012). Mckee *et al.* (2002) ont montré dans leurs expérimentations en microcosmes, que la floraison de *Potamogeton natans* avait été avancée en réponse à une augmentation continue de température (+3 °C), associée à une augmentation de la surface foliaire. L'amélioration des connaissances sur les changements saisonniers ou la phénologie des macrophytes est essentielle pour étudier les facteurs écologiques de la dégradation des systèmes aquatiques et promouvoir des programmes de conservation efficaces.

Par ailleurs, compte tenu de la vitesse à laquelle le climat change, les espèces aquatiques peuvent connaître une transition inhabituellement rapide en termes de modification de l'habitat, qui peut les empêcher de s'adapter à de nouvelles conditions, ou de se déplacer vers d'autres régions où les conditions environnementales sont plus appropriées (Parmesan, 2006). Toutefois des études suggèrent que certaines espèces de macrophytes **peuvent ajuster leur aire de répartition géographique** en réponse au changement climatique (Mckee *et al.*, 2002; Heino *et al.*, 2009; Alahuhta *et al.*, 2011; Dhir, 2015; Viana, 2017).

Enfin, une augmentation constante de la température de l'eau de milieux riches en nutriments peut aussi augmenter la charge interne en nutriments par relargage accru de phosphore depuis les sédiments

(Boers, 1986; Smolders *et al.*, 2006), en diminuant le ratio N:P. Ceci devrait favoriser les cyanobactéries et/ou la prolifération d'algues filamenteuses, réduire la disponibilité de la lumière et conduire à une anoxie des milieux (Havens, 2008). La tolérance à l'ombre et les changements morphologiques liés à la lumière chez certaines espèces de macrophytes pourront alors conférer des **avantages compétitifs pour l'accès à la lumière** (Barko et Smart, 1981; Tanner *et al.*, 1986). La prise de dominance de certains macrophytes submergés peut en effet être modulée en partie par la disponibilité de la lumière (Scheffer *et al.*, 1993). Ainsi, la prolifération d'espèces plus compétitives pour la lumière (*i.e.* ne nécessitant pas de fortes intensités lumineuses pour assurer une certaine productivité ou développant une canopée sous la surface) peut entraîner des changements locaux de distribution d'espèces indigènes voire une diminution de la diversité et de la richesse spécifique des macrophytes (Mooij *et al.*, 2005, 2009). Également, un optimum thermique élevé pour la photosynthèse d'une espèce, comme c'est le cas pour *M. spicatum* (*cf.* Chapitre III), lui conférerait un avantage compétitif dans l'adaptation possible aux environnements avec des températures plus élevées (Short et Neckles, 1999; Rooney et Kalff, 2000; Kotta *et al.*, 2014). Par conséquent, une hausse des températures, peut entraîner directement ou indirectement des changements dans les patrons de distribution des espèces et ainsi affecter la composition et la diversité des communautés.

Le devenir des espèces submergées des milieux fluviaux en réponse à une hausse des températures est **variable en fonction du contexte hydrologique** et présente un intérêt scientifique majeur dans le contexte du changement climatique. Les effets des changements de température sur les communautés de plantes aquatiques font l'objet d'un nombre croissant d'études (Parmesan et Yohe, 2003; Burnett *et al.*, 2007; Grinberga et Sprinze, 2008). La réponse des espèces peut **varier selon les contextes climatiques ou régionaux** (*e.g.* topographie) (Kosten *et al.*, 2009). La plupart des études sur l'effet du changement climatique sur les systèmes aquatiques ayant été concentrées au niveau de la marge méridionale des régions boréales (Magnuson *et al.*, 1990; Poff, 1992; Moore *et al.*, 1997; Kankaala *et al.*, 2000; Mooij *et al.*, 2005, 2009), il est important de documenter les potentiels impacts de l'élévation des températures au sein des hydrosystèmes des milieux tempérés pour proposer des solutions de gestion appropriées et adaptées au contexte local.

A l'échelle locale, **sur la Garonne moyenne**, en raison de leurs exigences écologiques, **l'augmentation des températures suggérerait une prise de dominance future de *M. spicatum* par rapport à *R. fluitans*** dans les zones où les deux espèces coexistent dans les conditions climatiques actuelles. Anticiper la dynamique de ces espèces indigènes de la Garonne, à l'aide d'un modèle mécaniste multispécifique, permettra alors de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse, ainsi que de comprendre le rôle potentiel de la réponse à la température de différents processus écophysologiques dans les variations de biomasse au sein des herbiers de macrophytes.

### 3. Vers l'application du modèle DEMETHER : l'exemple de la hausse des températures

Actuellement, sur notre site d'étude de la Garonne moyenne, les deux espèces d'intérêt (*Myriophyllum spicatum* et *Ranunculus fluitans*) sont codominantes notamment grâce à la complémentarité de leurs distributions spatiale et saisonnière (*cf.* Chapitre III). Toutefois, en raison des changements globaux et de la recrudescence des pressions associées, et des potentiels effets de la hausse des températures sur les macrophytes submergés, il est primordial de prédire la dynamique spatiale et temporelle des espèces indigènes de la Garonne face à des contextes environnementaux définis. Dans ce contexte l'utilisation du modèle mécaniste de VAS du projet DEMETHER présente un fort intérêt.

Ce chapitre décrit les processus écophysologiques pris en compte dans le modèle DEMETHER afin de comprendre les effets de conditions environnementales sur la dynamique de biomasse de la végétation



submergée de la Garonne. Le modèle a été appliqué pour les conditions hydrodynamiques de 2017, année clé du développement du modèle afin de mieux comprendre les patrons de distribution des herbiers.

Face à un climat en évolution, la finalité de ce chapitre a été **d'utiliser le modèle mécaniste** pour prédire l'évolution de la dynamique spatiale et temporelle des herbiers de *M. spicatum* et *R. fluitans* en réponse à une hausse des températures mensuelles moyennes. Les autres conditions environnementales ont été considérées inchangées afin de pouvoir distinguer les effets spécifiques de la hausse des températures d'autres changements environnementaux (*e.g.* vitesse et hauteur d'eau).

Les principaux objectifs de cette étude ont donc été de :

- (i) **Exploiter les méthodes de cartographie et de mesures écophysiologiques développées au cours de ce travail de recherche** (présentées aux chapitres II et III) afin d'utiliser les données relatives aux espèces de la Garonne observées *in situ* et mesurées au laboratoire et de les intégrer au modèle multispécifique de VAS ;
- (ii) **Etudier l'évolution annuelle de la biomasse de *Myriophyllum spicatum* et *Ranunculus fluitans* en réponse aux variables environnementales** (vitesse du courant, profondeur, température de l'eau et intensité lumineuse) pour l'année 2017 et confirmer les tendances saisonnières discutées au chapitre III ;
- (iii) **Déterminer la dynamique annuelle des deux espèces de la Garonne en réponse à un scénario RCP d'augmentation des températures à l'horizon 2041-2070**, et la comparer à celles observées durant la période de référence (1976-2005) et en 2017.

A l'issue de ce chapitre, l'étude des évolutions annuelles de la biomasse de *M. spicatum* et *R. fluitans* permettra d'appréhender les interactions interspécifiques en réponse à des conditions environnementales définies, et ainsi donner un aperçu de l'évolution des communautés des macrophytes submergés, tant d'un point de vue quantitatif (biomasse totale des herbiers) que qualitatif (abondance relative des espèces).

## B. MATERIELS ET METHODES

Ce chapitre repose sur l'utilisation du modèle mécaniste multispécifique de végétation aquatique submergée (VAS), développé dans le cadre du projet DEMETHER. La version du modèle utilisée ici est considérée comme étant opérationnelle.

### 1. Présentation du modèle DEMETHER et de ses composantes

#### 1.1. Modèle DEMETHER

Le modèle de VAS inclut plusieurs processus biologiques fondamentaux impliqués dans la dynamique des herbiers : **photosynthèse brute et respiration, translocation, mortalité par sénescence, pertes mécaniques** (*i.e.* correspondant aux phénomènes de cassure ou d'arrachage, lorsque le courant devient trop élevé) (*cf.* Introduction générale).

Il calcule la dynamique de deux composantes de la VAS : la densité de biomasse épigée (*i.e.* aérienne pour des espèces submergées) et la densité de biomasse hypogée (*i.e.* souterraine, dite racinaire). Ces deux composantes interagissent via des termes de translocation : une fraction de la biomasse aérienne produite est transférée vers les parties souterraines (souvent appelée « stockage racinaire »), pour être restituée à certaines périodes de l'année (notamment au printemps) au compartiment aérien.

Le modèle est structuré de telle manière que les densités de biomasse aérienne et racinaire sont calculées pour chaque espèce de macrophyte d'intérêt (*i.e.* *Myriophyllum spicatum* et *Ranunculus fluitans*). Ce code peut donc être utilisé selon deux modes : **monospécifique** ou **multispécifique**. Dans ce dernier mode, l'interaction entre les espèces ne s'exprime que via le processus de compétition pour la lumière ; les autres interactions (pour l'espace, les nutriments) ne sont pas implémentées dans la version actuelle.

A chaque pas de temps, les changements de densité de biomasse (B) sont calculés à partir des taux de variation instantanés spécifiques (*i.e.* par unité de densité de biomasse) des différents processus écophysiologicals cités précédemment. Ceux-ci sont modélisés à l'aide de fonctions mathématiques simples, qui dépendent directement de plusieurs variables : la **température, l'intensité lumineuse, le jour de l'année** (pour les processus impliquant une saisonnalité indépendante des conditions de lumière et de température). D'autres paramètres interviennent indirectement dans le calcul de la dynamique de la biomasse : la **profondeur, la vitesse du courant, et la nature du substrat**.

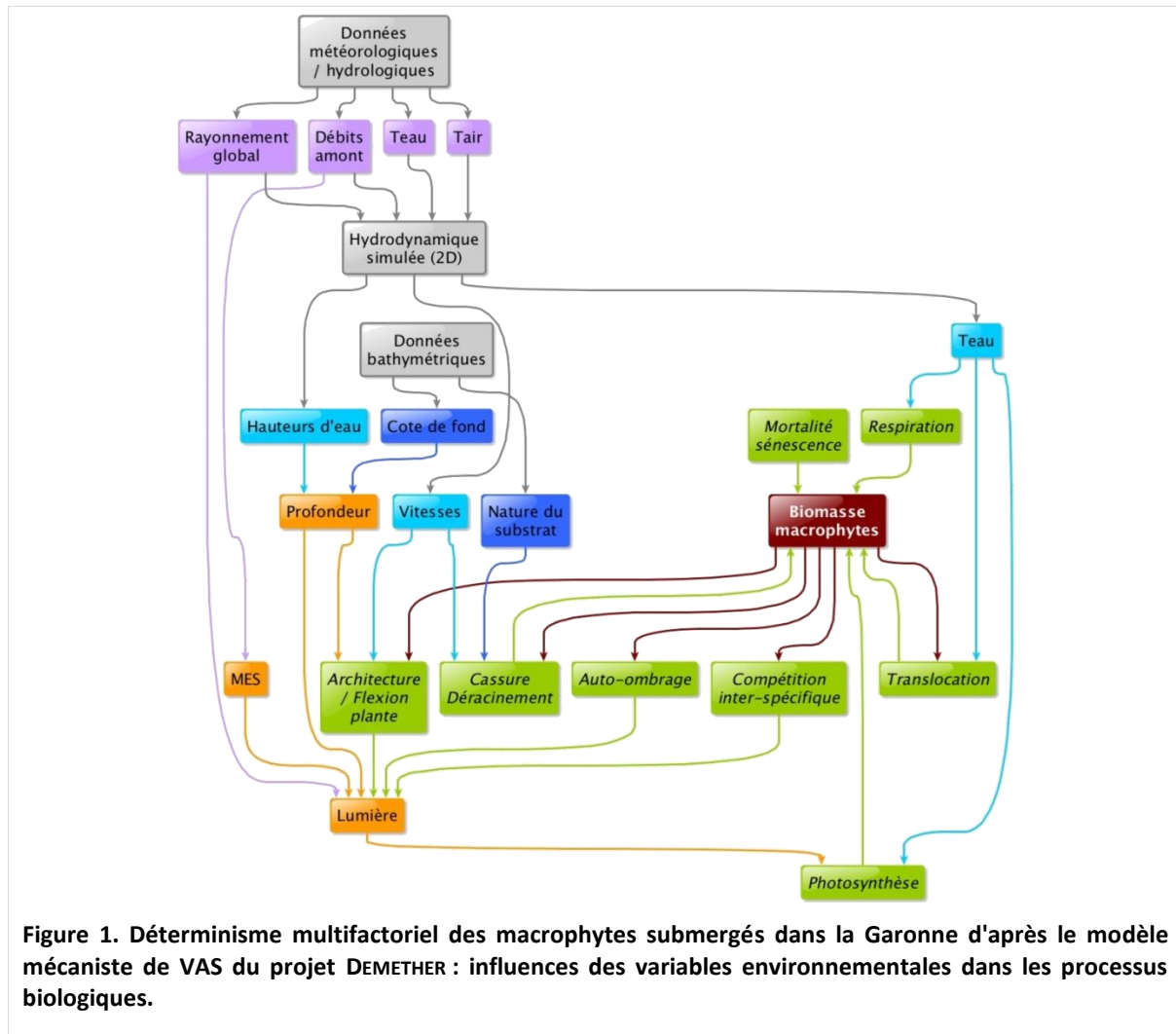
Pour des raisons de confidentialité, les équations, les fonctions, ainsi que les paramètres n'apparaîtront pas dans ce manuscrit. Toutefois, l'ensemble des interactions entre les processus et les différents facteurs précédemment évoqués et pris en compte dans le modèle est résumé ci-après et illustré en figure 1.

Tout d'abord, comme vu au chapitre III, la production brute par **photosynthèse** est calculée à l'aide d'un taux de variation instantané spécifique (P) qui s'exprime sous la forme d'un taux de production maximal ( $P_{max}$ ) (dans des conditions optimales de température et de lumière) limité par deux fonctions limitantes de la production photosynthétique par la **température** ( $g(T)$ ) et par l'**intensité lumineuse** ( $f(I)$ ) :

$$P = P_{max} \cdot f(I) \cdot g(T)$$

Pour rappel, ce terme fait l'hypothèse que ces deux variables agissent de manière indépendante dans le processus de photosynthèse (*cf.* Chapitre III). D'autres fonctions limitantes auraient pu être considérées, notamment les nutriments, mais dans la version du code utilisée pour ce manuscrit, ces derniers ne sont pas considérés comme limitants pour la photosynthèse.

En plus du terme de photosynthèse, la température intervient dans le terme de **respiration** (cf. Chapitre III) et dans celui de **translocation des parties souterraines vers les parties aériennes**. Ce processus de translocation étant plus important au printemps qu'à la fin de l'été, une limitation sur la saison est introduite. De même, une variabilité saisonnière est aussi utilisée dans le terme de **mortalité par sénescence**, permettant de privilégier une mortalité de septembre à novembre, suivant les espèces.



La profondeur intervient indirectement dans le terme de photosynthèse, au travers d'une part de **l'atténuation de la lumière le long de la colonne d'eau** et d'autre part de la **répartition de la biomasse** sur la longueur de la plante.

**L'atténuation de la lumière** est modélisée à l'aide d'une loi exponentielle de Beer-Lambert qui dépend de la profondeur et qui tient compte de **trois sources d'atténuation de la lumière** (cf. Introduction générale, §B.1.1) : (i) l'eau et les substances colorées dissoutes, (ii) les matières en suspension (MES) et (iii) la végétation submergée elle-même, car la canopée peut empêcher la lumière d'atteindre les parties inférieures de la plante. Cette dernière contribution tient également compte de l'ombrage des autres espèces présentes lorsque le code est utilisé en mode multispécifique.

La **répartition de la biomasse** le long de la colonne d'eau utilise quant à elle, le cadre conceptuel de Garbey *et al.* (2006) : lorsque la plante atteint la canopée (de quelques dizaines de centimètres sous la surface de l'eau), la biomasse se répartit de manière non uniforme entre la canopée et la partie située dessous. De plus, le modèle tient compte de **la flexion de la plante sous l'effet de la vitesse du**

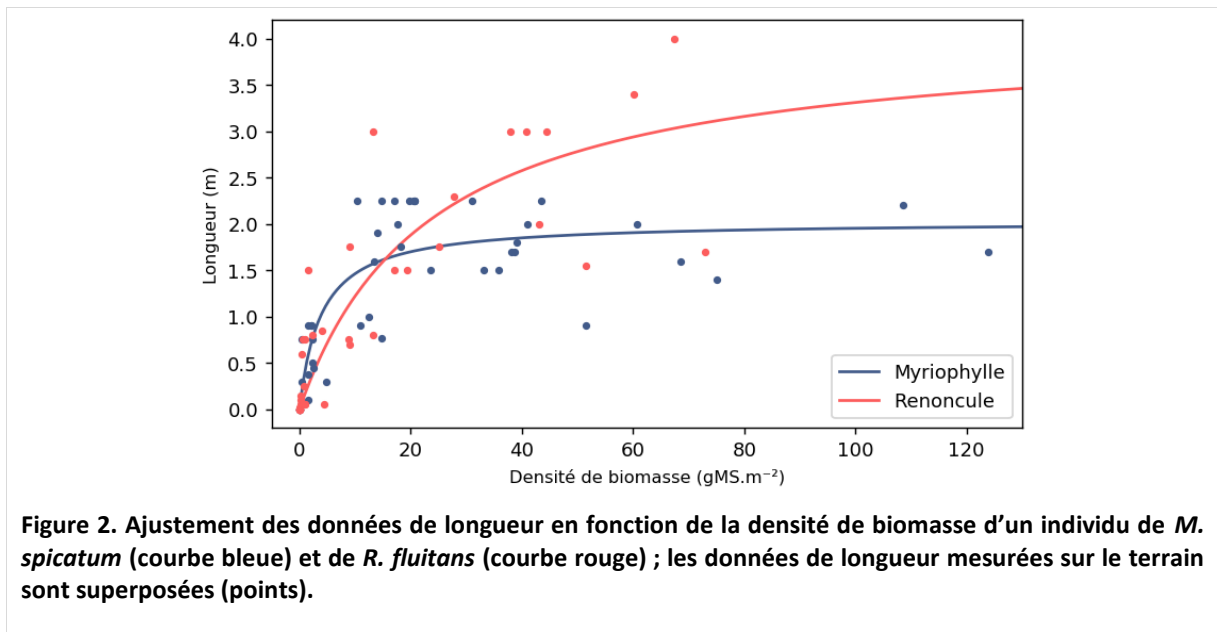


**courant.** En effet, en fonction du courant, la lumière doit traverser une plus grande hauteur de colonne d'eau avant d'atteindre le sommet de la plante lorsque celle-ci est très infléchiée par le courant, et la hauteur réelle de la plante est plus faible que sa hauteur en l'absence de courant.

Le modèle tient également compte de la **longueur de la plante**. Cette dernière est supposée ici ne dépendre que de la densité de biomasse. Une fonction reliant la longueur à la densité de biomasse, unique pour chaque espèce, a été ajustée sur des données de terrain. Pour ce faire, au cours de la campagne de relevés terrain de recouvrement et biomasse exposée au chapitre II, des mesures de longueur et de recouvrement des deux espèces d'intérêt ont été réalisées en parallèle au sein des placettes de 3 m de côté. La relation densité de biomasse – recouvrement précédemment définie (cf. Chapitre II) a ensuite permis d'inférer une densité de biomasse en fonction du recouvrement, et d'établir **une relation longueur – densité de biomasse** (Figure 2) pour chaque espèce. Celle-ci est exprimée sous la forme suivante :

$$L = \frac{\beta * B}{\gamma + B}$$

avec L la longueur en cm et B la densité de biomasse en gMS.m<sup>-2</sup> ; les paramètres  $\beta$  et  $\gamma$  sont, respectivement, pour chaque espèce : 202,9 et 3,87 pour *M. spicatum* et 409 et 23.51 pour *R. fluitans*.



Enfin, d'après des observations faites sur le site, les substrats de type dalle et molasse ne semblent pas favorables au développement de biomasses importantes de macrophytes ; la présence de fissures permet néanmoins l'enracinement de certaines espèces sur ces substrats. La cartographie du substrat étant connue (cf. Chapitre I), la version actuelle du modèle de VAS permet **de calculer les densités de biomasse sur les zones de substrats favorables à l'établissement des macrophytes** (i.e. autre que dalle et molasse) et la présence de fissures éventuelles n'est pas considérée dans cette version.

De manière plus générale, le modèle de VAS décrit la **perte de biomasse sous l'effet de la contrainte hydraulique, par déracinement** (arrachage total de la plante) **ou par cassure** (amputation d'une part de la biomasse aérienne). Ces mécanismes d'arrachage et de cassure de la plante sous l'effet des courants sont introduits dans le modèle au travers d'une adaptation du cadre conceptuel développé par Schutten *et al.* (2005). Trois forces sont comparées entre elles : la **force hydraulique**, qui dépend de la vitesse et de la biomasse (Schutten et Davy, 2000), la **force d'ancrage au sédiment** (à partir d'un



certain seuil critique, la plante sera délogée du sédiment) qui dépend de la capacité de cohésion du sédiment, et la **force de cassure** qui dépend de la section efficace de la plante (une force suffisante doit être exercée pour entraîner une cassure de la plante, et la plante résistera d'autant mieux que sa biomasse est faible) ; cette section efficace étant ici une simple dépendance sur la biomasse aérienne.

En l'absence de donnée expérimentale, l'implémentation de ce formalisme reste grossière. Il permet néanmoins de tenir compte à la fois de la vitesse et de la biomasse dans la détermination du mode d'action : cassure ou déracinement. Il est à noter qu'aucune différence entre les espèces n'a été considérée dans le paramétrage des différentes forces (bien que la renouée ait une importante capacité à fléchir et que le myriophylle en épi a au contraire tendance à casser, en présence de vitesses de courant élevées).

Dans le cas du déracinement, la plante est totalement arrachée et son emplacement est prêt à être recolonisé ultérieurement. Le **processus de recolonisation** cherche à reproduire le fait que des fragments végétatifs transportés par le courant peuvent se déposer sur le fond et produire de la biomasse à la faveur de conditions favorables, en particulier en termes de lumière et de température. Ce processus est modélisé à l'aide d'une loi de Poisson dont l'espérance dépend de la vitesse et de la nature du substrat : le temps de recolonisation moyen sera d'autant plus rapide que la vitesse est faible et que celle-ci s'exerce sur un substrat autre que dalle ou molasse.

Enfin, les changements de densité de biomasses aérienne et souterraine sont calculés **au pas de temps horaire, et en chaque nœud d'un maillage**. Le modèle ne tient pas compte d'éventuels processus d'extension latérale et les évolutions de biomasse sont calculées en chaque nœud de manière indépendante.

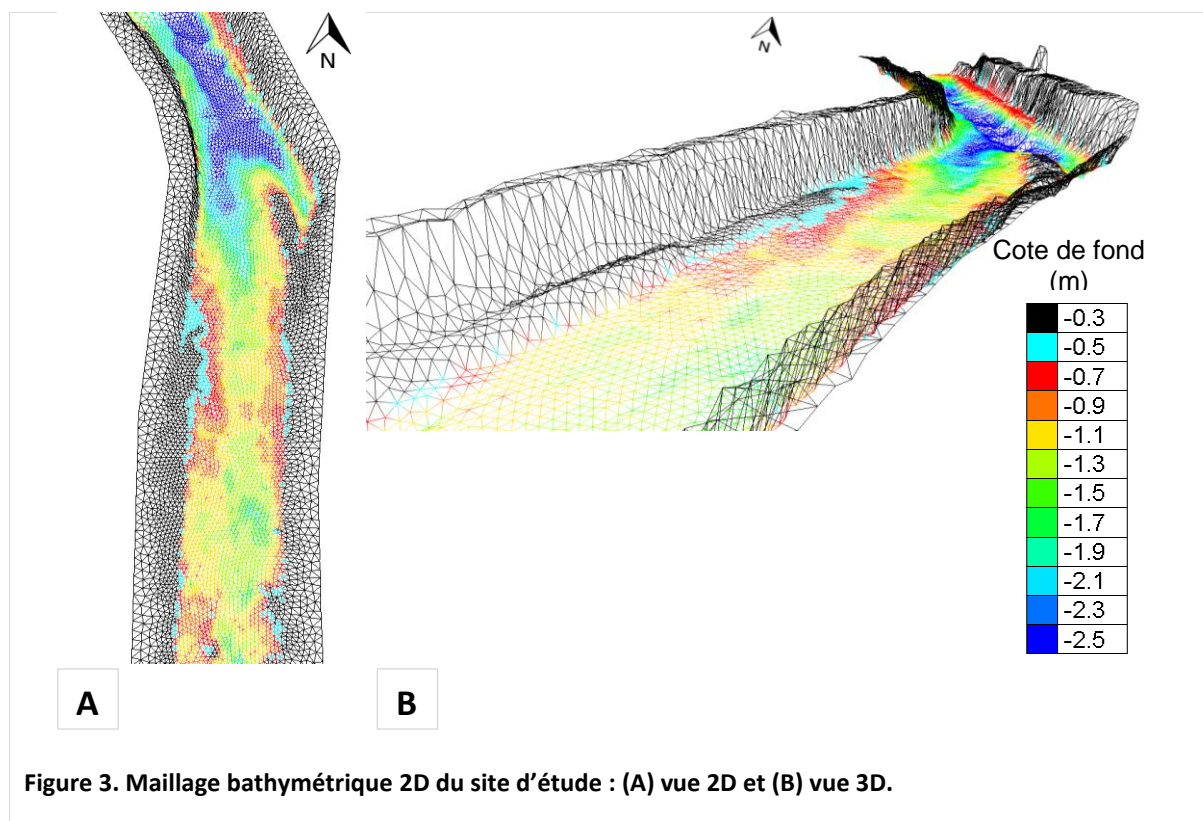
## 1.2. Maillage des simulations

Les simulations de biomasse sont réalisées en chaque nœud d'un maillage bathymétrique 2D. Pour ce faire, des données de topographie du fond (*i.e.* cote de fond) et des berges pour le site d'étude ont été nécessaires. Celles-ci comprennent des données mesurées *in situ* (*cf.* Chapitre I) et issues de bases de données.

En effet, l'Institut National de l'Information Géographique et Forestière (IGN), réalisant régulièrement des mesures topographiques du territoire français afin de connaître l'altitude du sol en chaque point de mesure, regroupe ces informations dans des bases de données de MNT (ou « modèle numérique de terrain ») en ligne. Le MNT correspond à une représentation numérique de la topographie (relief d'une zone terrestre d'intérêt). La résolution horizontale de la base de données utilisée (« RGE ALTI® ») est de 1 mètre. L'exactitude altimétrique du MNT sur le site de Seilh (zone inondable) est comprise entre 0,2 m et 0,5 m. Par ailleurs, la technologie utilisée pour réaliser le MNT ne fonctionnant pas dans l'eau, elle donne l'altitude de la surface de l'eau le jour des mesures et l'altitude des berges. La campagne de relevés bathymétriques réalisée *in situ* (*cf.* Chapitre I) a alors permis de recueillir les données manquantes concernant le fond de la rivière.

L'ensemble de ces données a servi à réaliser un maillage 2D à l'aide du logiciel BlueKenue (développé par le Conseil National de Recherches du Canada) (<https://nrc.canada.ca/en/research-development/products-services/software-applications/blue-kenuetm-software-tool-hydraulic-modellers>) (Figure 3). En effet, c'est ce maillage qui sert aux simulations hydrodynamiques évoquées dans la section §B.3.1. La résolution spatiale de ce maillage est de 5 m dans le lit mineur, puisque

c'est la zone qui nous intéresse prioritairement pour l'étude des macrophytes, et de 10 ou 20 m sur les bords du cours d'eau.



A chaque nœud de ce maillage est associée une donnée de substrat issue de la cartographie réalisée à partir de mesures effectuées sur le terrain (cf. Chapitre I).

### 1.3. Données de forçage du modèle

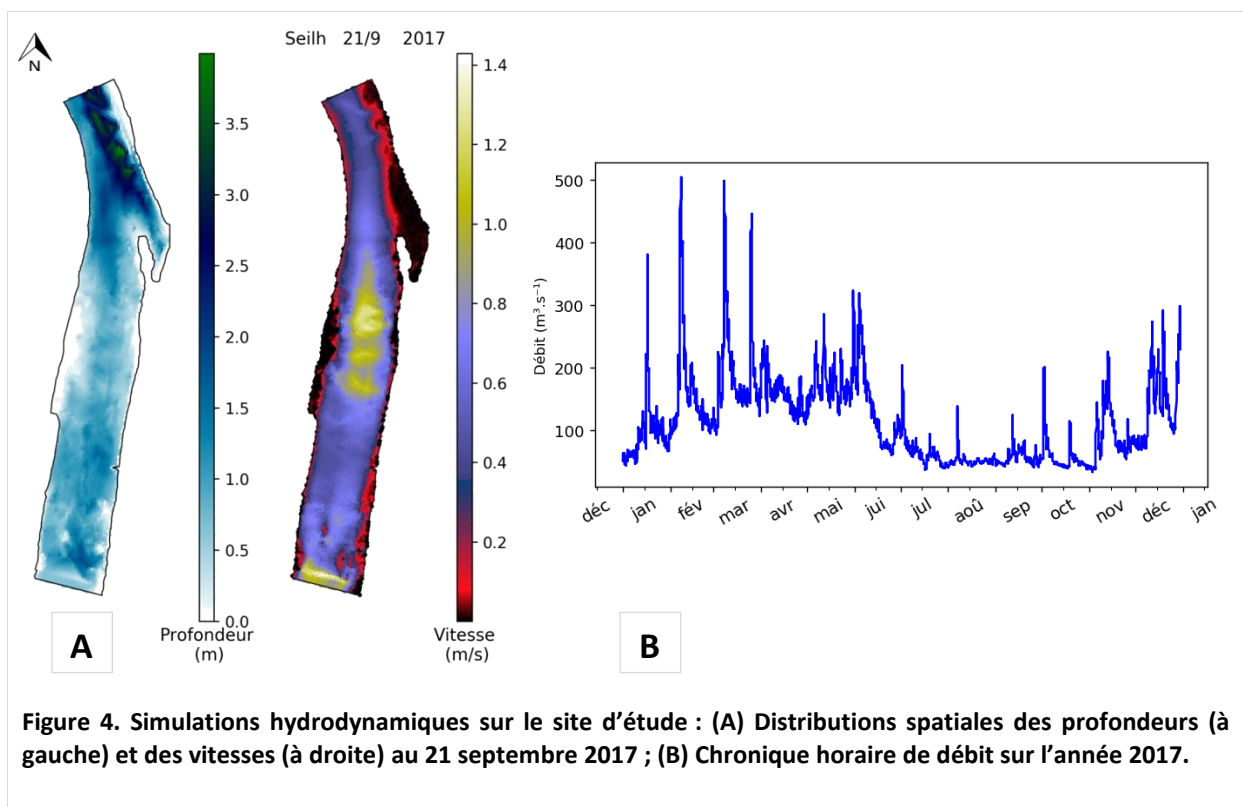
Les données de forçage du modèle de VAS sont **l'intensité lumineuse à la surface de l'eau, la concentration en MES, la vitesse, la hauteur d'eau, et la température**. Seules les 3 dernières variables sont spatialisées à l'échelle du site.

L'origine ou la détermination de ces données est brièvement décrite ci-dessous.

- L'intensité lumineuse est la valeur de « rayonnement global » fourni par la station météorologique de Blagnac du réseau Météo-France ; cette station étant la plus proche géographiquement du site étudié. Ces chroniques sont données au pas de temps horaire.
- La concentration en matières en suspension (MES) est supposée ne dépendre que du débit. A partir de données de concentration en MES relevées à la station de mesure de la qualité des eaux présente sur le site (données disponibles sur le portail Naiades du Service Public d'Information sur l'Eau <http://www.naiades.eaufrance.fr>), et du débit extrapolé pour cette même station (à partir des données de la banque Hydro des stations hydrométriques de Portet-sur-Garonne et de Verdun-sur-Garonne), une relation polynomiale d'ordre 3 a été ajustée afin de déterminer une relation entre le débit et la concentration en MES. Pour ce faire, une cinquantaine de données de concentrations en MES sur cinq années différentes ont été utilisées. Les données de débit sont connues au pas de temps horaire.

- Les données de forçage de vitesse, hauteur d'eau, et température sont des données simulées hydrodynamiquement avec le code TELEMAC-2D ; ce code fait partie de la suite intégrée de solveurs TELEMAC-MASCARET (<http://www.opentelemac.org>) qui est dédiée au domaine du calcul des écoulements à surface libre (Hervouet, 2007). Les simulations hydrodynamiques 2D sont réalisées sur le maillage bathymétrique décrit précédemment (§B.1.2) et en chaque nœud du maillage sont extraits les chroniques horaires de vitesse, hauteur d'eau, et température (Figure 4) pour être intégrées au modèle de VAS. Nous renvoyons aux références citées pour la description des équations résolues par le code.

L'évolution de la température résulte d'un bilan d'échange de chaleur avec l'atmosphère. Différents flux de transfert de chaleur à travers la surface libre sont considérés : flux de rayonnement solaire, flux de rayonnement atmosphérique, flux de rayonnement à la surface libre, flux d'advection de chaleur, flux de chaleur dû à l'évaporation. Ces différents termes constituent, en plus de la profondeur et de caractéristiques liées au fluide, le terme source qui rentre dans l'équation d'advection-diffusion de TELEMAC. Pour ce calcul de température 2D, le code requiert une condition à la limite amont : pour les simulations de 2017, celle-ci résulte de la moyenne des chroniques horaires de température mesurées aux stations du réseau RNT de Portet-sur-Garonne et de Verdun-sur-Garonne (données transmises par l'Agence de l'Eau Adour-Garonne).



## 2. Paramétrisation et calibration du modèle de VAS

Les **paramètres libres du modèle de VAS** ont été déterminés de différentes manières :

- soit **à partir de données empiriques** : les deux processus déterminants du modèle, photosynthèse brute et respiration, ont été paramétrés grâce aux **données expérimentales** mesurées en laboratoire au cours de ces travaux de thèse (*cf.* Chapitre III) : le taux de variation instantané en conditions optimales de la photosynthèse, les deux fonctions limitantes de ce processus, ainsi que le taux de respiration ; permettant ainsi au modèle de VAS d'être adapté aux espèces considérées dans le projet DEMETHER. Par ailleurs, comme mentionné précédemment, la fonction reliant longueur des plantes et biomasse a été paramétrée sur les **données de terrain** (§B.1.1) ;
- soit **à partir de la littérature** : certains paramètres impliqués dans l'atténuation lumineuse ;
- soit **de manière arbitraire, sur la base de nos connaissances** : le paramétrage du modèle de cassure et déracinement, ainsi que les temps moyens de recolonisation.

La **calibration du modèle** a été réalisée **en mode monospécifique, sur les données de 2017**, à l'aide d'un algorithme d'optimisation, basé sur la minimisation d'une fonction objectif (*i.e.* qui minimise l'écart entre les résultats de la simulation et les données attendues). Cette phase de calibration a aussi permis de déterminer les paramètres intervenant dans les taux de variation instantanés de translocation et de mortalité, ainsi que les paramètres d'auto-ombrage des espèces.

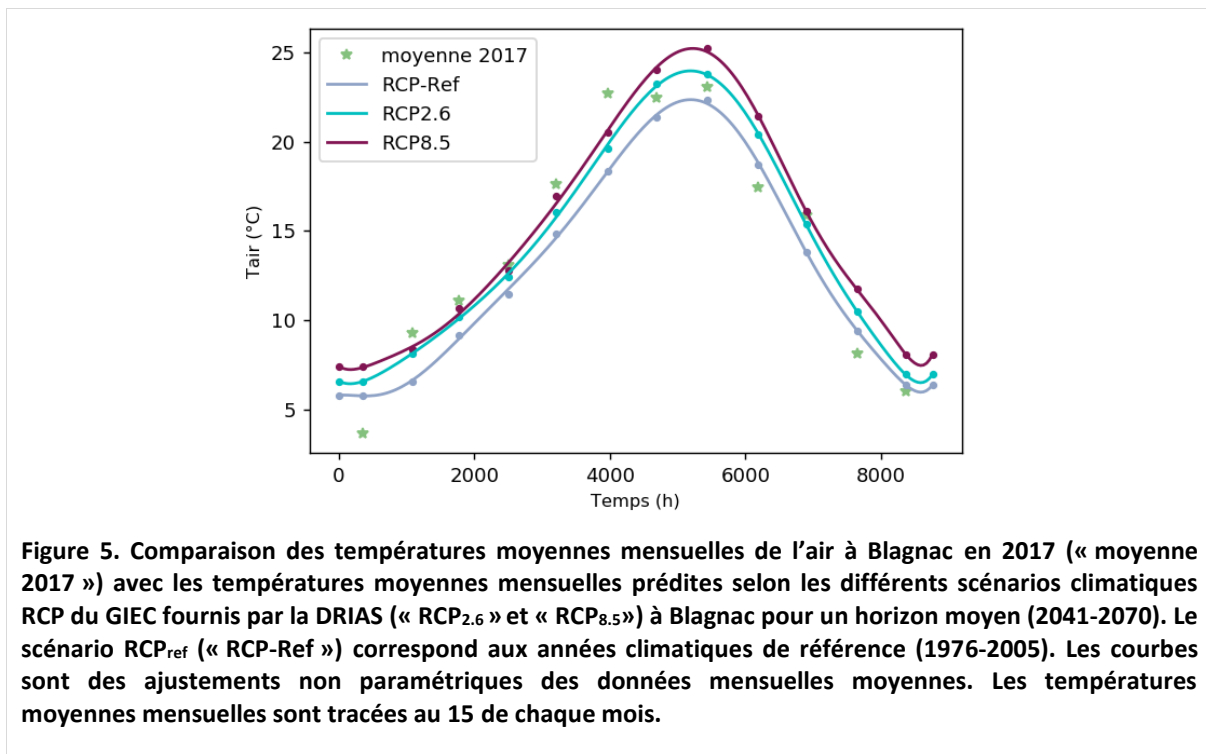
Dans cette phase de calibration du modèle, il s'agissait de retrouver les évolutions saisonnières attendues pour chaque espèce, en quelques placettes, dont les densités de biomasses de fin d'été sont connues grâce aux campagnes de relevés terrain de mi-septembre 2017 (les données de recouvrement observé ayant été converties en densité de biomasse grâce à la relation densité de biomasse-recouvrement déterminée (*cf.* Chapitre II). Lors de cette étape, l'évolution saisonnière de *M. spicatum* a été considérée avoir un pic de biomasse en septembre et une biomasse non négligeable au printemps (impliquant la nécessité d'un processus de reprise printanière), alors que celle de *R. fluitans* fait l'hypothèse (sur la base de la littérature scientifique) d'un premier pic de biomasse en juin (*cf.* Chapitre I). Il est à noter que si le modèle réussit bien à retrouver un pic précoce de biomasse pour cette espèce, celui-ci apparaît plutôt au début du mois de mai dans la simulation.

## 3. Utilisation du modèle : analyse de l'effet de la hausse des températures

### 3.1. Données de forçage de température de l'eau

L'objectif de cette étude a été d'examiner une des potentialités de ce modèle pour prédire la réponse des herbiers de macrophytes dans le cadre de scénarios climatiques.

Pour ce faire, un scénario climatique RCP d'augmentation des températures mensuelles moyennes de l'air pour un horizon moyen (*i.e.* 2041-2070) a été sélectionné (*cf.* les différents scénarios RCP du GIEC en section §A.2) et comparé à la période de référence 1976 à 2005 (RCP<sub>ref</sub>) et à l'année 2017 (Figure 5).



L'analyse a montré que les températures moyennes mensuelles de l'air en 2017 au niveau de la station météorologique de Blagnac (la plus proche du site d'étude) étaient supérieures à celles attendues en moyenne sous un scénario RCP<sub>2.6</sub> à l'horizon 2041-2070 (Figure 5). Également, pour la première partie de l'année (*i.e.* jusqu'en juin), les températures en 2017 atteignaient les niveaux attendus sous le scénario le plus pessimiste (*i.e.* RCP<sub>8.5</sub>). Par ailleurs à cet horizon, les évolutions annuelles de la température de l'air étaient identiques pour les deux scénarios RCP<sub>2.6</sub> et RCP<sub>4.5</sub>. Par conséquent, le scénario RCP<sub>8.5</sub> nous a paru pertinent pour étudier l'effet de la hausse des températures moyennes mensuelles sur la dynamique spatiale et temporelle des espèces de la Garonne moyenne.

Pour chacun de ces scénarios, un champ 2D de température de l'eau a été calculé à l'aide de TELEMAC, à partir (comme mentionné précédemment) d'une condition limite amont (Teau\_scénario) au pas de temps horaire. Pour déterminer celle-ci à partir des moyennes mensuelles de la température de l'air de chaque scénario, nous avons fait l'hypothèse que les différences horaires entre les températures de l'eau et de l'air ne sont pas modifiées dans chacun des scénarios. Nous avons donc ajouté à la température de l'eau de 2017 (Teau\_2017) un delta de température correspondant à la différence des températures de l'air entre celles d'un scénario donné et celles de 2017 :

$$(Teau-Tair)_{scénario} = (Teau-Tair)_{2017} \text{ d'après l'hypothèse de départ}$$

$$\text{Soit } Teau_{scénario} = Teau_{2017} + (Tair_{scénario} - Tair_{2017})$$

avec  $Tair_{scénario}$  la température de l'air ajustée à partir des données de moyennes mensuelles, et  $Tair_{2017}$  celle résultant d'un ajustement des chroniques de température issue de la station de Blagnac.

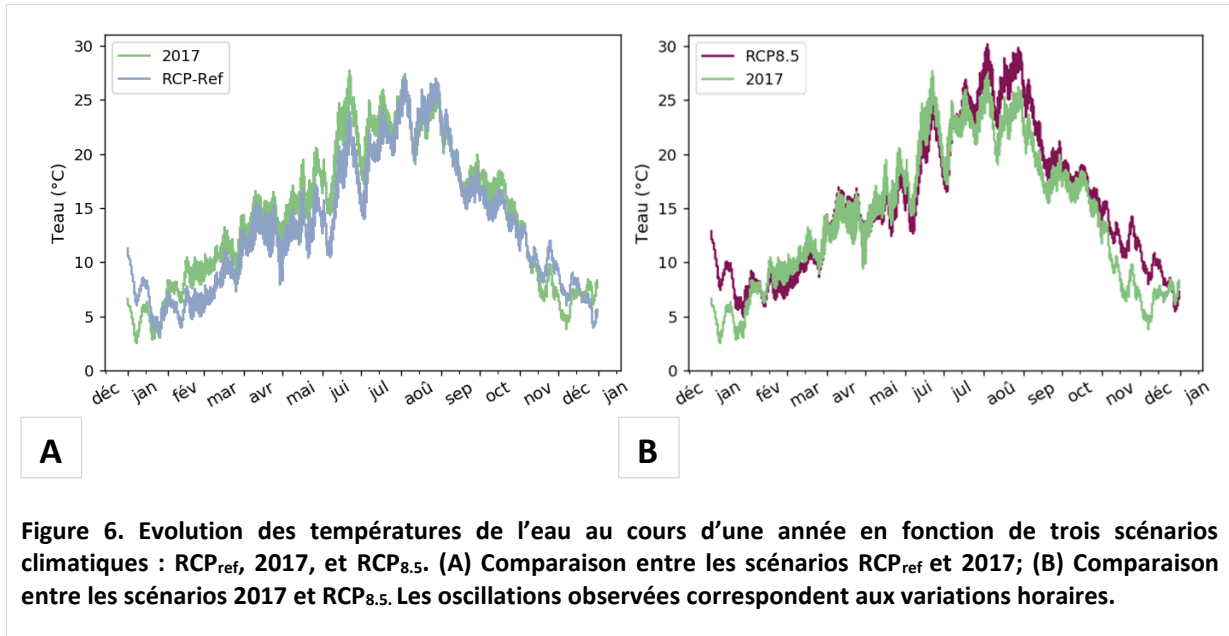
Ce calcul a ainsi permis d'obtenir une condition limite amont au pas de temps horaire qui suit le scénario considéré et pour lequel seules les températures moyennes mensuelles sont connues.

La figure 6 montre la comparaison entre les températures de l'eau en 2017 et celles estimées pour les deux scénarios RCP. Au printemps (de mars à juin), les températures de l'eau en 2017 étaient



supérieures d'environ 1 °C par rapport à RCP<sub>ref</sub> et étaient globalement équivalentes à celles observées dans le cas du scénario RCP<sub>8.5</sub> (Figure 6 et cf. Annexe 2).

Durant la période estivale (*i.e.* de juillet à octobre), les températures de l'eau en 2017 étaient également globalement supérieures à celles observées en RCP<sub>ref</sub> mais étaient, en revanche, inférieures à celles prévues en RCP<sub>8.5</sub>, avec des températures moyennes estivales (juillet et août) de 22,3 °C en RCP<sub>ref</sub> et 23 °C en 2017 contre 25,1 °C sous un scénario RCP<sub>8.5</sub> (Figure 6 et cf. Annexe 2).



Ainsi, l'année 2017 était une année présentant des conditions thermiques intermédiaires entre les conditions moyennes prévues selon les scénarios de la DRIAS, RCP<sub>ref</sub> et RCP<sub>8.5</sub>. Le maximum des températures estivales sur notre site d'étude de la Garonne moyenne, durant les années de référence était d'environ 25 °C contre 28 °C à un horizon moyen (*i.e.* 2041-2070) en août. Les optimums thermiques de photosynthèse brute des deux espèces d'intérêt (*cf.* Chapitre III) n'étant pas dépassés à un horizon moyen sous le scénario climatique le plus pessimiste défini par la DRIAS (*i.e.* RCP<sub>8.5</sub>), la production photosynthétique des herbiers devrait donc être stimulée avec la hausse des températures, y compris pour *R. fluitans* dont l'optimum thermique a été estimé expérimentalement à 28 °C (*cf.* Chapitre III).

Enfin, pour chaque scénario (RCP<sub>ref</sub>, 2017 et RCP<sub>8.5</sub>), les données de température de l'eau simulées en tout point du maillage à l'aide du code hydrodynamique ont été importées dans le modèle de SAV pour calculer les dynamiques de densité de biomasse. Celles-ci ont été comparées entre 2017 et les deux scénarios RCP.

### 3.2. Réalisation des simulations pour deux scénarios climatiques : comparaison avec l'année 2017

Une fois les paramètres déterminés pour chaque espèce, le modèle paramétré et calibré (§B.2), et les données de forçage définies, des simulations de densité de biomasse ont été réalisées en mode multispécifique et monospécifique pour l'année 2017. Elles ont ensuite été comparées à deux autres simulations selon les scénarios climatiques évoqués précédemment, qui diffèrent uniquement de la simulation de 2017 par les données de forçage de température (issues des simulations hydrodynamiques basées sur les données de température de l'air des scénarios RCP<sub>ref</sub> et RCP<sub>8.5</sub>).



Bien que le modèle de VAS simule l'évolution des composantes aérienne et souterraine, dans ce chapitre seuls les résultats inhérents à la biomasse aérienne sont présentés. Le terme de biomasse fera donc référence exclusivement à la biomasse aérienne (*i.e.* épigée) dans le reste du manuscrit.

Ces simulations ont permis de comparer, pour les trois scénarios considérés et à l'échelle du site, les évolutions annuelles de biomasse (totale et spécifique) et d'abondance relative des espèces (*i.e.* le ratio entre la biomasse d'une espèce et la biomasse totale), ainsi que les biomasses moyennes annuelles (totale et spécifique).

Afin d'identifier les zones d'effets de la température sur les macrophytes submergés, des cartes de différences entre les densités de biomasse (totale et spécifique) de deux scénarios ont été réalisées sur la base d'une comparaison entre les scénarios RCP<sub>ref</sub> et 2017 mais aussi entre 2017 et RCP<sub>8.5</sub>. De la même manière des cartes de différences d'abondance relative de chaque espèce entre deux scénarios ont été réalisées. Une différence négative entre la variable d'intérêt (*i.e.* densité de biomasse ou abondance relative) du scénario RCP<sub>ref</sub> et celle en 2017 indique une valeur plus faible pour cette variable dans la période de référence. De même, une différence négative entre 2017 et le scénario RCP<sub>8.5</sub> indique une valeur plus faible en 2017 pour la variable d'intérêt.

Pour comprendre les différences observées entre les scénarios, et notamment l'influence de la température sur les évolutions annuelles de la densité de biomasse, la contribution relative de chaque processus impliqué dans la production nette a été étudiée.

Pour ce faire, nous nous sommes uniquement focalisés sur les processus qui dépendent de la température, à savoir : la photosynthèse brute, la respiration et la translocation (la mortalité par sénescence et les pertes mécaniques n'ont pas été pas considérés). La translocation (dite nette) considérée ici est la résultante des deux processus de translocation précédemment définis (§B.1.1). Les taux de variation instantanés (spécifiques, c'est-à-dire par unité de densité de biomasse) de ces trois processus ont été comparés entre les 3 simulations. Cette comparaison a été réalisée à l'échelle du site, c'est-à-dire que les taux ont été moyennés à l'échelle du site et à une date donnée pertinente pour chaque comparaison (RCP<sub>ref</sub> vs. 2017 et RCP<sub>8.5</sub> vs. 2017). Plus précisément, les taux ont été moyennés sur une période de quelques jours (ici, 5) à partir de cette date, afin de s'affranchir d'un potentiel jour de températures extrêmes.

Deux autres taux ont été inclus dans la comparaison : ceux de photosynthèse nette, résultant des taux de photosynthèse brute et de respiration, et ceux de production nette (résultante des taux de photosynthèse nette et de translocation nette).

Chacun de ces taux de variation a été discuté sous trois formes : un taux « Jour » (moyenne sur les heures de jour), un taux « Nuit » (sur les heures de nuit) et un taux circadien (*i.e.* sur 24 h, correspondant à la somme des deux précédents). La distinction entre les heures de jour et de nuit s'est faite sur la donnée de rayonnement solaire (données météorologiques) : les heures de nuit sont celles pour lesquelles le rayonnement global est strictement nul.

Les taux de photosynthèse nette et les taux de production nette, ont été ensuite comparés pour les différents scénarios.

Analyser les différents taux moyens impliqués dans la production nette pour une période donnée correspond alors à étudier le bilan carboné moyen des plantes pour cette période d'intérêt. Cette analyse a été réalisée pour les deux espèces étudiées (*M. spicatum* et *R. fluitans*) afin d'expliquer leurs comportements respectifs observés entre les différents scénarios (RCP<sub>ref</sub>, 2017 et RCP<sub>8.5</sub>).

## C. RESULTATS

Tous les résultats obtenus ont été analysés pour les deux espèces et les trois scénarios. Ici, nous nous sommes concentrés sur les résultats les plus pertinents.

### 1. Dynamique spatiale et temporelle de la VAS en 2017

#### 1.1. Evolution annuelle de la biomasse totale et spécifique

En 2017, les évolutions spatiales et temporelles de biomasse (totale et spécifique) en mode multisécifique montrent que les herbiers suivent une dynamique saisonnière (Figure 7A) et s'installent le long des berges du site d'étude, avec une biomasse plus importante dans les zones de substrat meuble (*i.e.* galets, gravier), moins profondes et présentant de faibles vitesses de courant (Figure 7B).

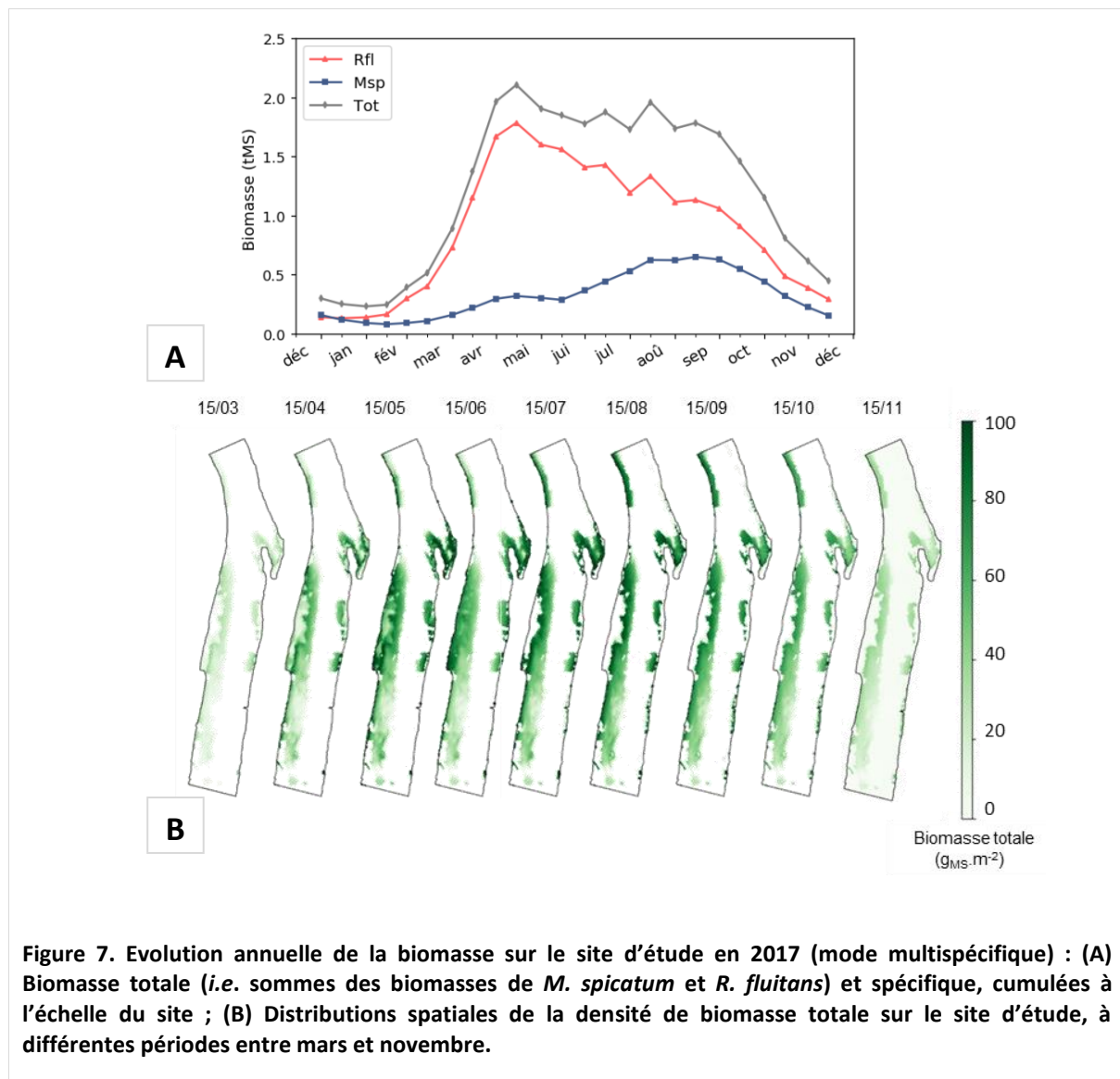
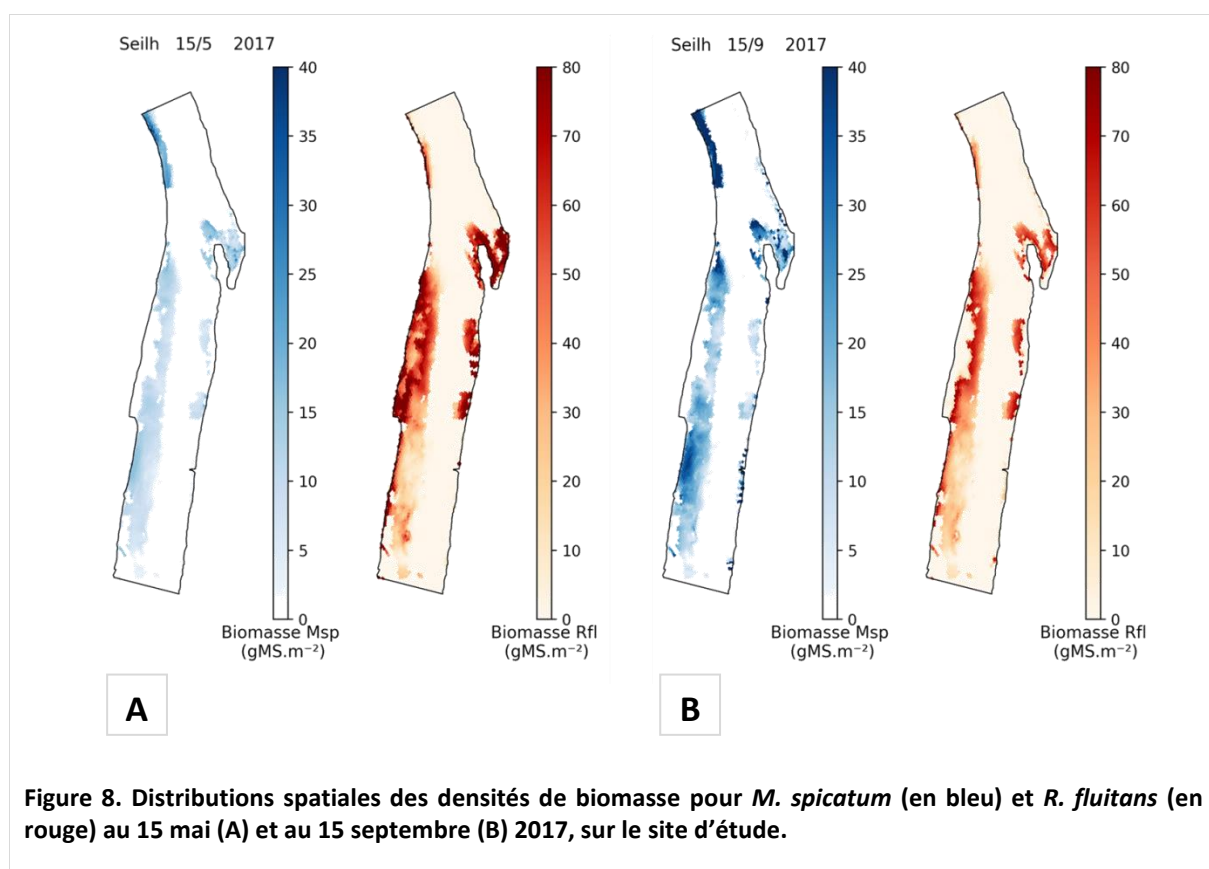


Figure 7. Evolution annuelle de la biomasse sur le site d'étude en 2017 (mode multisécifique) : (A) Biomasse totale (*i.e.* sommes des biomasses de *M. spicatum* et *R. fluitans*) et spécifique, cumulées à l'échelle du site ; (B) Distributions spatiales de la densité de biomasse totale sur le site d'étude, à différentes périodes entre mars et novembre.

La **biomasse totale** est quasi nulle en hiver et augmente rapidement au printemps (en général à partir de mars). Cette augmentation se poursuit avec une extension progressive des macrophytes le long des berges du lit mineur, à l'aval du site en rive gauche et dans le bras mort, jusqu'à atteindre un maximum (*i.e.* le pic de biomasse) dès le mois de mai avec 2,1 t<sub>MS</sub>. Puis, la biomasse en place diminue

légèrement et se maintient à des niveaux relativement élevés jusqu'à fin septembre (e.g. avec 1,8 t<sub>MS</sub> de biomasse totale le 15 septembre). Ensuite, la biomasse totale décroît dès début octobre avec la sénescence des macrophytes.

**Concernant les espèces**, *R. fluitans* s'installe en premier dans l'année avec une rapide et importante augmentation de sa biomasse au printemps, et un maximum de biomasse atteint en mai. Passé le pic, sa biomasse diminue ensuite progressivement jusqu'à la fin de l'année (Figure 7A). *M. spicatum* se développe, en revanche, plus tardivement sur le site, avec une augmentation beaucoup plus progressive de sa biomasse à partir du mois d'avril, jusqu'à atteindre un maximum en août-septembre. Toutefois, sa biomasse à l'échelle du site reste très nettement inférieure à celle de *R. fluitans* tout au long de l'année. Ceci a été confirmé par l'analyse de l'évolution annuelle de la distribution spatiale des densités de biomasse : *R. fluitans* est en effet globalement dominante sur plus de la moitié du site, avec une densité de biomasse supérieure à celle de *M. spicatum*, en particulier en rive gauche, le long des berges et dans le bras mort, et ce quel que soit le mois de l'année. La figure 8 en est une illustration aux dates du 15 mai et du 15 septembre.



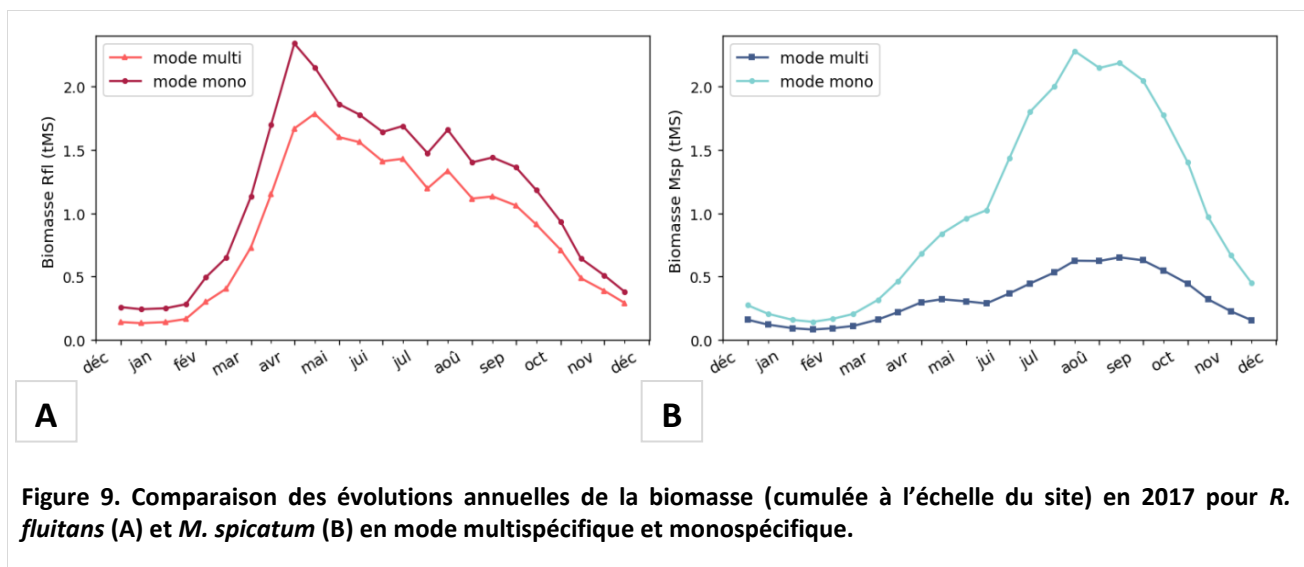
En mai, l'écart sur le site entre les densités de biomasse des espèces est le plus important, avec des densités de biomasse allant jusqu'à 122 g<sub>MS</sub>.m<sup>-2</sup> par endroits (et une densité moyenne 75 g<sub>MS</sub>.m<sup>-2</sup>) pour *R. fluitans*, alors que celles concernant *M. spicatum* sont globalement limitées à 20 g<sub>MS</sub>.m<sup>-2</sup> (Figure 8A) : *M. spicatum* est en effet très peu abondant relativement à *R. fluitans* sur la quasi-totalité du site, à l'exception d'une zone à l'aval en rive gauche où les densités de biomasse atteignent environ 39 g<sub>MS</sub>.m<sup>-2</sup>. Toutefois, au cours de l'année les écarts de densité de biomasse entre ces deux espèces se réduisent avec une augmentation progressive de la biomasse de *M. spicatum* jusqu'en septembre suite à son démarrage printanier (cf. Figure 7A). En septembre, la production de biomasse des deux espèces semble légèrement plus équilibrée avec des densités de biomasse pour *M. spicatum* plus importantes, globalement entre 14 et 65 g<sub>MS</sub>.m<sup>-2</sup> sur tout le site (et un maximum toujours dans la zone aval en rive

gauche) (Figure 8B). Les densités de biomasse de *R. fluitans*, diminuent par rapport à mai sur la partie médiane du site et dans le bras mort, mais restent nettement supérieures à celles de *M. spicatum* (avec des valeurs oscillant majoritairement entre 16 et 76 g<sub>MS</sub>.m<sup>-2</sup> sur ces zones).

Ainsi, en 2017, un partage spatial et temporel de l'occupation de l'espace entre les espèces est observé, et pourrait jouer un rôle dans leur coexistence à moyen terme. Également, les conditions environnementales dans certaines zones ne sont pas favorables à *R. fluitans*, contrairement à *M. spicatum*, permettant à ce dernier de progresser sur le site. La comparaison avec des simulations similaires en mode monospécifique a permis de tester cette hypothèse.

## 1.2. Influence des interactions entre espèces dans leur dynamique

La comparaison de la simulation précédente multispécifique avec la même simulation mais en mode monospécifique, a mis en évidence une influence des interactions interspécifiques dans la dynamique de production des espèces (Figure 9). Une dynamique annuelle de biomasse très similaire est observée pour *R. fluitans* en mode multispécifique et en mode monospécifique, avec une légère différence sur le plan quantitatif, de l'ordre d'un facteur 1,4 (Figure 9A). En revanche, une grande différence en termes d'amplitude de biomasse est constatée pour *M. spicatum* selon que cette espèce est seule sur le site (*i.e.* simulations en mode monospécifique) ou en compétition avec *R. fluitans* (*i.e.* simulations en mode multispécifique) (Figure 9B). En effet, lorsque le myriophylle est le seul présent, sa biomasse est significativement supérieure à celle obtenue en mode multispécifique, avec une différence d'un facteur 3,3 au pic de biomasse au 15 septembre (Figure 9B). Cependant, l'allure générale de la dynamique saisonnière reste la même entre les deux modes.



Par conséquent, en mode multispécifique la dynamique de biomasse de *M. spicatum* semble fortement influencée par l'interaction avec *R. fluitans*. En revanche, la dynamique de biomasse de *R. fluitans* est quasiment indépendante des interactions avec *M. spicatum*.

Les résultats précédents ont permis de donner un aperçu de l'évolution spatiale et temporelle de la biomasse totale et spécifique de la VAS en 2017. L'objectif suivant a été d'évaluer dans quelle mesure le changement climatique peut altérer cette dynamique. L'année 2017 présentant des conditions thermiques intermédiaires entre celles observées en moyenne durant la période de référence (RCP<sub>ref</sub>) et celles attendues à l'horizon moyen (2041-2070), la simulation multispécifique de 2017 ont été ensuite comparées aux simulations relatives aux scénarios RCP<sub>ref</sub> et RCP<sub>8.5</sub>, afin d'étudier les potentiels effets

de la hausse des températures sur la dynamique des communautés (en termes de patrons saisonniers, de production totale de biomasse et d'abondance relative des espèces). Tous les résultats qui seront présentés ci-après seront analysés pour un mode multispécifique, et seront essentiellement concentrés sur la comparaison entre 2017 et RCP<sub>8.5</sub>. La comparaison entre le scénario RCP<sub>ref</sub> et 2017, si elle est mentionnée, viendra appuyer les tendances observées, ou mettre en exergue quelques nuances.

## 2. Effet de la hausse des températures sur la dynamique spatiale et temporelle de la VAS

### 2.1. Biomasse totale

La comparaison des évolutions annuelles de la biomasse totale (*i.e.* *M. spicatum* + *R. fluitans*) à l'échelle du site entre 2017 et les deux scénarios RCP<sub>ref</sub> et RCP<sub>8.5</sub> a permis d'appréhender l'influence de la hausse des températures sur la production nette de biomasse totale (Figure 10). En effet, bien que les processus de pertes mécaniques soient impliqués dans les variations de biomasse, ceux-ci sont indépendants de la température (§B.1.1). Par conséquent les différences de biomasse observées entre les différents scénarios ne peuvent être attribuées qu'à des différences de production nette.

Au printemps (jusqu'à mi-mai), comme la comparaison des températures des scénarios le laisse présager, les températures étant les mêmes en 2017 et sous le scénario RCP<sub>8.5</sub> (et supérieures aux températures en RCP<sub>ref</sub>) (§B.3.1), l'évolution annuelle de la biomasse totale en 2017 suit la même tendance et amplitude que sous un scénario RCP<sub>8.5</sub> et la biomasse est légèrement supérieure à celle observée sous un scénario RCP<sub>ref</sub>.

Les pics de biomasse en 2017 et RCP<sub>8.5</sub> sont observés plus précocement dans l'année (en mai) et sont plus faibles que celui observé sous un scénario RCP<sub>ref</sub>. Après ce pic, les biomasses en 2017 et en RCP<sub>8.5</sub> diminuent plus ou moins rapidement et, à partir de la mi-juillet, la biomasse totale dans ce dernier scénario devient inférieure à celle observée en 2017. En effet, en septembre, la biomasse en 2017 atteint les mêmes niveaux qu'en RCP<sub>ref</sub> mais est nettement supérieure à celle observée sous un scénario RCP<sub>8.5</sub>.

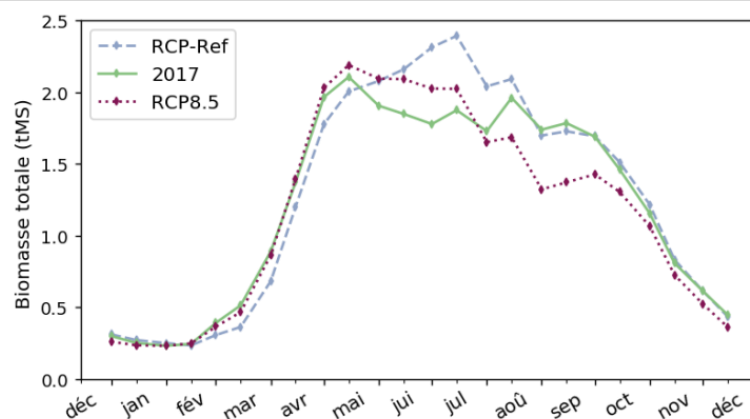


Figure 10. Evolution annuelle de la biomasse totale (*i.e.* *M. spicatum* + *R. fluitans*) cumulée sur le site d'étude pour les simulations RCP<sub>ref</sub>, 2017 et RCP<sub>8.5</sub>.

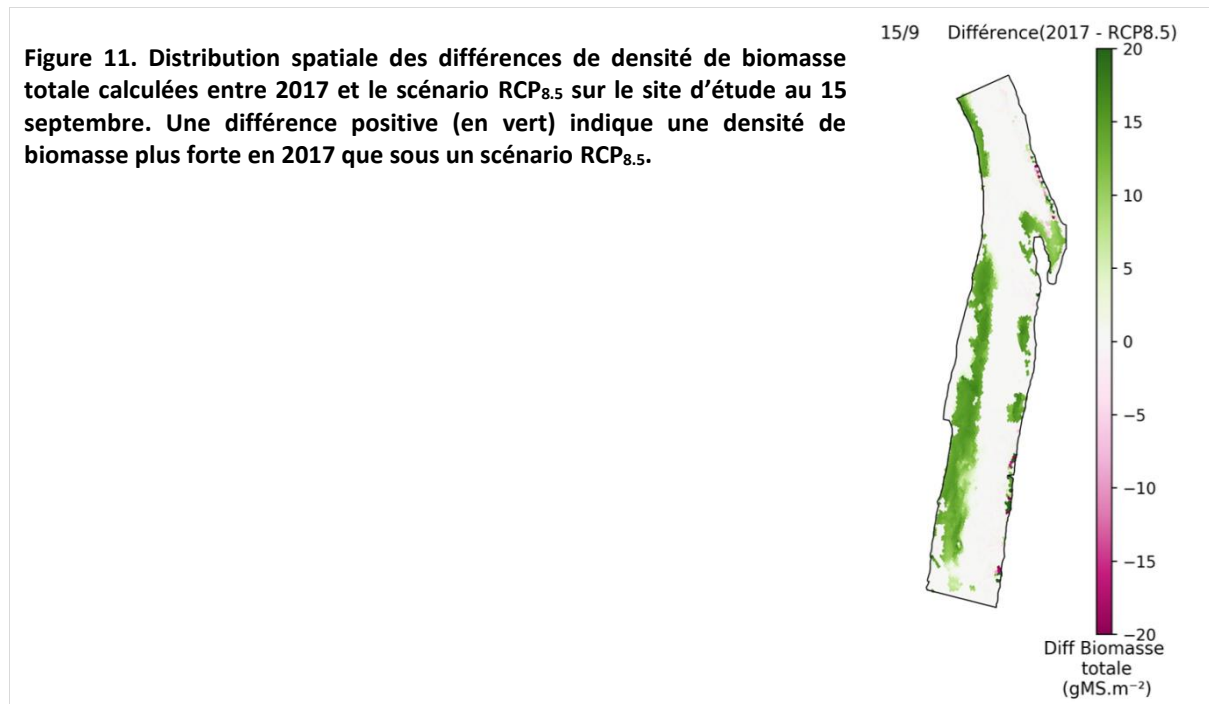
Par conséquent, la hausse des températures prévue dès la deuxième moitié de l'année sous un scénario RCP<sub>8.5</sub> (§B.3.1) a globalement un effet négatif sur la biomasse totale par rapport aux années de référence (visible dès le mois de mai) et par rapport à 2017 (visible à partir de juillet).

L'analyse spatiale des différences de densité de biomasse totale entre 2017 et les différents scénarios RCP a ensuite permis de confirmer ces tendances à l'échelle du site. Au printemps, les différences



entre scénarios montrent bien des densités de biomasse quasi similaires entre 2017 et sous le scénario RCP<sub>8.5</sub> sur tout le site, mais plus importantes qu'en RCP<sub>ref</sub> (cf. Annexe 3A). En revanche, au mois de septembre, les densités de biomasse en RCP<sub>8.5</sub> sont bien inférieures à celles observées en 2017 (avec une différence positive entre les densités de biomasse entre 2017 et RCP<sub>8.5</sub>) (Figure 11), elles-mêmes quasiment similaires à celles obtenues sous un scénario RCP<sub>ref</sub> ce mois-ci (cf. Annexe 3B).

Il peut être noté que sur l'ensemble des herbiers, les différences de densité de biomasse entre ces scénarios deux à deux ne présentent globalement pas de patron spatial particulier (même si en septembre 2017, dans le chenal central, en amont du site, les densités de biomasse étaient déjà par endroits inférieures à celles observées en RCP<sub>ref</sub> (cf. Annexe 3).



Ainsi, en 2017 et en RCP<sub>8.5</sub>, la hausse des températures a un impact négatif sur la production nette de biomasse totale. Du fait de la forte contribution relative de la biomasse de *R. fluitans* à la biomasse totale (§C.1.1), il est possible que la baisse observée pour cette dernière soit due à une baisse de biomasse de *R. fluitans*. Pour le confirmer, l'analyse de l'influence de la hausse des températures dans la dynamique des espèces a été requise.

## 2.2. Modification de la dynamique des espèces

### 2.2.1. Abondances relatives des espèces

La comparaison des évolutions annuelles d'abondance relative des espèces d'intérêt à l'échelle du site entre 2017 et les deux scénarios RCP a permis de mettre en évidence les évolutions de la structure des communautés avec la hausse des températures (Figure 12).

Quel que soit le scénario climatique (RCP<sub>ref</sub> ou RCP<sub>8.5</sub>), l'abondance relative de *R. fluitans* suit une dynamique temporelle inversée par rapport à celle de *M. spicatum* comme observé en 2017 (cf. Figure 8) : elle est la plus élevée au printemps (avec un pic d'abondance relative en mai), puis diminue durant l'été et tend à se stabiliser vers la fin de l'année. Elle est également toujours nettement plus importante que celle de *M. spicatum*, en particulier entre avril et juillet (Figure 12).

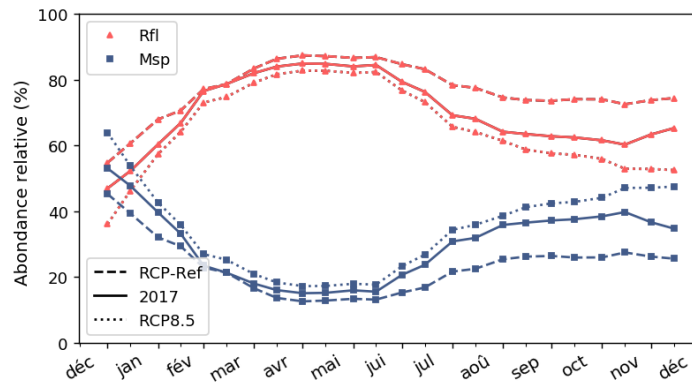


Figure 12. Evolution annuelle de l'abondance relative de *M. spicatum* (Msp, en bleu) et *R. fluitans* (Rfl, en rouge) sur le site en fonction des trois scénarios climatiques (2017, RCP<sub>ref</sub> et RCP<sub>8.5</sub>).

Toutefois, la structure de la communauté tend à être modifiée avec la hausse des températures. En effet, à partir de juillet, les écarts entre les abondances relatives des espèces commencent à diminuer en 2017 et RCP<sub>8.5</sub> (Figure 12) : par exemple en juillet, l'abondance relative de *R. fluitans* est 5,25 fois plus importante que celle de *M. spicatum* sous un scénario RCP<sub>ref</sub>, contre 3,6 fois supérieure en 2017. Puis, à partir de la mi-septembre, les écarts des abondances relatives entre 2017 et RCP<sub>8.5</sub> s'accroissent : l'abondance relative de *R. fluitans* est alors quasiment équivalente à celle de *M. spicatum* (avec 59 % d'abondance relative pour *R. fluitans* vs. 41 % pour *M. spicatum*) sous un scénario RCP<sub>8.5</sub> (vs. 63 et 36 % pour *R. fluitans* et *M. spicatum*, respectivement, en 2017).

L'analyse de la distribution des différences d'abondance relative entre 2017 et les scénarios RCP pour ces deux périodes (*i.e.* juillet et mi-septembre) a permis de confirmer ces tendances à l'échelle du site (Figure 13).

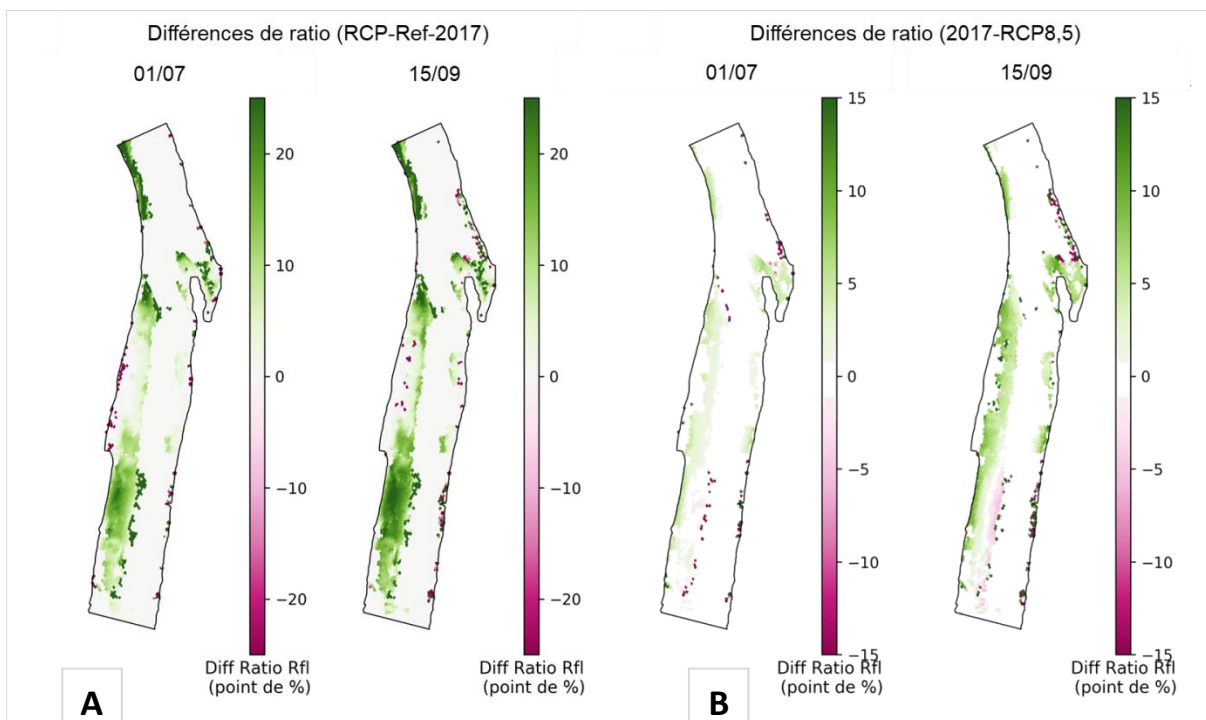


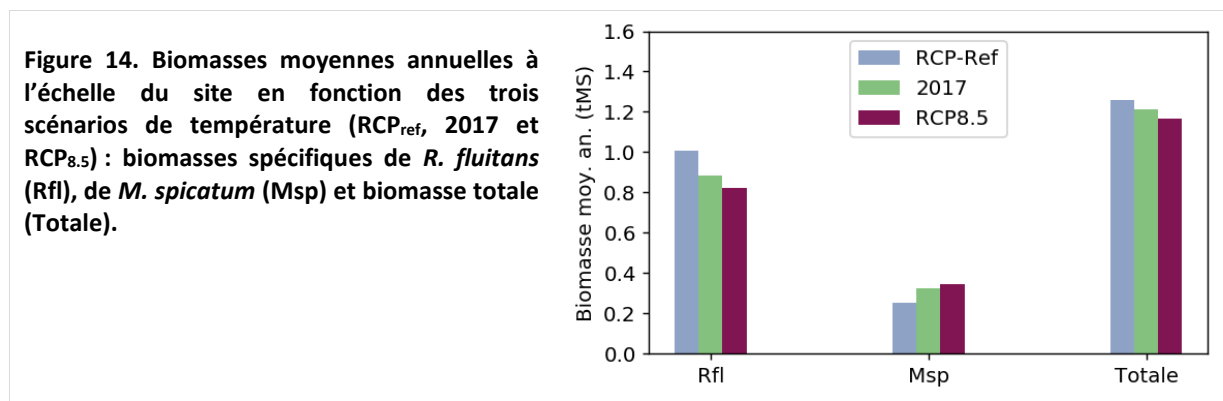
Figure 13. Exemples de distributions spatiales des différences d'abondance relative pour *R. fluitans* (Rfl) entre 2017 et les scénarios RCP au 1<sup>er</sup> juillet (à gauche) et 15 septembre (à droite) : (A) Comparaison entre le scénario RCP<sub>ref</sub> et 2017. Une différence positive (en vert) indique une plus forte abondance relative sous un scénario RCP<sub>ref</sub> qu'en 2017 ; (B) Comparaison entre 2017 et le scénario RCP<sub>8.5</sub>. Une différence positive (en vert) indique une plus forte abondance relative en 2017 que sous un RCP<sub>8.5</sub>.

Spatialement, l'abondance relative de *R. fluitans* diminue bien en 2017, relativement au RCP<sub>ref</sub> (zones vertes sur la figure 13A) et continue de régresser en RCP<sub>8.5</sub> sur la majorité du site (zones vertes sur la figure 13B). Cette diminution est néanmoins plus importante entre RCP<sub>ref</sub> et 2017 qu'entre 2017 et RCP<sub>8.5</sub>. Également, il reste quelques zones, en particulier une bande étroite qui longe le chenal central sur la partie amont du site, où les différences d'abondance relative restent négatives entre 2017 et le scénario RCP<sub>8.5</sub> pour *R. fluitans* (zone rose sur la figure 13B), montrant une plus forte abondance de cette dernière en RCP<sub>8.5</sub> dans cette zone plus profonde du site.

Par conséquent, au regard des précédents résultats, malgré une baisse globale de son abondance relative, *R. fluitans* ne disparaît pas sur le site avec la hausse des températures, en particulier sous un scénario RCP<sub>8.5</sub>. Elle sera même toujours dominante sur le site. Toutefois, l'abondance relative de *M. spicatum* est en progression, notamment dans les zones du site où *R. fluitans* lui laisse de l'espace.

## 2.2.2. Biomasse moyenne annuelle des espèces

La comparaison des **biomasses moyennes annuelles** des espèces (à l'échelle du site) entre les scénarios a confirmé que la biomasse moyenne de *R. fluitans* est supérieure à celle de *M. spicatum* quel que soit le scénario et a mis en évidence un schéma inversé des évolutions des productions des espèces (Figure 14).



En effet, la biomasse moyenne annuelle de *R. fluitans* diminue progressivement depuis les années de référence (d'un facteur 1,2), alors que celle de *M. spicatum* augmente de manière concomitante. Durant la période de référence (*i.e.* RCP<sub>ref</sub>), environ 80 % de la biomasse totale moyenne annuelle était due à la production de *R. fluitans* (avec *ca.* 1,25 t<sub>MS</sub> de biomasse totale moyenne annuelle), alors qu'en RCP<sub>8.5</sub>, la biomasse moyenne annuelle de *R. fluitans* ne représenterait plus que 70 % environ de la biomasse totale moyenne.

Toutefois, malgré une baisse de l'abondance relative de *R. fluitans* sous un scénario RCP<sub>8.5</sub> (§C.2.2.1), cette espèce est capable de maintenir une biomasse annuelle moyenne encore largement supérieure à celle de *M. spicatum*. *R. fluitans* restant, dans tous les cas, majoritaire au sein de la communauté, la baisse de sa biomasse moyenne annuelle pour des températures plus chaudes explique la diminution de biomasse totale observée dans ces conditions (§2.1).

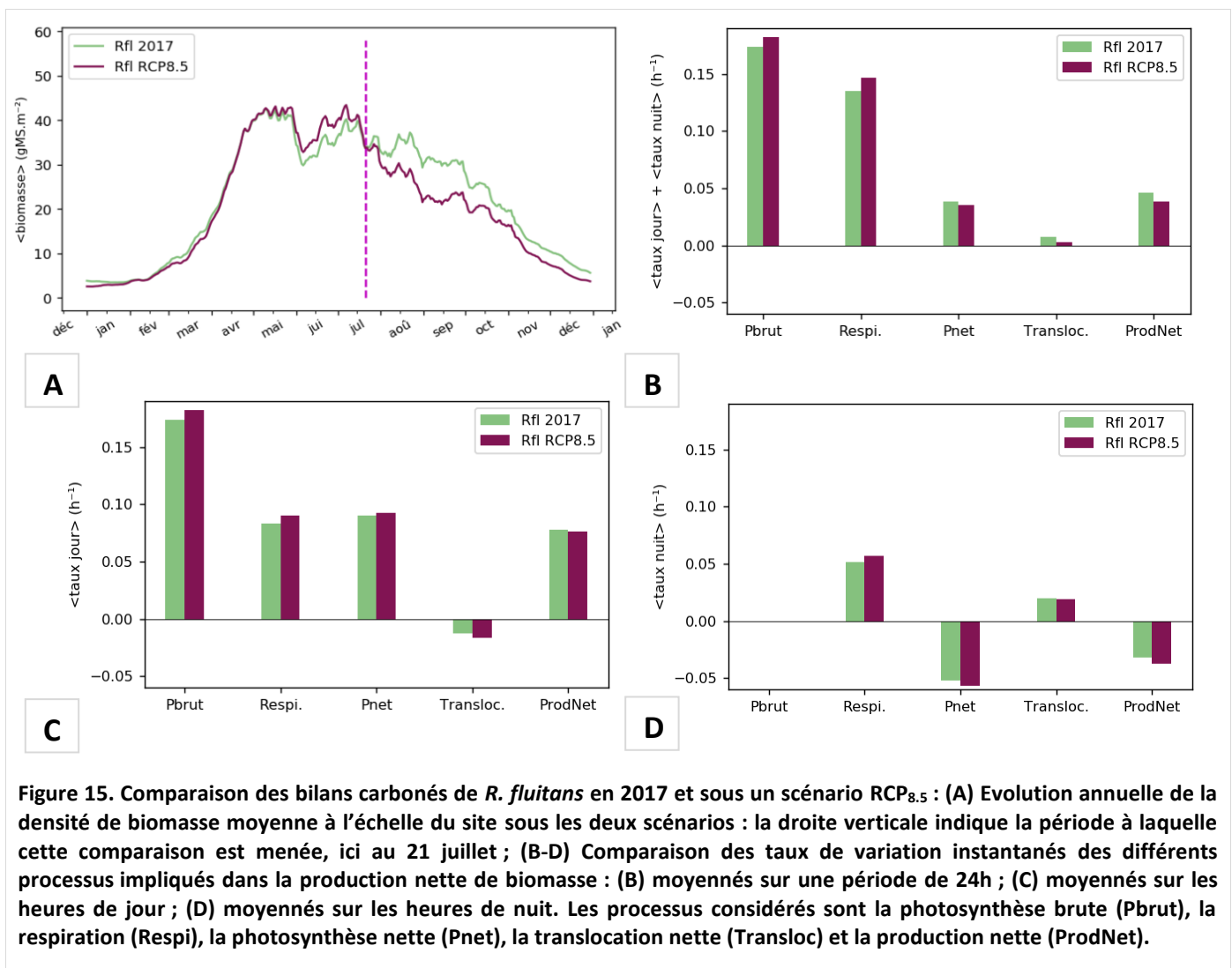
Puisque les taux de photosynthèse brute sont stimulés par la température (§B.1.1 et *cf.* Chapitre III) et que les températures optimales pour ce processus ne sont dépassées pour aucune des deux espèces ( $T_{opt} \sim 28$  °C pour *R. fluitans* et  $T_{opt} \sim 37$  °C pour *M. spicatum*), il serait attendu que, sous un scénario de hausse des températures moyennes (2017 relativement au RCP<sub>ref</sub> et RCP<sub>8.5</sub> relativement à 2017), la biomasse produite annuellement soit plus élevée pour les deux espèces. Or, si l'on constate bien une augmentation de la production de biomasse pour *M. spicatum*, le contraire est observé pour *R. fluitans*.

Par conséquent, il est nécessaire d'examiner le bilan carboné des espèces (§B.3.2) pour expliquer ces observations. Les prochains résultats présenteront donc une comparaison des taux de variation instantanés des différents processus écophysiologiques impliqués dans la production nette de biomasse et dépendants de la température ; cette comparaison est conduite entre chaque paire de scénarios (RCP<sub>ref</sub> vs. 2017 et 2017 vs. RCP<sub>8.5</sub>).

### 3. Effet de la hausse des températures sur le bilan carboné des espèces

#### 3.1. *Ranunculus fluitans*

L'étude du bilan carboné moyen de *R. fluitans* à certaines périodes de l'année en fonction des trois scénarios climatiques a permis de préciser quel processus était impliqué dans la baisse de biomasse moyenne annuelle observée (§C.2.2.2). L'analyse des évolutions annuelles de densité de biomasse entre deux scénarios (*e.g.* 2017 et RCP<sub>8.5</sub>) a permis de mettre en évidence à partir de quel moment la hausse des températures avait un effet négatif sur la production nette de *R. fluitans* et donc à partir de quelle date calculer et comparer son bilan carboné (moyenné sur la période d'intérêt) (Figure 15).



En effet, en 2017, le deuxième pic de biomasse de *R. fluitans* s'étale un peu plus dans l'été, avec une dépression très progressive de juillet à septembre alors que sous un scénario RCP<sub>8.5</sub>, la production diminue drastiquement après le second pic dès le 21 juillet (Figure 15A), montrant un effet négatif de

la hausse des températures sur la production nette à partir de juillet. C'est à partir du 21 juillet que la densité de biomasse de *R. fluitans* devient inférieure à celle observée en 2017 (Figure 15A). Le bilan carboné moyen de *R. fluitans* sur une période de 24h (*i.e.* un jour + une nuit) (Figure 15B), le jour (Figure 15C) et la nuit (Figure 15D), a donc été calculé à partir de cette date sur une période de quelques jours (*cf.* B.3.2) en 2017 et sous le scénario RCP<sub>8.5</sub>.

**Sur une période de 24h (jour + nuit)**, la baisse du taux de production nette observée en RCP<sub>8.5</sub> est due à une baisse des taux de photosynthèse nette et de translocation nette (Figure 15B). La **translocation nette sur cette période** est faible mais toujours positive, indiquant une légère supériorité de la translocation des parties racinaires vers les parties aériennes. La translocation nette contribue ainsi peu à la production nette. Les **taux de photosynthèse brute et de respiration** sont en revanche plus importants sous le scénario RCP<sub>8.5</sub>, relativement à 2017. La respiration accrue en RCP<sub>8.5</sub> peut donc être impliquée dans la baisse du taux de photosynthèse nette observée, qui, associée à une plus faible translocation des parties souterraines vers les parties aériennes, peut d'autant plus contribuer à la baisse de production nette observée.

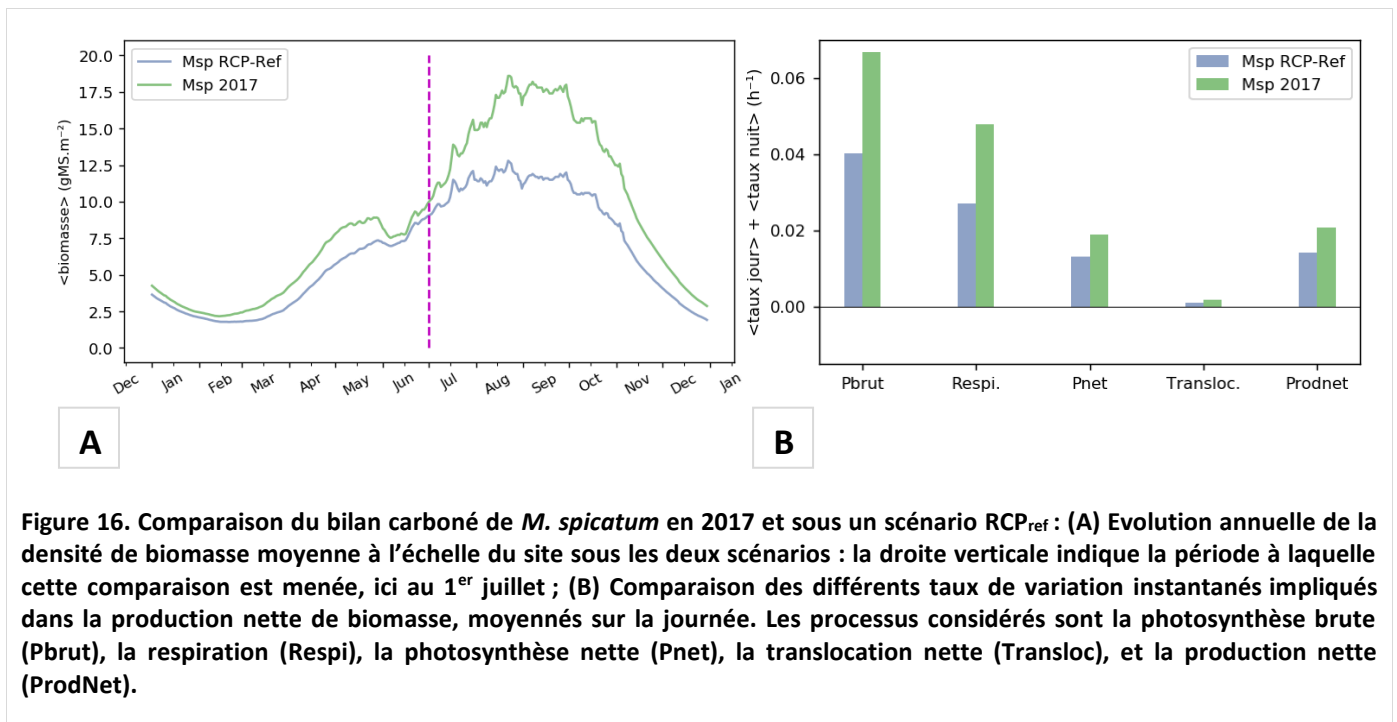
**Les taux de jour de photosynthèse brute et de respiration** sont également plus élevés sous un scénario RCP<sub>8.5</sub>, relativement à ceux de 2017 (Figure 15C). Toutefois, durant le jour, la plus forte contribution de la photosynthèse brute dans la photosynthèse, et son augmentation en RCP<sub>8.5</sub> entraîne un taux jour de photosynthèse nette en RCP<sub>8.5</sub> légèrement supérieur à 2017. En revanche, associé, à un taux jour accru de translocation nette négative (*i.e.* indiquant un stockage racinaire plus important), le taux de production nette de jour diminue légèrement sous un scénario RCP<sub>8.5</sub>. Cependant, ce n'est pas cette légère baisse de la production nette de jour qui est responsable de la baisse de production nette observée sur une période de 24h.

**Durant la nuit**, la contribution de la translocation du stockage racinaire vers les parties aériennes (translocation nette positive) dans le taux de production nette reste faible en comparaison de celle de la photosynthèse nette. De plus, il n'y a pas de différence pour la translocation nette entre les scénarios. Par conséquent, les différences de production nette nocturne sont exclusivement dues à la photosynthèse nette (Figure 15D), et donc à la respiration. Cette différence de photosynthèse nette entre les deux scénarios étant plus importante la nuit que le jour et en défaveur du scénario RCP<sub>8.5</sub>, celle-ci est bien inférieure sur une période de 24h sous ce scénario, entraînant une production nette journalière impactée négativement par la hausse des températures. Ainsi, la part de la production brute de *R. fluitans* perdue du fait de la respiration s'accroît lorsque les températures augmentent (*i.e.* l'augmentation des pertes liées à la respiration entre les simulations RCP<sub>8.5</sub> et 2017 est supérieure à l'augmentation de photosynthèse brute).

Enfin, les mêmes observations ont été faites lors de la comparaison du bilan carboné moyen de *R. fluitans* entre les scénarios RCP<sub>ref</sub> et 2017 (*cf.* Annexe 4) à partir du 4 mai (date à laquelle la production nette en 2017 devient inférieure à celle observée dans les années de référence), permettant de confirmer la précédente conclusion : la production nette de *R. fluitans* est impactée négativement par la hausse des températures, majoritairement en raison d'une respiration davantage stimulée par la température que la photosynthèse brute.

### 3.2. *Myriophyllum spicatum*

La même démarche d'analyse du bilan carboné a été réalisée pour *M. spicatum* afin d'expliquer l'augmentation de biomasse moyenne observée avec la hausse des températures (§C.2.2.2, Figure 14). En 2017, les températures étant supérieures aux températures en RCP<sub>ref</sub> (et inférieures à celles RCP<sub>8.5</sub> dès le mois de juin), la densité de biomasse de *M. spicatum* atteignait globalement des niveaux intermédiaires, par rapport à ceux observés sous les scénarios RCP<sub>ref</sub> et RCP<sub>8.5</sub> (Figure 16A et cf. Annexe 5A). En particulier, en juillet, quand *M. spicatum* commence à être relativement abondant sur le site (cf. Figure 12), les densités de biomasse entre deux scénarios étaient très différentes.



**Figure 16.** Comparaison du bilan carboné de *M. spicatum* en 2017 et sous un scénario RCP<sub>ref</sub> : (A) Evolution annuelle de la densité de biomasse moyenne à l'échelle du site sous les deux scénarios : la droite verticale indique la période à laquelle cette comparaison est menée, ici au 1<sup>er</sup> juillet ; (B) Comparaison des différents taux de variation instantanés impliqués dans la production nette de biomasse, moyennés sur la journée. Les processus considérés sont la photosynthèse brute (Pbrut), la respiration (Respi), la photosynthèse nette (Pnet), la translocation nette (Transloc), et la production nette (ProdNet).

La comparaison de son bilan carboné pendant l'été (calculé à partir du 1<sup>er</sup> juillet) entre 2017 et le scénario RCP<sub>ref</sub> a confirmé que pour des températures printanières supérieures en 2017, les taux de variation journaliers (à l'échelle du site) de la photosynthèse nette et de la translocation nette (impliquée dans la production) sont supérieurs à ceux observés en RCP<sub>ref</sub> (Figure 16B). En effet, les taux journaliers de photosynthèse brute et de respiration sont plus importants en 2017 (la translocation étant négligeable à cette époque de l'année). Par ailleurs, la différence entre les taux de photosynthèse brute et de respiration est plus importante en 2017 relativement à celle observée sous un scénario RCP<sub>ref</sub>, conduisant à une photosynthèse nette plus élevée en 2017.

En revanche, lors des comparaisons entre 2017 et RCP<sub>8.5</sub>, l'augmentation de la biomasse moyenne annuelle en RCP<sub>8.5</sub> est plus subtile à expliquer. En effet, au printemps, tout comme précédemment, la photosynthèse nette de *M. spicatum* est légèrement supérieure en RCP<sub>8.5</sub> à celle de 2017 (cf. Annexe 5), du fait de températures très légèrement supérieures dans ce scénario (cf. Figure 6). La translocation nette positive de *M. spicatum* (i.e. translocation du stock racinaire vers les parties aériennes) plus importante en RCP<sub>8.5</sub> permet de générer des densités de biomasse plus importantes. A partir de juillet, les densités de biomasse en RCP<sub>8.5</sub> tendent à stagner puis à diminuer à partir du mois d'août, à des niveaux inférieurs à ceux de 2017 (cf. Annexe 6A). En effet, une analyse similaire en termes de bilan carboné a montré qu'à partir de juillet, *M. spicatum* se comportait comme *R. fluitans* avec une respiration nocturne importante sous le scénario RCP<sub>8.5</sub>, entraînant une baisse de production nette



journalière (cf. Annexe 6B-D). Cette diminution n'est cependant pas assez importante pour entraîner une baisse de la biomasse moyenne annuelle.

Par conséquent, les simulations en mode multispécifique ont montré des résultats en cohérence avec l'écologie de *M. spicatum*, à savoir, une augmentation globale de la production nette avec un scénario de hausse des températures, dans un horizon moyen, en raison d'une stimulation des taux de photosynthèse nette et, dans une moindre mesure, de translocation des parties souterraines vers les parties aériennes.

## D. DISCUSSION

Comprendre la relation entre la température et la production de biomasse des macrophytes est un enjeu particulièrement important compte tenu du contexte actuel de changement climatique. Jusqu'à présent, la plupart des recherches se sont concentrées sur les effets du changement climatique sur des organismes isolés, plutôt que sur des communautés entières. Bien que cette approche soit utile pour comprendre les mécanismes spécifiques associés aux effets des changements environnementaux, elle ignore les interactions entre espèces qui peuvent réduire ou amplifier les réponses spécifiques, modifiant ainsi les réponses prédites au niveau de l'assemblage (Kroeker *et al.*, 2010). D'autre part, à notre connaissance, peu d'études sont disponibles pour évaluer comment les interactions compétitives entre macrophytes submergés avec une écologie différente peuvent être affectées par la hausse des températures comme observée par exemple en 2017, et encore à venir à un horizon moyen (2041-2070).

A l'heure où les effets du changement climatique sur la température de l'eau sont déjà observés sur la Garonne, une gestion efficace de la végétation aquatique submergée (VAS) nécessite des informations fiables sur les processus régulant la dynamique annuelle des espèces indigènes, sur leurs exigences écologiques, qui sous-tendent leur distribution locale, et la structure des communautés.

Grâce à la boîte à outils mise en place dans ce travail de thèse et au modèle de VAS développé dans le cadre du projet DEMETHER, cette étude a fourni de nouvelles informations sur la façon dont le réchauffement futur de l'eau peut influencer la dynamique de la VAS et dans quelle mesure il peut modifier les relations de dominance entre les espèces et affecter la diversité des angiospermes d'eau douce.

### 1. Dynamique spatiale et temporelle de la VAS de la Garonne face au changement climatique

Alors que la sécheresse estivale et la pression accrue sur les ressources en eau entraînant des étiages précoces et sévères, favorisent normalement la prolifération de certains macrophytes (Abou-Hamdan *et al.*, 2005; Sender, 2009), nos simulations de production de biomasse ont montré que celle-ci n'augmenterait pas à un horizon moyen sous un scénario RCP<sub>8.5</sub> et aurait même tendance à diminuer sur notre site d'étude, avec la hausse des températures. La baisse de biomasse totale moyenne annuelle observée est attribuée à la baisse de production nette de *R. fluitans* sous un scénario de hausse des températures (2017 ou RCP<sub>8.5</sub>).

D'après les simulations de températures de l'eau (§B.3.1), les températures maximales sur la Garonne atteindront 28 °C sous un scénario RCP<sub>8.5</sub> : les températures optimales respectives de photosynthèse brute de *M. spicatum* et *R. fluitans* ne seront donc pas dépassées sous ce scénario avec un  $T_{opt} \sim 38$  °C pour *M. spicatum* et un  $T_{opt} \sim 28$  °C pour *R. fluitans* (cf. Chapitre III). Ainsi, il était attendu que la



production de chacune de ces espèces soit plus importante sous un scénario de hausse des températures. Or, nos résultats indiquent que **la réponse des macrophytes au réchauffement est espèce-dépendante** et que seule **la production nette de *M. spicatum* serait favorisée avec le changement climatique, entraînant une biomasse spécifique plus importante dans les prochaines décennies**. L'étude des processus physiologiques des espèces a permis d'identifier comment leur taux respectif était impacté par la hausse des températures.

Concernant *M. spicatum*, l'augmentation de sa production nette, résultant d'un accroissement de sa photosynthèse brute et, dans une moindre mesure, de la translocation de carbone des parties souterraines vers les parties aériennes, est cohérente avec l'écologie de l'espèce, avec une capacité maximale de production photosynthétique ( $P_{\max}$ ) encore non atteinte sous les températures futures prévues à un horizon moyen. En revanche, avec des températures plus élevées, le taux **de respiration** peut augmenter à une vitesse plus rapide que celui de la photosynthèse brute (Masini et Manning, 1997; Herzka et Dunton, 1998; Hancke et Glud, 2004) ayant un impact globalement négatif sur la production primaire nette des espèces sensibles (*i.e.* avec un optimum thermique plus faible), en raison d'une baisse du ratio photosynthèse:respiration (P:R). C'est ce qui a été notamment observé chez de nombreuses espèces d'algues et d'angiospermes marines (Short et Neckles, 1999; Demars et Trémolières, 2009; Rosset *et al.*, 2010), mais aussi dans ce travail pour *R. fluitans*, dont la respiration a particulièrement contribué à la baisse de production nette journalière observée.

Néanmoins, le comportement de *M. spicatum* en RCP<sub>8.5</sub>, similaire à celui de *R. fluitans*, à partir du mois de juillet (*i.e.* période des plus fortes températures) laisse présager le fait que sa biomasse moyenne annuelle pourrait devenir plus faible à un horizon lointain (2071-2100), dans un scénario où les températures continueraient de croître.

A un horizon moyen, outre cet effet quantitatif du réchauffement des eaux, un effet qualitatif de la hausse des températures est observé, avec une baisse de l'abondance relative de *R. fluitans* (et inversement pour *M. spicatum*).

Les différences dans les réponses des espèces au réchauffement peuvent entraîner des changements dans les capacités de compétition qui influencent la dynamique des populations et la structure de la communauté (Walther *et al.*, 2002; Thuiller *et al.*, 2005; Walther, 2010). Cela implique que la composition des communautés et les relations de dominance entre les macrophytes submergés pourraient être modifiées dans un scénario de réchauffement des températures de l'eau. Toutefois *R. fluitans* ne disparaît pas du site, au niveau duquel on observe la coexistence des deux espèces. Par rapport aux années de référence les communautés sont plus équilibrées en 2017 et RCP<sub>8.5</sub>. Néanmoins aucun changement drastique de la structure des communautés n'est observé entre 2017 et le scénario RCP<sub>8.5</sub>.

Même avec une capacité maximale de production photosynthétique ( $P_{\max}$ ) plus faible (*cf.* Chapitre III), et une baisse de son abondance relative sous un scénario RCP<sub>8.5</sub>, *R. fluitans* est capable de maintenir une production nette annuelle plus élevée que *M. spicatum* et de maintenir sa dominance. La **compétition pour la lumière** entre ces deux espèces aux formes de croissance différentes pourrait expliquer les différentes réponses de production nette entre *M. spicatum* et *R. fluitans* sous un scénario de hausse des températures (*e.g.* RCP<sub>8.5</sub>) et le maintien de la dominance de *R. fluitans*.

La faible intensité de demi-saturation ( $I_k \sim 42 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) de *R. fluitans* et sa capacité à croître à des températures plus fraîches (*cf.* Chapitres I et III) lui confèrent d'autant plus une capacité à (i) croître plus rapidement sous de faibles intensités lumineuses, (ii) à s'installer plus précocement dans l'année sur le site (dès le mois de mai), (iii) à s'allonger rapidement pour atteindre les eaux de surface avant *M. spicatum*, et (iv) à réduire la pénétration de la lumière à travers la colonne d'eau pendant la phase d'établissement de cette dernière. A ce propos, la figure 2 montre bien que la longueur maximale de *R.*

*fluitans* en 2017 est bien supérieure à celle de *M. spicatum*, qui sature rapidement aux alentours de 2 m sur ce site.

Ainsi, cette stratégie permettrait à *R. fluitans* de rester compétitive face à *M. spicatum*, connu pour former une canopée à la surface (cf. Chapitre I). Cette stratégie expliquerait alors la coexistence toujours observée sous un scénario de hausse des températures mensuelles. D'autre part, les traits écophysiologiques de *R. fluitans* et la compétition pour la lumière entre les deux espèces expliquerait que la dynamique de production de *M. spicatum* soit fortement influencée par la présence de *R. fluitans* qui, en démarrant précocement son développement au cours de la saison de végétation, limiterait le développement des autres espèces submergées sur le site.

Enfin, les simulations ont montré une dynamique saisonnière presque inversée pour les deux espèces : alors que *R. fluitans* régresse durant la seconde partie de l'année, *M. spicatum* progresse sur le site, occupant la place laissée par *R. fluitans*. Par conséquent, cette complémentarité de niche temporelle entre ces deux espèces est certainement un mécanisme important dans la coexistence de celles-ci sur le site d'étude. En effet, dans un modèle théorique simplifié (*i.e.* sans différence entre les espèces en terme de réponse à la hausse des températures), il serait attendu que l'espèce avec la capacité maximale de production la plus élevée (*M. spicatum*, cf. Chapitre III), élimine l'autre espèce (*R. fluitans*). Or, la ségrégation temporelle déjà observée en RCP<sub>ref</sub>, s'accroît avec l'augmentation des températures en 2017, et a fortiori sous un scénario RCP<sub>8,5</sub>.

A ce jour, le modèle a permis de fournir des informations sur les évolutions spatiales et temporelles actuelles et futures des espèces principales de la Garonne et de leurs interactions, pour des contextes climatiques définis. Toutefois, **les simulations actuelles présentent quelques limites**, qui méritent d'être prises en compte, afin d'apporter des réponses précises et complètes sur l'effet du changement climatique sur les communautés.

## 2. Limites des simulations et voies d'améliorations

La version actuelle du modèle considère que ces communautés ne sont constituées que de deux espèces : *M. spicatum* et *R. fluitans*. De nombreuses études ont montré que selon leur position dans la masse d'eau et leurs capacités d'adaptation, des espèces aquatiques de types biologiques différents ne seront pas affectées de la même façon par une augmentation des températures de l'eau (Barko et Smart, 1981; Scheffer *et al.*, 1992; Mckee *et al.*, 2002; Netten *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2015). Une première voie d'amélioration des simulations serait donc d'intégrer la **troisième espèce majeure** présente et abondante sur le site, *Potamogeton nodosus* (cf. Chapitre I). Netten *et al.* (2010, 2011) ont précisé qu'en fonction de leur limite de tolérance à la température, les espèces submergées pérennes (*i.e.* passant l'hiver sous la forme d'organes de réserve) et les macrophytes libres flottants pourraient supplanter les espèces submergées annuelles dans le cas d'une augmentation de la température de l'eau. En effet, les feuilles flottantes confèrent aux espèces qui en sont pourvues, un accès prioritaire à la lumière. Par ailleurs, l'acclimatation photosynthétique serait particulièrement importante chez les espèces pérennes à longue durée de vie qui connaissent une augmentation des températures pendant la saison de croissance au cours de la saison (Way et Yamori, 2014). Par conséquent, grâce à son bimorphisme foliaire et à la formation de structures de réserves lui permettant de passer l'hiver (rhizomes) (Frank, 1966), *P. nodosus* pourrait alors être un compétiteur pour *M. spicatum* et *R. fluitans* et influencer négativement l'abondance relative de ces espèces.

Par ailleurs, à l'heure actuelle, le modèle mécaniste est encore basé sur **de nombreux paramètres libres et optimisés**, ou issus de la littérature (les paramètres les plus sensibles ayant été toutefois déterminés de manière empirique, cf. Chapitre III) : par exemple, ceux relatifs à **l'atténuation de la**



**lumière, et en particulier, pour chaque espèce, le paramètre d'atténuation par la végétation elle-même.**

Les coefficients d'atténuation linéaire de la lumière, liée à l'eau (en raison des composés optiquement actifs, des matières en suspension,...) et à l'auto-ombrage pourraient être déterminés par des mesures de PAR (Rayonnement Photosynthétiquement Actif) à différentes profondeurs et à différentes périodes de l'année à l'aide de capteur Li-Cor, et par des mesures de qualité optique de l'eau à l'aide de disques de Secchi ou de spectrophotomètre (Davies-Colley et Nagels, 2008).

Également, il est à noter que grâce à la caractérisation du développement de la ripisylve sur le site (*cf.* Chapitre I, §B.1.2), l'ombrage par la ripisylve, actuellement en cours d'implémentation dans le modèle, constituera une quatrième source d'atténuation de la lumière dans les futures versions du modèle. L'**intégration de l'ombrage par la ripisylve**, permettra d'autant plus de déterminer dans quelle mesure l'ombrage de la ripisylve affecte la dynamique spatiale et temporelle de la VAS, et pourrait apporter des réponses quant au potentiel de contrôle de la croissance des macrophytes submergés par le maintien ou la restauration des forêts riveraines (Dawson et Kern-Hansen, 1979; Canfield Jr. et Hoyer, 1988).

D'autre part, certaines données de biomasse utilisées pour la calibration du modèle DEMETHER sont des estimations provisoires mensuelles. Des **mesures de biomasse (sur placettes) distribuées sur un cycle saisonnier** permettraient ainsi d'améliorer la calibration du modèle (et de paramétrer certaines fonctions difficilement mesurables, telles que, par exemple, celle relative à la translocation). En particulier, des données de biomasse au printemps pourraient dans un premier temps déjà fournir des paramètres des fonctions de translocation et ainsi améliorer la calibration du modèle. Dans une prochaine étape, des **cartes automatiques temporelles de biomasse** issues de l'outil de télédétection développé au chapitre II pourront servir à fournir des données à différentes périodes du cycle saisonnier, sous réserve d'une adaptation de la méthode de cartographie automatique pour des suivis temporels. Également, **une relation spécifique densité de biomasse-recouvrement** pourra être obtenue dans les prochaines étapes du projet pour *M. spicatum* et *R. fluitans* ; le modèle étant actuellement basé sur une relation déterminée pour toutes les espèces confondues (définie au chapitre II), faute d'un nombre suffisant de données par espèce pour établir cette relation.

Également, prendre en compte les **exigences écologiques des espèces** (en termes de **substrat, turbidité, courant**, etc.) et leurs **traits fonctionnels** dans le modèle pourrait donner des informations pertinentes pour améliorer à la fois la précision de la production de biomasse et la distribution spatiale des espèces sur le site. Par exemple, l'effet de la granulométrie et du type du substrat ont été principalement pris en compte via leur influence dans la distribution spatiale des macrophytes, et non en terme de variation de biomasse (Baattrup-Pedersen et Riis, 1999; Riis et Biggs, 2001; O'Hare *et al.*, 2006). Pourtant, les résultats d'Ochs *et al.* (2018) indiquent une séparation de niche entre les macrophytes en fonction de préférences différentes en terme de substrat. Sur le site, *R. fluitans* se développe sur la dalle et des substrats plus meubles à granulométrie grossière (gravier, galets), alors que *M. spicatum* est retrouvé sur des substrats meubles grossiers ou vaseux. Intégrer ces informations dans le modèle de VAS pourrait ainsi permettre d'affiner les simulations de biomasse spécifique. Par ailleurs, les prochaines versions du modèle exploiteront davantage le **couplage entre le modèle de VAS et le code hydrodynamique** : le calcul de l'hydrodynamique pourra tenir compte (de façon explicite) de **l'effet de la rétroaction des herbiers sur le courant** (*cf.* Introduction générale, §A.2.1.2), et plus particulièrement de la résistance au courant exercée par les herbiers.

Par ailleurs, à ce jour, le modèle intègre une version simplifiée du compartiment racinaire pour la translocation. Les futures versions devront se concentrer sur **le développement de la composante**

**racinaire** afin d'améliorer le calcul du bilan carboné pour l'ensemble de la plante lors de la mise en œuvre des simulations de biomasse. Pour ce faire, la paramétrisation d'un taux de respiration racinaire sera requis. Celui-ci pourrait être déterminé avec le dispositif expérimental développé au chapitre III.

Enfin, dans un contexte de changement climatique, la hausse des températures impactant le cycle des nutriments et favorisant l'augmentation des concentrations en azote et phosphore (Feuchtmayr *et al.*, 2009), il serait important **d'intégrer une fonction limitante de la production photosynthétique par les nutriments** dans le modèle de VAS (au même titre que les fonctions limitantes de production par la lumière et la température). Le modèle pourrait aussi tenir compte de **l'effet des fortes densités de phytoplancton** (car stimulées par l'augmentation de la charge nutritive), observées en particulier en juin et juillet, qui conduisent à une atténuation de la lumière à travers la colonne d'eau et donc à une baisse de sa disponibilité pour les macrophytes submergés (van Gerven *et al.*, 2015), pouvant ainsi entraîner une baisse de production, voire la disparition, de certaines espèces (Phillips *et al.*, 1978; Hussner *et al.*, 2010, 2011).

Malgré les nombreuses limites existant autour de cette première version du modèle de VAS, celle-ci a permis de **simuler des réponses cohérentes et convaincantes des espèces de la Garonne moyenne face au changement climatique**. Cet **outil fonctionnel** est **prometteur** pour la simulation de la dynamique des herbiers en milieu fluvial pour des contextes définis et pourra être **valorisé pour répondre à diverses problématiques environnementales et questions scientifiques**.

### 3. Perspectives d'application

#### 3.1. Un outil scientifique pour répondre à des questions écologiques

A notre connaissance, pratiquement aucune attention n'a été accordée à l'impact des facteurs environnementaux opérant à des échelles de temps interannuelles (Kentula et McIntire, 1986; Royle et King, 1991; Nelson, 1997; Carr *et al.*, 2012) sur la dynamique des macrophytes d'eau douce. Pourtant la variabilité interannuelle de la biomasse et de la productivité des herbiers peut être importante. Dans cette étude, les résultats ont montré qu'en dépit de la baisse d'abondance relative et de production nette de *R. fluitans* sous un scénario de hausse des températures, les deux espèces coexistaient sur le site. Il pourrait être intéressant **d'examiner la stabilité de cette coexistence sur le long terme**, par exemple en se plaçant dans des scénarios de répétitions d'années très chaudes, **d'augmentations de température sur des périodes prolongées** ou bien encore, **d'avancement de la période des étages**. Des recherches antérieures étudiant l'effet du changement climatique sur *M. spicatum* ont d'autant plus démontré que cette espèce pouvait rester photosynthétiquement active pendant l'hiver et ainsi prolonger sa période de croissance (Patrick *et al.*, 2012). *M. spicatum* **pourrait alors continuer de progresser sur la Garonne et prendre la dominance** sur *R. fluitans*. Des simulations spatio-temporelles de distributions de biomasse, réalisées sur des cycles pluriannuels, permettraient de vérifier cette hypothèse et d'enrichir les connaissances sur les interactions entre ces deux espèces.

La spécificité de ce modèle et les fonctionnalités riches de la boîte à outils permettent également **prendre en compte la variabilité spatiale et/ou temporelle de divers facteurs internes et/ou externes** dans la dynamique de la VAS. Par conséquent, le modèle permet de réaliser divers scénarios prospectifs relatifs au changement climatique, et plus généralement aux changements globaux, ou des scénarios rétrospectifs pour comprendre la dynamique actuelle ou passée.

Dans cette étude, les simulations se sont uniquement concentrées sur un scénario de hausse des températures moyennes mensuelles, toutes autres conditions de forçage (rayonnement solaire, champ de vitesse, hauteur d'eau) égales par ailleurs entre les années de référence, 2017, et le scénario RCP<sub>8.5</sub>.





Ces simulations ont permis d'identifier clairement les effets de la hausse des températures sur la dynamique des espèces. Néanmoins, **le changement climatique aura un effet en cascade sur un certain nombre de facteurs environnementaux (hydromorphologie, qualité de l'eau, charge sédimentaire, ...)** (Whitehead *et al.*, 2009) qui seront altérés directement ou indirectement par le changement climatique et pourraient être explorés à l'avenir. L'un des futurs enjeux de l'amélioration du modèle DEMETHER sera donc de **prendre en considération ces différentes variables environnementales et leurs interactions dans les futures simulations.**

Dans de nombreuses régions d'Europe, l'hydrologie est un facteur clé contrôlant le comportement des écosystèmes (*cf.* Introduction générale §B.1.3). Or, bien que le régime des précipitations soit plus difficile à prévoir, **le déficit pluviométrique** déjà observé en été sera associé à une forte pression des activités humaines pour l'exploitation des ressources en eau, qui accentuera **la réduction des débits** et modifiera fortement l'hydrologie des cours d'eau (en termes de hauteur d'eau et vitesse). Dans les grandes rivières du sud-ouest de la France, des baisses annuelles de débits comprises entre 20 et 40 %, pouvant atteindre 50 % en période estivale, sont notamment à prévoir selon l'étude nationale EXPLORE20770 (<http://www.developpement-durable.gouv.fr>), confirmée par l'étude nationale CLIMSEC (<http://www.cnrn-game-meteo.fr>) et les récentes publications de l'ONERC. Sans modification des usages, les étiages seront plus précoces, plus sévères et plus longs et les débits naturels d'étiage seront en moyenne réduits de moitié pour le bassin de la Garonne. En régulant les débits et en réduisant les débits importants, les barrages écrêteurs de crues peuvent provoquer des proliférations importantes de macrophytes à l'aval (Rebillard *et al.*, 2003). Une conséquence majeure de **la réduction du débit** est la **réduction de la vitesse du courant**, limitant le brassage des eaux, donc leur oxygénation, et impactant les espèces normalement inféodées à des milieux courants, comme *R. fluitans*. Si la baisse de la teneur en oxygène n'est pas assez forte pour provoquer la mortalité des espèces indigènes, elle peut toutefois provoquer un affaiblissement des individus, les rendant plus vulnérables à des maladies et/ou à des pollutions. De plus, la vitesse du courant déterminant la composition biotique, et le taux de production primaire (Palmer *et al.*, 2008), des débits plus faibles peuvent favoriser la production d'algues épiphytes, dont les effets délétères sur *Ranunculus sp.* ont déjà été étudiés, en raison de la compétition pour la lumière (Wade *et al.*, 2002). Également, une baisse du courant favorisera la **sédimentation** via l'accumulation de matières organiques, se traduisant par une consommation accrue de l'oxygène par les organismes décomposeurs, qui, selon son importance, peut aller jusqu'à créer des conditions anoxiques. Une modification du régime des précipitations sera d'autant plus susceptible **d'augmenter la fréquence, la durée et l'intensité des épisodes extrêmes**, tels que les crues et/ou les assecs. Outre leur rôle dans la cassure ou l'arrachage des macrophytes, **les crues** ont pour conséquences l'augmentation des charges sédimentaires qui pourront altérer la morphologie des rivières et le transfert de sédiments (Wilby *et al.*, 1997; Lane *et al.*, 2007), ce qui aura des impacts sur les habitats hydrobiologiques (Brown *et al.*, 2007). Les **épisodes de sécheresses estivales** sont notamment susceptibles d'avoir un impact plus marqué sur les systèmes écologiques que les seules modifications des températures moyennes (Thompson *et al.*, 2013), contribuant d'autant plus au déficit hydrique estival, généralement associé aux proliférations massives d'herbiers et d'algues filamenteuses auxquelles sont confrontés gestionnaires et usagers, et entraînant des **modifications des débits de gestion et une réduction de la durée du soutien d'étiage**. De longues périodes de sécheresse en été auront également pour conséquence une exondation des berges sur des surfaces plus importantes qu'actuellement, et probablement sur des durées plus longues. Si les espèces ne sont pas adaptées à ces conditions, la richesse spécifique des milieux aquatiques peut s'appauvrir. Les possibilités de recolonisation, lors du retour de l'eau, dépendent des sources de diaspores et de leurs possibilités de dissémination pour assurer une certaine connectivité écologique. Des assecs plus longs et plus



fréquents conduiront alors à sélectionner des espèces présentant la capacité de s'adapter à une sécheresse temporaire et périodique du lit de la rivière (Westwood *et al.*, 2006).

Ainsi, les effets synergiques de la réduction des débits, des modifications de la hauteur d'eau et des températures (*e.g.* hausse de températures moyennes, températures extrêmes plus fréquentes, étiages plus sévères et plus longs, etc.) peuvent d'autant plus affecter à la fois les organismes de manière directe mais aussi leurs habitats et les interactions biotiques, entraînant des réponses complexes au niveau des communautés. De futures simulations pourront alors être réalisées pour comparer des scénarios environnementaux différant par les variables de température et de débit pour préciser la distribution des communautés macrophytiques de la Garonne moyenne en réponse au changement climatique. Ces simulations pourraient d'autant plus apporter des réponses sur la dynamique de recolonisation des espèces après des épisodes de crues/ou de sécheresse (si recolonisation il y a).

Au-delà de ces scénarios, **d'autres questionnements pourraient être abordés** grâce à ce modèle, permettant d'éclairer les efforts de gestion, restauration et conservation.

### 3.2. Un outil pour la gestion

Les herbiers de macrophytes participant fortement au fonctionnement écologique des milieux aquatiques, le modèle pourrait également apporter des réponses concernant le rôle des communautés végétales pour l'écosystème (oxygénation, amélioration de la qualité de l'eau, lieu de ponte, abris, maintien des berges) et la préservation même de la biodiversité et des usages. Par conséquent, cet outil pourrait s'inscrire dans **une démarche de gestion adaptative pour la restauration ou conservation des espèces**, en phase avec les missions d'organismes tels que les agences de l'Eau, les collectivités, etc.

Le modèle de VAS pourrait également servir d'outil **d'aide à la gestion des proliférations des espèces indigènes** tout en améliorant la compréhension de la réponse écologique aux conditions climatiques changeantes dans les grandes rivières comme la Garonne. En effet, la prédiction des réponses des espèces indigènes à la hausse locale des températures de l'eau pourrait être très utile pour déclencher des plans de gestion des cours d'eau ou des outils techniques pour mieux anticiper les forts développements de macrophytes en période estivale, mais aussi pour tirer profit du développement de *M. spicatum* pour la gestion des proliférations d'algues filamenteuses ou de celles du phytoplancton grâce à son potentiel allélopathique (*cf.* Introduction générale).

Par ailleurs, un contrôle mécanique (faucardage ou arrachage) ou chimique (*cf.* Introduction générale §A.2.2) est généralement coûteux, nécessite beaucoup de main-d'œuvre et ne présente pas d'efficacité à long terme. Bien que les effets de l'hydrodynamique sur la végétation aquatique soient bien documentés, les approches basées sur la gestion des débits restent relativement inexploitées. La mise en place de simulations de biomasse intégrant la variabilité spatiale et temporelle des débits et de la température, permettra de **déterminer les débits minimaux empêchant l'envahissement**. En ce sens, le modèle de VAS serait alors un **outil écologiquement et financièrement avantageux**.

Le modèle pourrait aussi être utilisé pour **optimiser les méthodes de gestion mécanique des macrophytes**. Effectivement, l'effet du faucardage sur la réponse de la communauté, les taux de croissance et la productivité dépend de l'intensité, de la fréquence et de la période de coupe (Ham *et al.*, 1982; Baattrup-Pedersen *et al.*, 2002; Baattrup-Pedersen et Riis, 2004). Par exemple, Baattrup-Pedersen et Riis (2004) ont notamment montré un effet négatif d'une fréquence élevée de coupe sur la diversité des macrophytes. Également, une coupe au printemps favoriserait la reprise des populations, alors que des coupes ultérieures de mi-saison et de fin de saison limiteraient leur reprise (Dall'Armelfna *et al.*, 1996). Par ailleurs, les macrophytes résilients, coupés régulièrement



présenteraient des traits caractéristiques essentiels à leur maintien dans les hydrosystèmes fluviaux, à savoir, une croissance rapide, une capacité de dispersion élevée, et des cycles de vie courts (Baattrup-Pedersen *et al.*, 2002; Riis et Sand-Jensen, 2006). Ainsi, simuler différents scénarios d'intensité, fréquence de faucardage des macrophytes, ou de manière plus drastique, l'arrachage à différentes périodes de l'année, permettra d'étudier leurs effets sur le potentiel de recolonisation des espèces (si recolonisation il y a) et définir un contrôle efficace à coûts réduits.

Au-delà de ces scénarios, d'autres problématiques pourraient être abordés, tels que le devenir du système en cas d'introduction d'espèces végétales à forte productivité ou au développement précoce. Sur la base des préférences d'habitat des espèces il pourrait être ainsi d'autant plus possible de fixer des débits minimaux qui réduisent l'habitat de potentielles espèces envahissantes, tout en favorisant simultanément celui des espèces indigènes. En ce sens, le modèle de VAS pourrait être utilisé comme un **outil d'évaluation des risques liés aux espèces invasives**.

Enfin, le caractère mécaniste du modèle de VAS lui assure une **certaine portabilité** pour n'importe quel hydrosystème, du moment que l'hydromorphologie du site en question est déterminée, et que l'écophysiologie des espèces dominantes est renseignée (essentiellement, les paramètres sensibles recherchés au chapitre III). Ce **modèle généraliste** pourra donc être **facilement transposé** d'un écosystème à un autre pour traiter diverses questions environnementales relatives aux herbiers de macrophytes submergés.

## E. CONCLUSION

Ce chapitre relate une application de la boîte à outils via l'utilisation du modèle DEMETHER, à travers l'étude des réponses spatiales et temporelles de *M. spicatum* et *R. fluitans* à un scénario de hausse des températures.

Nos résultats ont montré qu'en dépit des exigences écologiques différentes des deux espèces, *R. fluitans*, normalement plus sensible aux élévations de température, ne disparaîtra pas à un horizon moyen (2041-2070). Toutefois, sa régression progressive permettra à *M. spicatum* de prendre de l'importance au sein des herbiers sur le site.

Dans un contexte de hausse des températures moyennes, les déterminants de la dynamique spatio-temporelle des communautés végétales concernent principalement l'effet de la température sur la respiration, mais aussi, sur les capacités de translocation des parties souterraines vers les parties aériennes. Les interactions de compétition pour la lumière sont également fortement déterminantes dans la coexistence observée et l'équilibre dynamique entre les deux espèces d'intérêt.

Cette étude apporte des données précieuses sur la dynamique des espèces locales permettant de percevoir le système dans son environnement réel en cas de modification du milieu et dans un contexte réaliste de changement climatique, dont les effets sur les communautés étaient déjà observés lors d'années particulièrement chaudes comme 2017.

D'autre part, cette étude souligne l'importance des différentes composantes de la boîte à outils développée au cours de ce travail de thèse, d'une part pour l'obtention de simulations adaptées aux hydrosystèmes/espèces considérées grâce à la calibration du modèle et à la paramétrisation des fonctions décrivant les processus impliqués, mais aussi pour comprendre les patrons d'évolution via l'écophysiologie des espèces.

Enfin, les futures applications du modèle DEMETHER (et à fortiori de la boîte à outils) pourront servir à traiter de questions écologiques diverses et constituer un soutien à la gestion des milieux fluviaux, mais aussi à enrichir les connaissances sur le déterminisme des communautés de macrophytes submergés et participer à l'amélioration du modèle pour des simulations de biomasse et d'hydrodynamique toujours plus réalistes.



**Conclusion générale :**  
**Bilan et apports de ce travail de**  
**recherche**





# Conclusion générale

Le principal objectif de ce travail de thèse a été de contribuer au projet DEMETHER via le développement d'une boîte à outils opérationnelle, permettant de comprendre et de prédire la dynamique spatiale et temporelle de la végétation aquatique submergée des écosystèmes fluviaux pour des contextes environnementaux définis. Cette boîte à outils accompagne un modèle mécaniste multispécifique de biomasse submergée ; les différentes composantes de la boîte à outils permettent de contribuer au développement du modèle (pour sa paramétrisation et calibration), mais aussi de l'appliquer, lui fournissant des données d'entrée et de forçage. La figure 1 résume l'intégration de ce travail de recherche dans le projet DEMETHER et montre à quels niveaux les différents outils développés et les données acquises ont pu y contribuer.

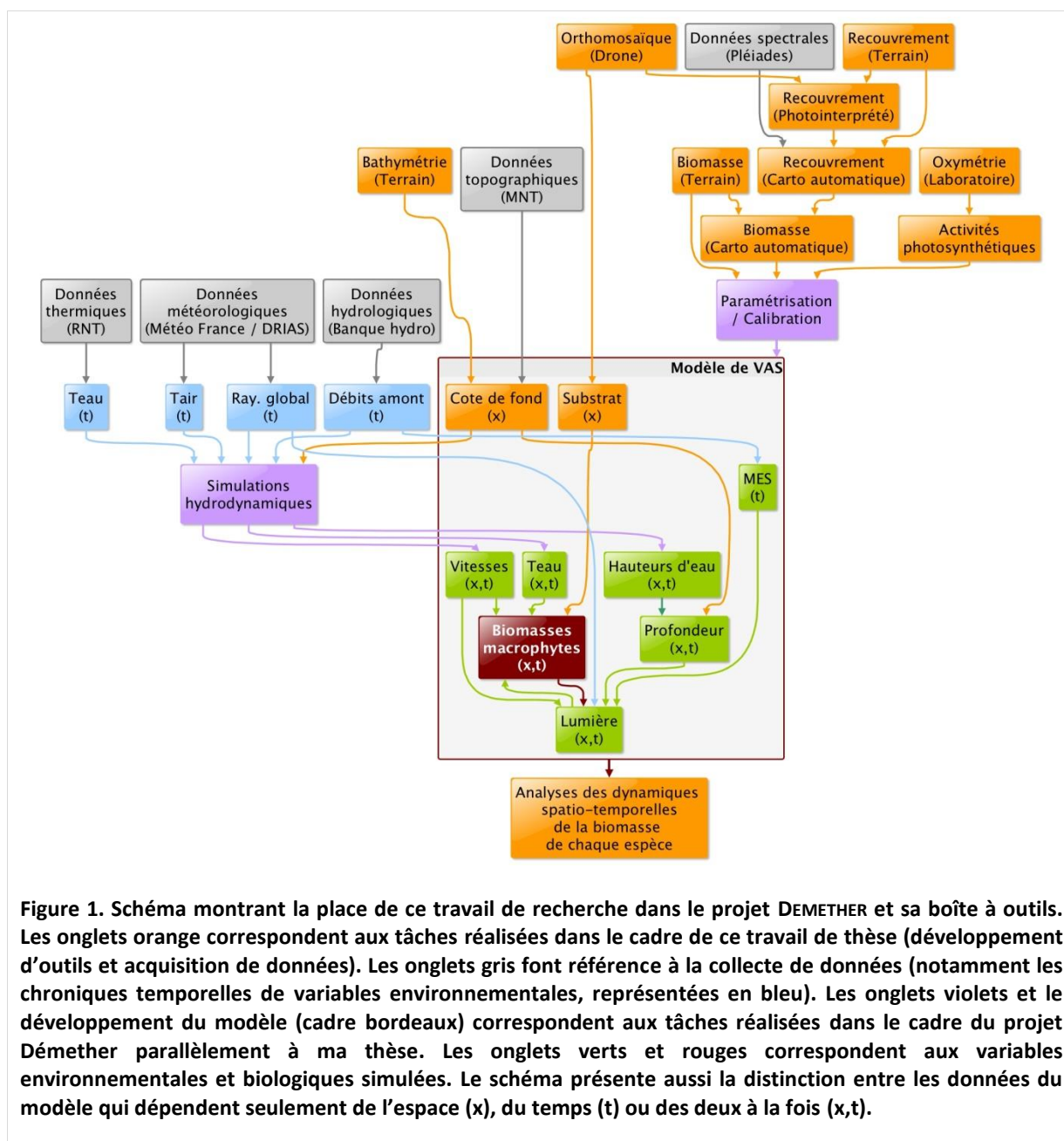


Figure 1. Schéma montrant la place de ce travail de recherche dans le projet DEMETHER et sa boîte à outils. Les onglets orange correspondent aux tâches réalisées dans le cadre de ce travail de thèse (développement d'outils et acquisition de données). Les onglets gris font référence à la collecte de données (notamment les chroniques temporelles de variables environnementales, représentées en bleu). Les onglets violets et le développement du modèle (cadre bordeaux) correspondent aux tâches réalisées dans le cadre du projet Démether parallèlement à ma thèse. Les onglets verts et rouges correspondent aux variables environnementales et biologiques simulées. Le schéma présente aussi la distinction entre les données du modèle qui dépendent seulement de l'espace (x), du temps (t) ou des deux à la fois (x,t).



Ce travail de recherche a répondu à un manque de données sur les macrophytes et les hydrosystèmes fluviaux et un besoin d'outils numériques et expérimentaux permettant d'étudier la dynamique des macrophytes submergés en milieu fluvial. Celle-ci a notamment pu être étudiée par des approches à différentes échelles (tissulaire, voire individuelle, à communautaire à l'échelle d'un site), et au travers de la comparaison de scénarios climatiques. Par conséquent, ce travail (i) s'insère pleinement dans une démarche de recherche scientifique appliquée, (ii) participe à l'enrichissement des connaissances sur le déterminisme multifactoriel des macrophytes et (iii) apporte des éléments de réflexion sur le fonctionnement des écosystèmes fluviaux. Le bilan et les apports de ces outils seront donc formulés dans cette dernière partie.

- **Un outil de télédétection pour suivre la végétation aquatique submergée**

La télédétection est depuis quelques décennies un outil précieux en sciences de l'environnement, notamment pour le suivi des macrophytes. Cependant, les milieux fluviaux sont des hydrosystèmes complexes, dont la variabilité spatiale de l'hydromorphologie a longtemps été un obstacle à la prédiction précise de mesures biophysiques relatives à la végétation aquatique submergée (biomasse, recouvrement). Les méthodes actuelles de télédétection en milieu dulcicole se limitent aux grands lacs ou aux zones humides qui ne nécessitent pas de résolutions spatiales fines et se concentrent, pour la plupart, sur la prédiction de classes de recouvrement. Dans ce travail, nos résultats ont montré que le pourcentage de recouvrement des macrophytes peut être raisonnablement bien prédit avec des méthodes de régression basées sur des algorithmes d'apprentissage automatique (*machine learning*) et un nombre limité d'entités d'échantillonnage (*cf.* Chapitre II). En particulier, la télédétection des macrophytes submergés fluviaux par des images Pléiades *pan-sharpened* associées à un algorithme de Random Forest semble être un outil pertinent et relativement performant pour estimer des proxys de la biomasse végétale submergée, tels que le recouvrement, à très haute résolution spatiale (50 cm) sur un tronçon de rivière d'environ un kilomètre. L'outil de télédétection développé dans cette étude s'annonce ainsi comme une solution prometteuse pour fournir des informations sur la distribution spatiale des herbiers, prévenir les développements de plantes, et ainsi éclairer les efforts de gestion, en particulier pour la programmation de mesures d'intervention.

Les différents résultats cartographiques (par télédétection et par photointerprétation des images drone) et les campagnes de caractérisation de l'hydromorphologie du site ont également confirmé les patrons connus de distribution des espèces submergées (faible profondeur, substrat meuble, etc.).

Par ailleurs, le présent travail est à notre connaissance la seule étude de télédétection des macrophytes testant un grand nombre d'options d'échantillonnage (en termes de taille et nombre d'entités) dans l'optique d'optimiser les protocoles d'échantillonnage pour le suivi ultérieur des macrophytes submergés par des outils de cartographie automatisée. Au regard des résultats obtenus, à savoir, la nécessité d'échantillonner entre 100 et 200 entités de *ca.* 0,5-1 m<sup>2</sup> pour obtenir une cartographie automatique fiable du recouvrement, cette étude apporte une nette plus-value pour le suivi des macrophytes en milieu fluvial à moindre coût logistique et financier. De futures investigations *in situ* pourront alors suivre ces recommandations pour, *in fine*, extrapoler des mesures ponctuelles au niveau de placettes à l'échelle d'un tronçon de rivière.

- **Un outil expérimental pour la caractérisation écophysologique des espèces submergées**

Bien qu'il existe différentes possibilités de mesure des capacités photosynthétiques et respiratoires d'espèces submergées (laboratoire, terrain), le dispositif expérimental développé dans ce travail (*cf.* Chapitre III) a permis d'étudier en continu l'écophysologie des espèces en conditions contrôlées et



standardisées, à l'échelle du fragment végétal, avec un dispositif d'oxymétrie simple et performant et un traitement automatisé des données.

Des résultats fiables au niveau des activités photosynthétique et respiratoire de chaque espèce considérée dans ce travail (*M. spicatum* et *R. fluitans*) en fonction de la température de l'eau et de l'intensité lumineuse ont été obtenus. Ces résultats sont d'autant plus pertinents que la synthèse des connaissances élaborée au cours de ce travail a montré que très peu de données écophysiologiques étaient disponibles dans la littérature, ou que les mesures antérieures effectuées n'exploraient qu'une gamme limitée d'intensités lumineuses et/ou de température. L'acquisition de données expérimentales écophysiologiques sur *R. fluitans*, qui n'avait pas encore fait l'objet d'étude auparavant, fait partie des apports de ce travail de recherche. De la même manière, les données acquises sur *M. spicatum* ont permis d'enrichir les connaissances sur cette espèce en milieu tempéré et dans un autre contexte biogéographique en la comparant à un génotype américain. L'outil développé a en outre permis de mettre en évidence les stratégies photosynthétiques de ces deux espèces et pourrait contribuer à la bancarisation de données écophysiologiques sur les espèces submergées des cours d'eau Européens. Cet outil ouvre également des opportunités d'automatisation de l'acquisition de données, avec un contrôle des variables environnementales à tester (intensité lumineuse et température).

- **Un modèle mécaniste multispécifique de biomasse submergée**

Les précédents outils (télétection et oxymétrie) et les campagnes de relevés terrain de bathymétrie ont fourni des données précieuses pour l'élaboration et l'application d'un modèle mécaniste de biomasse submergée (modèle DEMETHER). Celui-ci est à notre connaissance, le seul modèle adapté à l'écophysiologie des espèces étudiées, tenant compte des interactions entre espèces, et intégrant la variabilité spatiale et temporelle de l'hydromorphologie, afin de générer des cartes prédictives de la distribution potentielle des communautés de macrophytes. Par ailleurs, son caractère mécaniste lui confère des propriétés de transposabilité et d'adaptation pour l'intégration de processus supplémentaires (*e.g.* fonctions limitantes sur les nutriments, intégrations de données toxicologiques, etc.) pertinents dans le cadre d'applications particulières.

Sous un scénario le plus pessimiste de hausse des températures moyennes de l'eau à l'horizon 2041-2070, les températures maximales de l'eau ne dépasseraient pas les optimums thermiques des deux espèces : ceci suggérerait un effet positif sur la production nette de *M. spicatum* et *R. fluitans*. Toutefois, l'utilisation du modèle DEMETHER dans le cadre de ce scénario (*cf.* Chapitre IV), a montré que la production de *R. fluitans* pourrait être altérée, en raison d'une forte augmentation de son taux de respiration, entraînant un déséquilibre de son bilan carboné. Les simulations de biomasse ont fourni de premières informations sur la réponse des espèces locales à une modification de leur environnement, en termes de production, distribution et abondance. Elles sont également en cohérence avec les dynamiques trouvées au chapitre III concernant l'évolution saisonnière globale des espèces.

Ces informations sont non seulement importantes en ce qui concerne les questions écologiques fondamentales sur les réponses des espèces d'eau douce aux changements globaux, mais aussi pour éclairer les gestionnaires sur les futures évolutions des macrophytes de la Garonne.

Enfin, plus généralement ce travail de thèse a permis de développer des outils individuels fonctionnels d'étude des macrophytes submergés relativement performants, ayant recours à des disciplines diverses (télétection, écophysiologie, écologie et modélisation), et qui utilisés ensemble, aboutissent à la création d'un outil de prédiction de la dynamique spatiale et temporelle de la biomasse aquatique submergée. La boîte à outils, et notamment son modèle mécaniste, seront en capacité de répondre à des questionnements scientifiques, qui intéressent notre laboratoire de recherche, tels que le devenir d'un hydrosystème en cas d'introduction d'espèces végétales à forte productivité ou au développement

précoce, ou sa réponse à différents forçages physico-chimiques ou hydrologiques, dans un contexte multi-stress, et de démontrer l'influence d'un facteur spécifique dans la dynamique des macrophytes. En s'inscrivant dans une démarche de gestion adaptative menée par des organismes gestionnaires (collectivités, syndicats d'eau, producteurs d'électricité, etc.), des problématiques plus spécifiques aux cours d'eau pourront être abordées comme, par exemple, la prévision des risques de colmatage des prises d'eau par les macrophytes au niveau des ouvrages de production d'électricité. Le modèle permettra aussi d'analyser les conditions dans lesquelles la gestion des débits constitue un levier d'action pour contrôler les proliférations de certaines espèces végétales. Plus généralement, la boîte à outils, exploitée par la société Adict Solutions, représentera un outil puissant d'aide à la décision pour des gestionnaires, notamment pour la définition de stratégies de conservation des espèces patrimoniales et de régulation des proliférations.

Enfin, chaque composante de la boîte à outils pourra être adaptée et utilisée indépendamment pour des problématiques et études diverses, concernant d'autres hydrosystèmes (lacustres ou fluviaux), ou d'autres espèces submergées (exotiques ou indigènes).

Bien que nous ayons accordé une certaine confiance aux outils développés dans ce travail, ceux-ci constituent une première version de la boîte à outils, permettant de donner un aperçu de ses potentialités d'exploitation. Les futurs travaux devront donc se concentrer sur l'optimisation des outils actuels et/ou leur adaptation. De nombreuses pistes intéressantes ont été formulées dans les différents chapitres (II à IV) de ce travail, notamment pour (i) le suivi multi-dates des macrophytes par télédétection, (ii) l'acquisition de données expérimentales encore plus précises relatives aux activités photosynthétiques et respiratoires des macrophytes et (iii) pour l'amélioration du modèle mécaniste de la dynamique des herbiers.

Les outils développés au cours de ce travail se sont concentrés sur des approches au laboratoire et *in situ*. Il pourrait être intéressant à l'avenir d'intégrer une échelle intermédiaire des mesures de production des espèces, par des approches en mésocosme. Certains traits d'histoire de vie, tels que le taux de croissance relatif (*relative growth rate* ou RGR) et la capacité de reproduction clonale, pourraient en effet fournir des informations sur l'adaptation écologique des macrophytes immergés à différents régimes lumineux ou thermiques (Wang *et al.*, 2008; Wersal et Madsen, 2011), et ainsi apporter d'autres éléments au modèle pour sa paramétrisation.

# Références bibliographiques



## A-B

- Abdelrhman M. 2007. Modeling coupling between eelgrass *Zostera marina* and water flow. *Marine Ecology Progress Series* 338: 81–96.
- Abdelrhman MA. 2003. Effect of eelgrass *Zostera marina* canopies on flow and transport. *Marine Ecology Progress Series* 248: 67–83.
- Abou-Hamdan H, Haury J, Hebrard J-P, Dandelot S, Cazaubon A. 2005. Macrophytic Communities Inhabiting the Huveaune (South-East France), a River Subject to Natural and Anthropic Disturbances. *Hydrobiologia* 551: 161–170.
- Abukawa K, Yamamuro M, Kikvidze Z, Asada A, Xu C, Sugimoto K. 2013. Assessing the biomass and distribution of submerged aquatic vegetation using multibeam echo sounding in Lake Towada, Japan. *Limnology* 14: 39–42.
- Ackleson SG, Klemas V. 1987. Remote sensing of submerged aquatic vegetation in lower chesapeake bay: A comparison of Landsat MSS to TM imagery. *Remote Sensing of Environment* 22: 235–248.
- Adam E, Mutanga O, Rugege D. 2010. Multispectral and hyperspectral remote sensing for identification and mapping of wetland vegetation: a review. *Wetlands Ecology and Management* 18: 281–296.
- Adams M. 1985. Inorganic carbon reserves of natural waters and ecophysiological consequences of their photosynthetic depletion: (II) Macrophytes. Inorganic Carbon Uptake by Aquatic Photosynthetic Organisms, Lucas WJ and Berry JA, Rockville, MD., 421–435.
- Adams MS, Guilizzoni P, Adams S. 1978. Relationship of dissolved inorganic carbon to macrophyte photosynthesis in some Italian lakes I: Photosynthesis and DIC. *Limnology and Oceanography* 23: 912–919.
- Adams MS, McCracken MD. 1974. Seasonal Production of the *Myriophyllum* Component of the Littoral of Lake Wingra, Wisconsin. *Journal of Ecology* 62: 457.
- Adams MS, Titus J, McCracken M. 1974. Depth distribution of photosynthetic activity in a *Myriophyllum spicatum* community in Lake Wingra. *Limnology and Oceanography* 19: 377–389.
- Agami M, Beer S, Waisel Y. 1980. Growth and photosynthesis of *Najas marina* L. as affected by light intensity. *Aquatic Botany* 9: 285–289.
- Agence de l'Eau Adour-Garonne. 2014. Etude prospective sur les besoins et les ressources en eau à l'échelle du bassin de la Garonne – Garonne 2050. Agence de l'Eau Adour Garonne, Toulouse.
- Aiken SG, Newroth PR, Wile I. 1979. The biology of canadian weeds : 34. *Myriophyllum spicatum* L. *Canadian Journal of Plant Science* 59: 201–215.
- Alahuhta J, Heino J, Luoto M. 2011. Climate change and the future distributions of aquatic macrophytes across boreal catchments. *Journal of Biogeography* 38: 383–393.
- Ali A, Shamsuddin SM, Ralescu AL. 2005. Classification with class imbalance problem: A Review. *International Journal of Advances in Soft Computing and its Applications* 7: 176–205.



- Allen ED, Spence DHN. 1981. The differential ability of aquatic plants to utilize the inorganic carbon supply in fresh waters. *New Phytologist* 87: 269–283.
- Amirudin D. 2016. K Nearest Neighbor Presentation.
- Ampe EM, Hestir EL, Bresciani M, Salvatore E, Brando VE, Dekker A, Malthus TJ, Jansen M, Triest L, Batelaan O. 2014. A Wavelet Approach for Estimating Chlorophyll-A From Inland Waters With Reflectance Spectroscopy. *IEEE Geoscience and Remote Sensing Letters* 11: 89–93.
- Anderson MR, Kalff J. 1988. Submerged aquatic macrophyte biomass in relation to sediment characteristics in ten temperate lakes. *Freshwater Biology* 19: 115–121.
- Anguita D, Ghio A, Oneto L, Ridella S. 2012. In-Sample and Out-of-Sample Model Selection and Error Estimation for Support Vector Machines. *IEEE Transactions on Neural Networks and Learning Systems* 23: 1390–1406.
- Archambeau R, Elger A. 2014. Cartographie et mesure de biomasse des herbiers de macrophytes aquatiques à l'amont du CNPE de Golfech – Année 2013. Rapport technique pour EDF-DTGLaboratoire d'Ecologie fonctionnelle et Environnement, Toulouse.
- Armstrong RA. 1993. Remote sensing of submerged vegetation canopies for biomass estimation. *International Journal of Remote Sensing* 14: 621–627.
- Asaeda T, Fujino T, Manatunge J. 2005. Morphological adaptations of emergent plants to water flow: a case study with *Typha angustifolia*, *Zizania latifolia* and *Phragmites australis*. *Freshwater Biology* 50: 1991–2001.
- Ashraf S, Brabyn L, Hicks BJ, Collier K. 2010. Satellite remote sensing for mapping vegetation in New Zealand freshwater environments: A review. *New Zealand Geographer* 66: 33–43.
- Auby I, Levavasseur G, Plus M, Deslous Paoli J-M, Grillas P. 1999. Comparaison des capacités photosynthétiques des zostères naines de deux étangs méditerranéens : Lagune de Thau et étang du Vaccarès. Brest., 1.
- Austin MP. 1985. Continuum Concept, Ordination Methods, and Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 39–61.
- Baatrup-Pedersen A, Larsen SE, Riis T. 2002. Long-term effects of stream management on plant communities in two Danish lowland streams. *Hydrobiologia* 481: 33–45.
- Baatrup-Pedersen A, Larsen SE, Riis T. 2013. From expert judgement to supervised classification: A new approach to assess ecological status in lowland streams. *Science of The Total Environment* 447: 116–122.
- Baatrup-Pedersen A, Riis T. 1999. Macrophyte diversity and composition in relation to substratum characteristics in regulated and unregulated Danish streams. *Freshwater Biology* 42: 375–385.
- Baatrup-Pedersen A, Riis T. 2004. Impacts of different weed cutting practices on macrophyte species diversity and composition in a Danish stream. *River Research and Applications* 20: 103–114.
- Bach HK, Rasmussen EK, Riber HH. 1992. The application of an ecological model to assess the impact of sediment spill on benthic vegetation. In: Bjornestad E, Hagerman L, Jensen K, eds. Proceedings of the 12th Baltic Marine Biologists Symposium, Helsingor, Denmark., 194.
- Bach HK. 1993. A dynamic model describing the seasonal variations in growth and the distribution of eelgrass (*Zostera marina* L.) I. Model theory. *Ecological Modelling* 65: 31–50.

- Baker C, Lawrence R, Montagne C, Patten D. 2006. Mapping wetlands and riparian areas using Landsat ETM+ imagery and decision-tree-based models. *Wetlands* 26: 465–474.
- Bal KD, Meire P. 2009. The Influence of Macrophyte Cutting on the Hydraulic Resistance of Lowland Rivers. *Journal of Aquatic Plant Management* 47: 65–68.
- Barbe J. 1984. Les végétaux aquatiques. Données biologiques et écologiques. Clés de détermination des macrophytes de France. *Bulletin Français de Pisciculture* 1–42.
- Barko JW, Gunnison D, Carpenter SR. 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquatic Botany* 41: 41–65.
- Barko JW, Hardin DG, Matthews MS. 1982. Growth and morphology of submersed freshwater macrophytes in relation to light and temperature. *Canadian Journal of Botany* 60: 877–887.
- Barko JW, James WF. 1998. Effects of Submerged Aquatic Macrophytes on Nutrient Dynamics, Sedimentation, and Resuspension. In: Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K, eds. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*, Springer, New York, NY., 197–214.
- Barko JW, Michael Smart R, McFarland DG, Chen RL. 1988. Interrelationships between the growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and sediment nutrient availability. *Aquatic Botany* 32: 205–216.
- Barko JW, Smart RM. 1981. Comparative Influences of Light and Temperature on the Growth and Metabolism of Selected Submersed Freshwater Macrophytes. *Ecological Monographs* 51: 219–236.
- Barko JW, Smart RM. 1986. Sediment-Related Mechanisms of Growth Limitation in Submersed Macrophytes. *Ecology* 67: 1328–1340.
- Barrat-Segretain MH, Amoros C. 1995. Influence of flood timing on the recovery of macrophytes in a former river channel. *Hydrobiologia* 316: 91–101.
- Barrat-Segretain MH, Amoros C. 1996. Recolonization of cleared riverine macrophyte patches: importance of the border effect. *Journal of Vegetation Science* 7: 769–776.
- Barrat-Segretain M-H, Bornette G, Hering-Vilas-Bôas A. 1998. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquatic Botany* 60: 201–211.
- Barrat-Segretain M-H, Bornette G. 2000. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. *Hydrobiologia* 421: 31–39.
- Barrat-Segretain M-H, Elger A. 2004. Experiments on growth interactions between two invasive macrophyte species. *Journal of Vegetation Science* 15: 109–114.
- Barrat-Segretain M-H, Henry CP, Bornette G. 1999. Regeneration and colonization of aquatic plant fragments in relation to the disturbance frequency of their habitats. *Archiv für Hydrobiologie* 111–127.
- Barrat-Segretain MH. 1996. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. *Vegetatio* 123: 13–37.
- Bartleson RD, Kemp WM, Stevenson JC. 2005. Use of a simulation model to examine effects of nutrient loading and grazing on *Potamogeton perfoliatus* L. communities in microcosms. *Ecological Modelling* 185: 483–512.

- Bartolucci LA, Robinson BF, Silva LF. 1977. Field Measurements of the Spectral Response of Natural Waters. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 43: 595–594.
- Bates B, Kundzewicz ZW, IPCC, eds. 2008. Climate Change and Water. Technical Paper of the Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC, Geneva, 210 p.
- Battle JM, Mihuc TB. 2000. Decomposition dynamics of aquatic macrophytes in the lower Atchafalaya, a large floodplain river. *Hydrobiologia* 418: 123–136.
- Becker BL, Lusch DP, Qi J. 2007. A classification-based assessment of the optimal spectral and spatial resolutions for Great Lakes coastal wetland imagery. *Remote Sensing of Environment* 108: 111–120.
- Beer S, Wetzel RG. 1982. Photosynthetic carbon fixation pathways in *Zostera marina* and three Florida seagrasses. *Aquatic Botany* 13: 141–146.
- Belgiu M, Drăguț L. 2016. Random forest in remote sensing: A review of applications and future directions. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 114: 24–31.
- Bender M, Grande K, Johnson K, Marra J, Williams PJJ, Sieburth J, Pilson M, Langdon C, Hitchcock G, Orchardo J, Hunt C, Donaghay P, Heinemann K. 1987. A comparison of four methods for determining planktonic community production. *Limnology and Oceanography* 32: 1085–1098.
- Bennett SJ, Pirim T, Barkdoll BD. 2002. Using simulated emergent vegetation to alter stream flow direction within a straight experimental channel. *Geomorphology* 44: 115–126.
- Berard A, Pelte T. 2005. Les herbicides inhibiteurs du photosystème II, effets sur les communautés algales et leur dynamique. *Revue des sciences de l'eau* 12: 333–361.
- Berger C, Wells SA. 1999. Modeling Macrophytes of the Columbia Slough, Oregon. Seattle, WA., 12.
- Berger CJ, Wells SA. 2008. Modeling the effects of macrophytes on hydrodynamics. *Journal of Environmental Engineering* 134: 778–788.
- Berry JA, Bjorkman O. 1980. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. *Annual Review of Plant Biology* 31: 491–543.
- Berry JA, Raison JK. 1981. Responses of Macrophytes to Temperature. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H, eds. *Physiological Plant Ecology I: Responses to the Physical Environment*, Springer, Berlin, Heidelberg., 277–338.
- Best EP, Boyd WA. 1999. A Simulation Model for Growth of the Submersed Aquatic Macrophyte Eurasian Watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.). Technical Report No. WES-TR-A-99-3. Army Engineer Waterways experiment station Vicksburg MS engineer Research and Development Center.
- Best EP, Boyd WA. 2003. A Simulation Model for Growth of the Submersed Aquatic Macrophyte Sago Pondweed (*Potamogeton pectinatus* L.): No. ERDC/EL TR-03-6. Defense Technical Information Center, Fort Belvoir, VA.
- Best EPH, Buzzelli CP, Bartell SM, Wetzel RL, Boyd WA, Doyle RD, Campbell KR. 2001. Modeling submersed macrophyte growth in relation to underwater light climate: modeling approaches and application potential. *Hydrobiologia* 444: 43–70.

- Best EPH, Buzzelli CP, Bartell SM, Wetzel RL, Boyd WA, Doyle RD, Campbell KR. 2001. Modeling submersed macrophyte growth in relation to underwater light climate: modeling approaches and application potential. *Hydrobiologia* 444: 43–70.
- Best EPH, Kiker GA, Boyd WA. 2004. A Simulation Model on the Competition for Light of Meadow-forming and Canopy-forming Aquatic Macrophytes at High and Low Nutrient Availability. Technical Report No. ERDC/EL TR-04-04 U.S. Army Engineer Research and Development Center, Washington D.C., US.
- Best EPH, Meulemans JT. 1979. Photosynthesis in relation to growth and dormancy in *Ceratophyllum demersum*. *Aquatic Botany* 6: 53–65.
- Best EPH. 1981. A preliminary model for growth of *Ceratophyllum demersum* L. *SIL Proceedings, 1922-2010* 21: 1484–1491.
- Best EPH. 1989. Models on metabolism of aquatic weeds and their application potential. In: Pieterse AH, Murphy KJ, eds. *Aquatic Weeds: The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation*, Oxford Science Publishers, Oxford, UK., 254–273.
- Bickers AN. 2003. Cost Effective Marine Habitat Mapping from Small Vessels using GIS, Sidescan Sonar and Video. In: Eds DCD Woodroffe and RA Furness. *Wollongong papers on Maritime Policy*. In: Woodroffe CD, Furness RA, eds. *Coastal GIS 2003.*, Centre for Maritime Policy, University of Wollongong., 120–131.
- Bierwirth PN, Lee TJ, Burne RV. 1993. Shallow sea-floor reflectance and water depth derived by unmixing multispectral imagery. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 59: 331–338.
- Bini LM, Oliveira LG, Souza DC, Carvalho P, Pinto MP. 2005. Patterns of the aquatic macrophyte cover in Cachoeira Dourada Reservoir (GO-MG). *Brazilian Journal of Biology* 65: 19–24.
- Bini LM, Thomaz SM, Murphy KJ, Camargo AFM. 1999. Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. *Hydrobiologia* 415: 147–154.
- Bintz JC, Nixon SW. 2001. Responses of eelgrass *Zostera marina* seedlings to reduced light. *Marine Ecology Progress Series* 223: 133–141.
- Binzer T, Sand-Jensen K, Middelboe A-L. 2006. Community photosynthesis of aquatic macrophytes. *Limnology and Oceanography* 51: 2722–2733.
- Binzer T, Sand-Jensen K. 2002. Production in aquatic macrophyte communities: A theoretical and empirical study of the influence of spatial light distribution. *Limnology and Oceanography* 47: 1742–1750.
- Björkman O. 1968. Carboxydismutase Activity in Shade-adapted and Sun-adapted Species of Higher Plants. *Physiologia Plantarum* 21: 1–10.
- Björkman O. 1981. Responses to Different Quantum Flux Densities. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H, eds. *Physiological Plant Ecology I: Responses to the Physical Environment*, Springer, Berlin, Heidelberg., 57–107.
- Blanch SJ. 1997. Influence of water regime on growth and resource allocation in aquatic macrophytes of the lower River Murray, Australia / by Stuart James Blanch. [Phd Thesis], University of Adelaide, Australia.

- Bocci M, Coffaro G, Bendoricchio G. 1997. Modelling biomass and nutrient dynamics in eelgrass (*Zostera marina* L.): applications to the Lagoon of Venice (Italy) and Øresund (Denmark). *Ecological Modelling* 102: 67–80.
- Bodner M. 1994. Inorganic carbon source for photosynthesis in the aquatic macrophytes *Potamogeton natans* and *Ranunculus fluitans*. *Aquatic Botany* 48: 109–120.
- Boers PCM. 1986. Studying the phosphorus release from the Loosdrecht Lakes sediments, using a continuous flow system. *Hydrobiological Bulletin* 20: 51–60.
- Bogucki DJ, Gruending GK, Madden M. 1980. Monitoring wetland changes with remote sensing: An East African example. *Journal of soil and water conservation* 35: 79–81.
- Bolpagni R, Bresciani M, Laini A, Pinardi M, Matta E, Ampe EM, Giardino C, Viaroli P, Bartoli M. 2014. Remote sensing of phytoplankton-macrophyte coexistence in shallow hypereutrophic fluvial lakes. *Hydrobiologia* 737: 67–76.
- Bolpagni R, Laini A, Soana E, Tomaselli M, Nascimbene J. 2015. Growth performance of *Vallisneria spiralis* under oligotrophic conditions supports its potential invasiveness in mid-elevation freshwaters. *Weed Research* 55: 185–194.
- Bornette G, Amoros C, Lamouroux N. 1998. Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshwater Biology* 39: 267–283.
- Bornette G, Puijalon S. 2009. Macrophytes: Ecology of Aquatic Plants. Encyclopedia of Life Sciences, John Wiley & Sons, Ltd, Chichester., 9.
- Bornette G, Puijalon S. 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences* 73: 1–14.
- Bostater CJ, Ghir T, Bassetti L, Hall C, Reyeier E, Lowers R, Holloway-Adkins K, Virnstein R. 2004. Hyperspectral remote sensing protocol development for submerged aquatic vegetation in shallow waters. Remote Sensing of the Ocean and Sea Ice 2003, International Society for Optics and Photonics, Barcelona., 199–215.
- Bowes G, Holaday AS, Haller WT. 1979. Seasonal variation in the biomass, tuber density, and photosynthetic metabolism of *Hydrilla* in three Florida lakes. *Journal of Aquatic Plant Management* 17: 61–65.
- Bowes G, Ogren W, Hageman R. 1971. Phosphoglycolate production catalyzed by ribulose diphosphate carboxylase. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 45: 716–722.
- Bowes G, Rao SK, Estavillo GM, Reiskind JB. 2002. C4 mechanisms in aquatic angiosperms: comparisons with terrestrial C4 systems. *Functional Plant Biology* 29: 379–392.
- Bowes G, Salvucci ME. 1989. Plasticity in the photosynthetic carbon metabolism of submersed aquatic macrophytes. *Aquatic Botany* 34: 233–266.
- Bowes G. 1987. Aquatic plant photosynthesis: strategies that enhance carbon gain. In: Crawford R M, M, ed. Plant life in aquatic and amphibious habitats, Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK., 79–98.
- Bowes G. 1993. Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO<sub>2</sub>. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 44: 309–332.

- Boylen CW, Eichler LW, Madsen JD. 1999. Loss of native aquatic plant species in a community dominated by Eurasian watermilfoil. *Hydrobiologia* 415: 207–211.
- Boylen CW, Sheldon RB. 1976. Submergent macrophytes: growth under winter ice cover. *Science* 194: 841–842.
- Bradley BA, Fleishman E. 2008. Can remote sensing of land cover improve species distribution modelling? *Journal of Biogeography* 35: 1158–1159.
- Breiman L. 2001. Random Forests. *Machine Learning* 45: 5–32.
- Brenning A. 2012. Spatial cross-validation and bootstrap for the assessment of prediction rules in remote sensing: The R package sperrorest. 2012 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium, 5372–5375.
- Breugnot E. 2007. Déterminisme spatio-temporel des peuplements macrophytiques en grands cours d'eau : application à la Garonne et à la Dordogne. [Phd Thesis], Université de Bordeaux 1, Bordeaux.
- Broncano-Mateos CJ, Pinilla C, Gonzalez-Crespo R, Castillo-Sanz A. 2010. Relative Radiometric Normalization of Multitemporal images. *International Journal of Interactive Multimedia and Artificial Intelligence* 1: 54–59.
- Brooks C, Grimm A, Shuchman R, Sayers M, Jessee N. 2015. A satellite-based multi-temporal assessment of the extent of nuisance *Cladophora* and related submerged aquatic vegetation for the Laurentian Great Lakes. *Remote Sensing of Environment* 157: 58–71.
- Brown LE, Hannah DM, Milner AM. 2007. Vulnerability of alpine stream biodiversity to shrinking glaciers and snowpacks. *Global Change Biology* 13: 958–966.
- Brown M, Gunn SR, Lewis HG. 1999. Support vector machines for optimal classification and spectral unmixing. *Ecological Modelling* 120: 167–179.
- Brown W. 1978. Wetland mapping in New Jersey and New York. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 44: 303–314.
- Bučas M, Šaškov A, Šiaulys A, Sinkevičienė Z. 2016. Assessment of a simple hydroacoustic system for the mapping of macrophytes in extremely shallow and turbid lagoon. *Aquatic Botany* 134: 39–46.
- Bulat M, Biron PM, Lacey JRW, Botrel M, Hudon C, Maranger R. 2019. A three-dimensional numerical model investigation of the impact of submerged macrophytes on flow dynamics in a large fluvial lake. *Freshwater Biology* 64: 1627–1642.
- Bull WB, Scott KM, Scott KM. 1974. Impact of Mining Gravel from Urban Stream Beds in the Southwestern United States. *Geology* 2: 171–174.
- Bulthuis DA. 1983. Effects of temperature on the photosynthesis-irradiance curve of the Australian seagrass, *Heterozostera tasmanica*. *Marine biology letters* 4: 47–57.
- Bulthuis DA. 1987. Effects of temperature on photosynthesis and growth of seagrasses. *Aquatic Botany* 27: 27–40.
- Bunch AJ, Allen MS, Gwinn DC. 2015. Influence of macrophyte-induced hypoxia on fish communities in lakes with altered hydrology. *Lake and Reservoir Management* 31: 11–19.



- Bunn SE, Arthington AH. 2002. Basic Principles and Ecological Consequences of Altered Flow Regimes for Aquatic Biodiversity. *Environmental Management* 30: 492–507.
- Bunn SE, Davies PM, Kellaway DM, Prosser IP. 1998. Influence of invasive macrophytes on channel morphology and hydrology in an open tropical lowland stream, and potential control by riparian shading. *Freshwater Biology* 39: 171–178.
- Burnett DA, Champion PD, Clayton JS, Ogden J. 2007. A system for investigation of the temperature responses of emergent aquatic plants. *Aquatic Botany* 86: 187–190.
- Butcher RW. 1933. Studies on the Ecology of Rivers: I. On the Distribution of Macrophytic Vegetation in the Rivers of Britain. *Journal of Ecology* 21: 58–91.

## C-D

- Caffrey JM, Kemp WM. 1991. Seasonal and spatial patterns of oxygen production, respiration and root-rhizome release in *Potamogeton perfoliatus* L. and *Zostera marina* L. *Aquatic Botany* 40: 109–128.
- Calado G, Duarte P. 2000. Modelling growth of *Ruppia cirrhosa*. *Aquatic Botany* 68: 29–44.
- Calero S, Colom W, Rodrigo MA. 2015. The phenology of wetland submerged macrophytes related to environmental factors. *Limnetica* 425–438.
- Canfield DE, Langeland KA, Stephen L, Haller WT. 1985. Relations between water transparency and maximum depth of macrophyte colonization in lakes. *Environmental Science*.
- Canfield Jr. DE, Hoyer MV. 1988. Influence of Nutrient Enrichment and Light Availability on the Abundance of Aquatic Macrophytes in Florida Streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1467–1472.
- Caraco NF, Cole JJ. 2002. Contrasting Impacts of a Native and Alien Macrophyte on Dissolved Oxygen in a Large River. *Ecological Applications* 12: 1496–1509.
- Carbiener R, Trémolières M, Mercier JL, Ortscheit A. 1990. Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace). *Vegetatio* 86: 71–88.
- Carignan R, Kalff J. 1980. Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments? *Science* 207: 987–989.
- Carle MV, Wang L, Sasser CE. 2014. Mapping freshwater marsh species distributions using WorldView-2 high-resolution multispectral satellite imagery. *International Journal of Remote Sensing* 35: 4698–4716.
- Carpenter SR, Fisher SG, Grimm NB, Kitchell JF. 1992. Global Change and Freshwater Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 119–139.
- Carpenter SR, Lodge DM. 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26: 341–370.
- Carr GM, Duthie HC, Taylor WD. 1997. Models of aquatic plant productivity: a review of the factors that influence growth. *Aquatic Botany* 59: 195–215.
- Carr J, D’Odorico P, McGlathery K, Wiberg P. 2010. Stability and bistability of seagrass ecosystems in shallow coastal lagoons: Role of feedbacks with sediment resuspension and light attenuation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 115.
- Carr JA, D’Odorico P, McGlathery KJ, Wiberg PL. 2012. Stability and resilience of seagrass meadows to seasonal and interannual dynamics and environmental stress. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 117.
- Carstensen J, Krause-Jensen D, Balsby TJS. 2016. Biomass-Cover Relationship for Eelgrass Meadows. *Estuaries and Coasts* 39: 440–450.

- Carter V, Rybicki NB, Hammerschlag R. 1991. Effects of Submersed Macrophytes on Dissolved Oxygen, pH, and Temperature under Different Conditions of Wind, Tide, and Bed Structure. *Journal of Freshwater Ecology* 6: 121–133.
- Cebrian J. 1999. Patterns in the Fate of Production in Plant Communities. *The American Naturalist* 154: 449–468.
- Cerco CF, Moore K. 2001. System-Wide Submerged Aquatic Vegetation Model for Chesapeake Bay. *Estuaries* 24: 522.
- Chambers PA, Kaiff J. 1985. Depth Distribution and Biomass of Submersed Aquatic Macrophyte Communities in Relation to Secchi Depth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 701–709.
- Chambers PA, Lacoul P, Murphy KJ, Thomaz SM. 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 9–26.
- Chambers PA, Prepas EE, Bothwell ML, Hamilton HR. 1989. Roots versus Shoots in Nutrient Uptake by Aquatic Macrophytes in Flowing Waters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 435–439.
- Chambers PA, Prepas EE, Hamilton HR, Bothwell ML. 1991. Current Velocity and Its Effect on Aquatic Macrophytes in Flowing Waters. *Ecological Applications* 1: 249.
- Chappuis E, Gacia E, Ballesteros E. 2014. Environmental factors explaining the distribution and diversity of vascular aquatic macrophytes in a highly heterogeneous Mediterranean region. *Aquatic Botany* 113: 72–82.
- Chapra SC. 1997. *Surface Water-quality Modeling*, McGraw-Hill, 844 p.
- Chauvin C, Bertrin C, Boutry S, Feret T, Lorient S, Dutartre A. 2014. Des méthodes basées sur les peuplements de macrophytes pour évaluer l'état écologique des milieux aquatiques. *Sciences Eaux Territoires* 54–59.
- Chavez PS. 1996. Image-Based Atmospheric Corrections - Revisited and Improved. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing* 62: 1025–1036.
- Chayhard S, Manthachitra V, Nualchawee K, Buranapratheprat A. 2018. Multi-Temporal Mapping of Seagrass Distribution by using Integrated Remote Sensing Data in Kung Kraben Bay (KKB), Chanthaburi Province, Thailand. *International journal of Agricultural Technology* 14: 161–170.
- Chen A, Orlov-Levin V, Meron M. 2018a. Applying High-Resolution Visible-Channel Aerial Scan of Crop Canopy to Precision Irrigation Management. *Proceedings* 2: 1–7.
- Chen D-X, Coughenour MB. 1996. A mechanistic model for submerged aquatic macrophyte photosynthesis: *Hydrilla* in ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Ecological Modelling* 89: 133–146.
- Chen Q, Yu R, Hao Y, Wu L, Zhang W, Zhang Q, Bu X. 2018b. A New Method for Mapping Aquatic Vegetation Especially Underwater Vegetation in Lake Ulansuhai Using GF-1 Satellite Data. *Remote Sensing* 10: 1279.
- Chen RL, Barko JW. 1988. Effects of Freshwater Macrophytes on Sediment Chemistry. *Journal of Freshwater Ecology* 4: 279–289.

- Chirici G, Mura M, McInerney D, Py N, Tomppo EO, Waser LT, Travaglini D, McRoberts RE. 2016. A meta-analysis and review of the literature on the k-Nearest Neighbors technique for forestry applications that use remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment* 176: 282–294.
- Chisne P, Lagardelle G, Pauthier M, Gaillard B. 2014. Hydrométrie et optimisation de l'efficience des réserves contribuant au soutien des étiages en Adour Garonne. *La Houille Blanche* 60–66.
- Cho HJ, Kirui P, Natarajan H. 2008. Test of Multi-spectral Vegetation Index for Floating and Canopy-forming Submerged Vegetation. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 5: 477–483.
- Christia C, Papastergiadou E, Papatheodorou G, Geraga M, Papadakis E. 2014. Seasonal and spatial variations of water quality, substrate and aquatic macrophytes based on side scan sonar, in an eastern Mediterranean lagoon (Kaiafas, Ionian Sea). *Environmental Earth Sciences* 71: 3543–3558.
- Ciecierska H, Kolada A. 2014. ESMI: a macrophyte index for assessing the ecological status of lakes. *Environmental Monitoring and Assessment* 186: 5501–5517.
- Clarke E, Baldwin AH. 2002. Responses of wetland plants to ammonia and water level. *Ecological Engineering* 18: 257–264.
- Clarke SJ, Wharton G. 2001. Sediment nutrient characteristics and aquatic macrophytes in lowland English rivers. *Science of The Total Environment* 266: 103–112.
- Clarke SJ. 2002. Vegetation growth in rivers: influences upon sediment and nutrient dynamics. *Progress in Physical Geography* 26: 159–172.
- Collins CD, Wlosinski JH. 1989. A macrophyte submodel for aquatic ecosystems. *Aquatic Botany* 33: 191–206.
- Collins M, Knutti R, Arblaster J, Dufresne J-L, Fichetef T, Gao X, Gutowski WJ, Johns T, Krinner G, Shongwe M, Weaver AJ, Wehner M, Cook E, Cook KH, Eby M, Fasullo J, Forest CE, Forster P, Good P, Goosse H, Gregory JM, Hegerl GC, Hezel PJ, Hodges KI, Holland MM, Huber M, Joshi M, Kharin V, Kushnir Y, Lee RW, Liddicoat S, Lucas C, Lucht W, Marotzke J, Massonnet F, Matthews HD, Meinshausen M, Morice C, Otto A, Patricola CM, Philippon G, Rahmstorf S, Riley WJ, Saenko O, Seager R, Sedláček J, Shaffrey LC, Shindell D, Sillmann J, Stevens B, Stott PA, Webb R, Zappa G, Jousaume S, Mokssit A, Taylor K, Tett S. 2013. Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.*, Cambridge University Press, Cambridge, UK., 1029–1136.
- Combroux ICS, Bornette G, Amoros C. 2002. Plant regenerative strategies after a major disturbance: The case of a riverine wetland restoration. *Wetlands* 22: 234–246.
- Congdon VM, Wilson SS, Dunton KH. 2017. Evaluation of Relationships Between Cover Estimates and Biomass in Subtropical Seagrass Meadows and Application to Landscape Estimates of Carbon Storage. *Southeastern Geographer* 57: 231–245.
- Connell JH. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199: 1302–1310.
- Corenblit D, Tabacchi E, Steiger J, Gurnell AM. 2007. Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: A review of complementary approaches. *Earth-Science Reviews* 84: 56–86.

- Cornacchia L, van de Koppel J, van der Wal D, Wharton G, Puijalon S, Bouma TJ. 2018. Landscapes of facilitation: how self-organized patchiness of aquatic macrophytes promotes diversity in streams. *Ecology* 99: 832–847.
- Cosby BJ, Hornberger GM, Kelly MG. 1984. Identification of photosynthesis-light models for aquatic systems II. Application to a macrophyte dominated stream. *Ecological Modelling* 23: 25–51.
- Cotton JA, Wharton G, Bass JAB, Heppell CM, Wotton RS. 2006. The effects of seasonal changes to in-stream vegetation cover on patterns of flow and accumulation of sediment. *Geomorphology* 77: 320–334.
- Courty S, Elger A. 2016. Étude de faisabilité sur la modélisation de la dynamique de la végétation aquatique submergée en milieu fluvial. Rapport d'étude pour EDF-R&D, Chatou. Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement / Adict Solutions, Toulouse.
- Courty S. 2014. A submerged aquatic vegetation deterministic model: Growth of *Zostera noltii* in the Vaccarès lagoon in Camargue. [Master Thesis], Univ. P. Sabatier Toulouse 3, Toulouse.
- Cracknell MJ, Reading AM. 2014. Geological mapping using remote sensing data: A comparison of five machine learning algorithms, their response to variations in the spatial distribution of training data and the use of explicit spatial information. *Computers & Geosciences* 63: 22–33.
- Cronin G. 1998. Influence of Macrophyte Structure, Nutritive Value, and Chemistry on the Feeding Choices of a Generalist Crayfish. In: Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K, eds. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*, Springer, New York, NY., 307–317.
- Cutler DR, Edwards TC, Beard KH, Cutler A, Hess KT, Gibson J, Lawler JJ. 2007. Random Forests for Classification in Ecology. *Ecology* 88: 2783–2792.
- Dai Y, Wu J, Ma X, Zhong F, Cui N, Cheng S. 2017. Increasing phytoplankton-available phosphorus and inhibition of macrophyte on phytoplankton bloom. *Science of The Total Environment* 579: 871–880.
- Dall'Armelfna A, Gajardol A, Bezic C, Luna E, Britto A, Dall'Armellina V. 1996. Mechanical aquatic weed management in the lower valley of the Río Negro, Argentina. *Hydrobiologia* 340: 225–228.
- David M, Carozza J-M, Valette P, Llubes M, Py V, Groparu T. 2015. Évolution de la dynamique fluviale de la moyenne Garonne toulousaine: apport d'une approche multi-sources cartes historiques, stratigraphie et géophysique sur le site Grenade-Ondes. *Géomorphologie : relief, processus, environnement* 21: 21–44.
- David M, Labenne A, Carozza J-M, Valette P. 2016. Evolutionary trajectory of channel planforms in the middle Garonne River (Toulouse, SW France) over a 130-year period: Contribution of mixed multiple factor analysis (MFAmix). *Geomorphology* 258: 21–39.
- Davie A, Hartmann K, Timms G, de Groot M, McCulloch J. 2008. Benthic habitat mapping with autonomous underwater vehicles. [Phd Thesis], University of Tasmania.
- Davies-Colley RJ, Nagels JW. 2008. Predicting light penetration into river waters. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 113.
- Davis JF, McDonnell AJ. 1997. Development of a partitioned-biomass model for rooted macrophyte growth. *Aquatic Botany* 56: 265–276.

- Davranche A, Lefebvre G, Poulin B. 2010. Wetland monitoring using classification trees and SPOT-5 seasonal time series. *Remote Sensing of Environment* 114: 552–562.
- Dawson FH, Kern-Hansen U. 1979. The Effect of Natural and Artificial Shade on the Macrophytes of Lowland Streams and the Use of Shade as a Management Technique. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 64: 437–455.
- Dawson FH. 1976. The annual production of the aquatic macrophyte *Ranunculus penicillatus* var. *Calcareus* (R.W. Butcher) C.D.K. Cook. *Aquatic Botany* 2: 51–73.
- Dawson FH. 1980. Flowering of *Ranunculus penicillatus* (Dum.) Bab. var. *calcareus* (R.W. Butcher) C. D. K. Cook in the river piddle (Dorset, England). *Aquatic Botany* 9: 145–157.
- Dawson FH. 1989. Ecology and management of water plants in lowland streams. Fifty-seventh annual report for the year ended 31st March 1989, Freshwater Biological Association, Ambleside, UK., 43–60.
- de Boer WF. 2007. Seagrass–sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: a review. *Hydrobiologia* 591: 5–24.
- Degenhardt F, Seifert S, Szymczak S. 2019. Evaluation of variable selection methods for random forests and omics data sets. *Briefings in Bioinformatics* 20: 492–503.
- Dekker AG, Brando VE, Anstee JM. 2005. Retrospective seagrass change detection in a shallow coastal tidal Australian lake. *Remote Sensing of Environment* 97: 415–433.
- Dekker AG, Phinn SR, Anstee J, Bissett P, Brando VE, Casey B, Fearn P, Hedley J, Klonowski W, Lee ZP, Lynch M, Lyons M, Mobley C, Roelfsema C. 2011. Intercomparison of shallow water bathymetry, hydro-optics, and benthos mapping techniques in Australian and Caribbean coastal environments. *Limnology and Oceanography: Methods* 9: 396–425.
- Delello D. 2008. Composição e distribuição (especial e temporal) de macrófitas aquáticas no reservatório do lobo (Broa), Itirapina/Brotas, SP. [Master Thesis], Escola de Engenharia de São Carlos, São Carlos.
- Demars BOL, Edwards AC. 2009. Distribution of aquatic macrophytes in contrasting river systems: A critique of compositional-based assessment of water quality. *Science of The Total Environment* 407: 975–990.
- Demars BOL, Harper DM. 1998. The aquatic macrophytes of an English lowland river system: assessing response to nutrient enrichment. *Hydrobiologia* 384: 75–88.
- Demars BOL, Trémolières M. 2009. Aquatic macrophytes as bioindicators of carbon dioxide in groundwater fed rivers. *Science of The Total Environment* 407: 4752–4763.
- Demmig-Adams B, Adams WW, Ebbert V, Logan BA. 1999. Ecophysiology of the Xanthophyll Cycle. In: Frank HA, Young AJ, Britton G, Cogdell RJ, eds. *The Photochemistry of Carotenoids*, Springer Netherlands, Dordrecht., 245–269.
- Dennison WC. 1987. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquatic Botany* 27: 15–26.
- Denny P. 1972. Sites of Nutrient Absorption in Aquatic Macrophytes. *Journal of Ecology* 60: 819–829.



- Depew DC, Houben, Adam J., Ozersky T, Hecky RE, Guildford SJ. 2011. Submerged aquatic vegetation in Cook's Bay, Lake Simcoe: Assessment of changes in response to increased water transparency. *Journal of Great Lakes Research* 37: 72–82.
- Dhir B. 2015. Status of Aquatic Macrophytes in Changing Climate: A Perspective. *J of Environmental Science and Technology* 8: 139–148.
- Diehl S, Kornijów R. 1998. Influence of Submerged Macrophytes on Trophic Interactions Among Fish and Macroinvertebrates. In: Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K, eds. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*, Springer, New York, NY., 24–46.
- Dierssen HM, Zimmerman RC, Leathers RA, Downes TV, Davis CO. 2003. Ocean color remote sensing of seagrass and bathymetry in the Bahamas Banks by high-resolution airborne imagery. *Limnology and Oceanography* 48: 444–455.
- Djeffal A. 2012. Utilisation des méthodes Support Vector Machine (SVM) dans l'analyse des bases de données. [Phd Thesis], Université Mohamed Khider, Biskra.
- Dodds WK, Jones JR, Welch EB. 1998. Suggested classification of stream trophic state: distributions of temperate stream types by chlorophyll, total nitrogen, and phosphorus. *Water Research* 32: 1455–1462.
- Dodds WK, Smith VH. 2016. Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in streams. *Inland Waters* 6: 155–164.
- Dogan OK, Akyurek Z, Beklioglu M. 2009. Identification and mapping of submerged plants in a shallow lake using quickbird satellite data. *Journal of Environmental Management* 90: 2138–2143.
- Döll P, Zhang J. 2010. Impact of climate change on freshwater ecosystems: a global-scale analysis of ecologically relevant river flow alterations. *Hydrology and Earth System Sciences* 14: 783–799.
- Downing JA, Anderson MR. 1985. Estimating the Standing Biomass of Aquatic Macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 1860–1869.
- DREAL. 2015. Schéma directeur de prévision des crues (SDPC) du Bassin Adour-Garonne. Direction régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Midi-Pyrénées, Toulouse.
- Drew EA. 1978. Factors affecting photosynthesis and its seasonal variation in the seagrasses *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers, and *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 31: 173–194.
- Du Y, Teillet PM, Cihlar J. 2002. Radiometric normalization of multitemporal high-resolution satellite images with quality control for land cover change detection. *Remote Sensing of Environment* 82: 123–134.
- Duarte CM, Kalff J, Peters RH. 1986. Patterns in Biomass and Cover of Aquatic Macrophytes in Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1900–1908.
- Duarte CM, Kalff J. 1987. Weight-density relationships in submerged macrophytes: The importance of light and plant geometry. *Oecologia* 72: 612–617.
- Duarte CM, Kalff J. 1990. Biomass density and the relationship between submerged macrophyte biomass and plant growth form. *Hydrobiologia* 196: 17–23.

- Duarte CM, Kirkman H. 2001. Chapter 7 - Methods for the measurement of seagrass abundance and depth distribution. In: Short FT, Coles RG, eds. *Global Seagrass Research Methods*, Elsevier Science, Amsterdam., 141–153.
- Duarte CM. 1990. Seagrass nutrient content. *Marine ecology progress series Oldendorf* 6: 201–207.
- Duarte CM. 1991. Seagrass depth limits. *Aquatic Botany* 40: 363–377.
- Duarte P, Ferreira JG. 1993. A methodology for parameter estimation in seaweed productivity modelling. *Hydrobiologia* 260: 183–189.
- Duarte P, Ferreira JG. 1997. A model for the simulation of macroalgal population dynamics and productivity. *Ecological Modelling* 98: 199–214.
- Duffy JP, Cunliffe AM, DeBell L, Sandbrook C, Wich SA, Shutler JD, Myers-Smith IH, Varela MR, Anderson K. 2018. Location, location, location: considerations when using lightweight drones in challenging environments. Pettorelli N, Horning N, eds. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 4: 7–19.
- Durand A, Studer M, Marchand A-L, Mauris F, Richard N. 2016. Suivi environnemental des herbiers de rivière par imagerie acquise par ULM et drone : retour d’expérience et potentiel. *La Houille Blanche* 18–23.
- Duro DC, Franklin SE, Dubé MG. 2012. A comparison of pixel-based and object-based image analysis with selected machine learning algorithms for the classification of agricultural landscapes using SPOT-5 HRG imagery. *Remote Sensing of Environment* 118: 259–272.

## E-F

- El Hajj M, Bégué A, Lafrance B, Hagolle O, Dedieu G, Rumeau M. 2008. Relative Radiometric Normalization and Atmospheric Correction of a SPOT 5 Time Series. *Sensors* 8: 2774–2791.
- Elger A, Lemoine D. 2005. Determinants of macrophyte palatability to the pond snail *Lymnaea stagnalis*. *Freshwater Biology* 50: 86–95.
- Elger A, Willby NJ. 2003. Leaf Dry Matter Content as an Integrative Expression of Plant Palatability: The Case of Freshwater Macrophytes. *Functional Ecology* 17: 58–65.
- Elkalay K, Frangoulis C, Skliris N, Goffart A, Gobert S, Lepoint G, Hecq J-H. 2003. A model of the seasonal dynamics of biomass and production of the seagrass *Posidonia oceanica* in the Bay of Calvi (Northwestern Mediterranean). *Ecological Modelling* 167: 1–18.
- Erhard D, Gross EM. 2006. Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. *Aquatic Botany* 85: 203–211.
- Erskine WD, Geary PM, Outhet DN. 1985. Potential impacts of sand and gravel extraction on the Hunter River, New South Wales. *Australian Geographical Studies* 23: 71–86.
- Espel D, Courty S, Auda Y, Sheeren D, Elger A. 2020. Submerged macrophyte assessment in rivers: An automatic mapping method using Pléiades imagery. *Water Research* 186: 116353.
- European Environment Agency. 2007. Climate change and water adaptation issues. Technical Report No. 2. European Environment Agency (EEA), Copenhagen, Denmark.
- Evangelista H, Thomaz S, Umetsu C. 2014. An analysis of publications on invasive macrophytes in aquatic ecosystems. *Aquatic Invasions* 9: 521–528.
- Everitt JH, Yang C, Escobar DE, Webster CF, Lonard RI, Davis MR. 1999. Using Remote Sensing and Spatial Information Technologies to Detect and Map Two Aquatic Macrophytes. *Journal of Aquatic Plant Management* 37: 71–80.
- Fair P, Meeke L. 1983. Seasonal variations in the pattern of photosynthesis and possible adaptive response to varying light flux regimes in *Ceratophyllum demersum* L. *Aquatic Botany* 15: 81–90.
- Falkowski PG, Raven JA. 1997. *Aquatic Photosynthesis: (Second Edition)*, Princeton University Press, Oxford, 512 p.
- Ferreira LV, Stohlgren TJ. 1999. Effects of river level fluctuation on plant species richness, diversity, and distribution in a floodplain forest in Central Amazonia. *Oecologia* 120: 582–587.
- Ferreiro N, Feijoó C, Giorgi A, Leggieri L. 2011. Effects of macrophyte heterogeneity and food availability on structural parameters of the macroinvertebrate community in a Pampean stream. *Hydrobiologia* 664: 199–211.
- Feuchtmayr H, Moran R, Hatton K, Connor L, Heyes T, Moss B, Harvey I, Atkinson D. 2009. Global Warming and Eutrophication: Effects on Water Chemistry and Autotrophic Communities in Experimental Hypertrophic Shallow Lake Mesocosms. *Journal of Applied Ecology* 46: 713–723.

- Firmin A. 2018. Etude écophysiological des performances photosynthétiques et respiratoires de *Myriophyllum spicatum*. [Projet de fin d'études, 3ème année d'ingénierie], Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Toulouse, Castanet-Tolosan.
- Fleming JP, Dibble ED. 2015. Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia* 746: 23–37.
- Flynn K, Chapra S. 2014. Remote Sensing of Submerged Aquatic Vegetation in a Shallow Non-Turbid River Using an Unmanned Aerial Vehicle. *Remote Sensing* 6: 12815–12836.
- Flynn NJ, Snook DL, Wade AJ, Jarvie HP. 2002. Macrophyte and periphyton dynamics in a UK Cretaceous chalk stream: the River Kennet, a tributary of the Thames. *Science of The Total Environment* 282–283: 143–157.
- Frank PA. 1966. Dormancy in Winter Buds of American Pondweed, *Potamogeton nodosus* Poir. *Journal of Experimental Botany* 17: 546–555.
- Franklin P, Dunbar M, Whitehead P. 2008. Flow controls on lowland river macrophytes: A review. *Science of The Total Environment* 400: 369–378.
- Frick H. 1994. Heterotrophy in the Lemnaceae. *Journal of Plant Physiology* 144: 189–193.
- Frodge JD, Thomas GL, Pauley GB. 1990. Effects of canopy formation by floating and submergent aquatic macrophytes on the water quality of two shallow Pacific Northwest lakes. *Aquatic Botany* 38: 231–248.
- Frost-Christensen H, Sand-Jensen K. 1995. Comparative kinetics of photosynthesis in floating and submerged *Potamogeton* leaves. *Aquatic Botany* 51: 121–134.
- Fu H, Zhong J, Yuan G, Ni L, Xie P, Cao T. 2014. Functional traits composition predict macrophytes community productivity along a water depth gradient in a freshwater lake. *Ecology and Evolution* 4: 1516–1523.
- Furby SL, Campbell NA. 2001. Calibrating images from different dates to 'like-value' digital counts. *Remote Sensing of Environment* 77: 186–196.
- Fyfe SK. 2003. Spatial and temporal variation in spectral reflectance: Are seagrass species spectrally distinct? *Limnology and Oceanography* 48: 464–479.

## G-H

- Galay VJ. 1983. Causes of river bed degradation. *Water Resources Research* 19: 1057–1090.
- Gallup DN, Hickman M. 1975. Effects of the discharge of thermal effluent from a power station on Lake Wabamun, Alberta, Canada — Limnological features. *Hydrobiologia* 46: 45–69.
- Gao Y N, Dong J, Fu Q Q, Wang Y P, Chen C, Li J H, Li R, Zhou Chuanjiang C J. 2017. Allelopathic effects of submerged macrophytes on phytoplankton. *Allelopathy Journal* 40: 01–22.
- Garbey C, Garbey M, Muller S. 2004. Using modeling to understand plasticity in freshwater macrophytes. Implication for validation process. Technical Report No. UH-CS-04-04. University of Houston, Houston, TX, 77204, USA.
- Garbey C, Garbey M, Muller S. 2006a. Using modeling to improve models. *Ecological Modelling* 197: 303–319.
- Garbey C, Thiébaud G, Muller S. 2006b. An experimental study of the plastic responses of *Ranunculus peltatus* Schrank to four environmental parameters. *Hydrobiologia* 570: 41–46.
- Garbey C. 2003. Plasticité phénotypique et compétitivité chez les hydrophytes: étude expérimentale et de modélisation de *Ranunculus peltatus* Schrank. 231.
- Garner P, Bass J a. B, Collett GD. 1996. The effects of weed cutting upon the biota of a large regulated river. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 6: 21–29.
- Gerhardt AL. 2011. Bioindicator Species and Their Use in Biomonitoring. *Environmental Science* 1: 10.
- Gharbia HB, Yahia OK-D, Cecchi P, Masseret E, Amzil Z, Herve F, Rovillon G, Nouri H, M'Rabet C, Couet D, Triki HZ, Laabir M. 2017. New insights on the species-specific allelopathic interactions between macrophytes and marine HAB dinoflagellates. *PLOS ONE* 12: e0187963.
- Ghobrial MG, Nassr HS, Kamil AW. 2015. Bioactivity effect of two macrophyte extracts on growth performance of two bloom-forming cyanophytes. *The Egyptian Journal of Aquatic Research* 41: 69–81.
- Ghosh A, Joshi PK. 2014. A comparison of selected classification algorithms for mapping bamboo patches in lower Gangetic plains using very high resolution WorldView 2 imagery. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 26: 298–311.
- Gillard M, Thiébaud G, Deleu C, Leroy B. 2017. Present and future distribution of three aquatic plants taxa across the world: decrease in native and increase in invasive ranges. *Biological Invasions* 19: 2159–2170.
- Gilmer DS, Work Jr. EA, Colwell JE, Rebel DL. 1980. Enumeration of prairie wetlands with Landsat and aircraft data. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 46: 631634.
- Gitelson AA, Garbuvoz G, Szilagyi F, Mittenzwey K-H, Karnieli A, Kaiser A. 1993. Quantitative remote sensing methods for real-time monitoring of inland waters quality. *International Journal of Remote Sensing* 14: 1269–1295.
- Giusti E, Marsili-Libelli S. 2006. An integrated model for the Orbetello lagoon ecosystem. *Ecological Modelling* 196: 379–394.

- Gleason HA. 1926. The Individualistic Concept of the Plant Association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7–26.
- Goldman JC, Carpenter EJ. 1974. A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth. *Limnology and Oceanography* 19: 756–766.
- Gonzalez RC. 2015. Mapping seagrass meadows, using low altitude aerial images. [Master Thesis], Universidade de Lisboa, Lisboa.
- Goodin DG, Han HL, Fraser RN, Rundquist DC, Stebbins WA, Schalles J. 1993. Analysis of suspended solids in water using remotely sensed high resolution derivative spectra. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 59: 505–510.
- Grace J B, Wetzel R G. 1978. The Production Biology of Eurasian Watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.): A Review. *Journal of Aquatic Plant Management* 16: 1–11.
- Grande KD, Marra J, Langdon C, Heinemann K, Bender ML. 1989. Rates of respiration in the light measured in marine phytoplankton using an  $^{18}\text{O}$  isotope-labelling technique. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 129: 95–120.
- Grande KD. 1988. The use of the stable isotope, oxygen-18, as a tracer to measure gross primary production in coastal and oligotrophic waters and in monoclonal cultures of marine phytoplankton. [Phd Thesis], University of Rhode Island, Kingston, RI (USA).
- Gray NF. 2008. Drinking Water Quality: Problems and Solutions, Cambridge University Press, 538 p.
- Grazzini J, Lemajic S, Astrand J. 2013. External quality control of Pléiades orthoimagery - Part I: Geometric benchmarking and validation of Pléiades - 1A orthorectified data acquired over Maussane test site. Technical Report No. 82308JRC IES.
- Green EP, Mumby PJ, Edwards AJ, Clark CD. 1996. A review of remote sensing for the assessment and management of tropical coastal resources. *Coastal Management* 24: 1–40.
- Green JC. 2005. Modelling flow resistance in vegetated streams: review and development of new theory. *Hydrological Processes* 19: 1245–1259.
- Greer M, Hicks A, Crow S, Closs G. 2017. Effects of mechanical macrophyte control on suspended sediment concentrations in streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 51: 254–278.
- Grime JP. 1979. Plant strategies and vegetation processes, Wiley, Chichester, 222 p.
- Grimshaw HJ, Havens K, Sharfstein B, Steinman A, Anson D, East T, Maki RP, Rodusky A, Jin KR. 2002. The effects of shading on morphometric and meristic characteristics of Wild Celery, *Vallisneria americana* MICHX., transplants from Lake Okeechobee, Florida. *Arch Hydrobiol* 155: 65–81.
- Grīnberga L, Sprīnge G. 2008. Potential Impact of Climate Change on Aquatic Vegetation of River Salaca, Latvia. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences Section B Natural, Exact, and Applied Sciences* 62: 34–39.
- Gross N, Liancourt P, Choler P, Suding KN, Lavorel S. 2010. Strain and vegetation effects on local limiting resources explain the outcomes of biotic interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 9–19.



- Gullström M, Lundén B, Bodin M, Kangwe J, Öhman MC, Mtolera MSP, Björk M. 2006. Assessment of changes in the seagrass-dominated submerged vegetation of tropical Chwaka Bay (Zanzibar) using satellite remote sensing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67: 399–408.
- Guo H, Yijing L, Shang J, Mingyun G, Yuanyue H, Bing G. 2017. Learning from class-imbalanced data: Review of methods and applications. *Expert Systems with Applications* 73: 220–239.
- Guo-feng L, Zhang L, Cheng-xin F, Shi-qun H, Jun H, Paerl HW. 2014. The Response of Macrophytes to Nutrients and Implications for the Control of Phytoplankton Blooms in East Taihu Lake, China. *Journal of Pollution Effects & Control* 02: 1–5.
- Gurnell AM, Oosterhout MP van, Vlieger B de, Goodson JM. 2006. Reach-scale interactions between aquatic plants and physical habitat: River Frome, Dorset. *River Research and Applications* 22: 667–680.
- Haag RW. 1979. The Ecological Significance of Dormancy in Some Rooted Aquatic Plants. *Journal of Ecology* 67: 727–738.
- Hadjimitsis DG, Clayton CRI, Hope VS. 2004. An assessment of the effectiveness of atmospheric correction algorithms through the remote sensing of some reservoirs. *International Journal of Remote Sensing* 25: 3651–3674.
- Hadjimitsis DG, Themistocleous K. 2008. The importance of considering atmospheric correction in the pre-processing of satellite remote sensing data intended for the management and detection of cultural sites: a case study of the Cyprus area. *Cyprus.*, 9–12.
- Håkanson L, Boulion VV. 2004. Empirical and dynamical models of production and biomass of benthic algae in lakes. *Hydrobiologia* 522: 75–97.
- Hall FG, Strebel DE, Nickeson JE, Goetz SJ. 1991. Radiometric rectification: Toward a common radiometric response among multirate, multisensor images. *Remote Sensing of Environment* 35: 11–27.
- Haller WT, Miller JL, Garrard LA. 1976. Seasonal production and germination of *Hydrilla* vegetative propagules. *Journal of Aquatic Plant Management* 14: 26–29.
- Haller WT, Sutton DL. 1975. Community structure and competition between *Hydrilla* and *Vallisneria*. *Hyacinth Control Journal* 13: 48–50.
- Ham SF, Wright JF, Berrie AD. 1981. Growth and recession of aquatic macrophytes on an unshaded section of the River Lambourn, England, from 1971 to 1976. *Freshwater Biology* 11: 381–390.
- Ham SF, Wright JF, Berrie AD. 1982. Effect of cutting on the growth and recession of the freshwater macrophyte *Ranunculus penicillatus* (Dumort.) Bab. var. *calcareus* (R. W. Butcher) C. D. K. Cook. *Journal of environmental management* 15: 263–271.
- Hammond D, Pryce A. 2007. Climate change impacts and water temperature. Environment Agency Science Report No. SC060017/SR. Environment Agency Science.
- Han L, Rundquist DC. 2003. The spectral responses of *Ceratophyllum demersum* at varying depths in an experimental tank. *International Journal of Remote Sensing* 24: 859–864.
- Han L, Rundquist, Donald C., Liu LL, Fraser, Rolland N., Schalles, John F. 1994. The spectral responses of algal chlorophyll in water with varying levels of suspended sediment. *International Journal of Remote Sensing* 15: 3707–3718.

- Han L. 1997. Spectral Reflectance with Varying Suspended Sediment Concentrations in Clear and Algae-Laden Waters. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 63: 701–705.
- Hancke K, Glud RN. 2004. Temperature effects on respiration and photosynthesis in three diatom-dominated benthic communities. *Aquatic Microbial Ecology* 37: 265–281.
- Handley RJ, Davy AJ. 2005. Temperature effects on seed maturity and dormancy cycles in an aquatic annual, *Najas marina*, at the edge of its range. *Journal of Ecology* 93: 1185–1193.
- Hanelt D, Huppertz K, Nultsch W. 1993. Daily course of photosynthesis and photoinhibition in marine macroalgae investigated in the laboratory and field. *Marine Ecology Progress Series* 97: 31–37.
- Haramoto T, Ikusima I. 1988. Life cycle of *Egeria densa* planch., an aquatic plant naturalized in Japan. *Aquatic Botany* 30: 389–403.
- Harley MT, Findlay S. 1994. Photosynthesis-irradiance relationships for three species of submersed macrophytes in the tidal freshwater Hudson River. *Estuaries* 17: 200–205.
- Hart AM, Reader RJ, Klironomos JN. 2003. Plant coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 418–423.
- Harvey RM, Pickett JR, Bates RD. 1987. Environmental factors controlling the growth and distribution of submersed aquatic macrophytes in two South Carolina reservoirs. *Lake and Reservoir Management* 3: 243–255.
- Hasan R. 1988. Annual production and productivity of the macrophytes of river Champanala, a side spill channel of the Ganges at Bhagalpur. *Acta hydrochimica et hydrobiologica* 16: 573–578.
- Haslam SM. 1978. River Plants: The Macrophytic Vegetation of Watercourses, Forrest Text, Cardigan, 450 p.
- Hasler AD, Jones E. 1949. Demonstration of the Antagonistic Action of Large Aquatic Plants on Algae and Rotifers. *Ecology* 30: 359–364.
- Hastie T, Tibshirani R, Friedman J. 2009. The Elements of Statistical Learning: Data Mining, Inference, and Prediction, Springer-Verlag New York Inc., New York, NY, 745 p.
- Hatton-Ellis T, Grieve N, Newman J. 2003. Ecology of Watercourses Characterised by *Ranunculon fluitantis* and *Callitricho-Batrachion* Vegetation. *Conserving Natura 2000 Rivers Ecology Series* 67.
- Haury J, Baglinière J-L. 1996. Les macrophytes, facteur structurant de l'habitat piscicole en Rivière à Salmonidae. Étude de microrépartition sur un secteur végétalisé du Scorff (Bretagne Sud). *Cybium: international journal of ichthyology* 20: 111–127.
- Haury J, Dutartre A, Binesse F, Codhant H, Valkman G. 2001. Macrophyte biotypologies of rivers in Lozère — France. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen* 27: 3510–3517.
- Haury J, Gouesse Aïdara L. 1999. Macrophyte cover and standing crop in the River Scorff and its tributaries (Brittany, northwestern France): scale, patterns and process. *Hydrobiologia* 415: 109–115.
- Haury J, Peltre M-C, Trémolières M, Barbe J, Thiébaud G, Bernez I, Daniel H, Chatenet P, Haan-Archipof G, Muller S, Dutartre A, Laplace-Treytoure C, Cazaubon A, Lambert-Servien E.

2006. A new method to assess water trophic and organic pollution – the Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR): its application to different types of river and pollution. *Hydrobiologia* 570: 153–158.
- Haury J. 1992. Les types éco-morphologiques des macrophytes. Intérêt pour la description et la compréhension de la végétation des cours d'eau. A.N.P.P., Versailles, France., 1039–1047.
- Havens KE, Harwell MC, Brady MA, Sharfstein B, East TL, Rodusky AJ, Anson D, Maki RP. 2002. Large-scale mapping and predictive modeling of submerged aquatic vegetation in a shallow eutrophic lake. *ScientificWorldJournal* 2: 949–965.
- Havens KE, Sharfstein B, Brady MA, East TL, Harwell MC, Maki RP, Rodusky AJ. 2004. Recovery of submerged plants from high water stress in a large subtropical lake in Florida, USA. *Aquatic Botany* 78: 67–82.
- Havens KE. 2008. Cyanobacteria blooms: effects on aquatic ecosystems. *Advances in Experimental Medicine and Biology* 619: 733–747.
- Heblinski J, Schmieder K, Heege T, Agyemang TK, Sayadyan H, Vardanyan L. 2011. High-resolution satellite remote sensing of littoral vegetation of Lake Sevan (Armenia) as a basis for monitoring and assessment. *Hydrobiologia* 661: 97–111.
- Hedley J. 2008. A three-dimensional radiative transfer model for shallow water environments. *Optics Express* 16: 21887–21902.
- Hedley JD, Russell BJ, Randolph K, Pérez-Castro MÁ, Vásquez-Elizondo RM, Enríquez S, Dierssen HM. 2017. Remote Sensing of Seagrass Leaf Area Index and Species: The Capability of a Model Inversion Method Assessed by Sensitivity Analysis and Hyperspectral Data of Florida Bay. *Frontiers in Marine Science* 4: 1–20.
- Heidelbaugh WS, Nelson WG. 1996. A power analysis of methods for assessment of change in seagrass cover. *Aquatic Botany* 53: 227–233.
- Heino J, Virkkala R, Toivonen H. 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews* 84: 39–54.
- Henley WJ. 1993. Measurement and Interpretation of Photosynthetic Light-Response Curves in Algae in the Context of Photoinhibition and Diel Changes. *Journal of Phycology* 29: 729–739.
- Henry CP, Amoros C, Bornette G. 1996. Species traits and recolonization processes after flood disturbances in riverine macrophytes. *Vegetatio* 122: 13–27.
- Herb WR, Stefan HG. 2003. Integral growth of submersed macrophytes in varying light regimes. *ECOLOGICAL MODELLING* 168: 77–100.
- Herb WR, Stefan HG. 2005. Dynamics of vertical mixing in a shallow lake with submersed macrophytes. *Water Resources Research* 41.
- Hervouet J-M. 2007. Hydrodynamics of Free Surface Flows: Modelling with the finite element method 1., John Wiley & Sons, Ltd.
- Herzka S, Dunton K. 1997. Seasonal photosynthetic patterns of the seagrass *Thalassia testudinum* in the western Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series* 152: 103–117.
- Herzka SZ, Dunton KH. 1998. Light and carbon balance in the seagrass *Thalassia testudinum*: evaluation of current production models. *Marine Biology* 132: 711–721.

- Hestir EL, Khanna S, Andrew ME, Santos MJ, Viers JH, Greenberg JA, Rajapakse SS, Ustin SL. 2008. Identification of invasive vegetation using hyperspectral remote sensing in the California Delta ecosystem. *Remote Sensing of Environment* 112: 4034–4047.
- Hillman WS. 1961. The Lemnaceae, or duckweeds. *The Botanical Review* 27: 221–287.
- Hilton J, O'Hare M, Bowes MJ, Jones JI. 2006. How green is my river? A new paradigm of eutrophication in rivers. *Science of The Total Environment* 365: 66–83.
- Hobday AJ, Lough JM. 2011. Projected climate change in Australian marine and freshwater environments. *Marine and Freshwater Research* 62: 1000–1014.
- Holaday AS, Bowes G. 1980. C4 Acid Metabolism and Dark CO2 Fixation in a Submersed Aquatic Macrophyte (*Hydrilla verticillata*) 1. *Plant Physiology* 65: 331–335.
- Hootsmans MJM, Vermaat JE. 1994. Light-response curves of *Potamogeton pectinatus* L. as a function of plant age and irradiance level during growth. In: van Vierssen W, Hootsmans M, Vermaat J, eds. Lake Veluwe, a Macrophyte-dominated System under Eutrophication Stress, Springer Netherlands, Dordrecht., 62–117.
- Hossain K, Yadav S, Quaik S, Pant G, Maruthi AY, Ismail N. 2017. Vulnerabilities of macrophytes distribution due to climate change. *Theoretical and Applied Climatology* 129: 1123–1132.
- Hough AR, Wetzel RG. 1977. Photosynthetic pathways of some aquatic plants. *Aquatic Botany* 3: 297–313.
- Hough RA. 1974. Photorespiration and productivity in submersed aquatic vascular plants. *Limnology and Oceanography* 19: 912–927.  
<https://www.ingentaconnect.com/content/schweiz/fal/2010/00000177/00000002/art00005>  
 (accessed March 20, 2020).
- Hu F, Bolding K, Bruggeman J, Jeppesen E, Flindt MR, Gerven L van, Janse JH, Janssen ABG, Kuiper JJ, Mooij WM, Trolle D. 2016. FABM-PCLake – linking aquatic ecology with hydrodynamics. *Geoscientific Model Development* 9: 2271–2278.
- Hu H, Hong Y. 2008. Algal-bloom control by allelopathy of aquatic macrophytes — A review. *Frontiers of Environmental Science & Engineering in China* 2: 421–438.
- Huang C, Davis LS, Townshend JRG. 2002. An assessment of support vector machines for land cover classification. *International Journal of Remote Sensing* 23: 725–749.
- Hudon C, Lalonde S, Gagnon P. 2000. Ranking the effects of site exposure, plant growth form, water depth, and transparency on aquatic plant biomass. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 31–42.
- Hudon C. 1997. Impact of water level fluctuations on St. Lawrence River aquatic vegetation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2853–2865.
- Hughes RM, Peck DV. 2008. Acquiring data for large aquatic resource surveys: the art of compromise among science, logistics, and reality. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 837–859.
- Hulme PE. 2007. Biological invasions in Europe: drivers, pressures, states, impacts and responses. In: Hester RE, Harrison RM, eds. Biodiversity Under Threat, The Royal Society of Chemistry, UK., 56–80.

- Hunter PD, Gilvear DJ, Tyler AN, Willby NJ, Kelly A. 2010. Mapping macrophytic vegetation in shallow lakes using the Compact Airborne Spectrographic Imager (CASI). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 20: 717–727.
- Hupfer M, Dollan A. 2003. Immobilisation of phosphorus by iron-coated roots of submerged macrophytes. *Hydrobiologia* 506: 635–640.
- Hussner A, Hoelken HP, Jahns P. 2010. Low light acclimated submerged freshwater plants show a pronounced sensitivity to increasing irradiances. *Aquatic Botany* 93: 17–24.
- Hussner A, Hofstra D, Jahns P. 2011. Diurnal courses of net photosynthesis and photosystem II quantum efficiency of submerged *Lagarosiphon major* under natural light conditions. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206: 904–909.
- Hussner A, Stiers I, Verhofstad MJJM, Bakker ES, Grutters BMC, Haury J, van Valkenburg JLCH, Brundu G, Newman J, Clayton JS, Anderson LWJ, Hofstra D. 2017. Management and control methods of invasive alien freshwater aquatic plants: A review. *Aquatic Botany* 136: 112–137.
- Hussner A. 2009. Growth and photosynthesis of four invasive aquatic plant species in Europe. *Weed Research* 49: 506–515.
- Husson E, Hagner O, Ecke F. 2014. Unmanned aircraft systems help to map aquatic vegetation. Schmidtlein S, ed. *Applied Vegetation Science* 17: 567–577.
- Husson E, Reese H, Ecke F. 2017. Combining Spectral Data and a DSM from UAS-Images for Improved Classification of Non-Submerged Aquatic Vegetation. *Remote Sensing* 9: 247.

## I-J

- Ikusima I. 1965. Ecological studies on the productivity of aquatic plant communities I. Measurement of photosynthetic activity. *Botanic magazine* 78: 202–211.
- Imamoto H, Horiya K, Yamasaki M, Washitani I. 2007. An experimental system to study ecophysiological responses of submerged macrophytes to temperature and light. *Ecological Research* 22: 172–176.
- IPCC. 2018. Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty, Masson-Delmote V, Zhai P, Pörtner H-O, Roberts D, Skea J, Shukla PR, Pirani A, Moufouma-Okia W, Péan C, Pidcock, R, Connors S, Matthews JBR, Chen Y, Zhoun X, Gomis MI, Lonnoy E, Maycock T, Tignor M, Waterfield T, eds., Intergovernmental Panel on Climate Change, 630 p.
- Jadhav RS, Buchberger SG. 1995. Effects of vegetation on flow through free water surface wetlands. *Ecological Engineering* 5: 481–496.
- Jahnke LS, Eighmy TT, Fagerberg WR. 1991. Studies of *Elodea nuttallii* grown under photorespiratory conditions. I. Photosynthetic characteristics. *Plant, Cell & Environment* 14: 147–156.
- Janse JH, van Donk E, Aldenberg T. 1998. A model study on the stability of the macrophyte-dominated state as affected by biological factors. *Water Research* 32: 2696–2706.
- Järvelä J. 2005. Effect of submerged flexible vegetation on flow structure and resistance. *Journal of Hydrology* 307: 233–241.
- Jassby AD, Platt T. 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton: Photosynthesis-light equation. *Limnology and Oceanography* 21: 540–547.
- Jasser I. 1995. The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions. *Hydrobiologia* 306: 21–32.
- Jensen J R. 2007. Remote Sensing of the Environment: An Earth Resource Perspective, 2nd Edition, Brigham Young University, 656 p.
- Jensen JR, Hodgson ME, Christensen E, Mackey HE Jr, Tinney LR, Sharitz R. 1986. Remote Sensing Inland Wetlands: A Multispectral Approach. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing* 52: 87–100.
- Jensen JR, Narumalani S, Weatherbee O, Mackey HE Jr. 1993. Measurement of Seasonal and Yearly Cattail and Waterlily Changes Using Multidate SPOT panchromatic Data. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 59: 519–525.
- Jensen JR, Narumalani S, Weatherbee O, Morris KSJ. 1992. Predictive modeling of cattail and waterlily distribution in a South Carolina reservoir using GIS. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 58: 1561–1568.



- Jensen JR, Rutchey K, Koch MS, Narumalani S. 1995. Inland Wetland Change Detection in the Everglades Water Conservation Area 2A Using a Time Series of Normalized Remotely Sensed Data. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 61: 199–209.
- Jeppesen E, Meerhoff M, Jacobsen BA, Hansen RS, Søndergaard M, Jensen JP, Lauridsen TL, Mazzeo N, Branco CWC. 2007. Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation—the successful strategy varies with lake size and climate. *Hydrobiologia* 581: 269–285.
- Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K. 1998. The structuring role of submerged macrophytes in lakes, New York, NY, 427 p.
- Jiang H, Zhao D, Cai Y, An S. 2012. A Method for Application of Classification Tree Models to Map Aquatic Vegetation Using Remotely Sensed Images from Different Sensors and Dates. *Sensors (Basel)* 12: 12437–12454.
- Jin K-R, Ji Z-G. 2013. A long term calibration and verification of a submerged aquatic vegetation model for Lake Okeechobee. *Ecological Processes* 2: 23.
- Johnson JA, Newman RM. 2011. A comparison of two methods for sampling biomass of aquatic plants. *Journal of Aquatic Plant Management* 49: 1–8.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M. 1996. Organisms as Ecosystem Engineers. In: Samson FB, Knopf FL, eds. *Ecosystem Management: Selected Readings*, Springer, New York, NY., 130–147.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M. 1997. Positive and Negative Effects of Organisms as Physical Ecosystem Engineers. *Ecology* 78: 1946–1957.
- Jones JJ, Young JO, Eaton JW, Moss B. 2002. The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton. *Journal of Ecology* 90: 12–24.
- Jones JJ. 2005. The metabolic cost of bicarbonate use in the submerged plant *Elodea nuttallii*. *Aquatic Botany* 83: 71–81.
- Jørgensen BB, Revsbech NP. 1985. Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus. *Limnology and Oceanography* 30: 111–122.
- Jung J, Lee SC, Choi H-K. 2008. Anatomical patterns of aerenchyma in aquatic and wetland plants. *Journal of Plant Biology* 51: 428–439.
- Jung Y. 2017. Multiple predicting K-fold cross-validation for model selection. *Journal of Nonparametric Statistics* 1–18.

## K-L

- Kai W, Zhiwei Z. 2006. Occurrence of Arbuscular Mycorrhizas and Dark Septate Endophytes in Hydrophytes from Lakes and Streams in Southwest China. *International Review of Hydrobiology* 91: 29–37.
- Kamboj V, Kamboj N, Sharma S. 2018. Environmental Impact of River Bed Mining-A Review. *International Journal of Environmental Scientific Research and Reviews* 7: 504–520.
- Kamenetsky R, Peterson RL, Melville LH, Machado CF, Bewley JD. 2005. Seasonal adaptations of the tuberous roots of *Ranunculus asiaticus* to desiccation and resurrection by changes in cell structure and protein content. *New Phytologist* 166: 193–204.
- Kana T. 1990. Light-dependent oxygen cycling measured by an oxygen-18 isotope dilution technique. *Marine Ecology Progress Series* 64: 293–300.
- Kankaala P, Ojala A, Tulonen T, Haapamäki J, Arvola L. 2000. Response of littoral vegetation on climate warming in the boreal zone; an experimental simulation. *Aquatic Ecology* 34: 433–444.
- Karlsson J, Byström P, Ask J, Ask P, Persson L, Jansson M. 2009. Light limitation of nutrient-poor lake ecosystems. *Nature* 460: 506–509.
- Kavzoglu T, Colkesen I. 2009. A kernel functions analysis for support vector machines for land cover classification. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 11: 352–359.
- Kay S, Hedley J, Lavender S. 2009. Sun Glint Correction of High and Low Spatial Resolution Images of Aquatic Scenes: a Review of Methods for Visible and Near-Infrared Wavelengths. *Remote Sensing* 1: 697–730.
- Keddy P, Fraser LH, Wisheu IC. 1998. A comparative approach to examine competitive response of 48 wetland plant species. *Journal of Vegetation Science* 9: 777–786.
- Keddy P, Fraser LH. 2000. Four general principles for the management and conservation of wetlands in large lakes: The role of water levels, nutrients, competitive hierarchies and centrifugal organization. *Lakes & Reservoirs: Science, Policy and Management for Sustainable Use* 5: 177–185.
- Kelly A, Harris J. 2010. Aquatic Plant Monitoring in the Broads. In: Hurford C, Schneider M, Cowx I, eds. *Conservation Monitoring in Freshwater Habitats: A Practical Guide and Case Studies*, Springer Netherlands, Dordrecht., 261–276.
- Kelly DJ, Hawes I. 2005. Effects of invasive macrophytes on littoral-zone productivity and foodweb dynamics in a New Zealand high-country lake. *Freshwater Science* 24: 300–320.
- Kelly DJ, McKerchar A, Hicks M. 2005. Making concrete: ecological implications of gravel extraction in New Zealand rivers. *Water & Atmosphere* 13: 20–21.
- Kelly MG, Thyssen N, Moeslund B. 1983. Light and the annual variation of oxygen- and carbon-based measurements of productivity in a macrophyte-dominated river. *Limnology and Oceanography* 28: 503–515.

- Kemp MW, Batleson R, Bergstrom P, Carter V, Gallegos CL, Hunley W, Karrh L, Koch EW, Landwehr JM, Moore KA, Murray L, Naylor M, Rybicki NB, Court Stevenson J, Wilcox DJ. 2004. Habitat requirements for submerged aquatic vegetation in Chesapeake Bay: Water quality, light regime, and physical-chemical factors. *Estuaries* 27: 363–377.
- Kemp MW, Lewis MR, Jones TW. 1986. Comparison of methods for measuring production by the submersed macrophyte, *Potamogeton perfoliatus* L.1,2: Macrophyte production. *Limnology and Oceanography* 31: 1322–1334.
- Kemp MW, Murray L. 1986. Oxygen release from roots of the submersed macrophyte *Potamogeton perfoliatus* L.: Regulating factors and ecological implications. *Aquatic Botany* 26: 271–283.
- Kemp MW, Sear D, Collins A, Naden P, Jones I. 2011. The impacts of fine sediment on riverine fish. *Hydrological Processes* 25: 1800–1821.
- Kenov IA. 2013. Modelling Seagrass Biomass and Relative Nutrient Content. *Journal of Coastal Research* 29: 1470.
- Kentula ME, McIntire CD. 1986. The Autecology and Production Dynamics of Eelgrass (*Zostera marina* L.) in Netarts Bay, Oregon. *Estuaries* 9: 188.
- Kirk J T,O. 1994. Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 662 p.
- Klaassen M, Nolet BA. 2007. The role of herbivorous water birds in aquatic systems through interactions with aquatic macrophytes, with special reference to the Bewick's Swan – Fennel Pondweed system. *Hydrobiologia* 584: 205–213.
- Klemas V. 2013. Remote sensing of emergent and submerged wetlands: an overview. *International Journal of Remote Sensing* 34: 6286–6320.
- Koch EW. 2001. Beyond light: Physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries* 24: 1–17.
- Köhler J, Hachoł J, Hilt S. 2010. Regulation of submersed macrophyte biomass in a temperate lowland river: Interactions between shading by bank vegetation, epiphyton and water turbidity. *Aquatic Botany* 92: 129–136.
- Kohout P, Sýkorová Z, Čtvrtlíková M, Rydlová J, Suda J, Vohník M, Sudová R. 2012. Surprising spectra of root-associated fungi in submerged aquatic plants. *FEMS Microbiology Ecology* 80: 216–235.
- Komatsu T, Igarashi C, Tatsukawa K, Sultana S, Matsuoka Y, Harada S. 2003. Use of multi-beam sonar to map seagrass beds in Otsuchi Bay on the Sanriku Coast of Japan. *Aquatic Living Resources* 16: 223–230.
- Kosten S, Kamarainen A, Jeppesen E, Van Nes EH, Peeters ETHM, Mazzeo N, Sass L, Hauxwell J, Hansel-Welch N, Lauridsen TL, Søndergaard M, Bachmann RW, Lacerot G, Scheffer M. 2009. Climate-related differences in the dominance of submerged macrophytes in shallow lakes. *Global Change Biology* 15: 2503–2517.
- Kotta J, Kutser T, Teeveer K, Vahtmäe E, Pärnoja M. 2013. Predicting Species Cover of Marine Macrophyte and Invertebrate Species Combining Hyperspectral Remote Sensing, Machine Learning and Regression Techniques. *PLOS ONE* 8: e63946.

- Kotta J, Möller T, Orav-Kotta H, Pärnoja M. 2014. Realized niche width of a brackish water submerged aquatic vegetation under current environmental conditions and projected influences of climate change. *Marine Environmental Research* 102: 88–101.
- Kouamé MK, Diétoa MY, Costa SKD, Edia EO, Ouattara A, Gourène G. 2010. Aquatic macroinvertebrate assemblages associated with root masses of water hyacinths, *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach, 1883 (Commelinales: Pontederiaceae) in Taabo Lake, Ivory Coast. *Journal of Natural History* 44: 257–278.
- Kouamé MK, Diétoa MY, Edia EO, Da Costa SK, Ouattara A, Gourène G. 2011. Macroinvertebrate communities associated with macrophyte habitats in a tropical man-made lake (Lake Taabo, Côte d'Ivoire). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 03.
- Kragh T, Søndergaard M, Tranvik L. 2008. Effect of exposure to sunlight and phosphorus-limitation on bacterial degradation of coloured dissolved organic matter (CDOM) in freshwater. *FEMS Microbiology Ecology* 64: 230–239.
- Kroeker KJ, Kordas RL, Crim RN, Singh GG. 2010. Meta-analysis reveals negative yet variable effects of ocean acidification on marine organisms. *Ecology Letters* 13: 1419–1434.
- Kruss A, Tegowski J, Blondel P. 2008. Estimation of macrophytes using single and multibeam echo sounders and sidescan sonar in Arctic fjords (Hornsund and Kongsfjord, West Svalbard). *The Journal of the Acoustical Society of America* 123: 1743–1748.
- Kumar L, Schmidt K, Dury S, Skidmore A. 2001. Imaging Spectrometry and Vegetation Science. In: Meer FD van der, Jong SMD, eds. *Imaging Spectrometry: Basic Principles and Prospective Applications*, Springer Netherlands, Dordrecht., 111–155.
- Kundzewicz ZW, Mata LJ, Arnell NW, Döll P, Kabat P, Jiménez B, Miller KA, Oki T, Sen Z, Shiklomanoc IA. 2007. Freshwater Resources and their Management. In: Parry ML, Canziani OF, Palutikof JP, van der Linden PJ, Hanson CE, eds. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press., Cambridge, UK., 173–210.
- Lambert R. 1989. Cartographie géomorphologique de la vallée de la Garonne. *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest Sud-Ouest Européen* 60: 637–648.
- Lane SN, Tayefi V, Reid SC, Yu D, Hardy RJ. 2007. Interactions between sediment delivery, channel change, climate change and flood risk in a temperate upland environment. *Earth Surface Processes and Landforms* 32: 429–446.
- Lange OL, Schulze E-D, Evenari M, Kappen L, Buschbom U. 1975. The temperature-related photosynthetic capacity of plants under desert conditions : II. Possible controlling mechanisms for the seasonal changes of the photosynthetic response to temperature. *Oecologia* 18: 45–53.
- Lathrop RG, Montesano PM, Haag S. 2006. A Multi-scale Segmentation Approach to Mapping Seagrass Habitats Using Airborne Digital Camera Imagery. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 72: 665–675.
- Lauridsen TL, Lodge DM. 1996. Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: Chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat. *Limnology and Oceanography* 41: 794–798.
- Le Bagousse-Pinguet Y, Gross EM, Straile D. 2012. Release from competition and protection determine the outcome of plant interactions along a grazing gradient. *Oikos* 121: 95–101.

- Le Bagousse-Pinguet Y, Maalouf J-P, Touzard B, Michalet R. 2014. Importance, but not intensity of plant interactions relates to species diversity under the interplay of stress and disturbance. *Oikos* 123: 777–785.
- Lechner AM, Stein A, Jones SD, Ferwerda JG. 2009. Remote sensing of small and linear features: Quantifying the effects of patch size and length, grid position and detectability on land cover mapping. *Remote Sensing of Environment* 113: 2194–2204.
- Lederman TC, Tett P. 1981. Problems in Modelling the Photosynthesis-Light Relationship for Phytoplankton. *Botanica Marina* 24: 125–134.
- Lee K-S, Park SR, Kim YK. 2005. Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350: 144–175.
- Lefebvre A, Thompson CEL, Collins KJ, Amos CL. 2009. Use of a high-resolution profiling sonar and a towed video camera to map a *Zostera marina* bed, Solent, UK. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82: 323–334.
- Lehmann A, Jaquet J-M, Lachavanne J-B. 1997. A GIS approach of aquatic plant spatial heterogeneity in relation to sediment and depth gradients, Lake Geneva, Switzerland. *Aquatic Botany* 58: 347–361.
- Lehmann A, Lachavanne J-B. 1997. Geographic information systems and remote sensing in aquatic botany. *Aquatic Botany* 58: 195–207.
- Lehmann A. 1998. GIS Modeling of Submerged Macrophyte Distribution Using Generalized Additive Models. *Plant Ecology* 139: 113–124.
- Leyer I. 2005. Predicting plant species' responses to river regulation: the role of water level fluctuations. *Journal of Applied Ecology* 42: 239–250.
- Lhuissier L, Lamblin V, Sauquet E, Arama Y, Goulard F, Strosser P. 2016. Garonne 2050: a prospective study. *La Houille Blanche - Revue internationale de l'eau* 30–35.
- Li B, Gu B, Yang Z, Zhang T. 2018. The role of submerged macrophytes in phytoremediation of arsenic from contaminated water: A case study on *Vallisneria natans* (Lour.) Hara. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 165: 224–231.
- Li Z, He L, Zhang H, Urrutia-Cordero P, Ekvall MK, Hollander J, Hansson L-A. 2017. Climate warming and heat waves affect reproductive strategies and interactions between submerged macrophytes. *Global Change Biology* 23: 108–116.
- Liaw A, Wiener M. 2002. Classification and Regression by Random Forest. *R news* 2: 5.
- Lieutaud A, Puech C. 1996. Méthode de traitement d'images adaptée au capteur SPOT5 pour une cartographie quantitative des herbiers lagunaires submergés. *Bulletin - Societe Francaise de Photogrammetrie et de Teledetection* 115–120.
- Lillesand T, Kiefer R W, Chipman J W. 2015. Remote Sensing and Image Interpretation, 7th Edition | Wiley, John Wiley & Sons, Hoboken, 736 p.
- Liu X, Zhang Y, Shi K, Zhou Y, Tang X, Zhu G, Qin B. 2015. Mapping Aquatic Vegetation in a Large, Shallow Eutrophic Lake: A Frequency-Based Approach Using Multiple Years of MODIS Data. *Remote Sensing* 7: 10295–10320.

- Lodge DM, Williams S, MacIsaac HJ, Hayes KR, Leung B, Reichard S, Mack RN, Moyle PB, Smith M, Andow DA, Carlton JT, McMichael A. 2006. Biological invasions: recommendations for U.S. policy and management. *Ecological Applications* 16: 2035–2054.
- Lodge DM. 1991. Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquatic Botany* 41: 195–224.
- Loiselle SA, Bracchini L, Cózar A, Dattilo AM, Rossi C. 2005. Extensive spatial analysis of the light environment in a subtropical shallow lake, Laguna Iberá, Argentina. *Hydrobiologia* 534: 181–191.
- López F, Garcia MH. 2001. Mean flow and turbulence structure of open-channel flow through non-emergent vegetation. *Journal of Hydraulic Engineering* 127: 392–402.
- López-Sandoval DC, Delgado-Huertas A, Agustí S. 2018. The 13C method as a robust alternative to 14C-based measurements of primary productivity in the Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research* 40: 544–554.
- Lough JM, Hobday AJ. 2011. Observed climate change in Australian marine and freshwater environments. *Marine and Freshwater Research* 62: 984–999.
- Lu D, Cho HJ. 2011. An improved water-depth correction algorithm for seagrass mapping using hyperspectral data. *Remote Sensing Letters* 2: 91–97.
- Lu D, Weng Q. 2007. A survey of image classification methods and techniques for improving classification performance. *International Journal of Remote Sensing* 28: 823–870.
- Lu G, Wang B, Zhang C, Li S, Wen J, Lu G, Zhu C, Zhou Y. 2018. Heavy metals contamination and accumulation in submerged macrophytes in an urban river in China. *International Journal of Phytoremediation* 20: 839–846.
- Luczkovich JJ, Wagner TW, Michalek JL, Stoffle RW. 1993. Discrimination of coral reefs, seagrass meadows, and sand bottom types from space: A Dominican Republic case study. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 59: 385–389.
- Luo J, Duan H, Ma R, Jin X, Li F, Hu W, Shi K, Huang W. 2017. Mapping species of submerged aquatic vegetation with multi-seasonal satellite images and considering life history information. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 57: 154–165.
- Luo J, Ma R, Duan H, Hu W, Zhu J, Huang W, Lin C. 2014. A New Method for Modifying Thresholds in the Classification of Tree Models for Mapping Aquatic Vegetation in Taihu Lake with Satellite Images. *Remote Sensing* 6: 7442–7462.
- Lyons M, Roelfsema CM, Kovacs EM, Samper-Villarreal J, Saunders MI, Maxwell PS, Phinn SR. 2015. Rapid monitoring of seagrass biomass using a simple linear modelling approach, in the field and from space. *Marine Ecology Progress Series* 530: 1–14.



## M-N

- Ma L, Li M, Ma X, Cheng L, Du P, Liu Y. 2017. A review of supervised object-based land-cover image classification. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 130: 277–293.
- Ma R, Duan H, Gu X, Zhang S. 2008. Detecting Aquatic Vegetation Changes in Taihu Lake, China Using Multi-temporal Satellite Imagery. *Sensors* 8: 3988–4005.
- Maberly SC, Madsen TV. 2002. Freshwater angiosperm carbon concentrating mechanisms: processes and patterns. *Functional Plant Biology* 29: 393–405.
- Maberly SC, Spence DHN. 1983. Photosynthetic Inorganic Carbon use by Freshwater Plants. *The Journal of Ecology* 71: 705.
- Maberly SC, Spence DHN. 1989. Photosynthesis and photorespiration in freshwater organisms: Amphibious plants. *Aquatic Botany* 34: 267–286.
- Maberly SC. 1985. Photosynthesis by *Fontinalis Antipyretica*. *New Phytologist* 100: 127–140.
- Maberly SC. 1996. Diel, episodic and seasonal changes in pH and concentrations of inorganic carbon in a productive lake. *Freshwater Biology* 35: 579–598.
- MacAlister C, Mahaxay M. 2009. Mapping wetlands in the Lower Mekong Basin for wetland resource and conservation management using Landsat ETM images and field survey data. *Journal of Environmental Management* 90: 2130–2137.
- Mackay SJ, Arthington AH, Kennard MJ, Pusey BJ. 2003. Spatial variation in the distribution and abundance of submersed macrophytes in an Australian subtropical river. *Aquatic Botany* 77: 169–186.
- Madsen J, Eichler LW, Boylen CW. 1988. Vegetative Spread of Eurasian Watermilfoil in lake George, New York. *Journal of Aquatic Plant Management* 26: 47–50.
- Madsen JD, Adams MS. 1989. The light and temperature dependence of photosynthesis and respiration in *Potamogeton pectinatus* L. *Aquatic Botany* 36: 23–31.
- Madsen JD, Boylen CW. 1990. The physiological ecology of Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum*) and native macrophytes in Lake George: Depth distribution of biomass and photosynthesis. No. 89–6. Rensselaer Fresh Water Institute, Rensselaer Fresh Water Institute, Troy, NY, U.S.A.
- Madsen JD, Chambers PA, James WF, Koch EW, Westlake DF. 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 444: 71–84.
- Madsen JD, Hartleb CF, Boylen CW. 1991. Photosynthetic Characteristics of *Myriophyllum spicatum* and 6 Submersed Aquatic Macrophyte Species Native to Lake George, New-York. *Freshwater Biology* 26: 233–240.
- Madsen JD, Owens CS. 1998. Seasonal Biomass and Carbohydrate Allocation in Dioecious *Hydrilla*. *Journal of Aquatic Plant Management* 36: 138–145.
- Madsen JD, Sutherland JW, Bloomfield JA, Eichler LW, Boylen CW. 1991. The decline of native vegetation under dense Eurasian watermilfoil canopies. *Journal of Aquatic Plant Management* 29: 94–99.

- Madsen JD, Taggett LJ, Bombard RT, Boylen CW. 1990. Lake George Eurasian Watermilfoil Survey 1989. Lake George Association Fund, Rensselaer Polytechnic Institute, Troy, NY.
- Madsen JD. 1991. Resource allocation at the individual plant level. *Aquatic Botany* 41: 67–86.
- Madsen JD. 2000. Advantages and Disadvantages of Aquatic Plant Management Techniques. Final report No. ERDC/EL MP-00-1U.S. Army Engineer Research and Development Center, Washington D.C.
- Madsen TV, Brix H. 1997. Growth, photosynthesis and acclimation by two submerged macrophytes in relation to temperature. *Oecologia* 110: 320–327.
- Madsen TV, Sand-Jensen K. 1991. Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes. *Aquatic Botany* 41: 5–40.
- Madsen TV, Sand-Jensen K. 1994. The interactive effects of light and inorganic carbon on aquatic plant growth. *Plant, Cell & Environment* 17: 955–962.
- Maeder J, Narumalani, Sunil, Rundquist DC, Perk RL, Schalles JF, Hutchins KS, Kech, J. 2002. Classifying and Mapping General Coral-Reef Structure Using Ikonos Data. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 68: 1297–1305.
- Magnin NC, Cooley BA, Reiskind JB, Bowes G. 1997. Regulation and localization of key enzymes during the induction of Kranz-Less, C4-type photosynthesis in *Hydrilla verticillata*. *Plant Physiology* 115: 1681–1689.
- Magnuson JJ, Meisner JD, Hill DK. 1990. Potential Changes in the Thermal Habitat of Great Lakes Fish after Global Climate Warming. *Transactions of the American Fisheries Society* 119: 254–264.
- Mainstone CP, Parr W. 2002. Phosphorus in rivers — ecology and management. *Science of The Total Environment* 282–283: 25–47.
- Malthus TJ, George DG. 1997. Airborne remote sensing of macrophytes in Cefni Reservoir, Anglesey, UK. *Aquatic Botany* 58: 317–332.
- Malthus TJ. 2017. Chapter 9 - Bio-optical Modeling and Remote Sensing of Aquatic Macrophytes. In: Mishra DR, ed. *Bio-optical Modeling and Remote Sensing of Inland Waters*, Elsevier., 263–308.
- Marcello J, Eugenio F, Martín J, Marqués F. 2018. Seabed Mapping in Coastal Shallow Waters Using High Resolution Multispectral and Hyperspectral Imagery. *Remote Sensing* 10: 1208.
- Marion L, Paillisson J-M. 2003. A mass balance assessment of the contribution of floating-leaved macrophytes in nutrient stocks in an eutrophic macrophyte-dominated lake. *Aquatic Botany* 75: 249–260.
- Maritorena S, Morel A, Gentili B. 1994. Diffuse reflectance of oceanic shallow waters: Influence of water depth and bottom albedo. *Limnology and Oceanography* 39: 1689–1703.
- Marsh JA, Dennison WC, Alberte RS. 1986. Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 101: 257–267.
- Marshall EJP, Westlake DF. 1990. Water velocities around water plants in chalk streams. *Folia geobotanica phytotax* 25: 279.

- Marshall TR, Lee PF. 1994. Mapping aquatic macrophytes through digital image analysis of aerial photographs: an assessment. *Journal of Aquatic Plant Management* 32: 61–66.
- Martin M. 2017. Toulouse : prolifération d’algues dans la Garonne. *France info Occitanie*.
- Masini RJ, Manning CR. 1997. The photosynthetic responses to irradiance and temperature of four meadow-forming seagrasses. *Aquatic Botany* 58: 21–36.
- Mateo M, Renom P, Hemminga M, Peene J. 2001. Measurement of seagrass production using the <sup>13</sup>C stable isotope compared with classical O<sub>2</sub> and <sup>14</sup>C methods. *Marine Ecology Progress Series* 223: 157–165.
- Mathias Kondolf G. 1994. Geomorphic and environmental effects of instream gravel mining. *Landscape and Urban Planning* 28: 225–243.
- McBride GB. 1992. Simple calculation of daily photosynthesis by means of five photosynthesis-light equations. *Limnology and Oceanography* 37: 1796–1808.
- McCann MJ. 2016. Response diversity of free-floating plants to nutrient stoichiometry and temperature: growth and resting body formation. *PeerJ* 4: e1781.
- McConnaughey TA, LaBaugh JW, Rosenberry D O, Striegl RG, Reddy MM, Schuster PF, Carter V. 1994. Carbon budget for a groundwater-fed lake: Calcification supports summer photosynthesis. *Limnology and Oceanography* 39: 1319–1332.
- Mckee D, Hatton K, Eaton JW, Atkinson D, Atherton A, Harvey I, Moss B. 2002. Effects of simulated climate warming on macrophytes in freshwater microcosm communities. *Aquatic Botany* 74: 71–83.
- Meerhoff M, Teixeira-de Mello F, Kruk C, Alonso C, González-Bergonzoni I, Pacheco JP, Lacerot G, Arim M, Beklioğlu M, Brucet S, Goyenola G, Iglesias C, Mazzeo N, Kosten S, Jeppesen E. 2012. 4 - Environmental Warming in Shallow Lakes: A Review of Potential Changes in Community Structure as Evidenced from Space-for-Time Substitution Approaches. In: Jacob U, Woodward G, eds. *Advances in Ecological Research*, Academic Press., 259–349.
- Meire DWSA, Kondziolka JM, Nepf HM. 2014. Interaction between neighboring vegetation patches: Impact on flow and deposition. *Water Resources Research* 50: 3809–3825.
- Mellors JE. 1991. An evaluation of a rapid visual technique for estimating seagrass biomass. *Aquatic Botany* 42: 67–73.
- Melzer A. 1999. Aquatic macrophytes as tools for lake management. In: Harper DM, Brierley B, Ferguson AJD, Phillips G, eds. *The Ecological Bases for Lake and Reservoir Management*, Springer Netherlands, Dordrecht., 181–190.
- Menéndez M, Hernández O, Comín FA. 2003. Seasonal comparisons of leaf processing rates in two Mediterranean rivers with different nutrient availability. *Hydrobiologia* 495: 159–169.
- Meynet. 1993. *Ranunculus*. In: De Hertogh AA, Le Nard M, eds. *Physiology of Flower Bulbs: A Comprehensive Treatise on the Physiology and Utilization of Ornamental Flowering Bulbous and Tuberous Plants*, Elsevier, Amsterdam., 603–610.
- Middelboe AL, Binzer T. 2004. Importance of canopy structure on photosynthesis in single- and multi-species assemblages of marine macroalgae. *Oikos* 107: 422–432.

- Middelboe AL, Markager S. 1997. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* 37: 553–568.
- Mishra D, Narumalani S, Rundquist D, Lawson M. 2006. Benthic Habitat Mapping in Tropical Marine Environments Using QuickBird Multispectral Data. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing* 72: 1037–1048.
- Mishra DR, Narumalani S, Rundquist D, Lawson M, Perk R. 2007. Enhancing the detection and classification of coral reef and associated benthic habitats: A hyperspectral remote sensing approach. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 112: 18.
- Mishra DR, Narumalani S, Rundquist D, Lawson M. 2005. High-resolution ocean color remote sensing of benthic habitats: a case study at the Roatan island, Honduras. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 43: 1592–1604.
- Mjelde M, Faafeng B. 1997. *Ceratophyllum demersum* hampers phytoplankton development in some small Norwegian lakes over a wide range of phosphorus concentrations and geographical latitude. *Freshwater Biology* 37: 355–365.
- Mobley CD. 1994. *Light and Water: Radiative Transfer in Natural Waters*, Academic Press, San Diego, CA USA, 624 p.
- Moeller RE. 1980. The temperature-determined growing season of a submerged hydrophyte. *Freshwater Biology* 10: 391–400.
- Mohamed ZA. 2017. Macrophytes-cyanobacteria allelopathic interactions and their implications for water resources management—A review. *Limnologica* 63: 122–132.
- Mooij WM, De Senerpont Domis LN, Janse JH. 2009. Linking species- and ecosystem-level impacts of climate change in lakes with a complex and a minimal model. *Ecological Modelling* 220: 3011–3020.
- Mooij WM, Hülsmann S, De Senerpont Domis LN, Nolet BA, Bodelier PLE, Boers PCM, Pires LMD, Gons HJ, Ibelings BW, Noordhuis R, Portielje R, Wolfstein K, Lammens EHRR. 2005. The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review. *Aquatic Ecology* 39: 381–400.
- Moore K, Wilcox DJ, Anderson B, Orth RJ. 2003. Analysis of Historical Distribution of SAV in the Eastern Shore Coastal Basins and Mid-Bay Island Complexes as Evidence of Historical Water Quality Conditions and a Restored Bay Ecosystem. Special Report in Applied Marine Science and Ocean Engineering (SRAMSOE) No. 383. Virginia Institute of Marine Science, College of William and Mary, Annapolis, Maryland.
- Moore MV, Pace ML, Mather JR, Murdoch PS, Howarth RW, Folt CL, Chen CY, Hemond HF, Flebbe PA, Driscoll CT. 1997. Potential Effects of Climate Change on Freshwater Ecosystems of the New England/Mid-Atlantic Region. *Hydrological Processes* 11: 925–947.
- Morel A, Belanger S. 2006. Improved detection of turbid waters from ocean color sensors information. *Remote Sensing of Environment* 102: 237–249.
- Moreno MJ. 2011. Analysis of the Relationship Between Submerged Aquatic Vegetation (SAV) and Water Trophic Status of Lakes Clustered in Northwestern Hillsborough County, Florida. *Water, Air, & Soil Pollution* 214: 539–546.
- Moss HB, Leslie DS, Rayson P. 2018. Using J-K fold Cross Validation to Reduce Variance When Tuning NLP Models. Association for Computational Linguistics, Santa Fe, New Mexico, USA., 2978–2989.

- Motohka T, Nasahara KN, Oguma H, Tsuchida S. 2010. Applicability of Green-Red Vegetation Index for Remote Sensing of Vegetation Phenology. *Remote Sensing* 2: 2369–2387.
- Mountrakis G, Im J, Ogole C. 2011. Support vector machines in remote sensing: A review. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 66: 247–259.
- Mugnier M. 2016. Pourquoi y a-t-il beaucoup d'algues sur la Garonne? *Le Journal Toulousain, journal de solutions et JAL*. <https://www.lejournaltoulousain.fr/societe/pourquoi-y-a-t-il-beaucoup-dalgues-sur-la-garonne-47987/> (accessed March 27, 2020).
- Muhammetoğlu A (Bayar), Soyupak S. 2000. A three-dimensional water quality-macrophyte interaction model for shallow lakes. *Ecological Modelling* 133: 161–180.
- Mulderij G, Nes EH van, Donk E van. 2007. Macrophyte-phytoplankton interactions: the relative importance of allelopathy versus other factors. *Ecological Modelling* 204: 85–92.
- Mumby PJ, Green EP, Edwards AJ, Clark CD. 1997. Measurement of seagrass standing crop using satellite and digital airborne remote sensing. *Marine Ecology Progress Series* 159: 51–60.
- Mutanga O, Adam E, Cho MA. 2012. High density biomass estimation for wetland vegetation using WorldView-2 imagery and random forest regression algorithm. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 18: 399–406.
- Mutanga O, Skidmore AK. 2004. Narrow band vegetation indices overcome the saturation problem in biomass estimation. *International Journal of Remote Sensing* 25: 3999–4014.
- Naden P, Rameshwaran P, Mountford O, Robertson C. 2006. The influence of macrophyte growth, typical of eutrophic conditions, on river flow velocities and turbulence production. *Hydrological Processes* 20: 3915–3938.
- Nahirnick NK, Reshitnyk L, Campbell M, Hensing-Lewis M, Costa M, Yakimishyn J, Lee L. 2019. Mapping with confidence; delineating seagrass habitats using Unoccupied Aerial Systems (UAS). *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 5: 121–135.
- Neiff JJ, Casco SL, Mari EKA, Di Rienzo JA, Poi ASG. 2014. Do aquatic plant assemblages in the Paraná River change along the river's length? *Aquatic Botany* 114: 50–57.
- Nelson SAC, Cheruvilil KS, Soranno PA. 2006. Satellite remote sensing of freshwater macrophytes and the influence of water clarity. *Aquatic Botany* 85: 289–298.
- Nelson TA. 1997. Interannual variance in a subtidal eelgrass community. *Aquatic Botany* 56: 245–252.
- Nepf HM. 2012. Flow and Transport in Regions with Aquatic Vegetation. *Annual Review of Fluid Mechanics* 44: 123–142.
- Netherland MD, Jones KD. 2015. A three-year evaluation of triclopyr for selective whole-bay management of Eurasian watermilfoil on Lake Minnetonka, Minnesota. *Lake and Reservoir Management* 31: 306–323.
- Netten JJC, Arts GHP, Gylstra R, van Nes EH, Scheffer M, Roijackers RMM. 2010. Effect of temperature and nutrients on the competition between free-floating *Salvinia natans* and submerged *Elodea nuttallii* in mesocosms.
- Netten JJC, Zuidam JV, Kosten S, Peeters ETHM. 2011. Differential response to climatic variation of free-floating and submerged macrophytes in ditches. *Freshwater Biology* 56: 1761–1768.

- Newell RIE, Koch EW. 2004. Modeling seagrass density and distribution in response to changes in turbidity stemming from bivalve filtration and seagrass sediment stabilization. *Estuaries* 27: 793–806.
- Newete SW, Byrne MJ. 2016. The capacity of aquatic macrophytes for phytoremediation and their disposal with specific reference to water hyacinth. *Environmental Science and Pollution Research International* 23: 10630–10643.
- Newman RM. 1991. Herbivory and Detritivory on Freshwater Macrophytes by Invertebrates: A Review. *Journal of the North American Benthological Society* 10: 89–114.
- Ngo TT. 2015. Shadow/Vegetation and Building Detection from single optical remote sensing image. [Phd Thesis], Université de Strasbourg, France, Strasbourg.
- Nichols DS, Keeney DR. 1976. Nitrogen nutrition of *Myriophyllum spicatum*: uptake and translocation of  $^{15}\text{N}$  by shoots and roots. *Freshwater Biology* 6: 145–154.
- Nichols SA, Shaw BH. 1986. Ecological life histories of the three aquatic nuisance plants, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus* and *Elodea canadensis*. *Hydrobiologia* 131: 19.
- Nicholson S. 2001. Climatic and environmental change in Africa during the last two centuries. *Climate Research* 17: 123–144.
- Nielsen and Sand-Jensen, Kaj SL. 1989. Regulation of photosynthetic rates of submerged rooted macrophytes. *Oecologia* 81: 364–368.
- Nishihara GN, Ackerman JD. 2009. Diffusive boundary layers do not limit the photosynthesis of the aquatic macrophyte, *Vallisneria americana*, at moderate flows and saturating light levels. *Limnology and Oceanography* 54: 1874–1882.
- Nohara S. 1991. A study on annual changes in surface cover of floating-leaved plants in a lake using aerial photography. *Vegetatio* 97: 125–136.
- Nuttens A, Gross EM. 2017. Sucrose modifies growth and physiology in axenically grown *Myriophyllum spicatum* with potential effects on the response to pollutants. *Environmental Toxicology and Chemistry* 36: 969–975.



## O-P

- O'Hare MT, Baattrup-Pedersen A, Baumgarte I, Freeman A, Gunn IDM, Lázár AN, Sinclair R, Wade AJ, Bowes MJ. 2018. Responses of Aquatic Plants to Eutrophication in Rivers: A Revised Conceptual Model. *Frontiers in Plant Science* 9: 451.
- O'Hare MT, Baattrup-Pedersen A, Nijboer R, Szoszkiewicz K, Ferreira T. 2006. Macrophyte communities of European streams with altered physical habitat. *Hydrobiologia* 566: 197–210.
- O'Hare MT. 2015. Aquatic vegetation – a primer for hydrodynamic specialists. *Journal of Hydraulic Research* 53: 687–698.
- O'Neill JD, Costa M, Sharma T. 2011. Remote Sensing of Shallow Coastal Benthic Substrates: In situ Spectra and Mapping of Eelgrass (*Zostera marina*) in the Gulf Islands National Park Reserve of Canada. *Remote Sensing* 3: 975–1005.
- O'Neill JD, Costa M. 2013. Mapping eelgrass (*Zostera marina*) in the Gulf Islands National Park Reserve of Canada using high spatial resolution satellite and airborne imagery. *Remote Sensing of Environment* 133: 152–167.
- Oechel WC. 1976. Seasonal patterns of temperature response of CO<sub>2</sub> flux and acclimation in Arctic mosses. *Photosynthetica* 10: 447–456.
- Oguz E, Elginöz N, Koroglu A, Kabdasli MS. 2013. The effect of reed beds on wave attenuation. *Journal of Coastal Research* 356–361.
- Olesen B, Madsen TV. 2000. Growth and physiological acclimation to temperature and inorganic carbon availability by two submerged aquatic macrophyte species, *Callitriche cophocarpa* and *Elodea canadensis*. *Functional Ecology* 14: 252–260.
- Olesen B, Sand-Jensen K. 1993. Seasonal acclimatization of eelgrass *Zostera marina* growth to light. *Marine Ecology Progress Series* 94: 91–99.
- Orth R J, Moore KA. 1983. Submersed vascular plants: techniques for analyzing their distribution and abundance. *Marine Technology Society Journal* 17: 38–52.
- Orth RJ, Moore KA. 1988. Distribution of *Zostera marina* L. and *Ruppia maritima* L. sensu lato along depth gradients in the lower Chesapeake Bay, U.S.A. *Aquatic Botany* 32: 291–305.
- Owtrim GW, Colman B. 1989. Measurement of the photorespiratory activity of the submerged aquatic plant *Myriophyllum spicatum* L. *Plant, Cell & Environment* 12: 805–811.
- Oyama Y, Matsushita B, Fukushima T. 2015. Distinguishing surface cyanobacterial blooms and aquatic macrophytes using Landsat/TM and ETM+ shortwave infrared bands. *Remote Sensing of Environment* 157: 35–47.
- Paerl HW, Fulton RS. 2006. Ecology of Harmful Cyanobacteria. In: Granéli E, Turner JT, eds. *Ecology of Harmful Algae*, Springer, Berlin, Heidelberg., 95–109.
- Paerl HW. 1988. Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters<sup>1</sup>. *Limnology and Oceanography* 33: 823–843.

- Pakdel FM, Sim L, Beardall J, Davis J. 2013. Allelopathic inhibition of microalgae by the freshwater stonewort, *Chara australis*, and a submerged angiosperm, *Potamogeton crispus*. *Aquatic Botany* 110: 24–30.
- Palmer MA, Liermann CAR, Nilsson C, Flörke M, Alcamo J, Lake PS, Bond N. 2008. Climate change and the world's river basins: anticipating management options. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 81–89.
- Pan Z, Glennie C, Fernandez-Diaz JC, Starek M. 2016. Comparison of bathymetry and seagrass mapping with hyperspectral imagery and airborne bathymetric lidar in a shallow estuarine environment. *International Journal of Remote Sensing* 37: 516–536.
- Pan Z, Prasad S, Starek MJ, Fernandez Diaz JC, Glennie CL, Carter WE, Shrestha RL, Singhanian A, Gibeaut JC. 2013. Seagrass Identification Using High-Resolution 532nm Bathymetric LiDAR and Hyperspectral Imagery. AGU Fall Meeting Abstracts, H13G-1441.
- Park SS, Uchirin CG. 1997. A stoichiometric model for water quality interactions in macrophyte dominated water bodies. *Ecological Modelling* 96: 165–174.
- Parmesan C, Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37–42.
- Parmesan C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637–669.
- Pasqualini V, Pergent-MARTINI C, Fernandez C, Pergent G. 1997. The use of airborne remote sensing for benthic cartography: Advantages and reliability. *International Journal of Remote Sensing* 18: 1167–1177.
- Pasqualini V, Pergent-Martini C, Pergent G, Agreil M, Skoufas G, Sourbes L, Tsirika A. 2005. Use of SPOT 5 for mapping seagrasses: An application to *Posidonia oceanica*. *Remote Sensing of Environment* 94: 39–45.
- Patrick DA, Boudreau N, Bozic Z, Carpenter GS, Langdon DM, LeMay SR, Martin SM, Mourse RM, Prince SL, Quinn KM. 2012. Effects of climate change on late-season growth and survival of native and non-native species of watermilfoil (*Myriophyllum spp.*): Implications for invasive potential and ecosystem change. *Aquatic Botany* 103: 83–88.
- Paul M, Lefebvre A, Manca E, Amos CL. 2011. An acoustic method for the remote measurement of seagrass metrics. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 93: 68–79.
- Pedersen O, Borum J, Duarte C, Fortes M. 1998. Oxygen dynamics in the rhizosphere of *Cymodocea rotundata*. *Marine Ecology Progress Series* 169: 283–288.
- Pedersen O, Colmer TD, Borum J, Zavala-Perez A, Kendrick GA. 2016. Heat stress of two tropical seagrass species during low tides – impact on underwater net photosynthesis, dark respiration and diel in situ internal aeration. *New Phytologist* 210: 1207–1218.
- Pedersen O, Colmer TD, Sand-Jensen K. 2013. Underwater Photosynthesis of Submerged Plants – Recent Advances and Methods. *Frontiers in Plant Science* 4: 1–19.
- Pedersen O, Rich SM, Pulido C, Cawthray GR, Colmer TD. 2011. Crassulacean acid metabolism enhances underwater photosynthesis and diminishes photorespiration in the aquatic plant *Isoetes australis*. *New Phytologist* 190: 332–339.

- Peeters ETHM, Zuidam JP van, Zuidam BG van, Nes EHV, Kosten S, Heuts PGM, Roijackers RMM, Netten JJC, Scheffer M. 2013. Changing weather conditions and floating plants in temperate drainage ditches. *Journal of Applied Ecology* 50: 585–593.
- Pegau WS, Gray D, Zaneveld JRV. 1997. Absorption and attenuation of visible and near-infrared light in water: dependence on temperature and salinity. *Applied Optics* 36: 6035–6046.
- Peltre M-C, Muller, Serge, Dutartre, Alain, Barbe J, GIS. 1997. Biologie et écologie des espèces végétales proliférant en France. Synthèse bibliographique. No. 68. Les études de l'agence de l'eau.
- Peñuelas J, Gamon JA, Griffin KL, Field CB. 1993. Assessing community type, plant biomass, pigment composition, and photosynthetic efficiency of aquatic vegetation from spectral reflectance. *Remote Sensing of Environment* 46: 110–118.
- Peñuelas J, Murillo J, Azcón-Bieto J. 1988. Actual and potential dark respiration rates and different electron transport pathways in freshwater aquatic plants. *Aquatic Botany* 30: 353–362.
- Pérez M, Romero J. 1992. Photosynthetic response to light and temperature of the seagrass *Cymodocea nodosa* and the prediction of its seasonality. *Aquatic Botany* 43: 51–62.
- Pérez-Lloréns JL, Vergara JJ, Pino RR, Hernández I, Peralta G, Niell FX. 1996. The effect of photoacclimation on the photosynthetic physiology of *Ulva curvata* and *Ulva rotundata* (Ulvales, chlorophyta). *European Journal of Phycology* 31: 349–359.
- Peters RH. 1986. The role of prediction in limnology. *Limnology and Oceanography* 31: 1143–1159.
- Petersen L, Minkinen P, Esbensen KH. 2005. Representative sampling for reliable data analysis: Theory of Sampling. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems* 77: 261–277.
- Phillips GL, Eminson D, Moss B. 1978. A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquatic Botany* 4: 103–126.
- Phinn SR, Roelfsema CM, Dekker AG, Brando V, Anstee J. 2008. Mapping seagrass species, cover and biomass in shallow waters: An assessment of satellite multi-spectral and airborne hyper-spectral imaging systems in Moreton Bay (Australia). *Remote Sensing of Environment* 112: 3413–3425.
- Piana PA, Gomes LC, Agostinho AA. 2006. Comparison of predator–prey interaction models for fish assemblages from the neotropical region. *Ecological Modelling* 192: 259–270.
- Pickett STA, White PS. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, 492 p.
- Pilon J, Santamaria L. 2001. Seasonal acclimation in the photosynthetic and respiratory temperature responses of three submerged freshwater macrophyte species. *New Phytologist* 151: 659–670.
- Pilon J, Santamaría L. 2002. Clonal variation in the thermal response of the submerged aquatic macrophyte *Potamogeton pectinatus*. *Journal of Ecology* 90: 141–152.
- Pinnel N, Heege T, Zimmermann S. 2005. Spectral Discrimination of Submerged Macrophytes in Lakes Using Hyperspectral Remote Sensing Data. 16.
- Pinnel N. 2007. A method for mapping submerged macrophytes in lakes using hyperspectral remote sensing. Technische Universität München.

- Plus M, Auby I, Verlaque M, Levavasseur G. 2005. Seasonal variations in photosynthetic irradiance response curves of macrophytes from a Mediterranean coastal lagoon. *Aquatic Botany* 81: 157–173.
- Plus M. 2003. Modelling of oxygen and nitrogen cycling as a function of macrophyte community in the Thau lagoon. *Continental Shelf Research* 23: 1877–1898.
- Poff NL. 1992. Regional Hydrologic Response to Climate Change: An Ecological Perspective. In: Firth P, Fisher SG, eds. *Global Climate Change and Freshwater Ecosystems*, Springer, New York, NY., 88–115.
- Pu R, Bell S, Meyer C, Baggett L, Zhao Y. 2012. Mapping and assessing seagrass along the western coast of Florida using Landsat TM and EO-1 ALI/Hyperion imagery. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 115: 234–245.
- Puijalon S, Bornette G, Sagnes P. 2005. Adaptations to increasing hydraulic stress: morphology, hydrodynamics and fitness of two higher aquatic plant species. *Journal of Experimental Botany* 56: 777–786.
- Puijalon S, Bornette G. 2004. Morphological variation of two taxonomically distant plant species along a natural flow velocity gradient. *New Phytologist* 163: 651–660.
- Puijalon S, Bornette G. 2013. *Multi-Scale Macrophyte Responses to Hydrodynamic Stress and Disturbances: Adaptive Strategies and Biodiversity Patterns*. Ecohydraulics, John Wiley et Sons, Ltd, Chichester, UK., 261–273.
- Puijalon S, Bouma TJ, Douady CJ, Groenendael J van, Anten NPR, Martel E, Bornette G. 2011. Plant resistance to mechanical stress: evidence of an avoidance–tolerance trade-off. *New Phytologist* 191: 1141–1149.
- Pulido C, Sand-Jensen K, Lucassen ECHET, Roelofs JGM, Brodersen KP, Pedersen O. 2012. Improved prediction of vegetation composition in NW European softwater lakes by combining location, water and sediment chemistry. *Aquatic Sciences* 74: 351–360.

## Q-R

- Rader RB, Batzer DP, Wissinger SA, eds. 2001. Bioassessment and management of North American freshwater wetlands, Wiley, New York, 469 p.
- Radomski P, Holbrook BV. 2015. A comparison of two hydroacoustic methods for estimating submerged macrophyte distribution and abundance: A cautionary note. *Journal of Aquatic Plant Management* 53: 151–159.
- Rahel FJ, Olden JD. 2008. Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology* 22: 521–533.
- Ramezan CA, Warner TA, Maxwell AE. 2019. Evaluation of Sampling and Cross-Validation Tuning Strategies for Regional-Scale Machine Learning Classification. *Remote Sensing* 11: 185.
- Raven JA, Handley LL, Macfarlane JJ, Mcinroy S, McKenzie L, Richards JH, Samuelsson G. 1988. The role of CO<sub>2</sub> uptake by roots and CAM in acquisition of inorganic C by plants of the isoetid life-form: a review, with new data on *Eriocaulon decangulare* L. *New Phytologist* 108: 125–148.
- Raven JA, Hurd CL. 2012. Ecophysiology of photosynthesis in macroalgae. *Photosynthesis Research* 113: 105–125.
- Raven JA. 1970. Exogenous Inorganic Carbon Sources in Plant Photosynthesis. *Biological Reviews* 45: 167–220.
- Rebillard J-P, Roignant F, Ferroni J-M, Dutartre A. 2003. Travaux expérimentaux sur l'herbier de renoncules aquatiques d'Entraygues-sur-Truyère. *Adour Garonne, revue de l'agence de l'eau* 86.
- Reitsema RE, Meire P, Schoelynck J. 2018. The Future of Freshwater Macrophytes in a Changing World: Dissolved Organic Carbon Quantity and Quality and Its Interactions With Macrophytes. *Frontiers in Plant Science* 9.
- Rejmánková E. 1992. Ecology of creeping macrophytes with special reference to *Ludwigia peploides* (H.B.K.) Raven. *Aquatic Botany* 43: 283–299.
- Revel J-C. 1982. Formation des sols sur marnes. Étude d'une chronoséquence et d'une toposéquence complexe dans le terrefort toulousain. Institut National Polytechnique, Toulouse.
- Rice E L. 2012. Allelopathy (Physiological Ecology), Academic Press, Inc, Orlando, Florida, 368 p.
- Riggs HC, Harvey KD. 1990. Temporal and spatial variability of streamflow. In: Wolman MG, Riggs HC, eds. *Surface Water Hydrology*, Geological Society of America, U.S.A., 81–96.
- Riis T, Biggs BJF. 2001. Distribution of macrophytes in New Zealand streams and lakes in relation to disturbance frequency and resource supply—a synthesis and conceptual model. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 255–267.
- Riis T, Biggs BJF. 2003a. Stream vegetation and flow regimes. *Water & Atmosphere* 11: 18–20.
- Riis T, Biggs BJF. 2003b. Hydrologic and hydraulic control of macrophyte establishment and performance in streams. *Limnology and Oceanography* 48: 1488–1497.

- Riis T, Hawes I. 2002. Relationships between water level fluctuations and vegetation diversity in shallow water of New Zealand lakes. *Aquatic Botany* 74: 133–148.
- Riis T, Olesen B, Clayton JS, Lambertini C, Brix H, Sorrell BK. 2012. Growth and morphology in relation to temperature and light availability during the establishment of three invasive aquatic plant species. *Aquatic Botany* 102: 56–64.
- Riis T, Sand-Jensen K, Vestergaard O. 2000. Plant communities in lowland Danish streams: species composition and environmental factors. *Aquatic Botany* 66: 255–272.
- Riis T, Sand-Jensen K. 2001. Historical changes in species composition and richness accompanying perturbation and eutrophication of Danish lowland streams over 100 years. *Freshwater Biology* 46: 269–280.
- Riis T, Sand-Jensen K. 2006. Dispersal of plant fragments in small streams. *Freshwater Biology* 51: 274–286.
- Riis T, Suren AM, Clausen B, Sand-Jensen K. 2008. Vegetation and flow regime in lowland streams. *Freshwater Biology* 53: 1531–1543.
- Rip WJ, Ouboter MRL, Los HJ. 2007. Impact of climatic fluctuations on Characeae biomass in a shallow, restored lake in The Netherlands. *Hydrobiologia* 584: 415–424.
- Robertson LD, King DJ, Davies C. 2015. Object-based image analysis of optical and radar variables for wetland evaluation. *International Journal of Remote Sensing* 36: 5811–5841.
- Rodrigues MA, Dos Santos CP, Yoneshigue-Valentin Y, Strbac D, Hall DO. 2000. Photosynthetic light-response curves and photoinhibition of the deep-water *Laminaria abyssalis* and the intertidal *Laminaria digitata* (Phaeophyceae). *Journal of Phycology* 36: 97–106.
- Rodusky AJ, Sharfstein B, East TL, Maki RP. 2005. A Comparison of Three Methods to Collect Submerged Aquatic Vegetation in a Shallow Lake. *Environmental Monitoring and Assessment* 110: 87–97.
- Roelfsema CM, Phinn SR, Udy N, Maxwell P. 2009. An integrated field and remote sensing approach for mapping Seagrass Cover, Moreton Bay, Australia. *Journal of Spatial Science* 54: 45–62.
- Rolland D, Haury J, Marmonier P, Lagadeuc Y. 2015. Effect of Macrophytes on Flow Conditions and Deposition of Suspended Particles in Small Streams: an Experimental Study Using Artificial Vegetation. *Revue des sciences de l'eau / Journal of Water Science* 28: 231–245.
- Room PM. 1986. Equations relating growth and uptake of nitrogen by *Salvinia molesta* to temperature and the availability of nitrogen. *Aquatic Botany* 24: 43–59.
- Rooney N, Kalff J. 2000. Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: the influence of temperature and lake morphometry. *Aquatic Botany* 68: 321–335.
- Rosenberg G, Littler DS, Littler MM, Oliveira EC. 1995. Primary Production and Photosynthetic Quotients of Seaweeds from São Paulo State, Brazil. *Botanica Marina* 38.
- Rosenzweig C, Casassa G, Karoly DJ, Imeson A, Rawlins S, Root TL, Seguin B, Tryjanowski P. 2007. Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. In: Parry ML, Canziani OF, Palutikof JP, van der Linden, P.J, Hanson, C.E, eds. Cambridge University Press, Cambridge, UK., 79–131.



- Rosset V, Lehmann A, Oertli B. 2010. Warmer and richer? Predicting the impact of climate warming on species richness in small temperate waterbodies. *Global Change Biology* 16: 2376–2387.
- Rotta LHS, Imai NN, Batista LFA, Boschi LS, Galo MLBT, Velini ED. 2012. Hydro-acoustic remote sensing in submerged aquatic macrophyte mapping. *Planta Daninha* 30: 229–239.
- Roubeau Dumont E. 2018. Variabilité intraspécifique de la sensibilité des macrophytes aquatiques à la contamination chimique : l'exemple du cuivre. [Phd Thesis], Université de Toulouse, Université Toulouse III - Paul Sabatier.
- Royle RN, King RJ. 1991. Aquatic macrophytes in Lake Liddell, New South Wales: biomass, nitrogen and phosphorus status, and changing distribution from 1981 to 1987. *Aquatic Botany* 41: 281–298.
- Rundquist DC, Han L, Schalles, John F., Peake JS. 1996. Remote Measurement of Algal Chlorophyll in Surface Waters: The Case for the First Derivative of Reflectance Near 690 nm. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing* 62: 195–200.
- Russel G, Jarvis PG, Monteith A. 1990. Plant Canopies: Their Growth, Form and Function, Cambridge University Press, 192 p.

## S-T

- Sabol B M, Melton RE, Chamberlain R, Doering P, Haurert K. 2002. Evaluation of a digital echo sounder system for detection of submersed aquatic vegetation. *Estuaries* 25: 133–141.
- Sala OE, Chapin FS, Iii, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Sand-Jensen K, Binzer T, Middelboe AL. 2007. Scaling of photosynthetic production of aquatic macrophytes ? a review. *Oikos* 116: 280–294.
- Sand-Jensen K, Borum J. 1991. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany* 41: 137–175.
- Sand-Jensen K, Jeppesen E, Nielsen K, Bijl LVD, Hjermand L, Nielsen LW, Ivrlsn TM. 1989. Growth of macrophytes and ecosystem consequences in a lowland Danish stream. *Freshwater Biology* 22: 15–32.
- Sand-Jensen K, Jeppesen E, Nielsen K, Bijl LVD, Hjermand L, Nielsen LW, Ivrlsn TM. 1989. Growth of macrophytes and ecosystem consequences in a lowland Danish stream. *Freshwater Biology* 22: 15–32.
- Sand-Jensen K, Madsen TV. 1991. Minimum Light Requirements of Submerged Freshwater Macrophytes in Laboratory Growth Experiments. *The Journal of Ecology* 79: 749.
- Sand-Jensen K, Pedersen MF, Nielsen SL. 1992. Photosynthetic use of inorganic carbon among primary and secondary water plants in streams. *Freshwater Biology* 27: 283–293.
- Sand-Jensen K, Pedersen O. 1999. Velocity gradients and turbulence around macrophyte stands in streams. *Freshwater Biology* 42: 315–328.
- Sand-Jensen K, Prahl C, Stokholm H. 1982. Oxygen Release from Roots of Submerged Aquatic Macrophytes. *Oikos* 38: 349.
- Sand-Jensen K, Raun AL, Borum J. 2009. Metabolism and resources of spherical colonies of *Nostoc zetterstedtii*. *Limnology and Oceanography* 54: 1282–1291.
- Sand-Jensen K, Søndergaard M. 1981. Phytoplankton and Epiphyte Development and Their Shading Effect on Submerged Macrophytes in Lakes of Different Nutrient Status. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 66: 529–552.
- Sand-Jensen K. 1975. Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Vellerup Vig, Denmark. *Ophelia* 14: 185–201.
- Sand-Jensen K. 1977. Effect of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquatic Botany* 3: 55–63.
- Sand-Jensen K. 1983. Photosynthetic Carbon Sources of Stream Macrophytes. *Journal of Experimental Botany* 34: 198–210.
- Sand-Jensen K. 1989. Environmental variables and their effect on photosynthesis of aquatic plant communities. *Aquatic Botany* 34: 5–25.

- Sand-Jensen K. 2003. Drag and reconfiguration of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* 48: 271–283.
- Santamaría L, Hootsmans MJM. 1998. The effect of temperature on the photosynthesis, growth and reproduction of a Mediterranean submerged macrophyte, *Ruppia drepanensis*. *Aquatic Botany* 2: 169–188.
- Santamaría L, van Vierssen W. 1997. Photosynthetic temperature responses of fresh- and brackish-water macrophytes: a review. *Aquatic Botany* 58: 135–150.
- Sastroutomo SS. 1980. Environmental control of turion formation in curly pondweed (*Potamogeton crispus*). *Physiologia Plantarum* 49: 261–264.
- Sauquet E. 2009. Imagine 2030. Climat et aménagement de la Garonne : quelles incertitudes sur la ressource en eau en 2030 ? (Climate and water management : uncertainties on water resources for the Garonne river basin in 2030). Cemagref, Lyon.
- Sawaya K E, Olmanson L G, Heinert N J, Brezonik P L, Bauer M E. 2003. Extending satellite remote sensing to local scales: land and water resource monitoring using high-resolution imagery. *Remote Sensing of Environment* 88: 144–156.
- Scheffer M, Bakema AH, Wortelboer FG. 1993. MEGAPLANT: a simulation model of the dynamics of submerged plants. *Aquatic Botany* 45: 341–356.
- Scheffer M, Carpenter SR. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 648–656.
- Scheffer M, de Redelijkheid MR, Noppert F. 1992. Distribution and dynamics of submerged vegetation in a chain of shallow eutrophic lakes. *Aquatic Botany* 42: 199–216.
- Scheffer M. 2004. Vegetation. In: Scheffer M, ed. *Ecology of Shallow Lakes*, Springer Netherlands, Dordrecht., 210–288.
- Schindler DE. 1999. Migration strategies of young fishes under temporal constraints: the effect of size-dependent overwinter mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 61–70.
- Schmidt M, Witte C. 2010. Monitoring aquatic weeds in a river system using SPOT 5 satellite imagery. *Journal of Applied Remote Sensing* 4: 043528.
- Schneider SC, Lawniczak AE, Picińska-Faltynowicz J, Szoszkiewicz K. 2012. Do macrophytes, diatoms and non-diatom benthic algae give redundant information? Results from a case study in Poland. *Limnologia* 42: 204–211.
- Schneider SC, Melzer A. 2003. The Trophic Index of Macrophytes (TIM) – a New Tool for Indicating the Trophic State of Running Waters. *International Review of Hydrobiology* 88: 49–67.
- Schneider SC, Ziegler C, Melzer A. 2006. Growth towards light as an adaptation to high light conditions in *Chara* branches. *New Phytologist* 172: 83–91.
- Schultz R, Dibble E. 2012. Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and macroinvertebrate communities: the role of invasive plant traits. *Hydrobiologia* 684: 1–14.
- Schulz M, Rinke K, Köhler J. 2003. A combined approach of photogrammetrical methods and field studies to determine nutrient retention by submersed macrophytes in running waters. *Aquatic Botany* 76: 17–29.

- Schutten J, Dainty J, Davy AJ. 2005. Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. *Journal of Ecology* 93: 556–571.
- Schutten J, Davy AJ. 2000. Predicting the hydraulic forces on submerged macrophytes from current velocity, biomass and morphology. *Oecologia* 123: 445–452.
- Schutten J. 2004. Wave-induced Hydraulic Forces on Submerged Aquatic Plants in Shallow Lakes. *Annals of Botany* 93: 333–341.
- Schweizer D, author RAAC, Posada J. 2005. Remote sensing characterization of benthic habitats and submerged vegetation biomass in Los Roques Archipelago National Park, Venezuela. *International Journal of Remote Sensing* 26: 2657–2667.
- Scrosati R. 2005. Review of studies on biomass-density relationships (including self-thinning lines) in seaweeds: Main contributions and persisting misconceptions. *Phycological Research* 53: 224–233.
- Sculthorpe C D. 1967. *Biology of Aquatic Vascular Plants*, Edward Arnold, London, 610 p.
- Seddon B. 1972. Aquatic macrophytes as limnological indicators. *Freshwater Biology* 2: 107–130.
- Sender J. 2009. Changes in structure of macrophyte communities in the chosen lakes of Łęczna-Włodawa Lake District. *Ecohydrology & Hydrobiology* 9: 237–245.
- Sharma RC, Hara K, Hirayama H. 2017. A Machine Learning and Cross-Validation Approach for the Discrimination of Vegetation Physiognomic Types Using Satellite Based Multispectral and Multitemporal Data. *Scientifica* 8.
- Sharma S, Gray DK, Read JS, O'Reilly CM, Schneider P, Quadrat A, Gries C, Stefanoff S, Hampton SE, Hook S, Lenters JD, Livingstone DM, McIntyre PB, Adrian R, Allan MG, Anneville O, Arvola L, Austin J, Bailey J, Baron JS, Brookes J, Chen Y, Daly R, Dokulil M, Dong B, Ewing K, de Eyto E, Hamilton D, Havens K, Haydon S, Hetzenauer H, Heneberry J, Hetherington AL, Higgins SN, Hixson E, Izmet'seva LR, Jones BM, Kangur K, Kasprzak P, Köster O, Kraemer BM, Kumagai M, Kuusisto E, Leshkevich G, May L, MacIntyre S, Müller-Navarra D, Naumenko M, Noges P, Noges T, Niederhauser P, North RP, Paterson AM, Plisnier P-D, Rigosi A, Rimmer A, Rogora M, Rudstam L, Rusak JA, Salmaso N, Samal NR, Schindler DE, Schladow G, Schmidt SR, Schultz T, Silow EA, Straile D, Teubner K, Verburg P, Voutilainen A, Watkinson A, Weyhenmeyer GA, Williamson CE, Woo KH. 2015. A global database of lake surface temperatures collected by in situ and satellite methods from 1985–2009. *Scientific Data* 2: 150008.
- Short FT, Neckles HA. 1999. The effects of global climate change on seagrasses. *Aquatic Botany* 63: 169–196.
- Shuchman RA, Sayers MJ, Brooks CN. 2013. Mapping and monitoring the extent of submerged aquatic vegetation in the Laurentian Great Lakes with multi-scale satellite remote sensing. *Journal of Great Lakes Research* 39: 78–89.
- Shugart HH, Goldstein RA, O'Neill RV, Mankin JB. 1974. TEEM: A terrestrial ecosystem energy model for forests. *Oecologia Plantarium* 9: 231–264.
- Silva J, Sharon Y, Santos R, Beer S. 2009. Measuring seagrass photosynthesis: methods and applications. *Aquatic Biology* 7: 127–141.
- Silva TSF, Costa MPF, Melack JM, Novo EMLM. 2008. Remote sensing of aquatic vegetation: theory and applications. *Environmental Monitoring and Assessment* 140: 131–145.

- Silva TSF, Costa MPF, Melack JM. 2009. Annual net primary production of macrophytes in the eastern Amazon floodplain. *Wetlands* 29: 747–758.
- Silveira MJ, Thiébaud G. 2017. Impact of climate warming on plant growth varied according to the season. *Limnologica* 65: 4.
- Skubinna JP, Coon TG, Batterson TR. 1995. Increased Abundance and Depth of Submersed Macrophytes in Response to Decreased Turbidity in Saginaw Bay, Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research* 21: 476–488.
- Smale MA, Rabeni CF. 1995. Hypoxia and Hyperthermia Tolerances of Headwater Stream Fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* 124: 698–710.
- Smart MR, Barko JW. 1985. Laboratory culture of submersed freshwater macrophytes on natural sediments. *Aquatic Botany* 21: 251–263.
- Smart RM, Barko JW. 1986. Effects of water chemistry on aquatic plants: growth and photosynthesis of *Myriophyllum spicatum* L. Technical Report No. 1-86-2. Department of the Army Waterways Experiment Station, Corps of Engineers, Vicksburg, Mississippi, US.
- Smith CS, Barko JW. 1990. Ecology of eurasian watermilfoil. *Journal of Aquatic Plant Management* 28: 55–64.
- Smolders AJP, Lamers LPM, Lucassen ECHET, Velde GVD, Roelofs JGM. 2006. Internal eutrophication: How it works and what to do about it—a review. *Chemistry and Ecology* 22: 93–111.
- Smolders AJP, Lucassen ECHET, Roelofs JGM. 2002. The isoetid environment: biogeochemistry and threats. *Aquatic Botany* 73: 325–350.
- Søndergaard M, Bruun L, Lauridsen T, Jeppesen E, Madsen TV. 1996. The impact of grazing waterfowl on submerged macrophytes: In situ experiments in a shallow eutrophic lake. *Aquatic Botany* 53: 73–84.
- Søndergaard M, Johansson LS, Lauridsen TL, Jørgensen TB, Liboriussen L, Jeppesen E. 2010. Submerged macrophytes as indicators of the ecological quality of lakes. *Freshwater Biology* 55: 893–908.
- Søndergaard M, Laegaard S. 1977. Vesicular–arbuscular mycorrhiza in some aquatic vascular plants. *Nature* 268: 232–233.
- Søndergaard M. 1979. Light and dark respiration and the effect of the lacunal system on refixation of CO<sub>2</sub> in submerged aquatic plants. *Aquatic Botany* 6: 269–283.
- Søndergaard M. 1988. Photosynthesis of aquatic plants under natural conditions. 63–64.
- Song C, Woodcock CE, Seto KC, Lenney MP, Macomber SA. 2001. Classification and Change Detection Using Landsat TM Data: When and How to Correct Atmospheric Effects? *Remote Sensing of Environment* 75: 230–244.
- Souza CB de, Silva GR. 2019. Phytoremediation of Effluents Contaminated with Heavy Metals by Floating Aquatic Macrophytes Species. *Biotechnology and Bioengineering*.
- Spears BM, Gunn IDM, Carvalho L, Winfield IJ, Dudley B, Murphy K, May L. 2009. An evaluation of methods for sampling macrophyte maximum colonisation depth in Loch Leven, Scotland. *Aquatic Botany* 91: 75–81.

- Spence DHN, Chrystal J. 1970. Photosynthesis and Zonation of Freshwater Macrophytes. *New Phytologist* 69: 205–215.
- Spence DHN, Dale HM. 1978. Variations in the shallow water form of *Potamogeton richardsonii* induced by some environmental factors. *Freshwater Biology* 8: 251–268.
- Spencer DF, Anderson LWJ. 1986. Photoperiod Responses in Monoecious and Dioecious *Hydrilla verticillata*. *Weed Science* 34: 551–557.
- Spencer DF, Anderson LWJ. 1987. Influence of photoperiod on growth, pigment composition and vegetative propagule formation for *Potamogeton nodosus* Poir. and *Potamogeton pectinatus* L. *Aquatic Botany* 28: 103–112.
- Špoljar M, Zhang C, Dražina T, Zhao G, Lajtner J, Radonić G. 2017. Development of submerged macrophyte and epiphyton in a flow-through system: Assessment and modelling predictions in interconnected reservoirs. *Ecological Indicators* 75: 145–154.
- Squires MM, Lesack LFW, Huebert D. 2002. The influence of water transparency on the distribution and abundance of macrophytes among lakes of the Mackenzie Delta, Western Canadian Arctic. *Freshwater Biology* 47: 2123–2135.
- Stanley RA, Naylor AW. 1972. Photosynthesis in Eurasian Watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.). *Plant Physiology* 50: 149–151.
- Steemann-Nielsen E. 1960. Uptake of CO<sub>2</sub> by the plant. *Encyclopedia of Plant Physiology*, W. Ruhland, Berlin., 70–84.
- Steiger J, Corenblit DJ-F. 2000. Dynamique fluviale de la Garonne Toulousaine. Synthèse des connaissances géomorphologiques. Les Études de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, Toulouse.
- Stephan U, Gutknecht D. 2002. Hydraulic resistance of submerged flexible vegetation. *Journal of Hydrology* 269: 27–43.
- Stocks JR, Rodgers MP, Pera JB, Gilligan DM. 2019. Monitoring aquatic plants: An evaluation of hydroacoustic, on-site digitising and airborne remote sensing techniques. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems* 420: 27.
- Stoukov A. 2012. Présentation de la Garonne. *Energies Renouvelables et Environnement - Bureau d'Etudes Industrielles*.  
<http://hmf.enseeiht.fr/travaux/bei/beiere/content/2012-g01/presentation-de-la-garonne>  
(accessed January 15, 2020).
- Strobl C, Boulesteix A-L, Kneib T, Augustin T, Zeileis A. 2008. Conditional variable importance for random forests. *BMC Bioinformatics* 9: 307.
- Sun H, Wang Q, Wang G, Lin H, Luo P, Li J, Zeng S, Xu X, Ren L. 2018. Optimizing kNN for Mapping Vegetation Cover of Arid and Semi-Arid Areas Using Landsat Images. *Remote Sensing* 10: 1248.
- Švanys A, Paškauskas R, Hilt S. 2014. Effects of the allelopathically active macrophyte *Myriophyllum spicatum* on a natural phytoplankton community: a mesocosm study. *Hydrobiologia* 737: 57–66.
- Szabó S, Roijackers R, Scheffer M, Borics G. 2005. The strength of limiting factors for duckweed during algal competition. *Archiv fur Hydrobiologie* 164: 127–140.



- Szoszkiewicz K, Ciecierska H, Kolada A, Schneider SC, Szwabińska M, Ruszczynska J. 2014. Parameters structuring macrophyte communities in rivers and lakes – results from a case study in North-Central Poland. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 08.
- Taddia Y, Russo P, Lovo S, Pellegrinelli A. 2019. Multispectral UAV monitoring of submerged seaweed in shallow water. *Applied Geomatics* 12: S19–S34.
- Tamayo M, Olden JD. 2014. Forecasting the Vulnerability of Lakes to Aquatic Plant Invasions. *Invasive plant science and management* 7: 32–45.
- Tanner CC, Clayton JS, Harper LM. 1986. Observations on aquatic macrophytes in 26 northern New Zealand lakes. *New Zealand Journal of Botany* 24: 539–551.
- Tanner CC, Clayton JS, Harper LM. 1986. Observations on aquatic macrophytes in 26 northern New Zealand lakes. *New Zealand Journal of Botany* 24: 539–551.
- Tavechio WLG, Thomaz SM. 2003. Effects of light on the growth and photosynthesis of *Egeria najas* planchon. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46: 203–209.
- Teeter AM, Johnson BH, Berger C, Stelling G, Scheffner NW, Garcia MH, Parchure TM. 2001. Hydrodynamic and sediment transport modeling with emphasis on shallow-water, vegetated areas (lakes, reservoirs, estuaries and lagoons). *Hydrobiologia* 444: 1–23.
- Teillet PM, Fedosejevs G. 1995. On the Dark Target Approach to Atmospheric Correction of Remotely Sensed Data. *Canadian Journal of Remote Sensing* 21: 374–387.
- Thackeray SJ, Sparks TH, Frederiksen M, Burthe S, Bacon PJ, Bell JR, Botham MS, Brereton TM, Bright PW, Carvalho L, Clutton-Brock T, Dawson A, Edwards M, Elliott JM, Harrington R, Johns D, Jones ID, Jones JT, Leech DI, Roy DB, Scott WA, Smith M, Smithers RJ, Winfield IJ, Wanless S. 2010. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology* 16: 3304–3313.
- Thanh Noi P, Kappas M. 2017. Comparison of Random Forest, k-Nearest Neighbor, and Support Vector Machine Classifiers for Land Cover Classification Using Sentinel-2 Imagery. *Sensors (Basel)* 18: 18.
- Thiébaud G, Dutartre A. 2012. Chapitre 2 - Management of invasive aquatic plants in France. In: Nairne GH, ed. *Aquatic Ecosystem Research Trends*, Nova Science Publishers, Inc., 25–46.
- Thiébaud G, Gillard M, Deleu C. 2016. Growth, regeneration and colonisation of *Egeria densa* fragments: the effect of autumn temperature increases. *Aquatic Ecology* 50: 175–185.
- Thomaz SM, Dibble ED, Evangelista LR, Higuti J, Bini LM. 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53: 358–367.
- Thompson RM, Beardall J, Beringer J, Grace M, Sardina P. 2013. Means and extremes: building variability into community-level climate change experiments. *Ecology Letters* 16: 799–806.
- Thornley JHM, Johnson IR. 1990. *Plant and Crop Modelling: A Mathematical Approach to Plant and Crop Physiology*, Clarendon Press, Oxford : New York, 684 p.
- Thornton KW, Lessem AS. 1978. A Temperature Algorithm for Modifying Biological Rates. *Transactions of the American Fisheries Society* 107: 284–287.

- Thouvenot L, Haury J, Thiebaut G. 2013. A success story: water primroses, aquatic plant pests. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 23: 790–803.
- Thrane J-E, Hessen DO, Andersen T. 2014. The Absorption of Light in Lakes: Negative Impact of Dissolved Organic Carbon on Primary Productivity. *Ecosystems* 17: 1040–1052.
- Thuiller W, Lavorel S, Araujo MB, Sykes MT, Prentice IC. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 8245–8250.
- Tian YQ, Yu Q, Zimmerman MJ, Flint S, Waldron MC. 2010. Differentiating aquatic plant communities in a eutrophic river using hyperspectral and multispectral remote sensing. *Freshwater Biology* 55: 1658–1673.
- Titus J, Goldstein RA, Adams MS, Mankin JB, O'Neill RV, Weiler PR, Shugart HH, Booth RS. 1975. A Production Model for *Myriophyllum spicatum* L. *Ecology* 56: 1129–1138.
- Titus JE, Adams MS. 1979. Coexistence and the comparative light relations of the submersed macrophytes *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria americana* Michx. *Oecologia* 40: 273–286.
- Tobiessen P, Snow PD. 1984. Temperature and light effects on the growth of *Potamogeton crispus* in Collins Lake, New York State. *Canadian Journal of Botany* 62: 2822–2826.
- Toerien DF, Cary PR, Finlayson CM, Mitchell DS, Weerts PGJ. 1983. Growth models for *Salvinia molesta*. *Aquatic Botany* 16: 173–179.
- Tokoro T, Hosokawa S, Miyoshi E, Tada K, Watanabe K, Montani S, Kayanne H, Kuwae T. 2014. Net uptake of atmospheric CO<sub>2</sub> by coastal submerged aquatic vegetation. *Global Change Biology* 20: 1873–1884.
- Touchette BW, Burkholder JM. 2000. Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 169–205.
- Townsend CR. 1989. The Patch Dynamics Concept of Stream Community Ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 36–50.
- Traganos D, Aggarwal B, Poursanidis D, Topouzelis K, Chrysoulakis N, Reinartz P. 2018. Towards Global-Scale Seagrass Mapping and Monitoring Using Sentinel-2 on Google Earth Engine: The Case Study of the Aegean and Ionian Seas. *Remote Sensing* 10: 1227.

- Uehlinger U, König C, Reichert P. 2000. Variability of photosynthesis-irradiance curves and ecosystem respiration in a small river. *Freshwater Biology* 44: 493–507.
- Underwater Light and Seagrass. *Ecosystems on the Edge*. <https://ecosystemsontheedge.org/underwater-light-and-seagrass/> (accessed April 1, 2020).
- Underwood EC, Mulitsch MJ, Greenberg JA, Whiting ML, Ustin SL, Kefauver SC. 2006. Mapping Invasive Aquatic Vegetation in the Sacramento-San Joaquin Delta using Hyperspectral Imagery. *Environmental Monitoring and Assessment* 121: 47–64.
- Unmuth JML, Lillie RA, Dreikosen DS, Marshall DW. 2000. Influence of Dense Growth of Eurasian Watermilfoil on Lake Water Temperature and Dissolved Oxygen. *Journal of Freshwater Ecology* 15: 497–503.
- Vaal M, van der Wal JT, Hoekstra J, Hermens J. 1997. Variation in the sensitivity of aquatic species in relation to the classification of environmental pollutants. *Chemosphere* 35: 1311–1327.
- Valette P, Carozza J-M, Salles D, David M, Simonet G. 2014. Construction géohistorique du « sauvage » de la Garonne toulousaine : quelle part de naturalité dans les paysages fluviaux ? (1ère partie). *Développement durable et territoires Économie, géographie, politique, droit, sociologie* 5: 9.
- Valley RD, Drake MT, Anderson CS. 2005. Evaluation of alternative interpolation techniques for the mapping of remotely-sensed submersed vegetation abundance. *Aquatic Botany* 81: 13–25.
- Valta-Hulkkonen K, Kanninen A, Pellikka P. 2004. Remote sensing and GIS for detecting changes in the aquatic vegetation of a rehabilitated lake. *International Journal of Remote Sensing* 25: 5745–5758.
- Valta-Hulkkonen K, Kanninen AK, Ilvonen R. 2005. Assessment of aerial photography as a method for monitoring aquatic vegetation in lakes of varying trophic status. *Boreal Environment Research* 10: 57–66.
- Valta-Hulkkonen K, Pellikka P, Tanskanen H, Ustinov A, Sandman O. 2003. Digital false colour aerial photographs for discrimination of aquatic macrophyte species. *Aquatic Botany* 75: 71–88.
- Van Der Bijl L, Sand-Jensen K, Hjermand AL. 1989. Photosynthesis and Canopy Structure of a Submerged Plant, *Potamogeton Pectinatus*, in a Danish Lowland Stream. *Journal of Ecology* 77: 947–962.
- Van Der Heide T, Roijackers RMM, Van Nes EH, Peeters ETHM. 2006. A simple equation for describing the temperature dependent growth of free-floating macrophytes. *Aquatic Botany* 84: 171–175.
- Van Der Velde G, Van Der Heijden LA, Van Grunsven PAJ, Bexkens PMM. 1982. Initial decomposition of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae), as studied by the leaf-marking method. *Hydrobiological Bulletin* 16: 51–60.
- Van Dijk GM, Janse JH. 1993. Modelling resource allocation in *Potamogeton pectinatus* L. *Journal of Aquatic Plant Management* 31: 128–134.

- Van Donk E, Van de Bund WJ. 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany* 72: 261–274.
- Van Geest GJ, Coops H, Roijackers RMM, Buijse AD, Scheffer M. 2005. Succession of aquatic vegetation driven by reduced water-level fluctuations in floodplain lakes. *Journal of Applied Ecology* 42: 251–260.
- Van Gerven LPA, de Klein JJM, Gerla DJ, Kooi BW, Kuiper JJ, Mooij WM. 2015. Competition for Light and Nutrients in Layered Communities of Aquatic Plants. *The American Naturalist* 186: 72–83.
- Van Nes EH, Scheffer M, van den Berg MS, Coops H. 2003. Charisma: a spatial explicit simulation model of submerged macrophytes. *Ecological Modelling* 159: 103–116.
- Van TK, Haller WT, Bowes G. 1976. Comparison of the Photosynthetic Characteristics of Three Submersed Aquatic Plants. *Plant Physiology* 58: 761–768.
- Vanderstukken M, Declerck SAJ, Decaestecker E, Muylaert K. 2014. Long-term allelopathic control of phytoplankton by the submerged macrophyte *Elodea nuttallii*. *Freshwater Biology* 59: 930–941.
- Vanderstukken M, Mazzeo N, Colen WV, Declerck S a. J, Muylaert K. 2011. Biological control of phytoplankton by the subtropical submerged macrophytes *Egeria densa* and *Potamogeton illinoensis*: a mesocosm study. *Freshwater Biology* 56: 1837–1849.
- Verduin JJ, Backhaus JO. 2000. Dynamics of plant-flow interactions for the seagrass *Amphibolis antarctica*: field observations and model simulations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50: 185–204.
- Verhagen JHG, Nienhuis PH. 1983. A simulation model of production, seasonal changes in biomass and distribution of eelgrass (*Zostera marina*) in Lake Grevelingen. *Marine Ecology Progress Series* 10: 187–195.
- Vermaat JE, Sand-Jensen K. 1987. Survival, metabolism and growth of *Ulva lactuca* under winter conditions: a laboratory study of bottlenecks in the life cycle. *Marine Biology* 95: 55–61.
- Vermaat JE, Santamaría L, Roos PJ. 2000. Water flow across and sediment trapping in submerged macrophyte beds of contrasting growth form. *Archiv für Hydrobiologie* 148: 549–562.
- Verschoren V. 2017. Spatial pattern formation of macrophytes: an integrated model for the management of lowland rivers. [Phd Thesis], Universiteit Antwerpen, Antwerpen.
- Vestergaard O, Sand-Jensen K. 2000. Aquatic macrophyte richness in Danish lakes in relation to alkalinity, transparency, and lake area. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 2022–2031.
- Viana DS. 2017. Can Aquatic Plants Keep Pace with Climate Change? *Frontiers in Plant Science* 8.
- Vieira VMNCS, Lopes IE, Creed JC. 2018. The biomass–density relationship in seagrasses and its use as an ecological indicator. *BMC Ecology* 18: 44.
- Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y, Pyšek P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14: 702–708.

- Villa P, Bresciani M, Bolpagni R, Pinardi M, Giardino C. 2015. A rule-based approach for mapping macrophyte communities using multi-temporal aquatic vegetation indices. *Remote Sensing of Environment* 171: 218–233.
- Villa P, Pinardi M, Bolpagni R, Gillier J-M, Zinke P, Nedelcuț F, Bresciani M. 2018. Assessing macrophyte seasonal dynamics using dense time series of medium resolution satellite data. *Remote Sensing of Environment* 216: 230–244.
- Villa P, Pinardi M, Tóth VR, Hunter PD, Bolpagni R, Bresciani M. 2017. Remote sensing of macrophyte morphological traits: implications for the management of shallow lakes. *Journal of Limnology* 76: 109–126.
- Vis C, Hudon C, Carignan R. 2003. An evaluation of approaches used to determine the distribution and biomass of emergent and submerged aquatic macrophytes over large spatial scales. *Aquatic Botany* 77: 187–201.
- Visa S, Ralescu A. 2005. The Effect of Imbalanced Data Class Distribution on Fuzzy Classifiers - Experimental Study. IEEE, Reno, NV, USA., 749–754.
- Visser F, Buis K, Verschoren V, Meire P. 2015. Depth Estimation of Submerged Aquatic Vegetation in Clear Water Streams Using Low-Altitude Optical Remote Sensing. *Sensors* 15: 25287–25312.
- Vollmer MK, Bootsma HA, Hecky RE, Patterson G, Halfman JD, Edmond JM, Eccles DH, Weiss RF. 2005. Deep-water warming trend in Lake Malawi, East Africa. *Limnology and Oceanography* 50: 727–732.

## W-X

- Wade AJ, Whitehead PG, Hornberger GM, Snook DL. 2002. On modelling the flow controls on macrophyte and epiphyte dynamics in a lowland permeable catchment: the River Kennet, southern England. *Science of The Total Environment* 282–283: 375–393.
- Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J-M, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.
- Walther G-R. 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 2019–2024.
- Wang C-K, Philpot WD. 2007. Using airborne bathymetric lidar to detect bottom type variation in shallow waters. *Remote Sensing of Environment* 106: 123–135.
- Wang H-Z, Wang H-J, Liang X-M, Ni L-Y, Liu X-Q, Cui Y-D. 2005. Empirical modelling of submersed macrophytes in Yangtze lakes. *Ecological Modelling* 188: 483–491.
- Wang J, Yu D, Wang Q. 2008. Growth, biomass allocation, and autofragmentation responses to root and shoot competition in *Myriophyllum spicatum* as a function of sediment nutrient supply. *Aquatic Botany* 89: 357–364.
- Wang L. 2013. Response of *Potamogeton crispus* root characteristics to sediment heterogeneity. *Acta Ecologica Sinica* 33: 282–286.
- Warren JD, Peterson BJ. 2007. Use of a 600-kHz Acoustic Doppler Current Profiler to measure estuarine bottom type, relative abundance of submerged aquatic vegetation, and eelgrass canopy height. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 53–62.
- Way DA, Yamori W. 2014. Thermal acclimation of photosynthesis: on the importance of adjusting our definitions and accounting for thermal acclimation of respiration. *Photosynthesis Research* 119: 89–100.
- Webb BW. 1996. Trends in stream and river temperature. *Hydrological Processes* 10: 205–226.
- Webb WL, Newton M, Starr D. 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: a mathematical model. *Oecologia* 17: 281–291.
- Weiher E, Keddy PA. 1995. The Assembly of Experimental Wetland Plant Communities. *Oikos* 73: 323–335.
- Welch R, Remillard MM, Slack RB. 1988. Remote sensing and geographic information system techniques for aquatic resource evaluation. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 54: 177–185.
- Wersal RM, Madsen JD. 2011. Influences of water column nutrient loading on growth characteristics of the invasive aquatic macrophyte *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc. *Hydrobiologia* 665: 93–105.
- Westlake D F. 1963. Comparisons of plant productivity. *Biological Reviews* 38: 385–425.
- Westlake DF. 1967. Some Effects of Low-velocity Currents on the Metabolism of Aquatic Macrophytes. *J Exp Bot* 18: 187–205.



- Westwood CG, Teeuw RM, Wade PM, Holmes NTH, Guyard P. 2006. Influences of environmental conditions on macrophyte communities in drought-affected headwater streams. *River Research and Applications* 22: 703–726.
- Wetzel R. 2001. *Limnology: Lake and river ecosystems*, Academic Press, San Diego, 998 p.
- Wetzel RG. 1964. A Comparative Study of the Primary Production of Higher Aquatic Plants, Periphyton, and Phytoplankton in a Large, Shallow Lake. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 49: 1–61.
- Wetzel RL, Neckles HA. 1986. A model of *Zostera marina* L. Photosynthesis and growth: Simulated effects of selected physical-chemical variables and biological interactions. *Aquatic Botany* 26: 307–323.
- Wharton G, Cotton JA, Wotton RS, Bass JAB, Heppell CM, Trimmer M, Sanders IA, Warren LL. 2006. Macrophytes and suspension-feeding invertebrates modify flows and fine sediments in the Frome and Piddle catchments, Dorset (UK). *Journal of Hydrology* 330: 171–184.
- Whitehead PG, Wilby RL, Battarbee RW, Kernan M, Wade AJ. 2009. A review of the potential impacts of climate change on surface water quality. *Hydrological Sciences Journal* 54: 101–123.
- Whiteside T, Bartolo R. 2015. Mapping Aquatic Vegetation in a Tropical Wetland Using High Spatial Resolution Multispectral Satellite Imagery. *Remote Sensing* 7: 11664–11694.
- Wiegand G, Bröring U, Filetti M, Brux H, Herr W. 2014. Long-term dynamics of macrophyte dominance and growth-form types in two north-west German lowland streams. *Freshwater Biology* 59: 1012–1025.
- Wigand C, Stevenson JC, Cornwell JC. 1997. Effects of different submersed macrophytes on sediment biogeochemistry. *Aquatic Botany* 56: 233–244.
- Wilby RL, Cranston LE, Darby EJ. 1998. Factors Governing Macrophyte Status in Hampshire Chalk Streams: Implications for Catchment Management. *Water and Environment Journal* 12: 179–187.
- Wilby RL, Dalglish HY, Foster IDL. 1997. The impact of weather patterns on historic and contemporary catchment sediment yields. *Earth Surface Processes and Landforms* 22: 353–363.
- Wilcock RJ, Nagels JW. 2001. Effects of aquatic macrophytes on physico-chemical conditions of three contrasting lowland streams: a consequence of diffuse pollution from agriculture? *Water Science and Technology* 43: 163–168.
- Willby NJ, Pitt J, Phillips G. 2009. The ecological classification of UK lakes using aquatic macrophytes. No. SC010080/R2. Environment Agency Science, Bristol.
- Willby NJ, Pygott, Eaton. 2001. Inter-relationships between standing crop, biodiversity and trait attributes of hydrophytic vegetation in artificial waterways. *Freshwater Biology* 46: 883–902.
- Williams DJ, Rybicki NB, Lombana AV, O'Brien TM, Gomez RB. 2003. Preliminary Investigation of Submerged Aquatic Vegetation Mapping using Hyperspectral Remote Sensing. *Environmental Monitoring and Assessment* 81: 383–392.

- Willis AD, Nichols AL, Holmes EJ, Jeffres CA, Fowler AC, Babcock CA, Deas ML. 2017. Seasonal aquatic macrophytes reduce water temperatures via a riverine canopy in a spring-fed stream. *Freshwater Science* 36: 508–522.
- Winkel A, Borum J. 2009. Use of sediment CO<sub>2</sub> by submersed rooted plants. *Annals of Botany* 103: 1015–1023.
- Winston RD, Gorham PR. 1979. Turions and dormancy states in *Utricularia vulgaris*. *Canadian Journal of Botany* 57: 2740–2749.
- Wolf P, Rößler S, Schneider T, Melzer A. 2013. Collecting in situ remote sensing reflectances of submersed macrophytes to build up a spectral library for lake monitoring. *European Journal of Remote Sensing* 46: 401–416.
- Wolfe BE, Weishampel PA, Klironomos JN. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi and water table affect wetland plant community composition. *Journal of Ecology* 94: 905–914.
- Wolter PT, Johnston CA, Niemi GJ. 2005. Mapping submergent aquatic vegetation in the US Great Lakes using Quickbird satellite data. *International Journal of Remote Sensing* 26: 5255–5274.
- Wortelboer FG. 1990. A model on the competition between two macrophyte species in acidifying shallow soft-water lakes in the Netherlands. *Hydrobiological Bulletin* 24: 91–107.
- Wright JF, Cameron AC, Hiley PD, Berrie AD. 1982. Seasonal changes in biomass of macrophytes on shaded and unshaded sections of the River Lambourn, England. *Freshwater Biology* 12: 271–283.
- Wright JF, Clarke RT, Gunn RJM, Winder JM, Kneebone NT, Davy-Bowker J. 2003. Response of the flora and macroinvertebrate fauna of a chalk stream site to changes in management. *Freshwater Biology* 48: 894–911.
- Wright RM, McDonnell AJ. 1986. Macrophyte Growth in Shallow Streams: Biomass Model. *Journal of Environmental Engineering* 112: 967–982.
- Wrona FJ, Prowse TD, Reist JD, Hobbie JE, Lévesque LMJ, Vincent WF. 2006. Climate Change Effects on Aquatic Biota, Ecosystem Structure and Function. *ambi* 35: 359–369.
- Xie D, Yu D. 2011. Turion production and nutrient reserves in *Potamogeton crispus* are influenced by sediment nutrient level. *Aquatic Biology* 14: 21–28.
- Xie Y, Sha Z, Yu M. 2008. Remote sensing imagery in vegetation mapping: a review. *Journal of Plant Ecology* 1: 9–23.
- Xue J, Su B. 2017. Significant Remote Sensing Vegetation Indices: A Review of Developments and Applications. *Journal of Sensors* 2017: 1–17.

## Y-Z

- Yamamuro M, Nishimura K, Kishimoto K, Kato K, Negishi A, Otani K, Shimizu H, Hayashibara T, Sano M, Tamaki M, Fukuoka K. 2003. Mapping tropical seagrass beds with an underwater remotely operated vehicle (ROV). In: Saxena NK, ed. *Recent Advances in Marine Science and Technology 2002*, PACON International., 177–181.
- Yan W, Hunt LA. 1999. An Equation for Modelling the Temperature Response of Plants using only the Cardinal Temperatures. *Annals of Botany* 84: 607–614.
- Yuan L, Zhang L-Q. 2008. Mapping large-scale distribution of submerged aquatic vegetation coverage using remote sensing. *Ecological Informatics* 3: 245–251.
- Zafari A, Zurita-Milla R, Izquierdo-Verdiguier E. 2019. Evaluating the Performance of a Random Forest Kernel for Land Cover Classification. *Remote Sensing* 11: 575.
- Zaldívar JM, Bacelar FS, Dueri S, Marinov D, Viaroli P, Hernández-García E. 2009. Modeling approach to regime shifts of primary production in shallow coastal ecosystems. *Ecological Modelling* 220: 3100–3110.
- Zhang C, Boyle KJ. 2010. The effect of an aquatic invasive species (Eurasian watermilfoil) on lakefront property values. *Ecological Economics* 70: 394–404.
- Zhang C, Gao X, Wang L, Chen X. 2015. Modelling the role of epiphyton and water level for submerged macrophyte development with a modified submerged aquatic vegetation model in a shallow reservoir in China. *Ecological Engineering* 81: 123–132.
- Zhang C, Liu H, Gao X, Zhang H. 2016. Modeling nutrients, oxygen and critical phosphorus loading in a shallow reservoir in China with a coupled water quality – Macrophytes model. *Ecological Indicators* 66: 212–219.
- Zhang S, Sun P, Ge F, Wu Z. 2011. Different Sensitivities of *Selenastrum capricornutum* and Toxic Strain *Microcystis aeruginosa* to Exudates from Two *Potamogeton* Species. *Polish Journal of Environmental Studies* 20: 9.
- Zhang X. 1998. On the estimation of biomass of submerged vegetation using Landsat thematic mapper (TM) imagery: A case study of the Honghu Lake, PR China. *International Journal of Remote Sensing* 19: 11–20.
- Zhao D, Cai Y, Jiang H, Xu D, Zhang W, An S. 2011. Estimation of water clarity in Taihu Lake and surrounding rivers using Landsat imagery. *Advances in Water Resources* 34: 165–173.
- Zhao D, Jiang H, Yang T, Cai Y, Xu D, An S. 2012. Remote sensing of aquatic vegetation distribution in Taihu Lake using an improved classification tree with modified thresholds. *Journal of Environmental Management* 95: 98–107.
- Zhao D, Lv M, Jiang H, Cai Y, Xu D, An S. 2013. Spatio-Temporal Variability of Aquatic Vegetation in Taihu Lake over the Past 30 Years. *PLOS ONE* 8: e66365.
- Zharova N, Sfriso A, Pavoni B, Voinov A. 2008. Analysis of annual fluctuations of *C. nodosa* in the Venice lagoon: Modeling approach. *Ecological Modelling* 216: 134–144.
- Zharova N, Sfriso A, Voinov A, Pavoni B. 2001. A simulation model for the annual fluctuation of *Zostera marina* biomass in the Venice lagoon. *Aquatic Botany* 70: 135–150.

- Zhu B, Mayer CM, Rudstam LG, Mills EL, Ritchie ME. 2008. A comparison of irradiance and phosphorus effects on the growth of three submerged macrophytes. *Aquatic Botany* 88: 358–362.
- Zimmerman R, Cabello-Pasini A, Alberte R. 1994. Modeling daily production of aquatic macrophytes from irradiance measurements: a comparative analysis. *Marine Ecology Progress Series* 114: 185–196.
- Zimmerman RC. 2003. A biooptical model of irradiance distribution and photosynthesis in seagrass canopies. *Limnology and Oceanography* 48: 568–585.
- Zimmerman RC. 2006. Light and Photosynthesis in Seagrass Meadows. In: Larkum AWD, Orth RJ, Duarte CM, eds. *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*, Springer Netherlands, Dordrecht., 303–321.
- Zlinszky A, Mücke W, Lehner H, Briese C, Pfeifer N. 2012. Categorizing Wetland Vegetation by Airborne Laser Scanning on Lake Balaton and Kis-Balaton, Hungary. *Remote Sensing* 4: 1617–1650
- Zou LP, Sun R, Liu JY, Chen FC, Huo Y, Wu Z ming. 2013. Effects of Sediments Nutrition Status on the Growth of *Potamogeton crispus*. *Applied Mechanics and Materials* 316–317: 469–474.
- Zupo V, Buia MC, Mazzella L. 1997. A Production Model for *Posidonia oceanica* Based on Temperature. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 483–492.



# Annexes





# **Annexes du chapitre II**





Annexe 1. Base de données terrain : relevés de recouvrement total et par espèce au sein des 55 placettes. ELCA (*Elodea Canadensis*), ELNU (*Elodea nuttallii*), MYSP (*Myriophyllum spicatum*), PONO (*Potamogeton nodosus*), RAFL (*Ranunculus fluitans*), POCR (*Potamogeton crispus*), POPE (*Potamogeton pectinatus*), VASP (*Vallisneria spiralis*), CEDE (*Ceratophyllum demersum*), EGDE (*Egeria densa*), NAMA (*Najas marina*).

Placette	ELCA	ELNU	MYSP	PONO	RAFL	POCR	POPE	VASP	CEDE	EGDE	NAMA	Recouvrement total (%)
1	0,88	4,25	10,75	19,63	0	0	0	0	0	0	0	35,51
2	0,75	0,25	6,44	6,44	60,88	4,44	0	0	0	0	1,38	80,58
3	0,94	0	5,94	9,81	14,00	0,25	0	0	0	0	0	30,94
4	0	0,38	0,44	24,25	30,06	0	0	0	0	0	0	55,13
5	0	7,00	17,63	2,06	16,63	0	0	0	0	0	0	43,32
6	0	0,13	2,38	0	93,44	0	0	0	0	0	0	95,95
7	0	0,56	5	0	27,81	0	0	0	0	0	0	33,37
8	0	1,25	18,38	1,56	39,38	0	0	0	0	0	0	60,57
9	0	0,75	43,25	0,44	0,56	0	0	0	0	0	0	45,00
10	0	3,13	6,69	0	29,13	0,06	0	0	0	0	0	39,01
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	0	0,31	48,25	0	1,88	0	0	0	0	0	0	50,44
13	0	11,25	16,28	2,06	65,44	0	0	0	0	0	0	95,03
14	0,19	0,50	8,06	0	0,75	0	0	0	0,19	0	0	9,69
15	0,63	9,94	1,13	13,63	1,63	0	0	0	0	0	0	26,96
16	0	3,00	9,31	2,19	6,25	0,31	0	0	0	0	0	21,06
17	0,75	0	19,38	0	0	0	0	12,75	0	0	0	32,88
18	0	0	1,25	0	1,25	0	0	0	0	0	0	2,50
19	0	0	7,031	0	10,56	0	0	0	0	0	0	17,59
20	0,31	14,56	5,25	22,13	10,69	0	0	0	0	0	1,25	54,19
21	0	2,72	29,19	12,69	5,88	0	0	0	0	0	0	50,48
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	0	0	0,75	0	0,75	0	0	0	0	0	0	1,50
24	0	0	14,25	0	36,81	0	0	0	0	0	0	51,06
25	0	0	11,00	0,44	22,94	0	0	0	0	0	0	34,38
26	0	0	9,63	0,19	30,69	0	0	0	0	0	0	40,51
27	0	0	7	0	14	0,81	0	0	0	0	0	21,81
28	0	0	9,75	0	2,75	0	0	0	0	0	0	12,50
29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	0	0	9,69	0	18,13	0	0	0	0	0	0	27,82
31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

32	0	0	0	14,31	0	0	0	0	0	0	0	14,31
33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	1,44	0	0	0	0	0	0	1,44
36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
37	0	0	1,06	0	0	0	0	0	0	0	0	1,06
38	0	0	1,13	14,13	0	0	0	0	0	0	0	15,26
39	0	0	0,25	0,06	0	0	0	0	0	0	0	0,31
40	0	0,19	17,44	0,19	33,56	0	15,06	0	0,06	0	0	66,50
41	0	3,19	22,63	0	41,19	0	0	0	0	0	0	67,01
42	0	0	31,56	7,59	0,13	0	0	0	0	0	0	39,28
43	0,03	1,31	0,75	0,89	1,78	0,06	0	0	0	0	0,13	4,95
44	0	0,63	15,13	41,31	0	0	0	0	0,5	0	0	57,57
45	0	0,38	26,19	2,00	21,50	0	29,31	0	0	0	0	79,38
46	0	0	8,63	32,44	1,25	0	0	23,75	0	0	0	66,06
47	0	0	0,19	0	10,69	0	0	0	0	0	0	10,88
48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
51	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
52	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

**Annexe 2. Classes de facteurs environnementaux définies pour l'échantillonnage stratifié des macrophytes.**

<b>Profondeur (m)</b>	<b>Substrat</b>	<b>Courant (m.s<sup>-1</sup>)</b>	<b>Abondance de l'herbier (%)</b>
0-0,3	Gravier	Quasi nul (<0,05)	0-1
0,3-0,5	Galets	Faible (0,05-0,2)	1-10
0,5-1	Dalle	Modéré (0,2- 1)	11-25
1-2	Vase	Fort (>1)	26-50
>2	Sédiments mixtes		51-75
			>75







Annexe 3. Résultats obtenus pour tous les algorithmes, données spectrales et entités d'échantillonnages testés pour la construction de modèles de prédiction de recouvrement : paramètres obtenus, potentiel de prédiction et métriques d'évaluation des modèles (à l'échelle des entités et du site).

Algorithme	Données spectrales	Taille de l'entité (m de côté)	Nombre d'entités	Paramètres	Minimum de recouvrement prédit (%)	Maximum de recouvrement prédit (%)	Entités		Site	
							R <sup>2</sup>	RMSE (%)	R <sup>2</sup>	RMSE (%)
Random Forest	RVB (« dataset 0 »)	3	55	mtry: 3 ; ntree: 800 ; node: 2	0,000	95,493	0,959	6,170	0,697	21,110
		1,5	55	mtry: 1 ; ntree: 250 ; node: 2	0,000	80,441	0,933	8,130	0,635	22,614
		0,75	15	mtry: 1 ; ntree: 350 ; node: 2	0,000	80,079	0,920	8,900	0,515	28,769
		0,75	30	mtry: 1 ; ntree: 75 ; node: 2	0,000	75,020	0,880	11,560	0,631	24,239
		0,75	55	mtry: 1 ; ntree: 325 ; node: 2	1,215	75,599	0,886	11,640	0,658	22,649
		0,75	110	mtry: 3 ; ntree: 800 ; node: 2	0,000	95,111	0,933	8,920	0,718	20,263
		0,75	220	mtry: 1 ; ntree: 125 ; node: 2	0,000	92,056	0,934	9,140	0,718	20,465
		0,75	440	mtry: 1 ; ntree: 850 ; node: 2	0,000	94,609	0,943	8,790	0,721	20,272
		0,75	880	mtry: 1 ; ntree: 225 ; node: 2	0,000	100,000	0,947	8,130	0,721	20,137
	RVB PIR (« dataset 1 »)	3	55	mtry: 4 ; ntree: 650 ; node: 2	0,000	87,279	0,961	6,080	0,695	21,280
		1,5	55	mtry: 1 ; ntree: 375 ; node: 2	0,000	77,349	0,936	8,220	0,653	22,335
		0,75	15	mtry: 1 ; ntree: 275 ; node: 2	0,000	84,527	0,935	8,350	0,493	28,421
		0,75	30	mtry: 2 ; ntree: 50 ; node: 2	0,000	81,350	0,897	10,790	0,630	24,624
		0,75	55	mtry: 1 ; ntree: 150 ; node: 2	1,700	79,250	0,893	11,990	0,618	23,672
		0,75	110	mtry: 4 ; ntree: 575 ; node: 2	0,000	92,722	0,946	8,370	0,718	20,277
		0,75	220	mtry:4 ; ntree:175 ; node: 2	0,000	100,000	0,945	8,180	0,702	20,702
		0,75	440	mtry: 4 ; ntree: 325 ; node: 2	0,000	100,000	0,951	7,880	0,711	20,570
		0,75	880	mtry: 2 ; ntree: 225 ; node: 2	0,000	100,000	0,957	7,270	0,711	20,298
	NDVI GRVI (« dataset 2 »)	3	55	mtry: 2 ; ntree: 825 ; node: 2	0,000	85,244	0,915	9,450	0,493	25,040
		1,5	55	mtry: 1 ; ntree: 475 ; node: 2	0,000	73,608	0,915	10,290	0,458	25,667
		0,75	15	mtry: 1 ; ntree: 350 ; node: 2	0,000	82,378	0,954	7,760	0,374	28,629
		0,75	30	mtry: 1 ; ntree: 250 ; node: 2	1,100	73,180	0,910	11,210	0,447	25,798
		0,75	55	mtry: 1 ; ntree: 200 ; node: 2	1,973	78,833	0,923	10,290	0,408	26,565
		0,75	110	mtry: 1 ; ntree: 650 ; node: 2	0,000	88,828	0,918	11,010	0,520	24,565
0,75		220	mtry: 1 ; ntree: 975 ; node :1	0,000	97,374	0,924	10,450	0,463	25,691	

	0,75	440	mtry: 1 ; ntree: 300 ; node: 2	0,000	97,366	0,916	11,010	0,492	25,166
	0,75	880	mtry: 1 ; ntree:400 ; node: 2	0,000	98,634	0,921	10,270	0,491	25,178
	3	55	mtry: 6 ; ntree: 125 ; node: 2	0,000	85,278	0,955	6,490	0,701	21,137
	1,5	55	mtry: 2 ; ntree: 500 ; node: 2	0,000	79,770	0,945	7,630	0,640	22,539
	0,75	15	mtry: 1 ; ntree: 850 ; node: 2	1,108	79,637	0,947	7,990	0,480	27,775
	0,75	30	mtry: 1 ; ntree: 425 ; node: 2	1,676	71,955	0,924	10,600	0,643	24,183
	0,75	55	mtry: 6 ; ntree: 400 ; node: 2	1,271	84,299	0,926	9,950	0,567	24,244
	0,75	110	mtry: 6 ; ntree: 125 ; node: 2	0,000	95,108	0,941	8,660	0,730	19,948
	0,75	220	mtry: 6 ; ntree: 525 ; node: 2	0,000	98,417	0,948	8,080	0,714	20,393
	0,75	440	mtry: 4 ; ntree: 375 ; node: 2	0,000	97,659	0,956	7,633	0,719	20,249
	0,75	880	mtry: 5 ; ntree:325 ; node: 2	0,000	100,000	0,961	6,820	0,721	20,011
	3	55	$\gamma: 0,125 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	98,996	0,775	13,160	0,717	20,373
	1,5	55	$\gamma: 1 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	71,779	0,733	15,170	0,625	22,895
	0,75	15	$\gamma: 0,0625 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,825	12,600	0,639	25,405
	0,75	30	$\gamma: 4 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,866	10,420	0,613	23,540
	0,75	55	$\gamma: 0,0625 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	47,049	0,297	23,730	0,629	24,565
	0,75	110	$\gamma: 0,5 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	93,680	0,624	19,270	0,739	19,614
	0,75	220	$\gamma: 0,25 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,548	21,380	0,719	20,368
	0,75	440	$\gamma: 0,5 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,588	21,080	0,740	19,411
	0,75	880	$\gamma: 0,25 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,631	19,600	0,740	19,404
	3	55	$\gamma: 0,125 ; C: 100 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,910	8,300	0,718	20,047
	1,5	55	$\gamma: 0,5 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	77,081	0,730	15,340	0,658	22,301
	0,75	15	$\gamma: 0,03125 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,848	11,810	0,586	25,526
	0,75	30	$\gamma: 0,0625 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	41,719	0,425	21,660	0,505	25,825
	0,75	55	$\gamma: 0,0625 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	57,116	0,301	23,570	0,553	25,131
	0,75	110	$\gamma: 0,125 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,665	18,230	0,726	19,796
	0,75	220	$\gamma: 0,0625 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,567	20,870	0,660	21,608
	0,75	440	$\gamma: 0,03125 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,531	22,630	0,657	21,690
	0,75	880	$\gamma: 0,03125 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,551	21,490	0,673	21,285

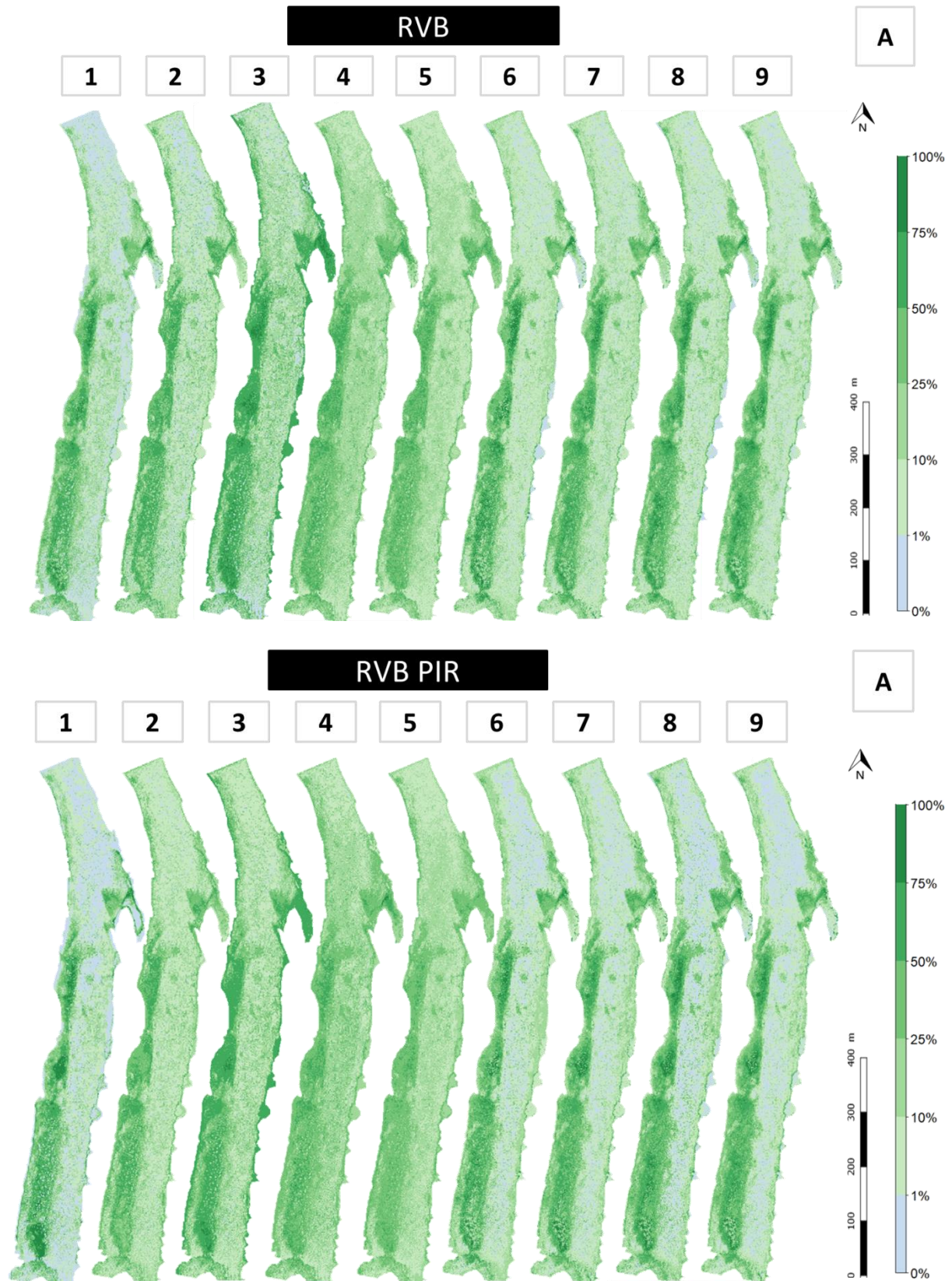


NDVI GRVI (« dataset 2 »)	3	55	$\gamma: 0,5 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	53,032	0,502	20,040	0,504	25,975	
	1,5	55	$\gamma: 0,25 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	44,170	0,394	22,930	0,434	26,649	
	0,75	15	$\gamma: 0,125 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,838	12,140	0,422	33,167	
	0,75	30	$\gamma: 0,125 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	37,550	0,317	24,100	0,404	27,331	
	0,75	55	$\gamma: 1 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,574	18,740	0,485	26,906	
	0,75	110	$\gamma: 0,125 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	40,547	0,295	27,400	0,487	25,820	
	0,75	220	$\gamma: 0,125 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,373	25,010	0,382	28,831	
	0,75	440	$\gamma: 0,5 ; C: 0,1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	45,671	0,269	28,840	0,456	26,382	
	0,75	880	$\gamma: 0,03125 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	45,403	0,247	28,360	0,462	26,165	
RVB PIR NDVI GRVI (« dataset 3 »)	3	55	$\gamma: 0,125 ; C: 100 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,929	7,400	0,658	23,494	
	1,5	55	$\gamma: 0,25 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	69,127	0,743	15,230	0,501	26,492	
	0,75	15	$\gamma: 0,03125 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,869	11,010	0,508	28,273	
	0,75	30	$\gamma: 0,0625 ; C: 1 ; \epsilon: 0,1$	0,000	54,248	0,466	20,440	0,555	29,018	
	0,75	55	$\gamma: 0,125 ; C: 0,1 ; \epsilon: 0,1$	13,886	33,294	0,300	25,610	0,566	28,195	
	0,75	110	$\gamma: 0,125 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,780	14,880	0,685	22,776	
	0,75	220	$\gamma: 0,03125 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,577	20,690	0,682	22,462	
	0,75	440	$\gamma: 0,0625 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,630	20,050	0,705	22,555	
	0,75	880	$\gamma: 0,0625 ; C: 10 ; \epsilon: 0,1$	0,000	100,000	0,640	19,250	0,708	22,026	
K-NN	RVB (« dataset 0 »)	3	55	K: 3	0,000	90,510	0,767	13,450	0,718	20,207
		1,5	55	K: 4	0,000	80,625	0,692	16,020	0,670	21,597
		0,75	15	K: 5	0,000	61,000	0,670	17,530	0,532	26,874
		0,75	30	K: 14	14,643	45,714	0,263	24,580	0,573	27,292
		0,75	55	K: 15	4,333	51,000	0,246	24,510	0,593	24,758
		0,75	110	K: 3	0,000	99,000	0,750	15,690	0,721	19,984
		0,75	220	K: 12	0,000	87,667	0,554	20,920	0,717	20,347
		0,75	440	K: 20	0,000	91,050	0,547	21,890	0,718	20,354
		0,75	880	K: 17	0,000	91,550	0,621	19,600	0,737	19,614
RVB PIR (« dataset 1 »)	3	55	K: 10	0,000	56,469	0,390	21,670	0,556	24,069	
	1,5	55	K: 4	0,000	80,937	0,586	18,730	0,621	22,676	
	0,75	15	K: 2	0,000	75,000	0,844	11,910	0,356	31,462	
	0,75	30	K: 14	15,714	44,643	0,245	25,280	0,580	28,634	

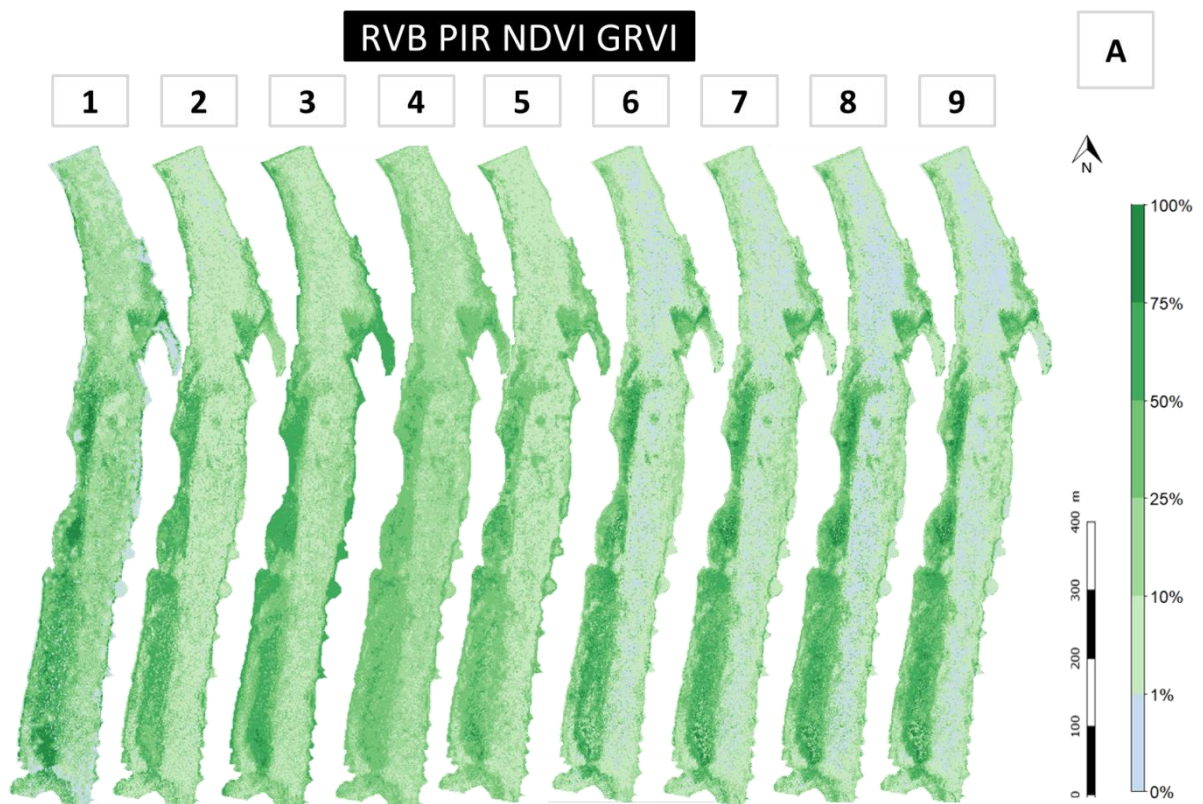
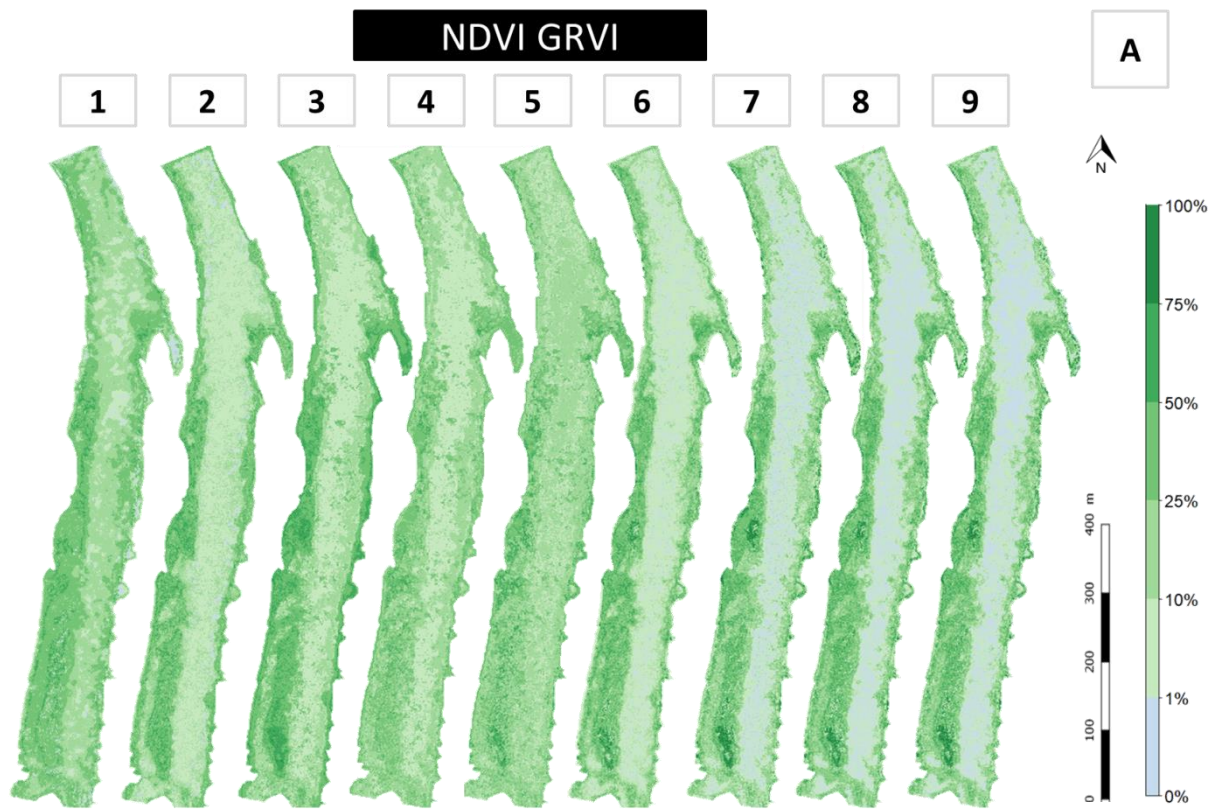
	0,75	55	K: 14	6,429	47,143	0,160	25,830	0,560	25,857
	0,75	110	K:18	0,000	56,611	0,438	22,990	0,567	23,755
	0,75	220	K: 20	0,000	64,700	0,405	24,270	0,552	24,089
	0,75	440	K: 55	0,000	62,273	0,351	26,260	0,579	23,707
	0,75	880	K: 127	1,591	57,134	0,335	26,060	0,565	23,918
NDVI GRVI (« dataset 2 »)	3	55	K: 9	1,955	55,472	0,369	22,270	0,441	29,548
	1,5	55	K: 21	10,845	50,334	0,237	25,330	0,423	28,967
	0,75	15	K: 4	1,000	68,750	0,746	15,820	0,413	28,602
	0,75	30	K: 3	0,000	71,667	0,453	20,570	0,309	31,498
	0,75	55	K: 6	4,167	69,167	0,360	22,450	0,455	28,215
	0,75	110	K: 16	0,000	57,500	0,280	23,690	0,436	28,329
	0,75	220	K: 57	6,947	47,667	0,213	27,970	0,464	28,329
	0,75	440	K: 52	2,865	55,961	0,266	27,950	0,470	29,953
	0,75	880	K: 96	2,777	53,564	0,282	27,080	0,464	29,120
RVB PIR NDVI GRVI (« dataset 3 »)	3	55	K: 4	0,000	80,492	0,669	16,200	0,631	26,632
	1,5	55	K: 7	0,000	73,036	0,530	19,950	0,621	26,969
	0,75	15	K: 3	0,000	73,333	0,775	14,560	0,469	28,600
	0,75	30	K: 12	11,250	48,750	0,293	24,110	0,549	29,627
	0,75	55	K: 13	4,538	55,769	0,215	24,980	0,555	28,855
	0,75	110	K:5	0,000	89,600	0,693	17,720	0,639	25,045
	0,75	220	K: 11	0,000	87,000	0,521	21,740	0,640	25,326
	0,75	440	K: 25	0,000	80,440	0,502	23,050	0,629	27,267
	0,75	880	K: 39	0,000	79,872	0,543	21,630	0,635	26,107

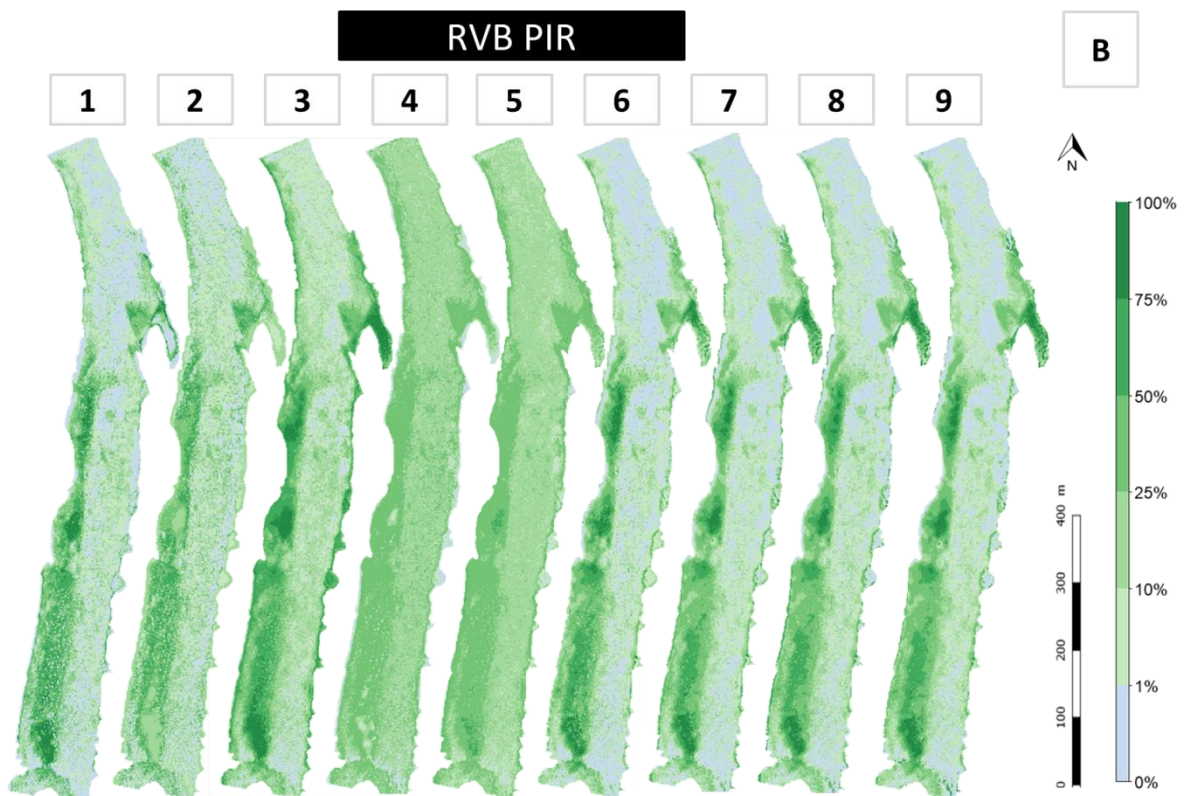
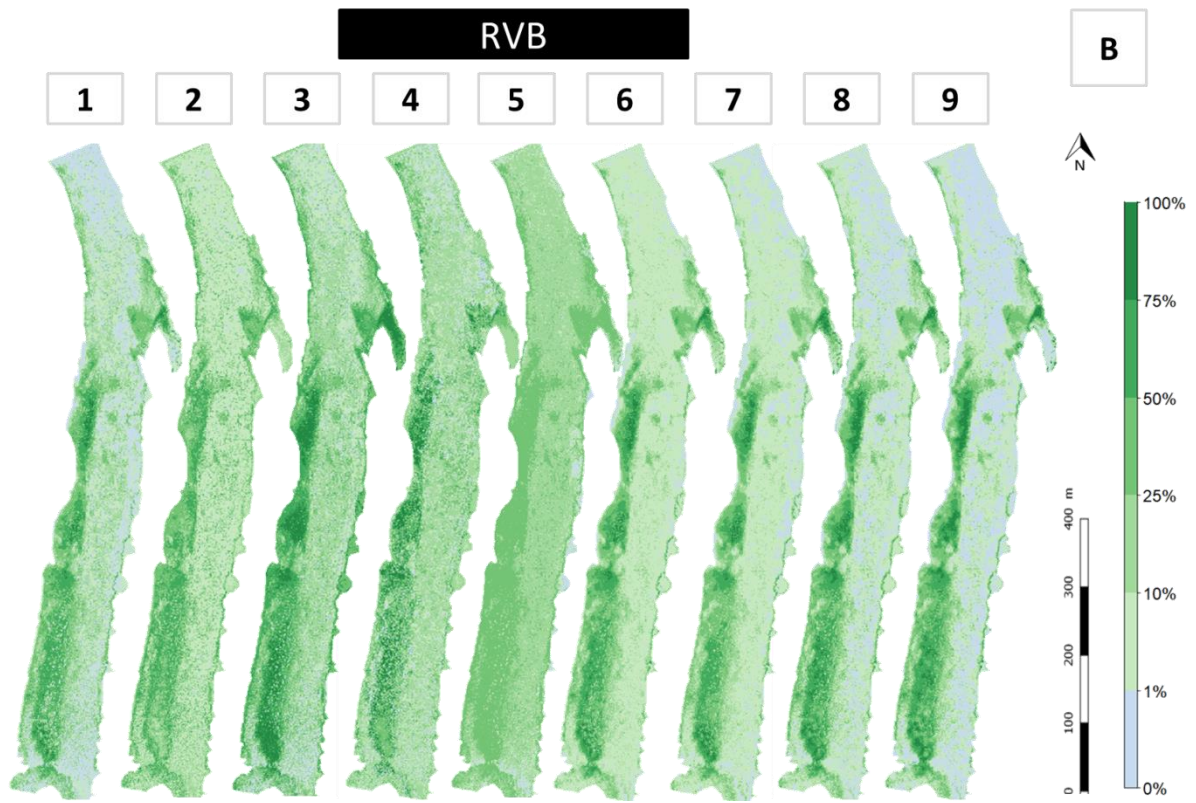


Annexe 4. Cartographie du recouvrement prédit en fonction de l'algorithme, des données spectrales et de la modalité d'échantillonnage. (A) Random Forest ; (B) Support Vector Regression ; (C) K-Nearest Neighbors ; (1) 55 placettes ; (2) 55 entités de 1,5 m de côté ; (3) à (9) : 15, 30, 55, 110, 220, 440 et 880 quadrats de 0,75 m de côté.

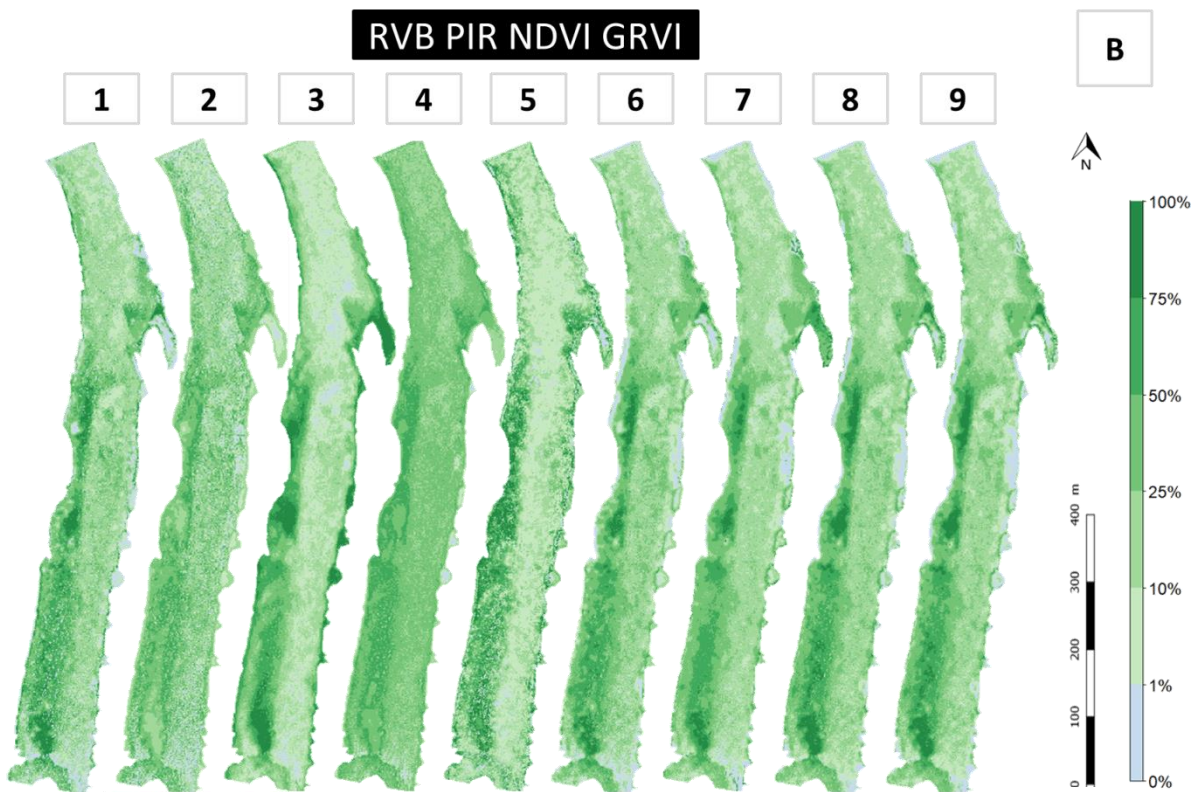
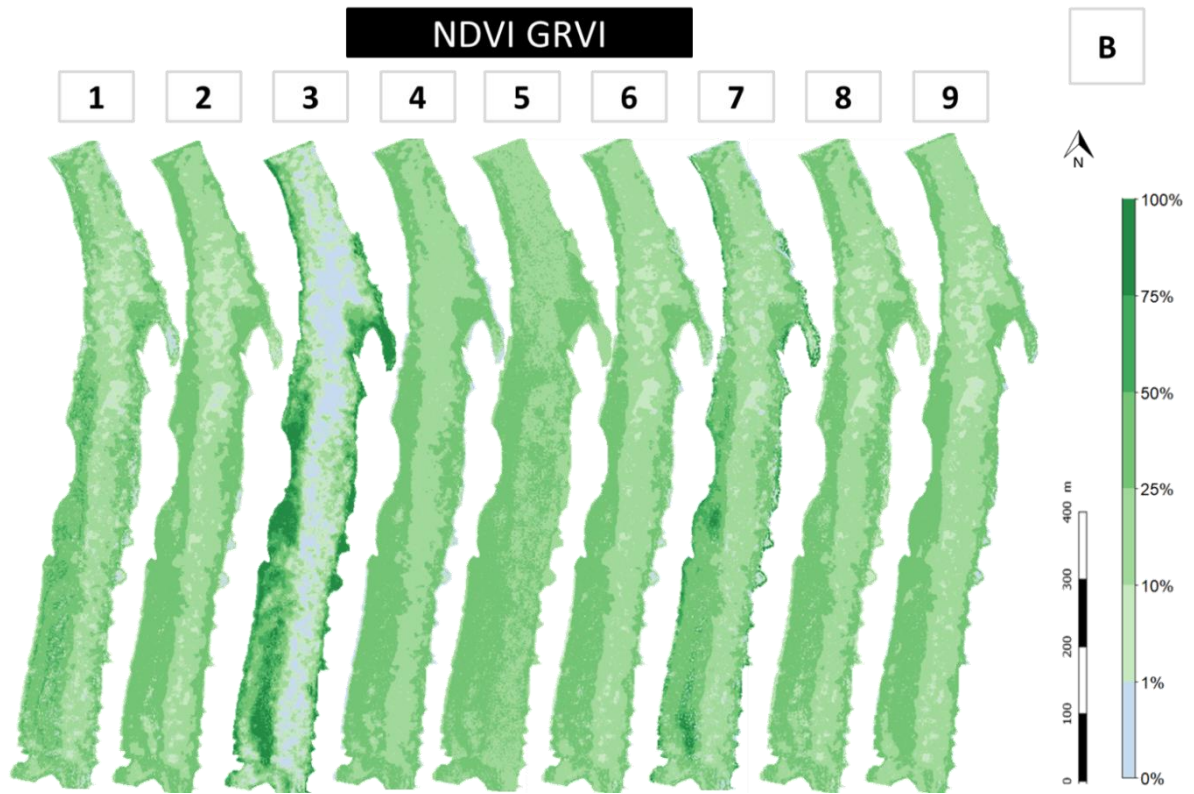


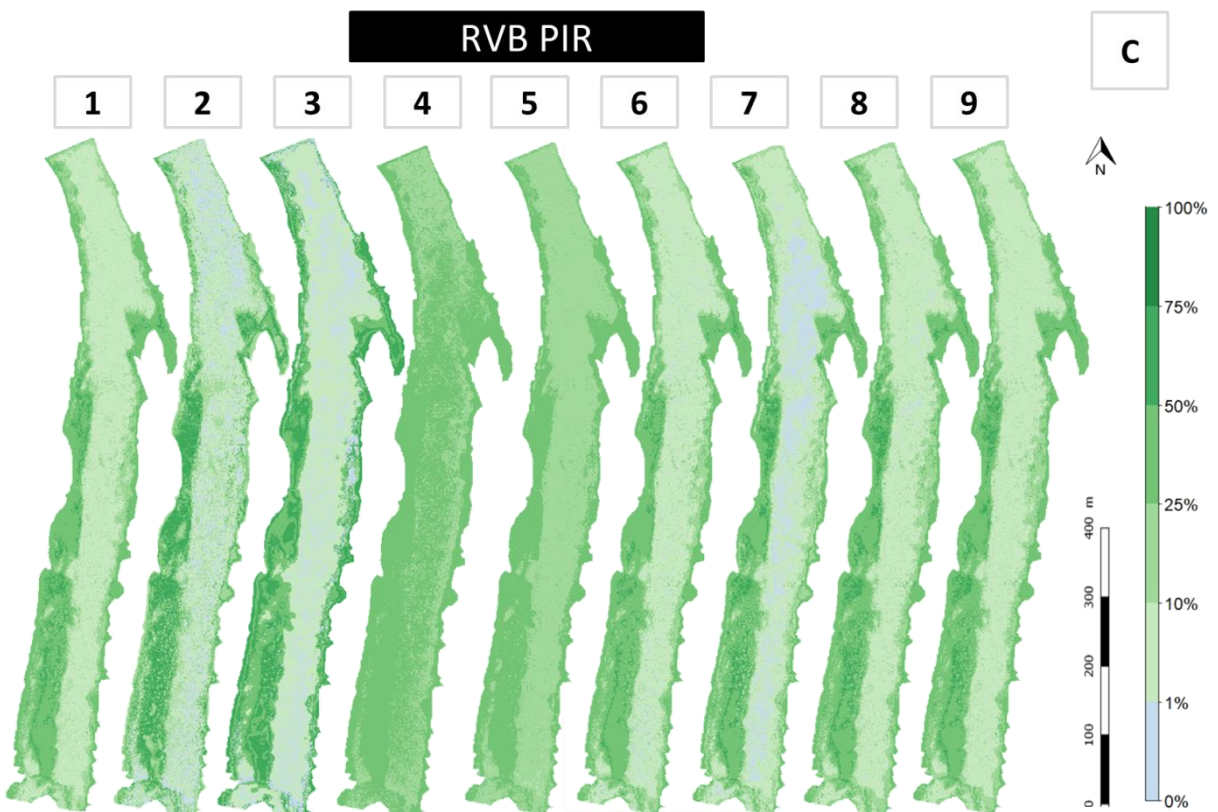
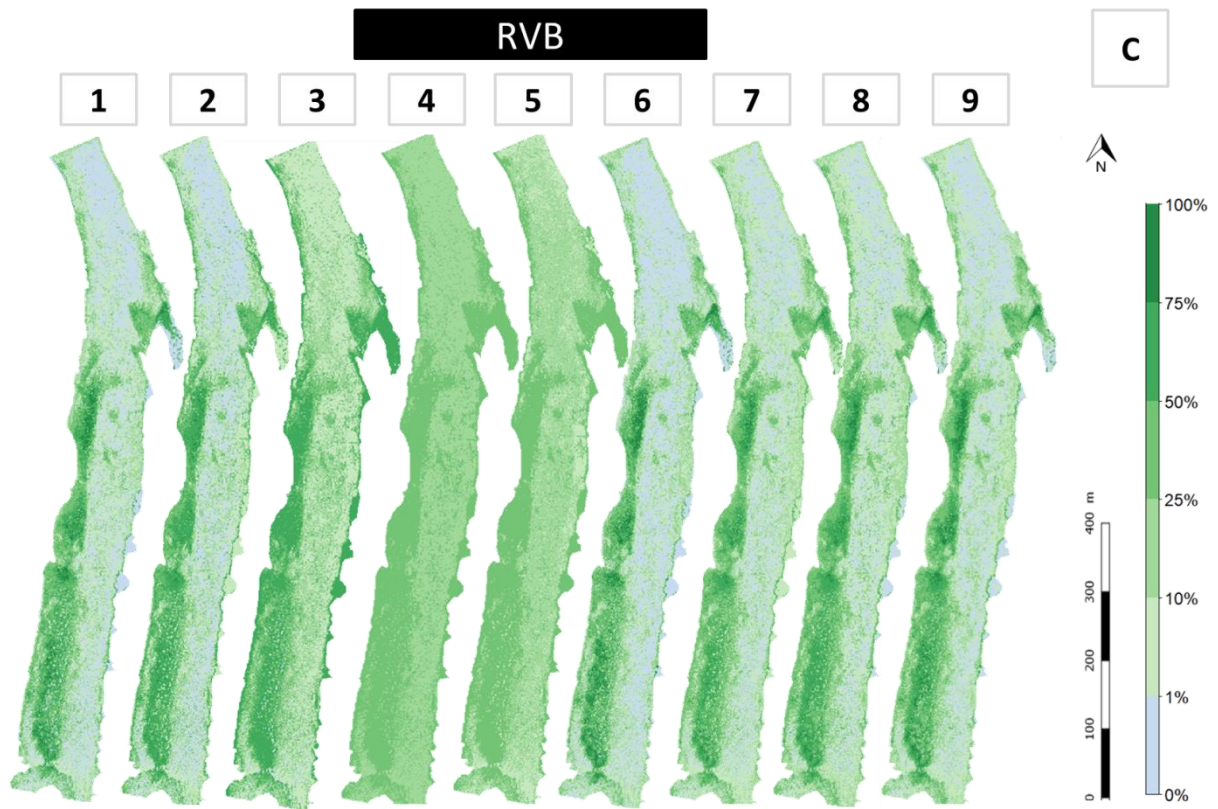




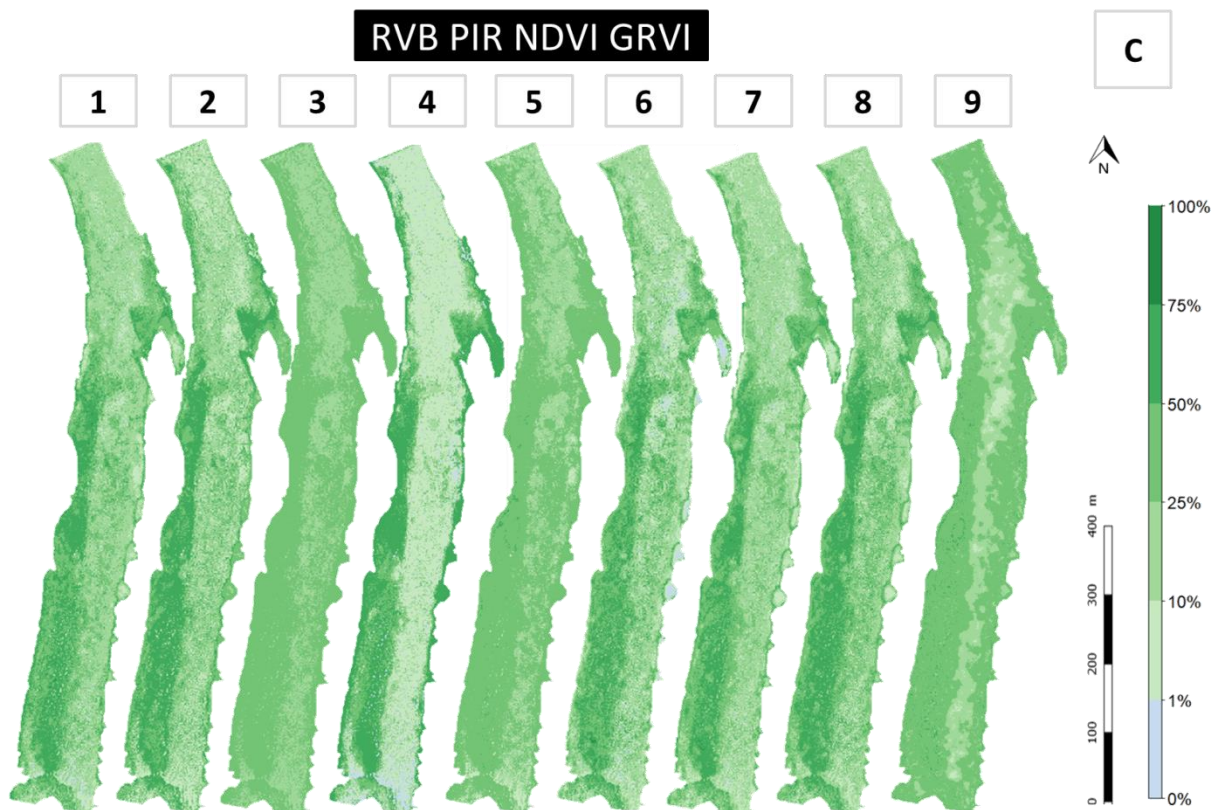
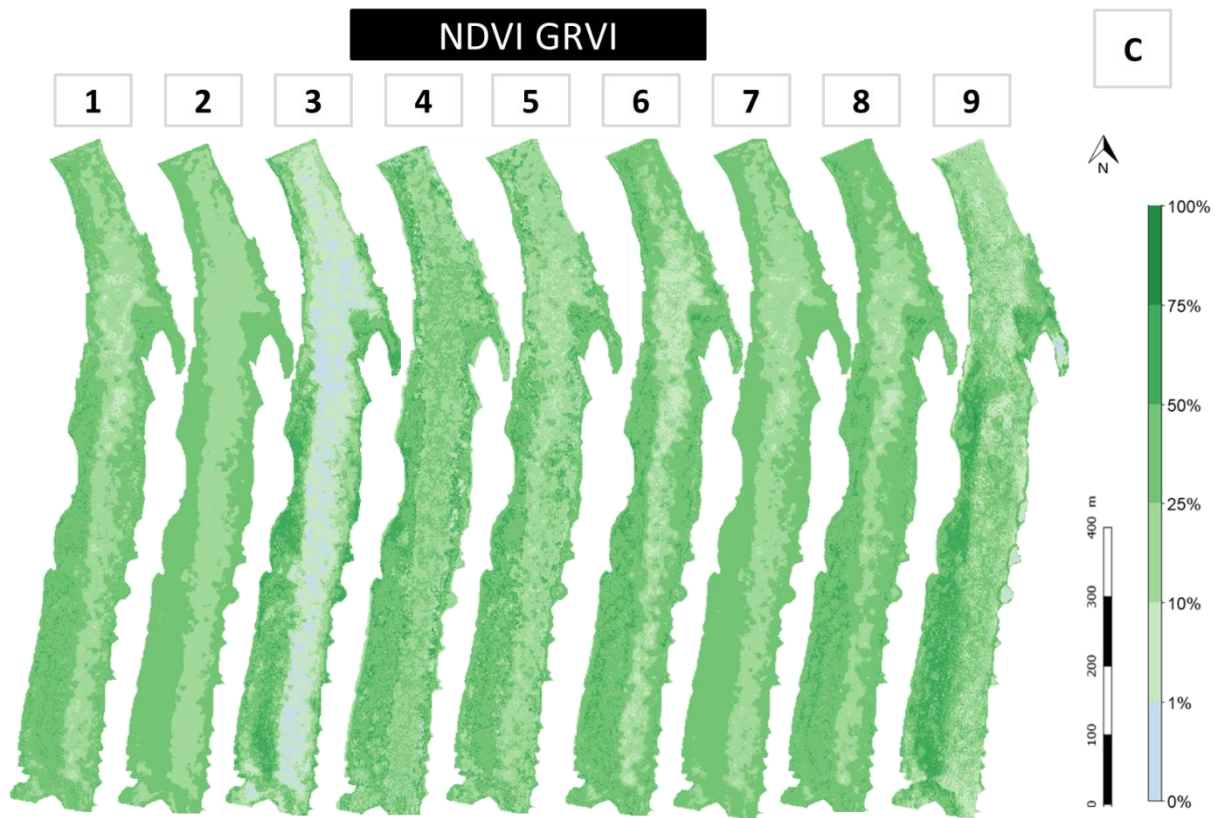






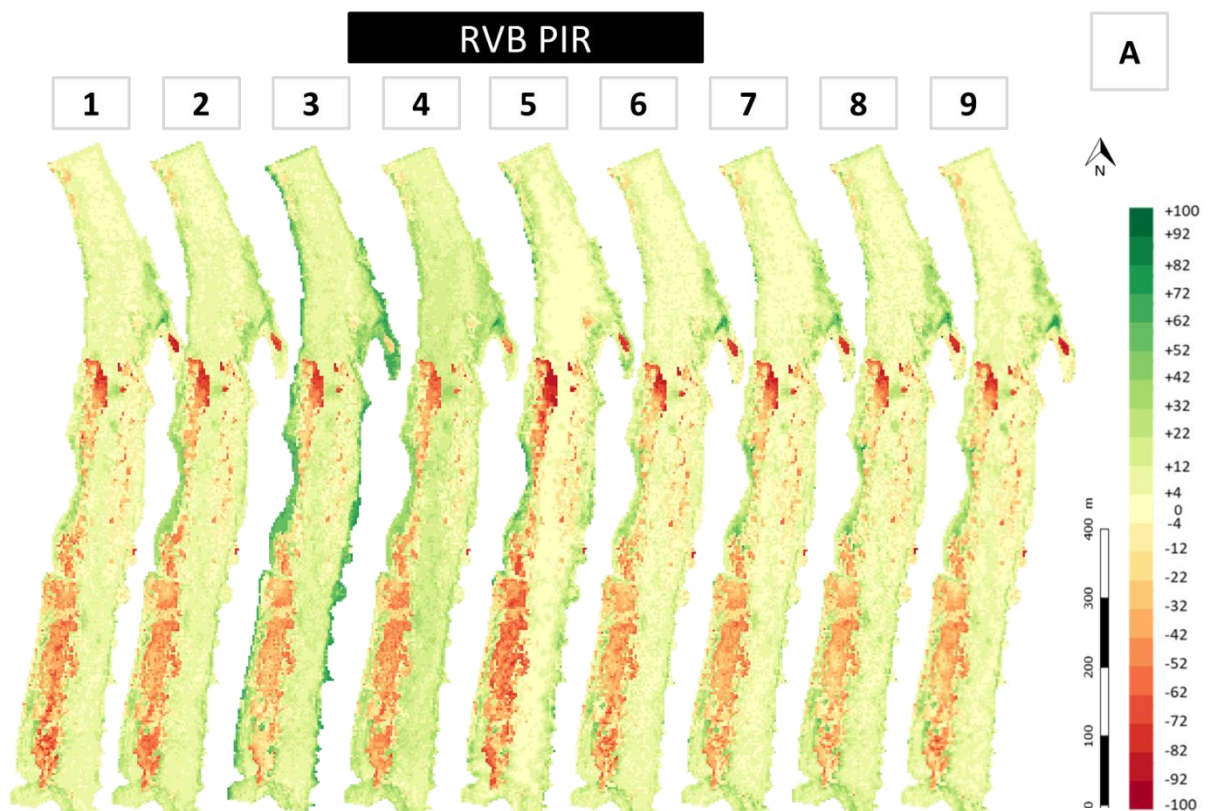
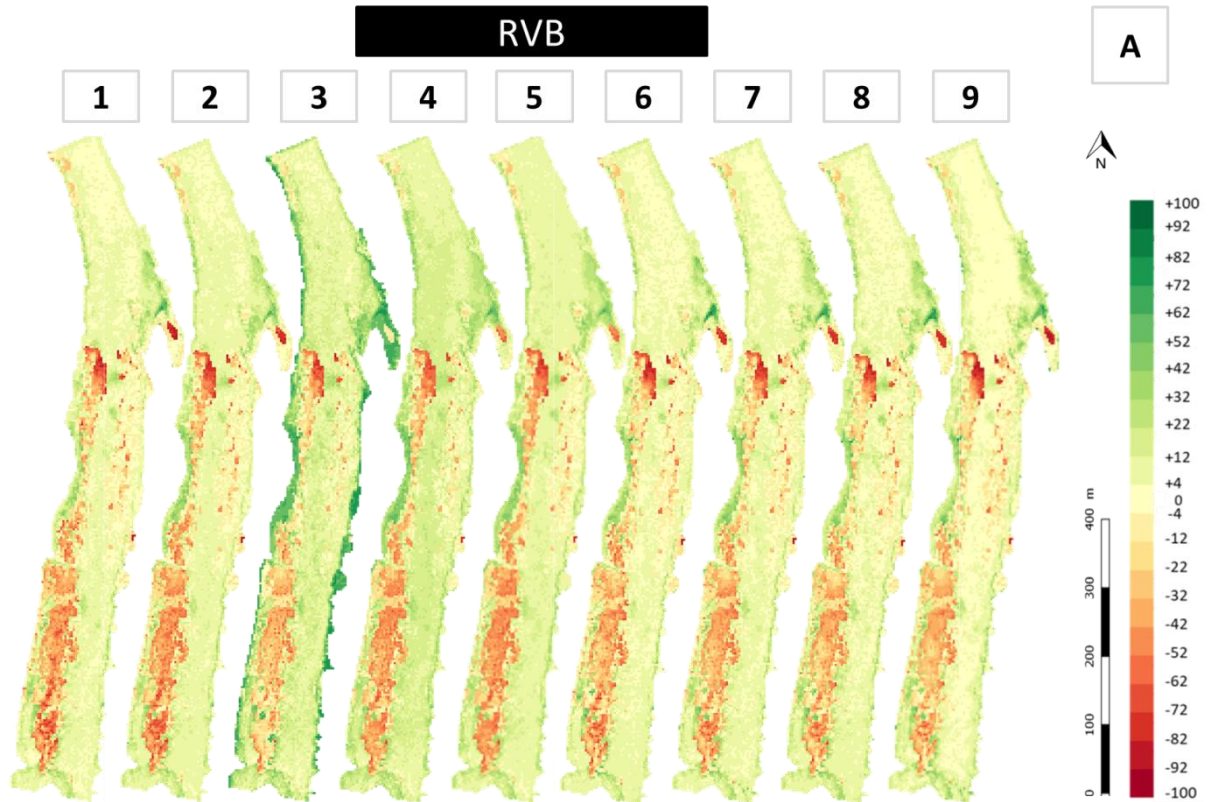




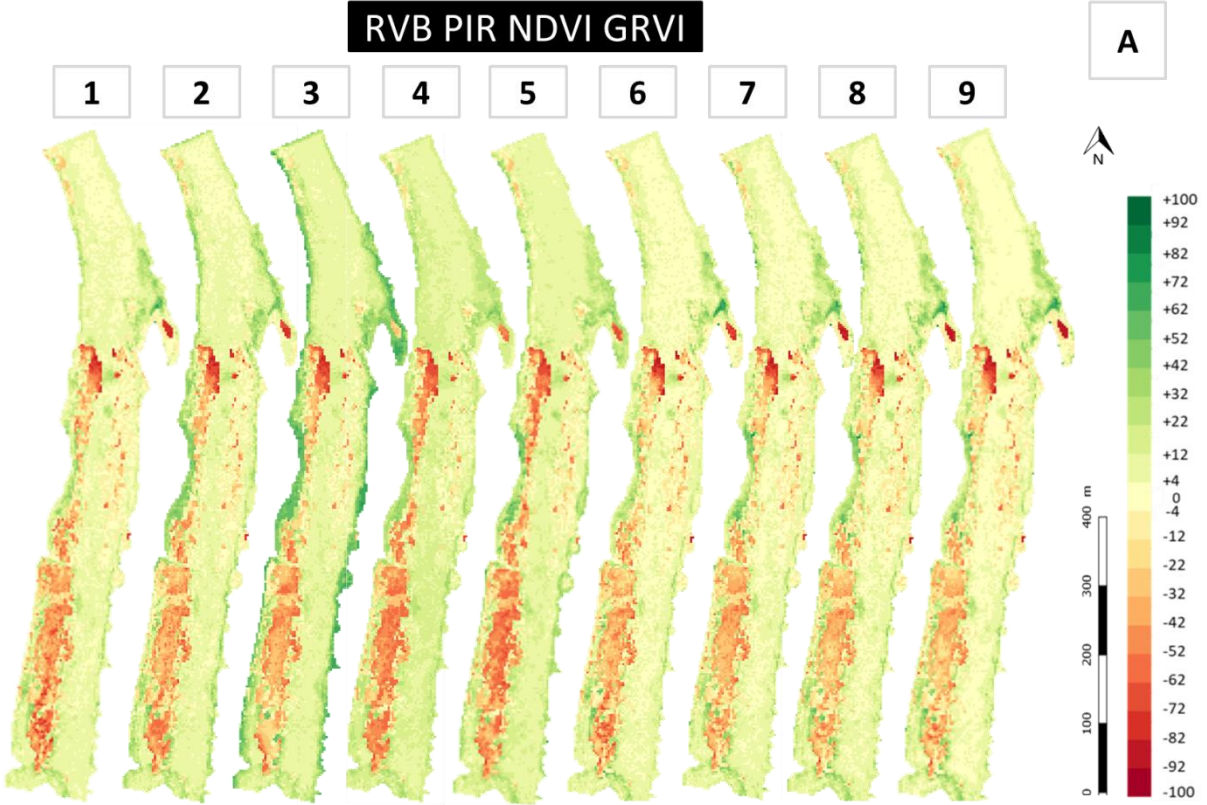
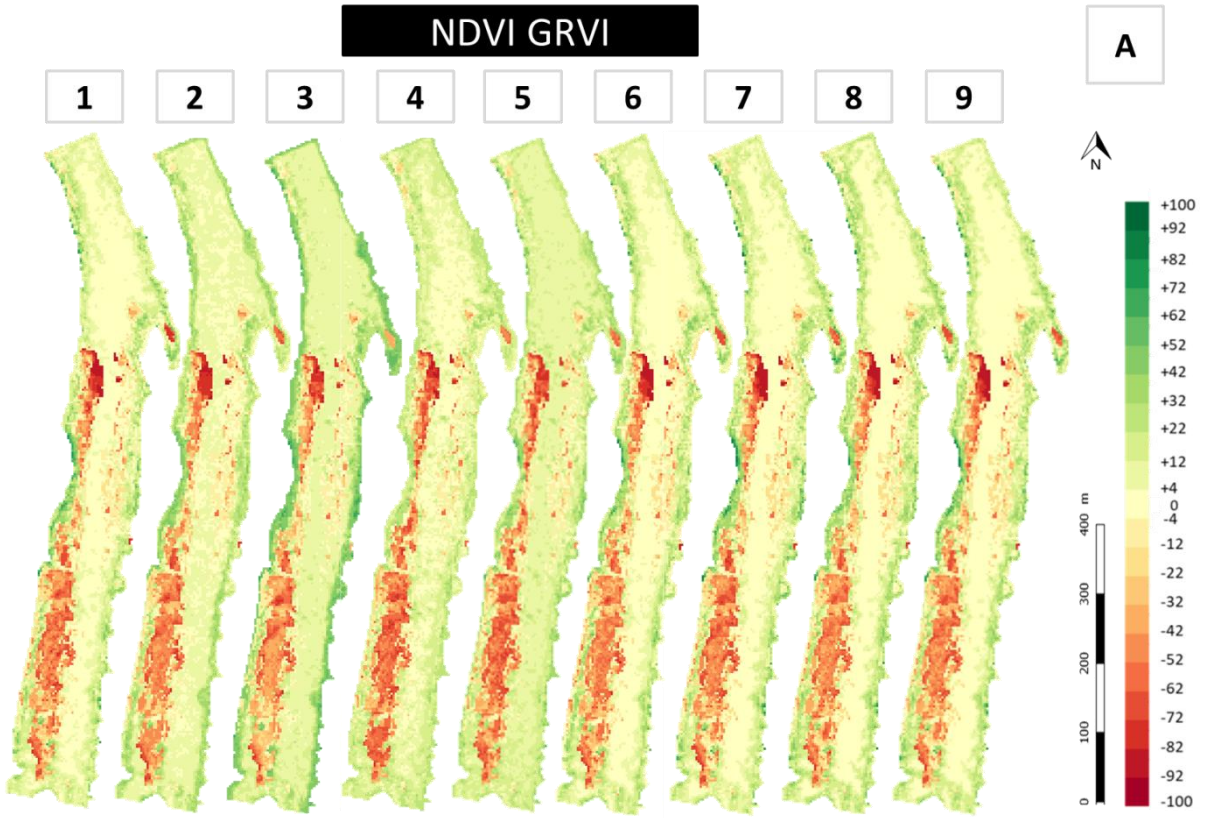


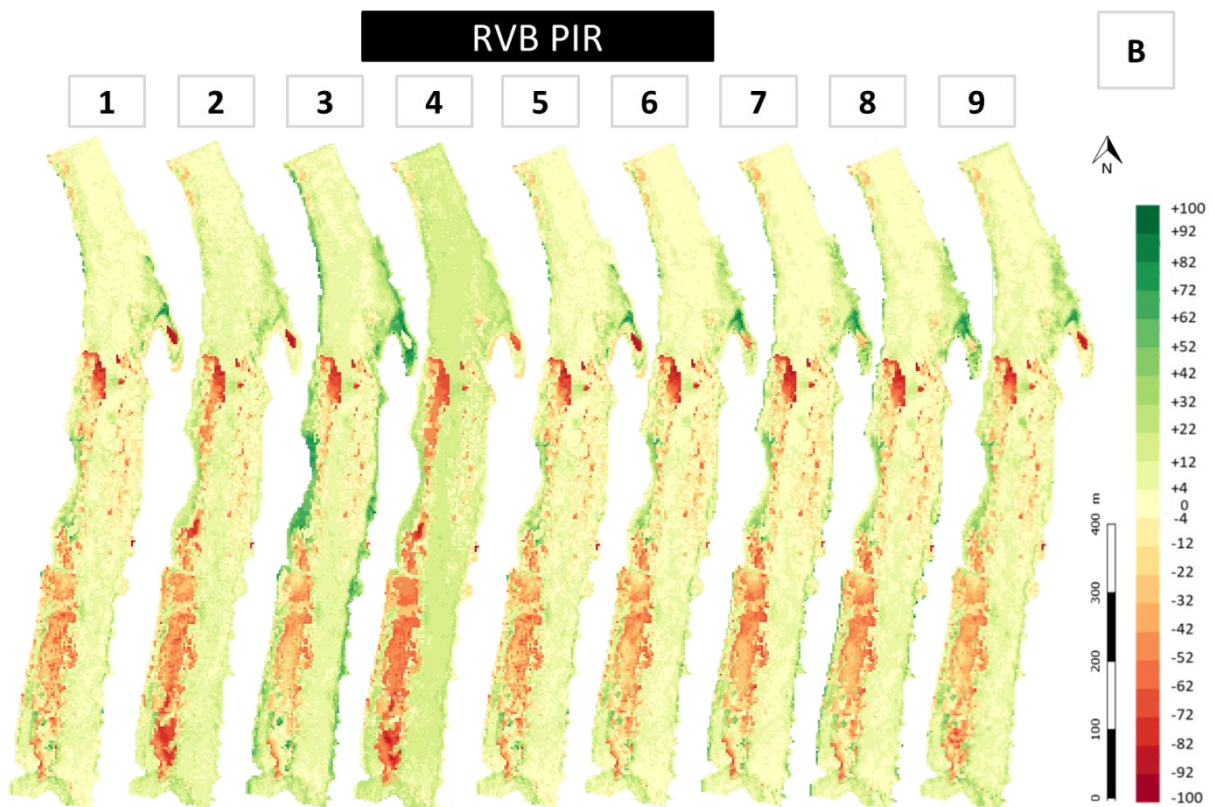
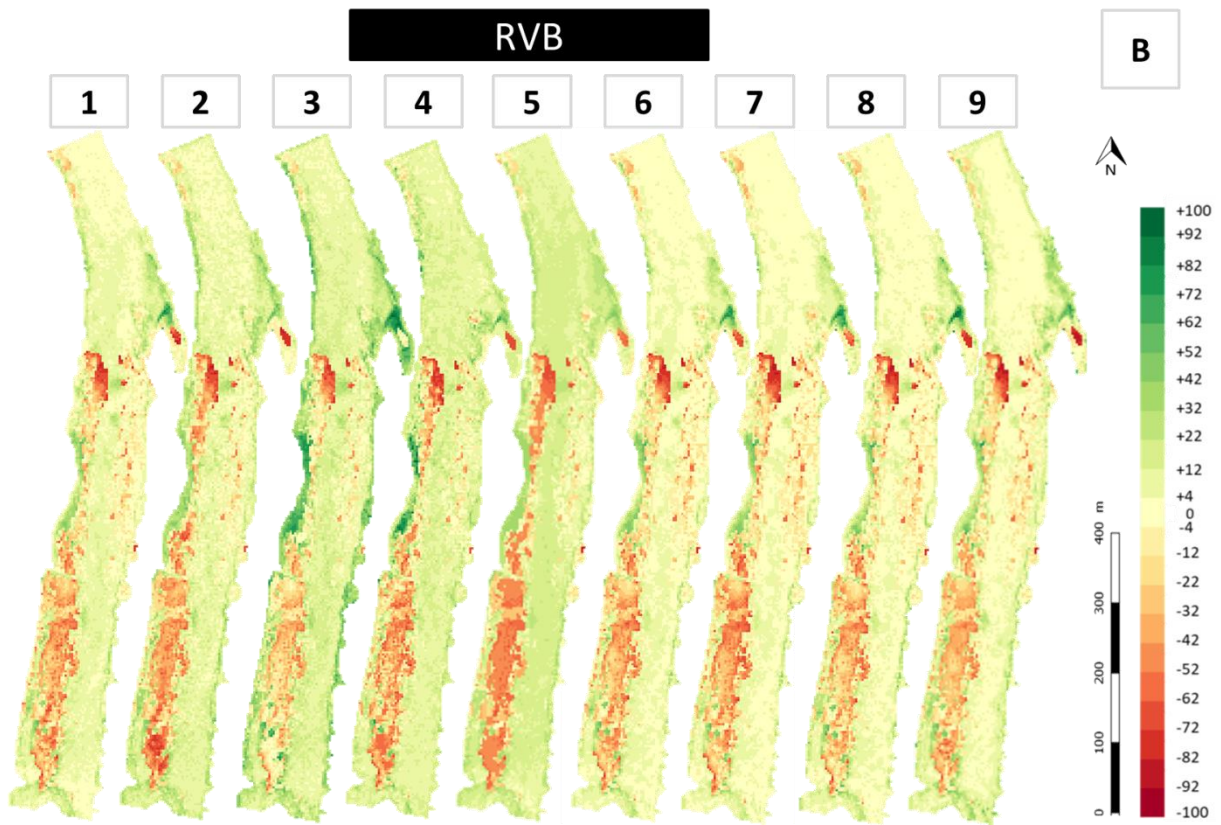


Annexe 5. Cartographie des différences entre recouvrements prédits et observés en fonction de l'algorithme, des données spectrales et de la modalité d'échantillonnage. (A) Random Forest ; (B) Support Vector Regression ; (C) *K*-Nearest Neighbors ; (1) 55 placettes ; (2) 55 entités de 1,5 m de côté ; (3),..., (9) :15, 30, 55, 110, 220, 440 et 880 quadrats de 0,75 m de côté. Les zones vertes (différences positives) représentent une surprédiction du recouvrement alors que les zones rouge (différences négatives) montrent une sous prédiction.

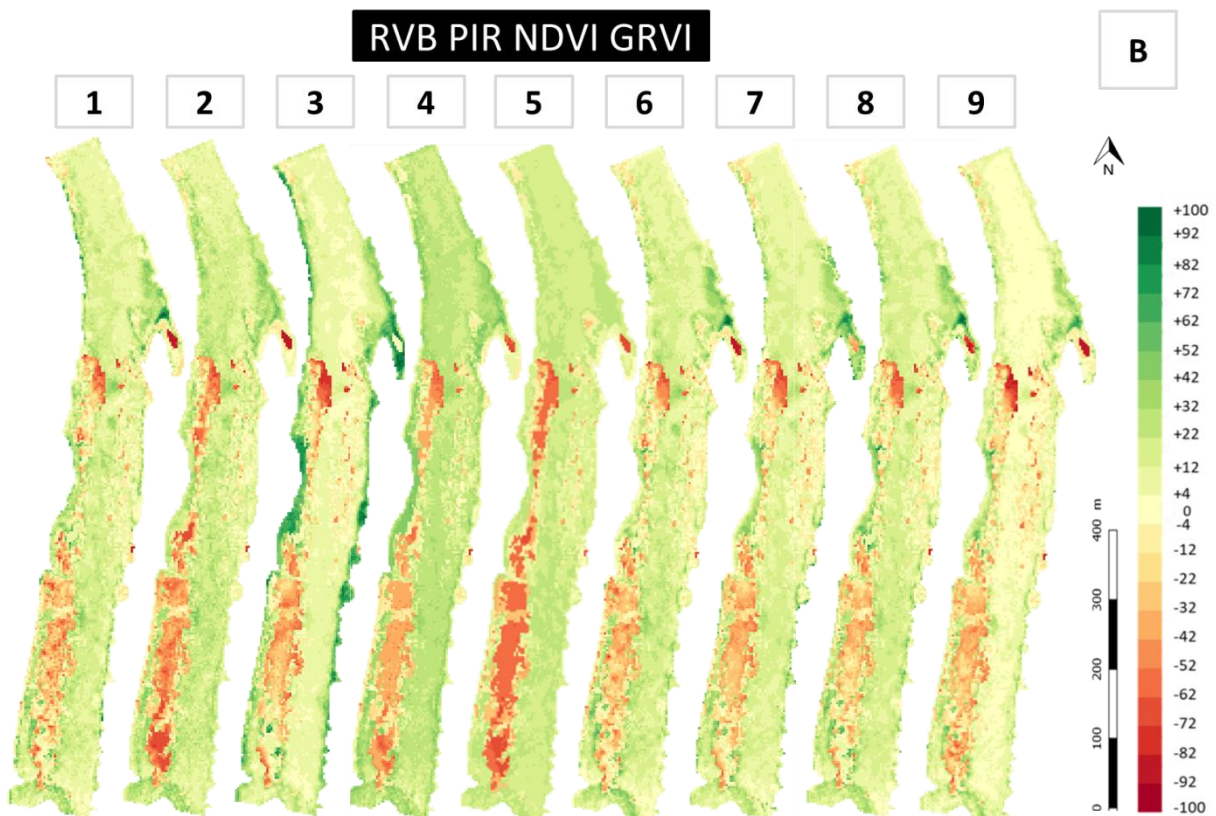
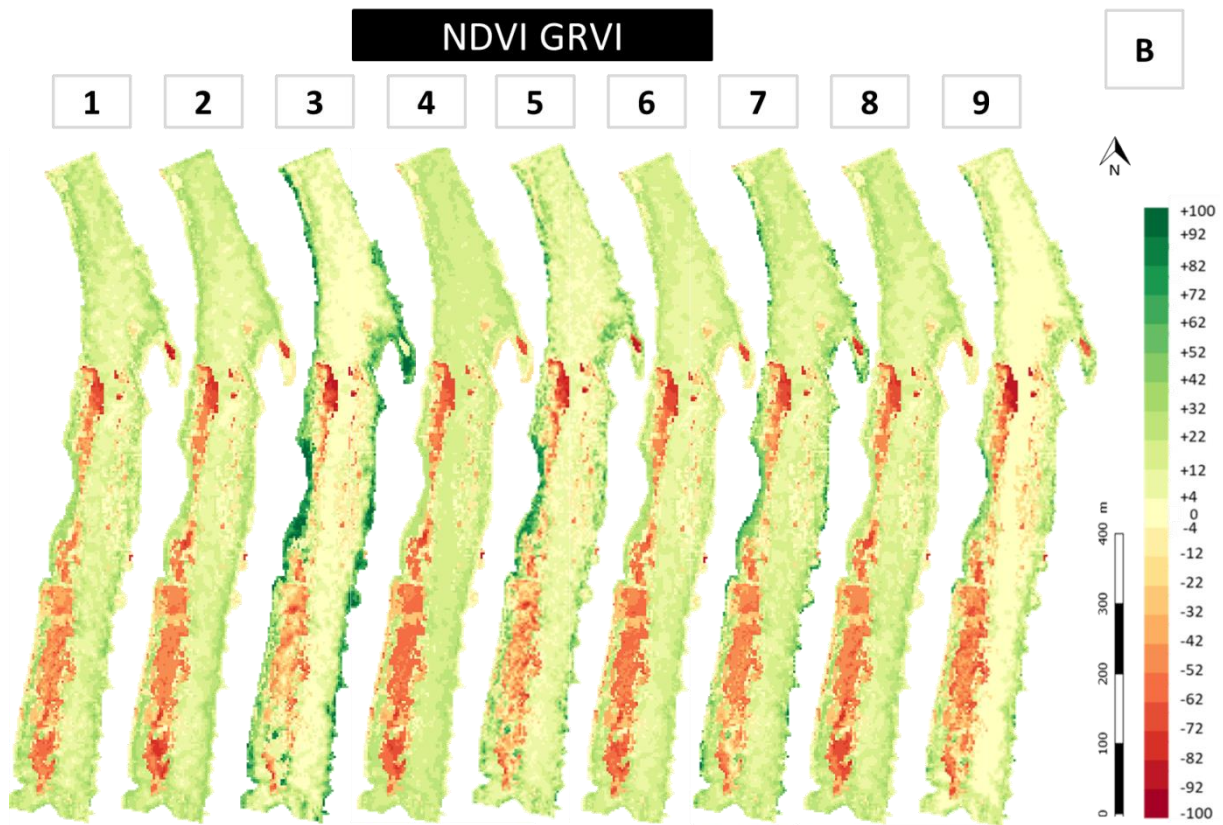


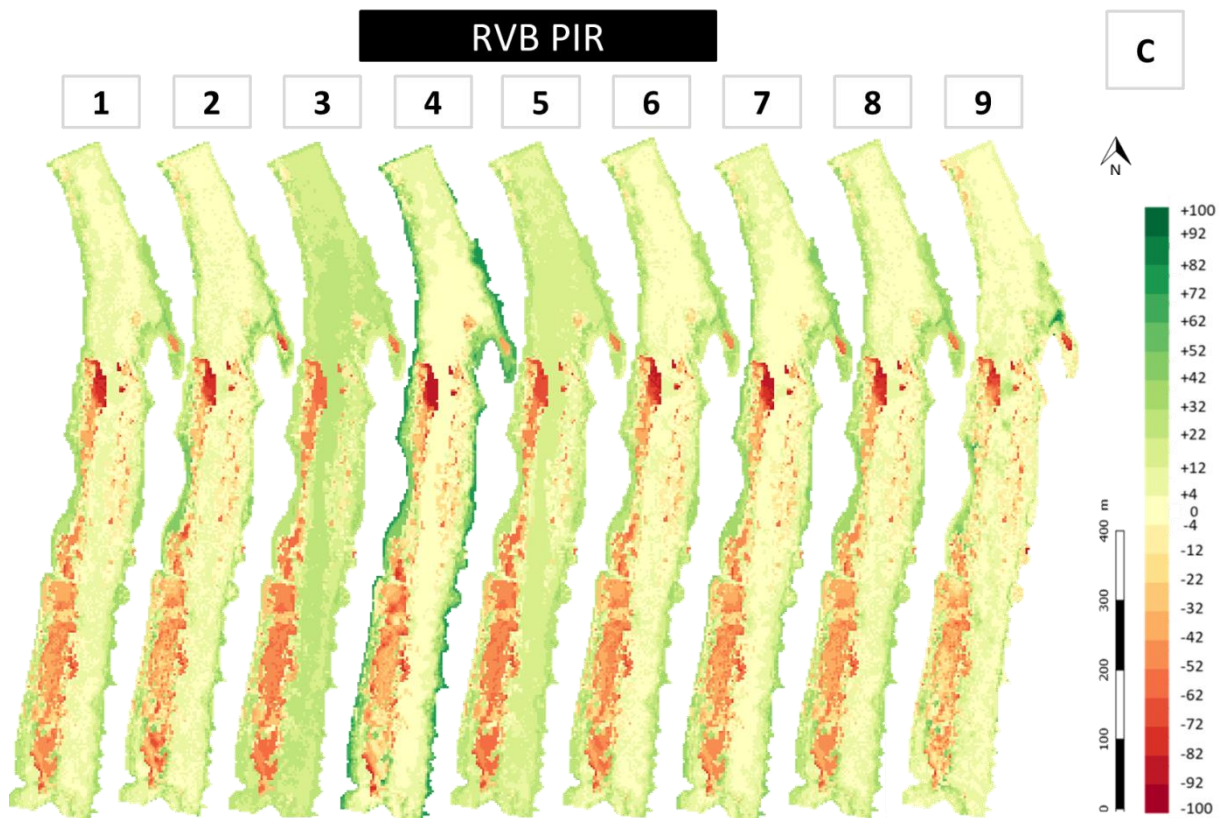
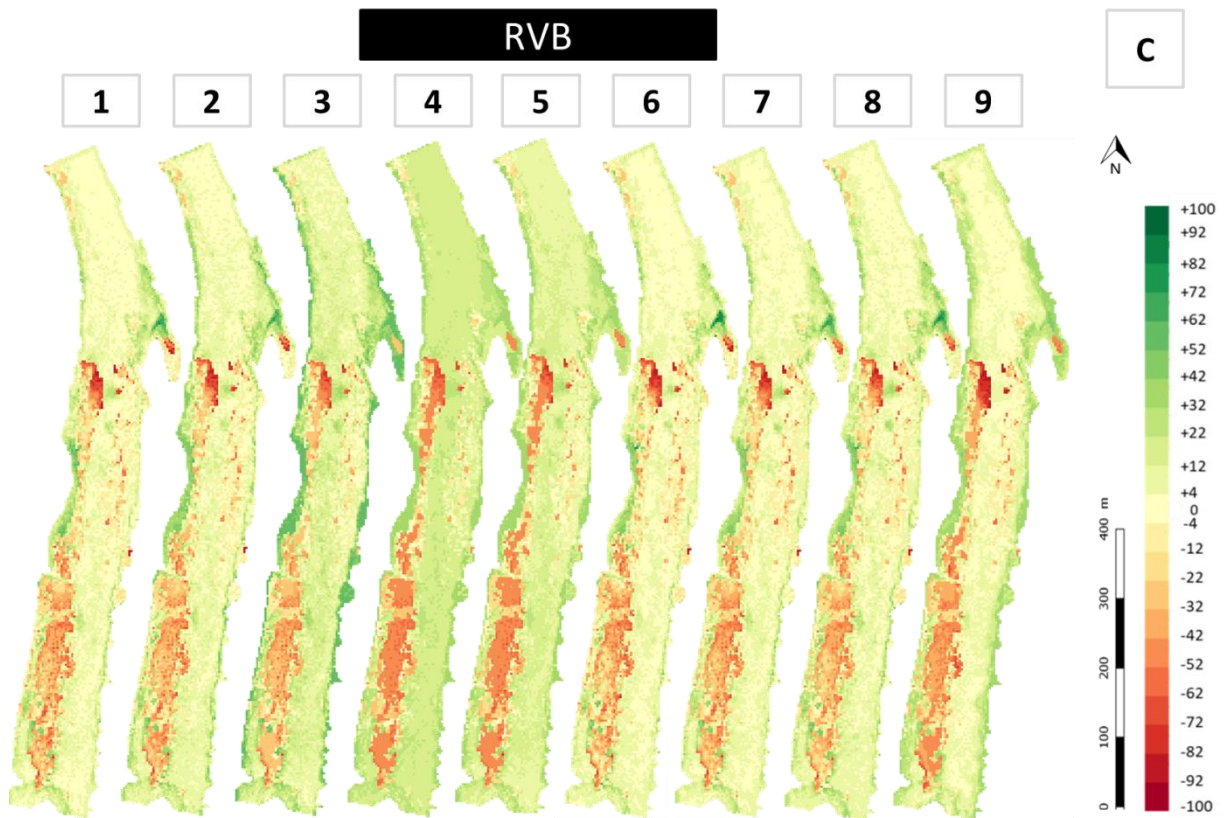




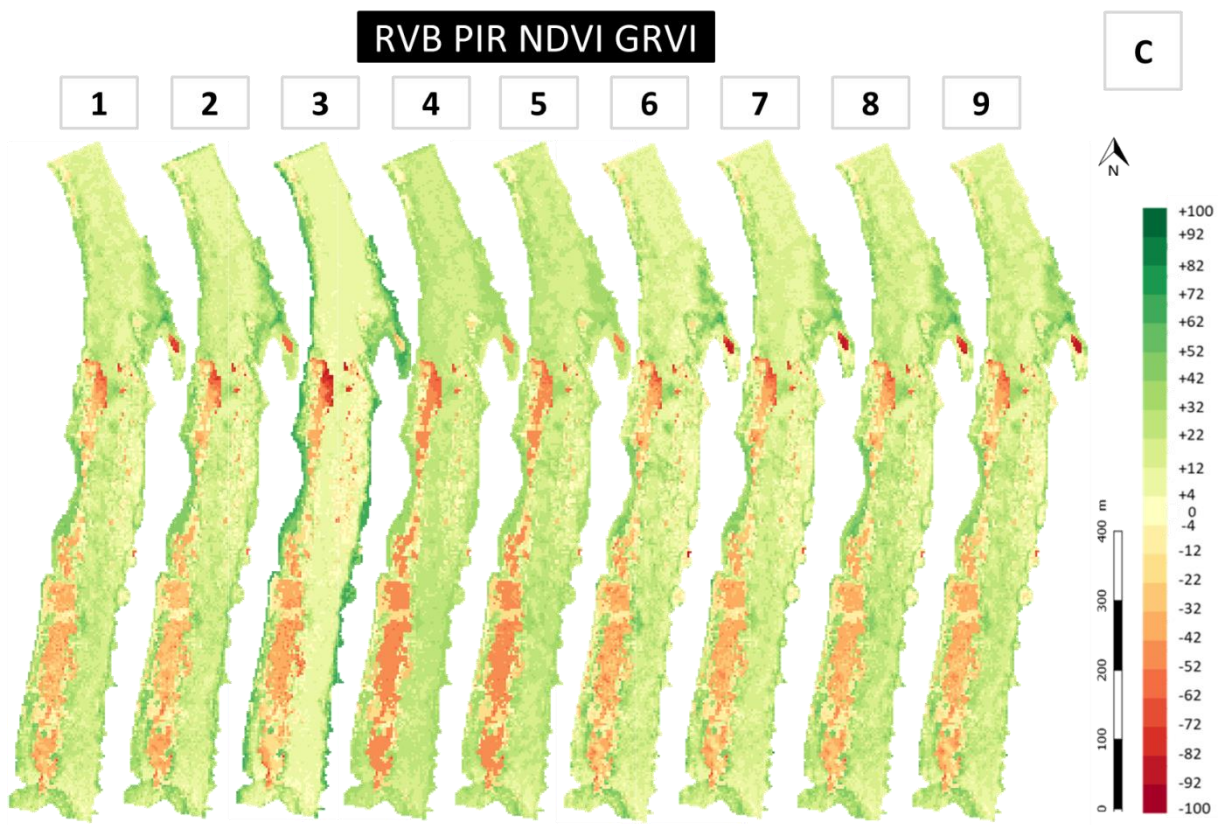
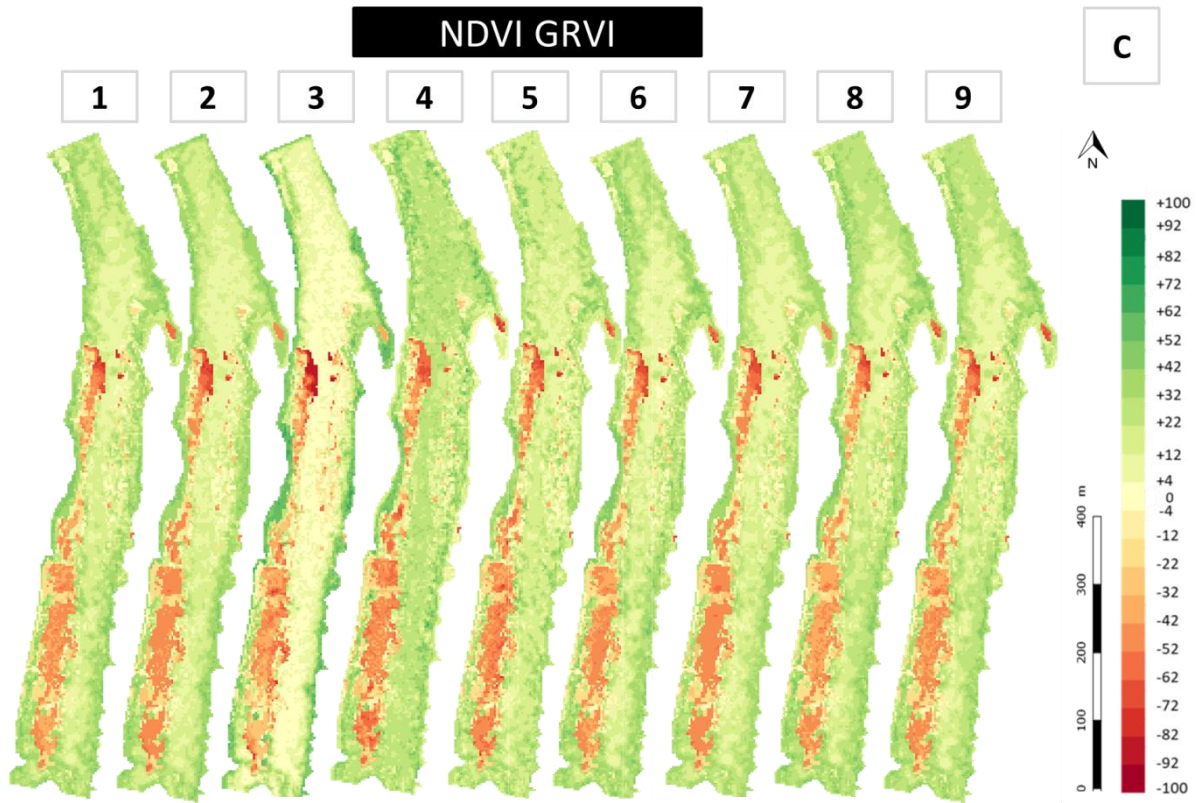






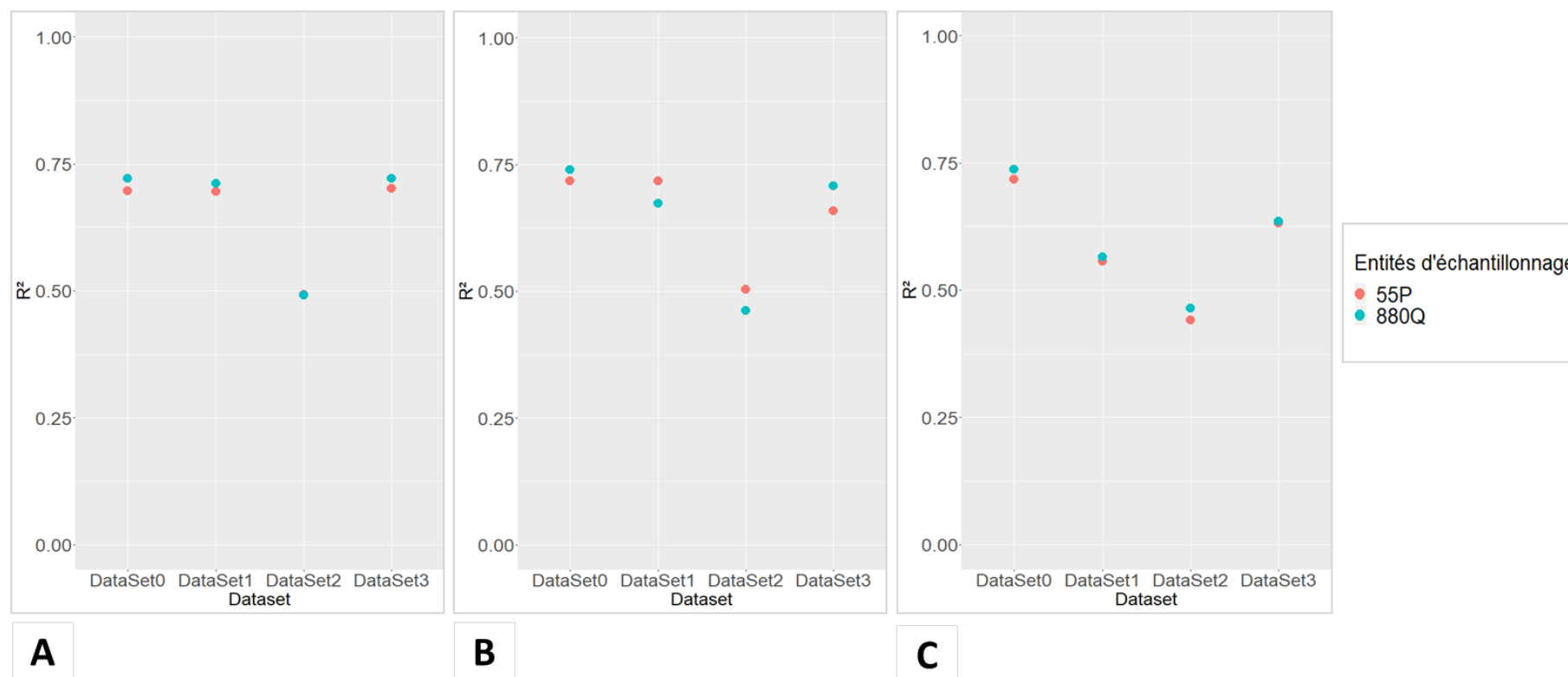








Annexe 6. Comparaison des coefficients de détermination ( $R^2$ ), selon le jeu de données spectrales, l'algorithme et le niveau d'échantillonnage (55 placettes ou 880 quadrats) utilisés : (A) Random Forest ; (B) Support Vector Regression ; (C)  $K$ -Nearest Neighbors. Les DataSetX correspondent aux 4 jeux de données spectrales testés dans cette étude, impliquant les bandes spectrales de l'image Pléiades et/ou deux indices de végétation : "RVB", "RVB PIR", "NDVI et GRVI", et "RVB PIR NDVI et GRVI".

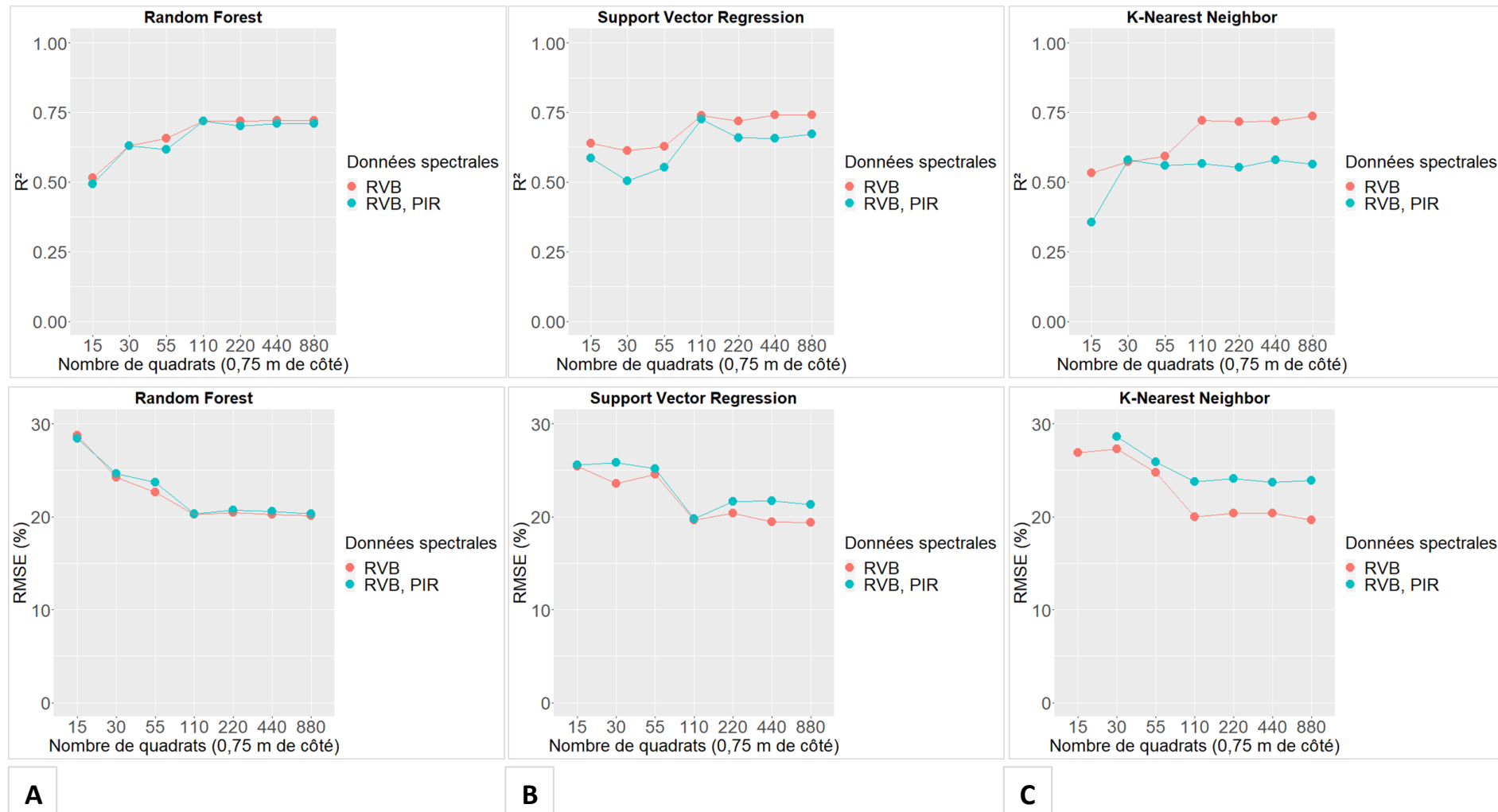








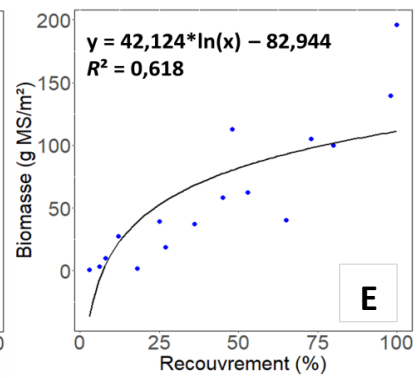
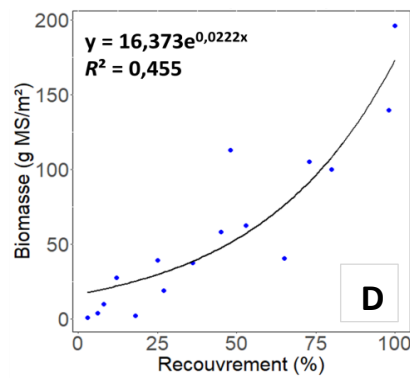
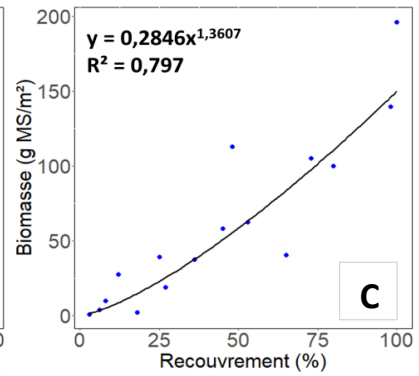
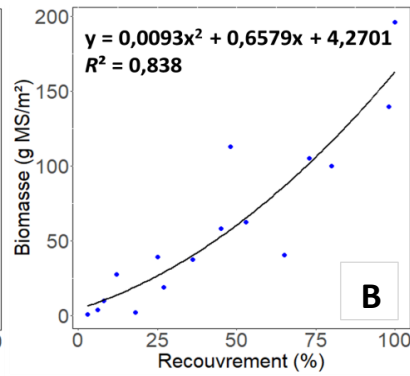
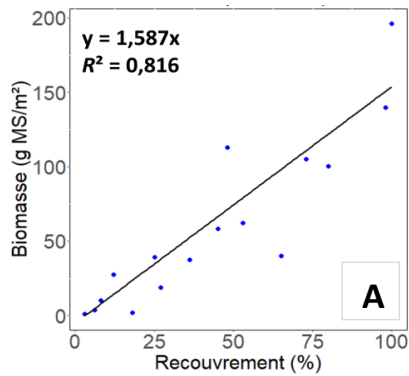
Annexe 7. Effet du nombre de quadrats sur la performance des modèles : métriques d'évaluation obtenues pour (A) le Random Forest, (B) le Support Vector Regression et (C) le K-Nearest Neighbors. RVB et RVB, PIR correspondent aux jeux de données spectrales "dataset 0" et "dataset 1", respectivement (avec R, la bande du rouge, B, le bleu, V, le vert et PIR, la bande du proche-infrarouge).







Annexe 8. Modèles testés pour ajuster la relation biomasse aérienne=f(recouvrement). Résultats pour les différents modèles testés : (A) modèle 1 – “polynôme du 1<sup>er</sup> degré”; (B) modèle 2 – “polynôme du 2<sup>nd</sup> degré” ; (C) modèle 3 – “fonction puissance” ; (D) modèle 4 – “ fonction exponentielle” ; (E) modèle 5 – “fonction logarithmique”.







Annexe 9. Critères statistiques d'évaluation des modèles testés pour décrire la relation biomasse-recouvrement : modèle 1 – "polynome du 1<sup>er</sup> degré" ; modèle 2 – "polynome du 2<sup>nd</sup> degré" ; modèle 3 – "fonction puissance" ; modèle 4 – " fonction exponentielle" ; modèle 5 – "fonction logarithmique". Les chiffres entre parenthèses correspondent à des classements des modèles pour chaque critère calculé, avec la note de 1 pour la valeur d'un critère la plus faible et de 5 pour la plus élevée. La note finale correspond à la somme des notes. Le modèle avec la note finale la plus faible est considéré comme le meilleur modèle théorique.

Modèle	AIC	RMSE	Erreur résiduelle	$R^2$	Note finale
Modèle 1	148,098 (2)	23,467 (3)	25,087 (4)	0,816 (2)	11
Modèle 2	149,384 (4)	23,642 (4)	24,482 (3)	0,837 (1)	12
Modèle 3	148,418 (3)	22,998 (2)	0,751 (1)	0,797 (3)	9
Modèle 4	147,996 (1)	22,542 (1)	24,098 (2)	0,455 (5)	9
Modèle 5	161,082 (5)	33,826 (5)	36,157 (5)	0,619 (4)	19





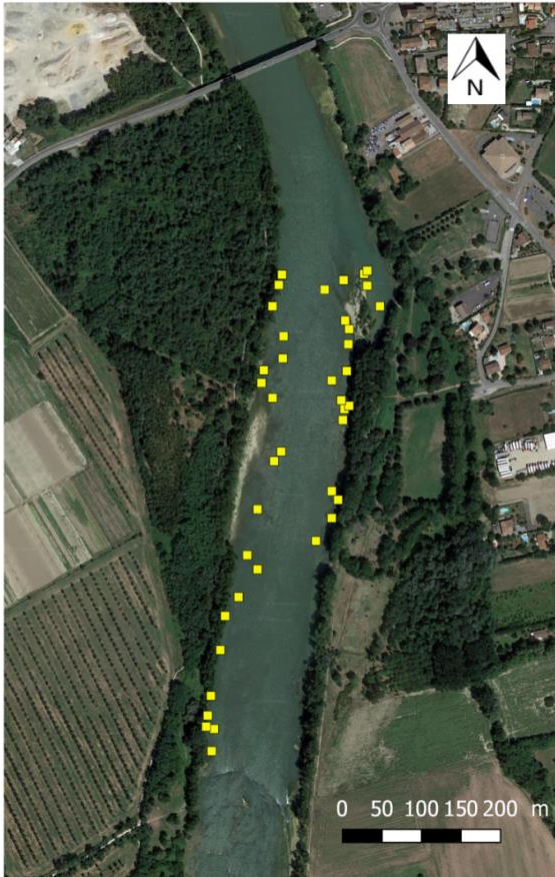
**Annexe 10. Données spectrales acquises et exploitables provenant des satellites Pléiades.**

Année d'acquisition	Mois d'acquisition	Seilh	Roques	Toulouse
2017	Septembre	✓	✓	✓
	Octobre	✓	✓	✓
	Novembre	✓	✓	✓
	Décembre	✓	✓	✓
2018	Janvier	✓	✓	✓
	Février	✗	✗	✓
	Mars	✓	✓	✓
	Avril	✗	✗	✗
	Mai	✓	✓	✓
	Juin	✗	✓	✓
	Juillet	✓	✓	✓
	Août	✓	✗	✓
	Septembre	✓	✓	✓
	Octobre	✓	✓	✓
	Novembre	✗	✗	✗
	Décembre	✗	✗	✗
2019	Janvier	✗	✗	✗
	Février	✗	✗	✗
	Mars	✓	✓	✓
	Avril	✓	✓	✓
	Mai	✓	✓	✓
	Juin	✓	✓	✓
	Juillet	✓	✓	✓
	Août	✓	✓	✓
	Septembre	✓	✓	✓





**Annexe 11. Relevés de recouvrement effectués lors de la campagne de terrain de juillet 2019. Les carrés jaunes représentent les entités d'échantillonnage de 3 m de résolution. L'image utilisée est une image Google satellite.**







Annexe 12. Orthomosaïques drones réalisées de 2017 à 2019, de 1 cm de résolution spatiale (Source : D. ESPEL). Les zones manquantes sont dues à des impossibilités d'assemblage des images drone.

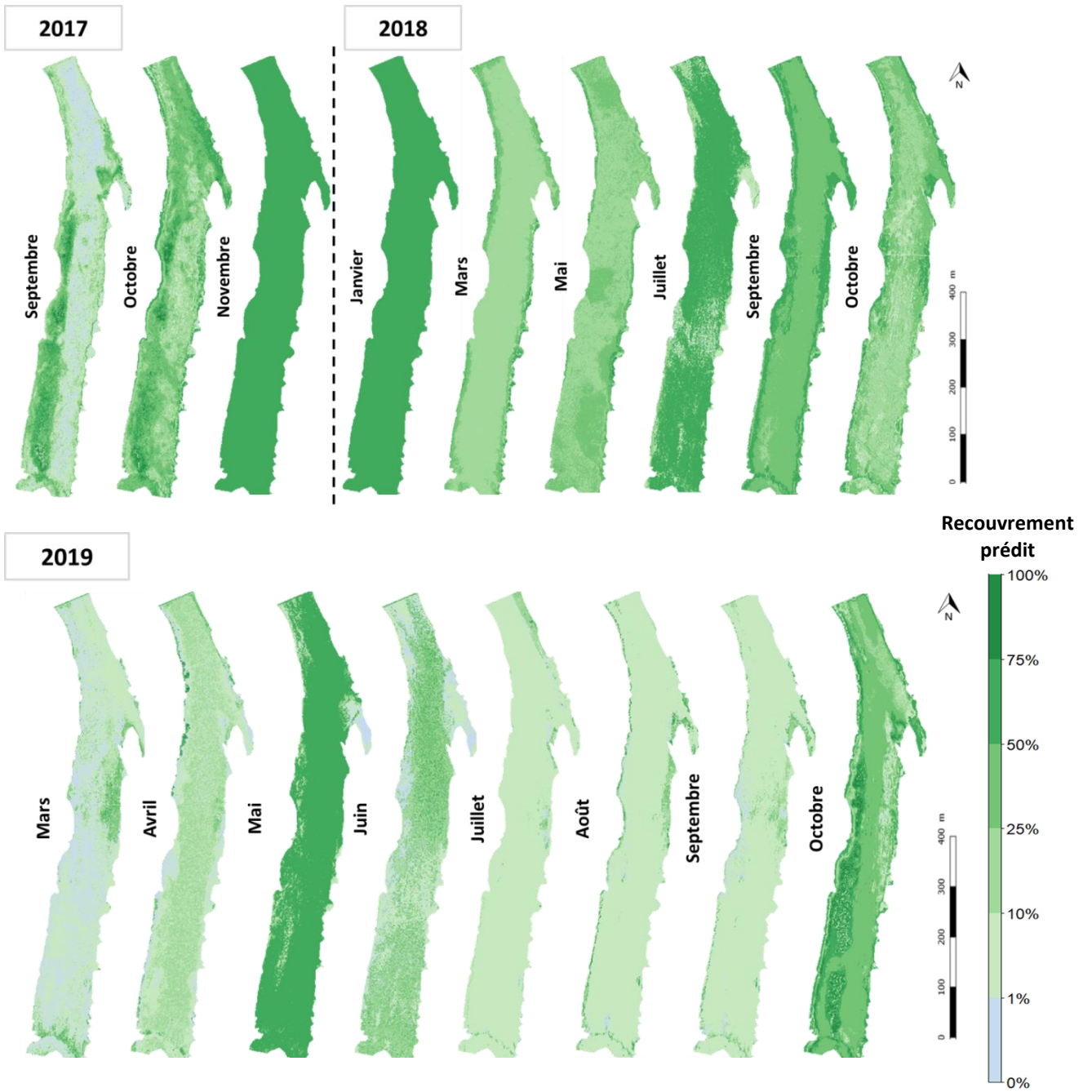








Annexe 13. Premiers résultats d'un suivi multi-temporel du recouvrement total des macrophytes à Seilh : application du modèle de régression issu du Random Forest et des 880 quadrats et dont les variables prédictives sont RVB et PIR (*i.e.* rouge, vert, bleu et proche-infrarouge).





# **Annexes du chapitre III**





Annexe 1. Table de correspondance hauteur de la rampe à LED/PAR réalisée à l'aide du spectrophotomètre portable MR-16. Le PAR est exprimé en  $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . La hauteur correspond à la distance mesurée entre le bas d'un flacon de mesures dans le caisson expérimental et le bas de la rampe LED.

Potentiomètre (%)	Hauteur de la rampe LED (cm)										
	52	42	36	34	30	28	26	24	22	18	16
Mode "ON" activé	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1/2 entre ON et faux 0	27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Faux 0	38	51	73	80	94	106	153	160	169	210	222
5	42	60	67	86	97	119	156	169	184	213	247
10	55	80	99	116	127	148	177	183	205	245	301
15	67	93	104	146	155	182	216	228	240	273	363
20	74	117	120	160	182	193	227	233	282	336	440
25	83	130	136	179	210	215	232	263	300	383	509
30	93	136	156	193	221	236	270	293	335	406	551
35	95	144	163	220	241	256	289	323	358	439	592
40	104	173	183	232	255	280	304	357	380	529	630
45	117	179	200	236	283	303	337	380	440	577	661
50	121	190	208	252	298	312	342	463	491	625	675
55	129	203	221	280	322	346	373	495	499	668	689
60	142	213	230	283	335	361	398	512	533	675	728
65	156	223	246	299	348	398	419	538	594	720	765
70	154	239	264	323	364	406	457	589	612	747	803
75	162	259	278	336	396	423	473	636	696	804	807
80	175	262	283	357	430	469	503	645	714	846	858
85	189	279	296	368	486	489	541	687	724	891	979
90	196	294	321	384	481	520	539	717	750	939	1024
95	200	320	332	412	487	549	560	752	757	970	1102
100	203	331	351	436	532	577	600	801	814	1063	1198





**Annexe 2. Composition du milieu de culture standardisé.**

<b>Molécules</b>	<b>Concentration (<math>\mu\text{mol.L}^{-1}</math>)</b>
<b>KNO<sub>3</sub></b>	600,000
<b>K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub></b>	41,904
<b>MgSO<sub>4</sub>, 7H<sub>2</sub>O</b>	279,953
<b>NaHCO<sub>3</sub></b>	695,238
<b>KHCO<sub>3</sub></b>	153,892
<b>Fe EDTA</b>	8,953
<b>CaCl<sub>2</sub>, 2H<sub>2</sub>O</b>	623,725
<b>MnSO<sub>4</sub>, 2H<sub>2</sub>O</b>	0,414
<b>CuSO<sub>4</sub>, 5H<sub>2</sub>O</b>	0,004
<b>ZnSO<sub>4</sub>, 7H<sub>2</sub>O</b>	0,077
<b>H<sub>2</sub>SeO<sub>3</sub></b>	0,012
<b>Na<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub>, 2H<sub>2</sub>O</b>	0,099
<b>H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub></b>	31,536





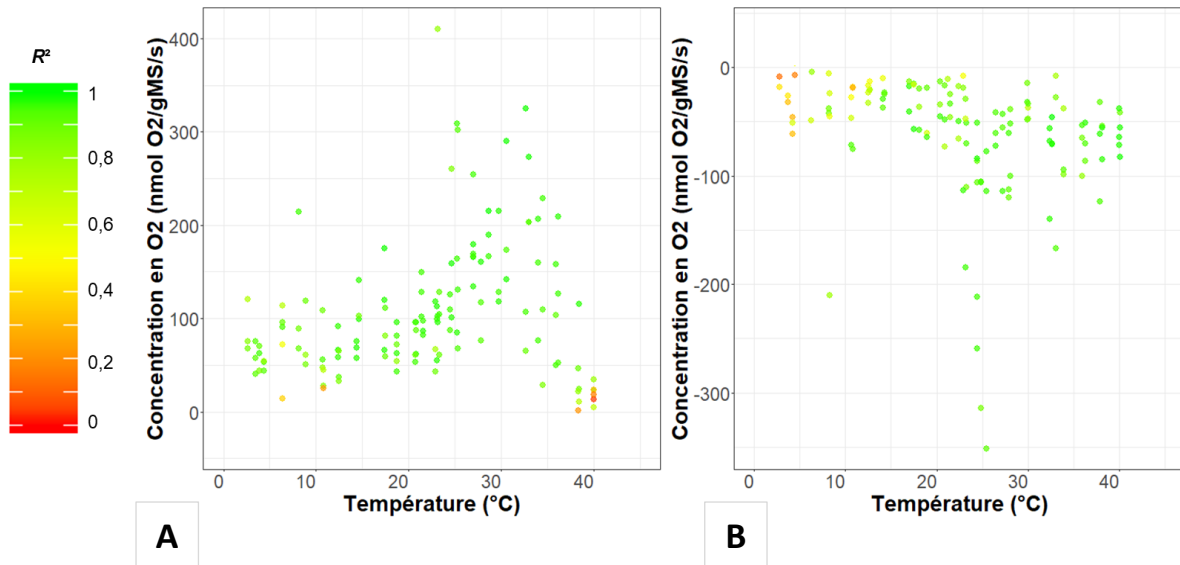
Annexe 3. Table des intensités lumineuses testées pour chaque espèce lors des expériences ● « Influence de l'intensité lumineuse sur la photosynthèse des macrophytes ». Ces intensités sont issues de l'annexe 1 du chapitre III.

PAR ( $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ )	
<i>M. spicatum</i>	<i>R. fluitans</i>
0	0
20	20
38	27
55	38
83	42
93	51
106	60
117	74
130	80
144	93
169	104
173	117
169	127
190	136
210	142
213	156
236	162
239	173
245	183
259	190
279	200
294	213
335	221
398	239
439	241
489	262
577	278
	283
	294
	321
	348
	351
	364
	394
	430
	481





Annexe 4. Analyse des coefficients de pente en fonction du  $R^2$  associé. Exemple de résultats pour l'expérience 1 sur *R. fluitans* : « Influence de la température » sur la photosynthèse nette (A) et sur la respiration à l'obscurité (B).

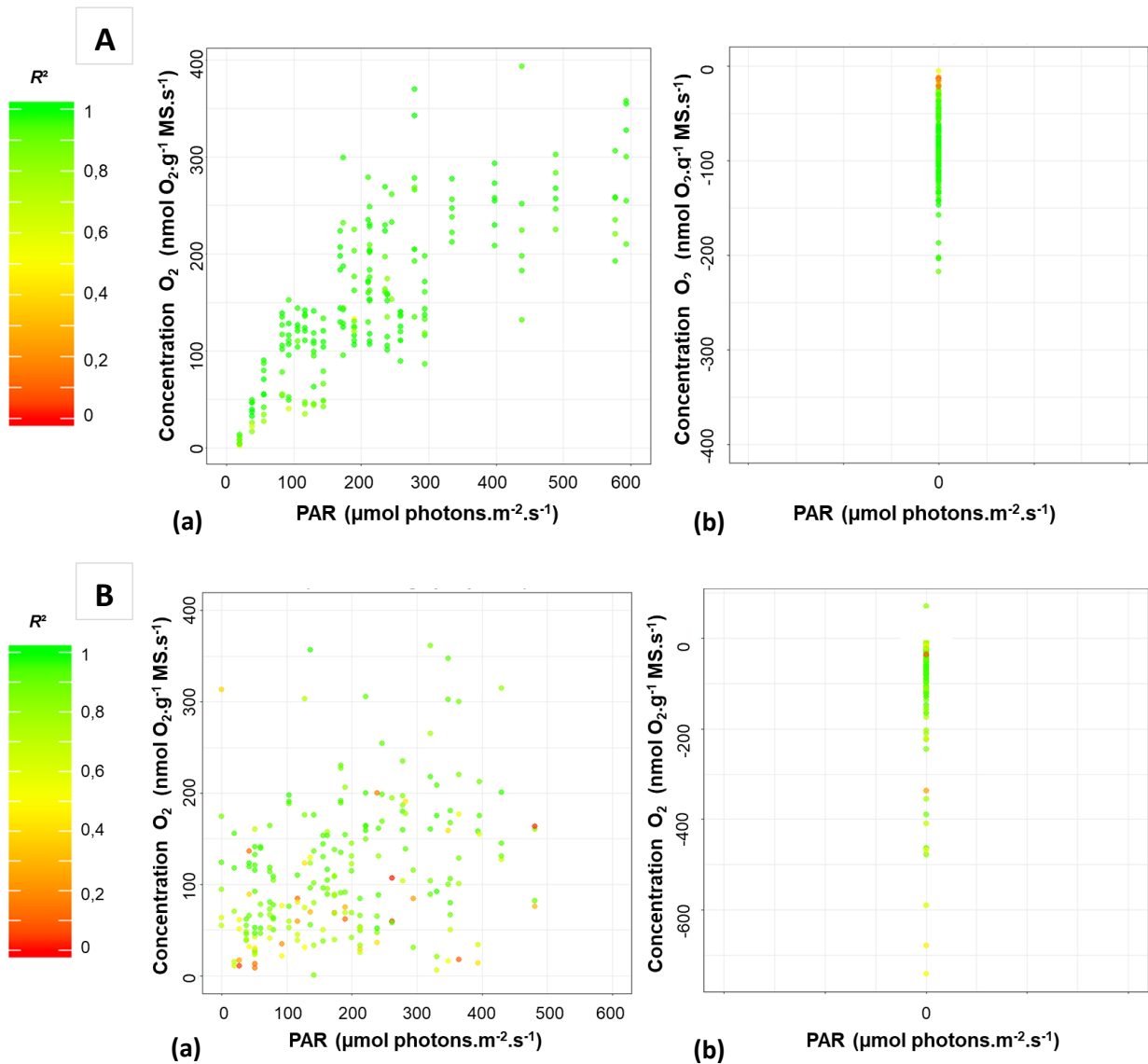








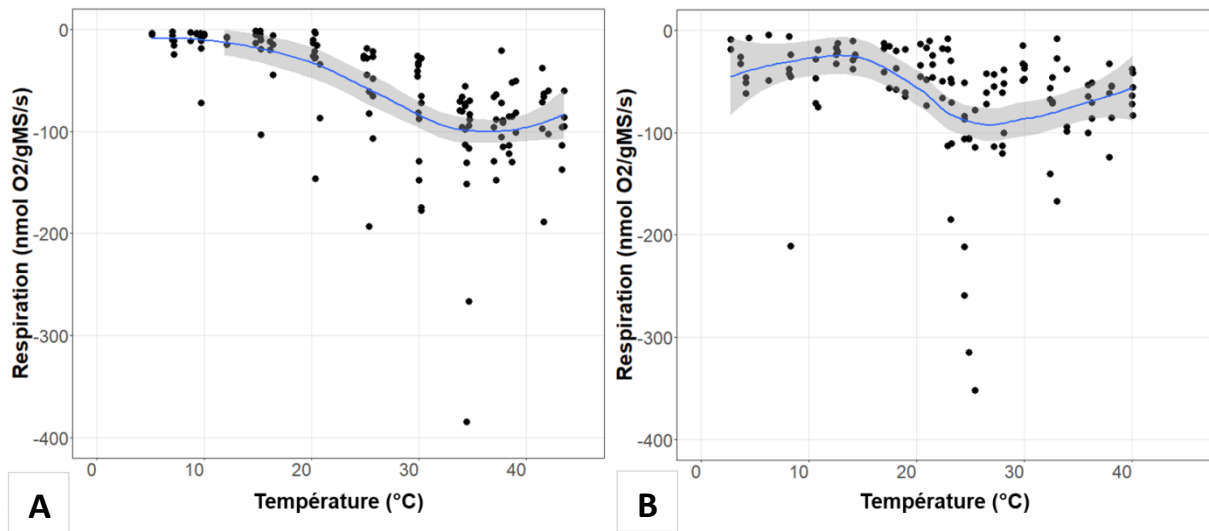
Annexe 5. Analyse des coefficients de pente en fonction du  $R^2$  associé. Exemple de résultats pour l'expérience ② sur (A) *M. spicatum* et (B) *R. fluitans*: « Influence de l'intensité lumineuse » sur la photosynthèse nette (a) et sur la respiration à l'obscurité (b).







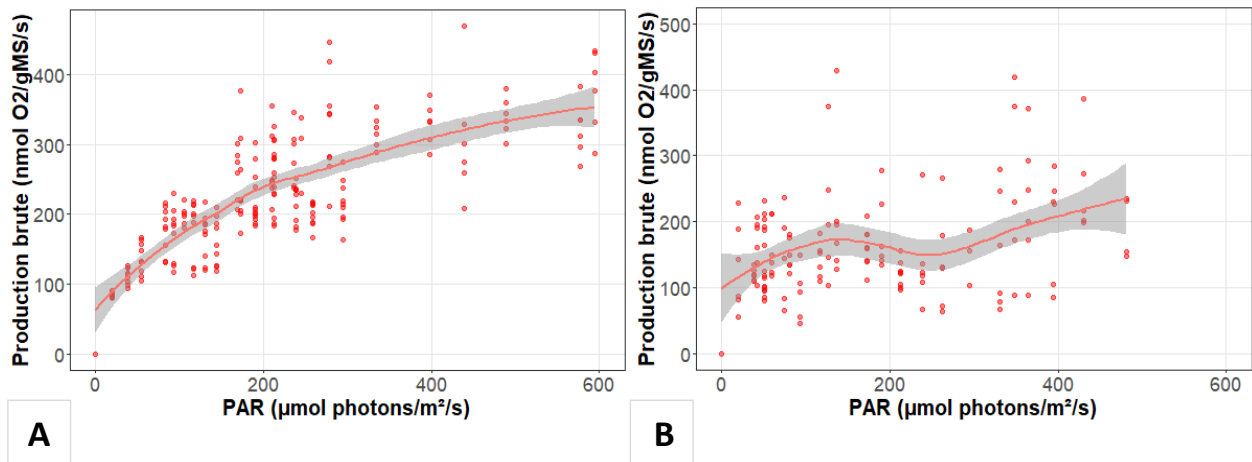
Annexe 6. Données expérimentales de respiration en fonction de la température pour (A) *M. spicatum* et (B) *R. fluitans*. Les courbes bleues représentent des régressions non paramétriques (fonction loess()) dans R. Les fuseaux autour de ces courbes représentent l'erreur standard.







Annexe 7. Données calculées de photosynthèse brute en fonction de l'intensité lumineuse photosynthétique (PAR) pour (A) *M. spicatum* et (B) *R. fluitans*. Les courbes rouges représentent une régression non paramétrique (fonction loess() dans R). Les fuseaux autour de ces courbes représentent l'erreur standard.

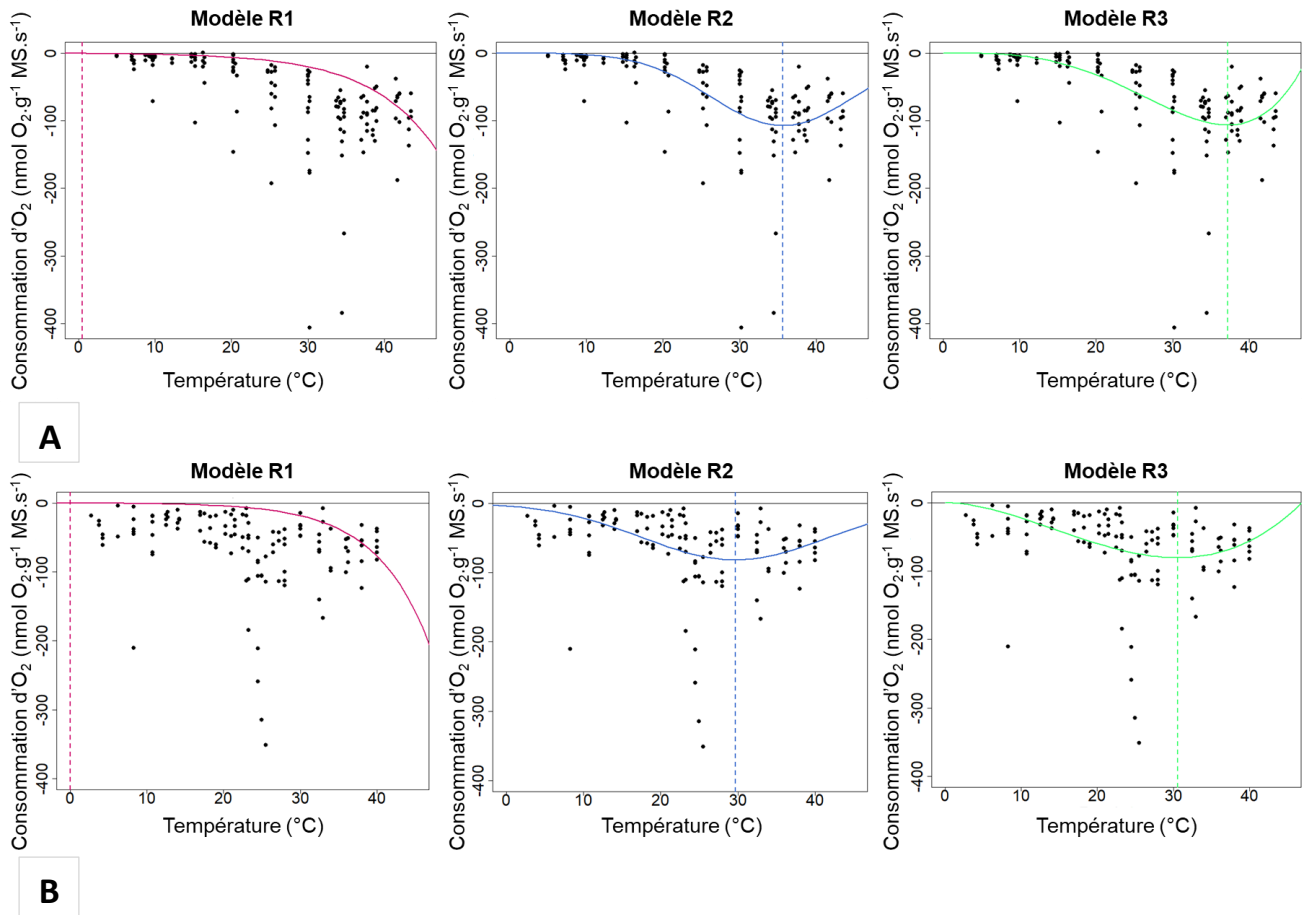








**Annexe 8. Modèles de respiration en fonction de la température  $R(T)$  testés pour (A) *M. spicatum* et (B) *R. fluitans*. Les points représentent les données de respiration mesurée ( $R_{obs}$ ). Les droites pointillées marquent soit la température  $T_0$  du modèle R1, soit le paramètre de température optimale ( $T_{opt}$ ) des modèles R2 et R3.**







Annexe 9. Critères statistiques d'évaluation des modèles  $R(T)$  testés pour *M. spicatum* et *R. fluitans*. Les chiffres entre parenthèses correspondent à des classements des modèles pour chaque critère calculé, avec la note de 1 pour la valeur d'un critère la plus faible et de 3 pour la plus élevée. La somme des notes obtenues par critère attribue une note à chaque modèle. Le modèle avec la note la plus faible est considéré comme le meilleur modèle « théorique » d'ajustement des données de respiration.

Espèce	Critères	AIC	RMSE	Erreur standard	<i>P-value</i>	Erreur résiduelle	Note
<i>M. spicatum</i>	Modèle R1	1663,339 (3)	67,455 (3)	693131,498 (3)	0,667 (33)	68,155 (3)	15
	Modèle R2	1583,561 (1)	51,424 (1)	7,577 (1)	2,18E-11 (2)	51,957 (1)	6
	Modèle R3	1585,661 (2)	51,793 (2)	7,853 (2)	1,71E-27 (1)	52,330 (2)	9
<i>R. fluitans</i>	Critères	AIC	RMSE	Erreur standard	<i>P-value</i>	Erreur résiduelle	Note
	Modèle R1	1529,989 (3)	70,819 (3)	29759,841 (3)	0,667 (3)	71,625 (3)	15
	Modèle R2	1449,758 (1)	52,497 (1)	7,617 (1)	9,61E-08 (2)	53,095 (1)	6
	Modèle R3	1451,367 (2)	52,813 (2)	7,997 (2)	5,46E-18 (1)	53,415 (2)	9





Annexe 10. Paramètres des modèles de respiration  $R(T)$  testés pour *M. spicatum* et *R. fluitans*.  $R_0$  représente le taux de respiration à une température  $T_0$  et  $R_{max}$  le taux de respiration maximale ;  $C_p$  est une constante,  $T_r$  fait référence à la sensibilité à la température pour la respiration,  $T_{opt}$  à l'optimum thermique et  $T_{max}$  la température pour laquelle le taux de respiration est maximal.

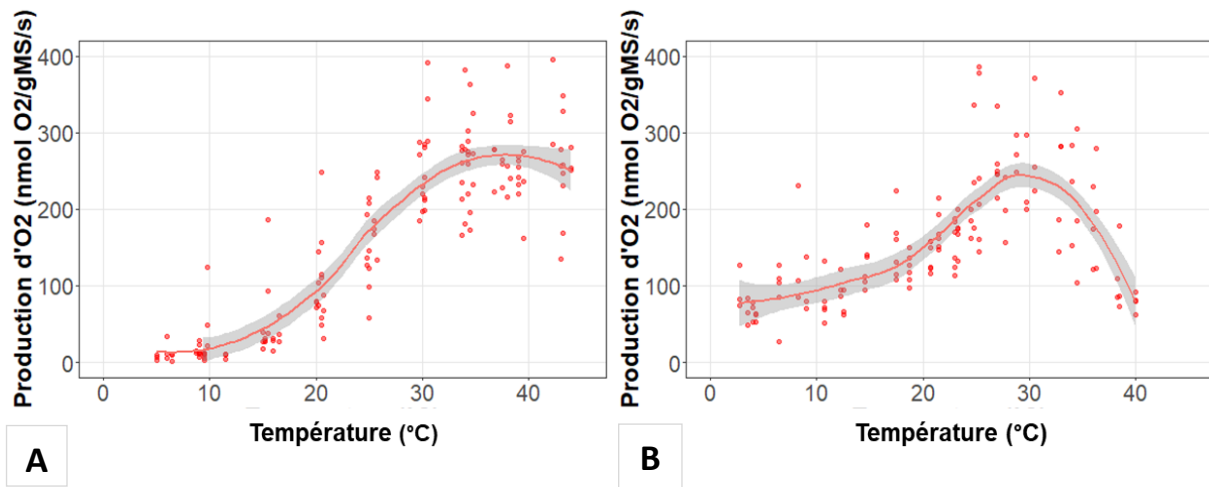
Espèce	Paramètres des modèles	$R_0$ ou $R_{max}$	$C_p$	$T_r$ (°C)	$T_{opt}$ (°C)	$T_{max}$ (°C)
	Modèles de respiration $R(T)$	( $nmol\ O_2 \cdot g_{MS}^{-1} \cdot s^{-1}$ )				
<i>M. spicatum</i>	Modèle R1	-0,65	1,12	--	0,52	--
	Modèle R2	-107,38	--	13,16	35,6	--
	Modèle R3	-106,43	--	--	37,2	47,92
<i>R. fluitans</i>	Modèle R1	-0,25	1,15	--	0,04	--
	Modèle R2	-81,79	--	17,06	29,68	--
	Modèle R3	-80,44	--	--	30,58	46,88







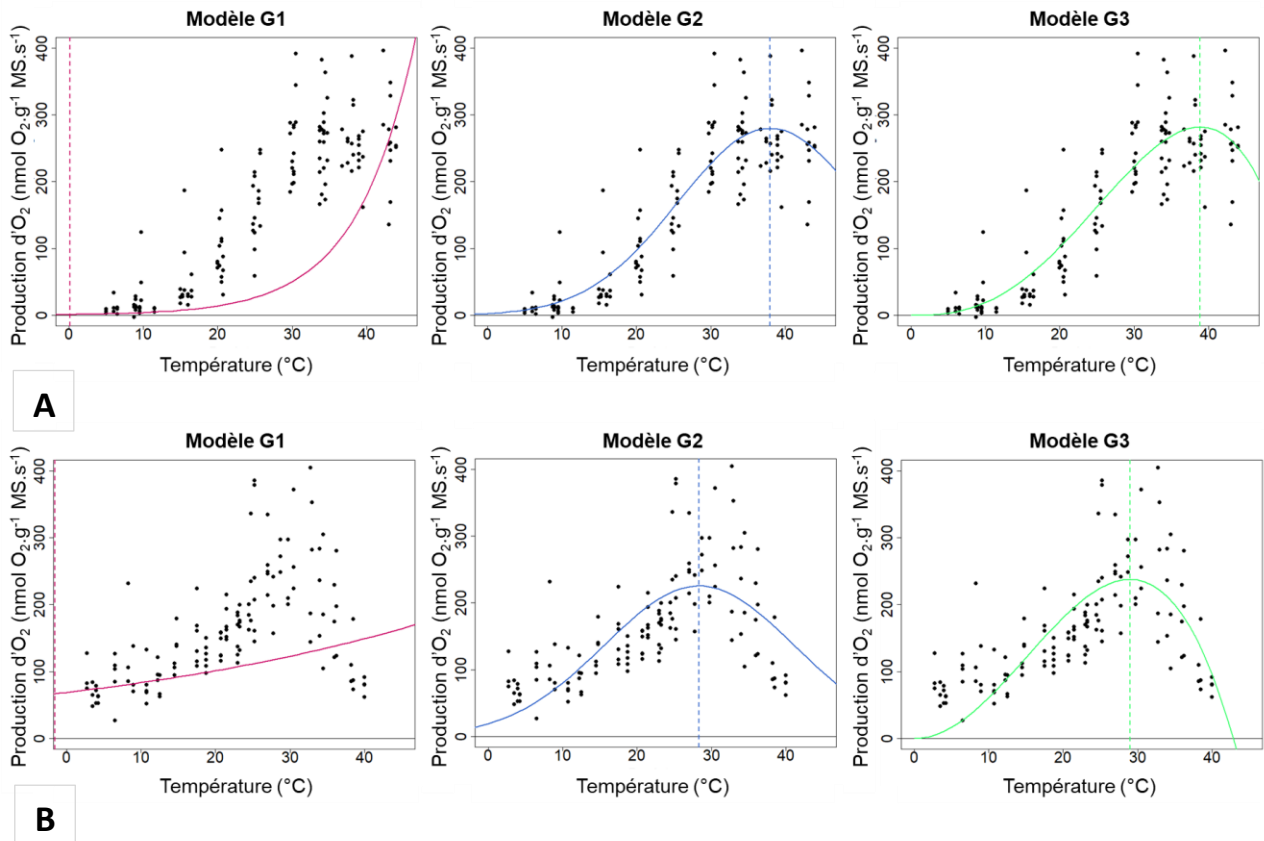
Annexe 11. Données de photosynthèse brute calculée ( $PB_{calc}$ ) en fonction de la température pour (A) *M. spicatum* et (B) *R. fluitans*. Les courbes rouges représentent une régression non paramétrique (fonction *loess()* dans R) appliquée sur la  $PB_{calc}$ . Les points rouges correspondent aux données de photosynthèse brute, exprimées en production d'O<sub>2</sub>.







Annexe 12. Modèles de photosynthèse brute dépendante de la température  $G(T)$  testés pour (A) *M. spicatum* et (B) *R. fluitans* à  $I = 406 \mu\text{mol photons PAR.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Les points représentent les données de photosynthèse brute calculée ( $P_{B_{\text{calc}}}$ ). Les droites fragmentées marquent soit le paramètre  $T_0$  du modèle G1, soit le paramètre de température optimale ( $T_{\text{opt}}$ ) des modèles G2 et G3.







Annexe 13. Critères statistiques d'évaluation des modèles de photosynthèse brute  $G(T)$  testés pour *M. spicatum* et *R. fluitans*. Les chiffres entre parenthèses correspondent à des classements des modèles pour chaque critère calculé, avec la note de 1 pour la valeur d'un critère la plus faible et de 3 pour la plus élevée. La somme des notes obtenues par critère attribue une note à chaque modèle. Le modèle avec la note la plus faible est considéré comme le meilleur modèle « théorique » d'ajustement des données de photosynthèse brute.

Espèce	Critères	AIC	RMSE	Erreur standard	<i>P-value</i>	Erreur résiduelle	Note
<i>M. spicatum</i>	Modèle G1	1847,663 (3)	180,089 (1)	296050,268 (3)	0,667 (3)	127,578 (3)	13
	Modèle G2	1579,496 (1)	269,928 (3)	6,955 (1)	8,06E-34 (2)	51,244 (1)	8
	Modèle G3	1581,454 (2)	269,697 (2)	7,435 (2)	8,83E-77 (1)	51,586 (2)	9
<i>R. fluitans</i>	Critères	AIC	RMSE	Erreur standard	<i>P-value</i>	Erreur résiduelle	Note
	Modèle G1	1600,551 (3)	175,775 (1)	23740590,370 (3)	0,667 (3)	97,466 (3)	13
	Modèle G2	1491,552 (1)	237,574 (2)	8,863 (1)	1,52E-24 (2)	64,698 (1)	8
	Modèle G3	1493,617 (2)	236,754 (1)	9,810 (2)	4,94E-50 (1)	65,202 (2)	9







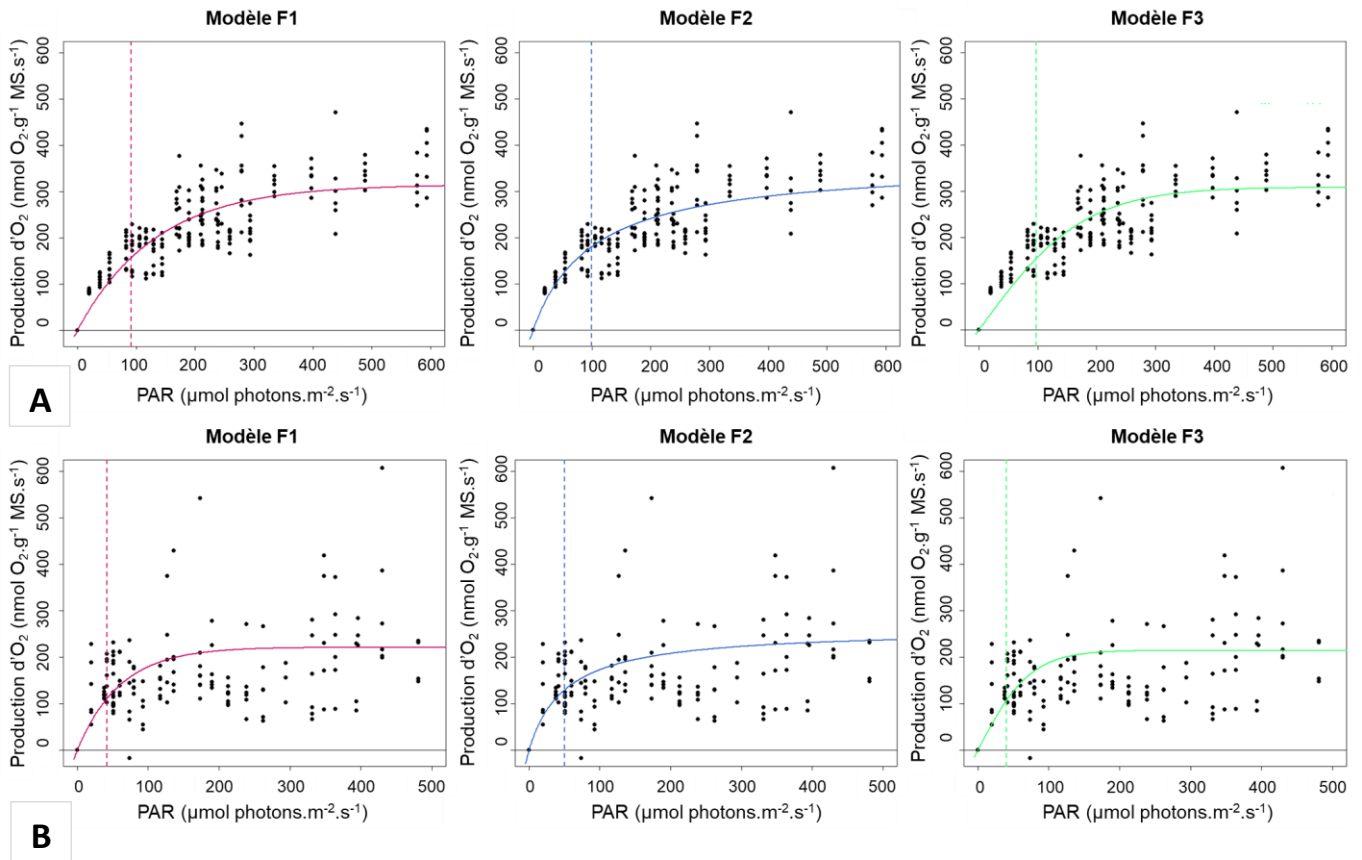
Annexe 14. Paramètres des modèles de photosynthèse brute  $G(T)$  testés pour *M. spicatum* et *R. fluitans*.  $P_0$  représente le taux de photosynthèse brute à une température  $T_0$  et  $P_{max}$  le taux de photosynthèse brute maximal ; respectivement,  $C_p$  est un paramètre,  $T_r$  fait référence à la sensibilité à la température pour la photosynthèse,  $T_{opt}$  à l'optimum thermique et  $T_{max}$  à la température pour laquelle le taux de photosynthèse brute est maximal.

Espèce	Paramètres des modèles	$P_0$ ou $P_{max}$ ( $\text{nmol O}_2 \cdot \text{gMS}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$C_p$	$T_r$ (°C)	$T_{opt}$ (°C)	$T_{max}$ (°C)
	Modèles de photosynthèse brute $G(T)$					
<i>M. spicatum</i>	Modèle G1	1,1	1,14	--	0,15	--
	Modèle G2	279,77	--	17,46	37,97	--
	Modèle G3	281,71	--	--	38,87	52,60
<i>R. fluitans</i>	Modèle G1	66,7	1,02	--	1,57	--
	Modèle G2	225,34	--	18,03	28,34	--
	Modèle G3	237,62	--	--	28,99	42,87





Annexe 15. Modèles de photosynthèse brute dépendante de l'intensité lumineuse  $F(I)$  testés pour (A) *M. spicatum* à 37,5 °C et (B) *R. fluitans* à 28 °C. Les points représentent les données de photosynthèse brute calculée ( $PB_{calc}$ ). Les droites pointillées marquent le paramètre d'intensité de demi-saturation ( $I_k$ ) de chaque modèle.







Annexe 16. Critères statistiques d'évaluation des modèles  $F(I)$  testés pour *M. spicatum* et *R. fluitans*. Les chiffres entre parenthèses correspondent à des classements des modèles pour chaque critère calculé, avec la note de 1 pour la valeur d'un critère la plus faible et de 3 pour la plus élevée. La somme des notes obtenues par critère attribue une note à chaque modèle. Le modèle avec la note la plus faible est considéré comme le meilleur modèle « théorique » d'ajustement des données de photosynthèse brute.

Espèce	Critères	AIC	RMSE	Erreur standard	<i>P-value</i>	Erreur résiduelle	Note
<i>M. spicatum</i>	Modèle F1	2654,869 (2)	55,436 (2)	7,145 (2)	1,22E-117 (2)	55,664 (2)	10
	Modèle F2	2651,873 (1)	55,096 (1)	11,103 (3)	1,93E-90 (3)	55,323 (1)	9
	Modèle F3	2670,451 (3)	57,234 (3)	6,702 (1)	7,65E-122 (1)	57,470 (3)	11
<i>R. fluitans</i>	Critères	AIC	RMSE	Erreur standard	<i>P-value</i>	Erreur résiduelle	Note
	Modèle F1	1892,352 (2)	126,118(2)	16,439 (2)	1,42E-27 (2)	126,958 (2)	10
	Modèle F2	1888,739 (1)	124,615(1)	28,269 (3)	2,66E-16 (3)	125,449 (1)	9
	Modèle F3	1894,133 (3)	126,861 (3)	14,596 (1)	8,46E-31 (1)	127,710 (3)	11





Annexe 17. Paramètres des modèles  $F(I)$  testés pour *M. spicatum* et *R. fluitans* :  $P_{\max}$  correspond au taux de photosynthèse brute maximal,  $I_s$  l'intensité de saturation et  $I_k$  l'intensité de demi-saturation.

Espèces	Paramètres des modèles	$P_{\max}$ ( $\text{nmol O}_2 \cdot \text{g}_{\text{MS}}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$I_s$ ( $\mu\text{E PAR} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$I_k$ ( $\mu\text{E PAR} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
	Modèles de photosynthèse brute $F(I)$			
<i>M. spicatum</i>	Modèle F1	315,02	131,6	91,2
	Modèle F2	361,68	--	99,8
	Modèle F3	308,98	177	97,2
<i>R. fluitans</i>	Modèle F1	221,56	60	41,6
	Modèle F2	260,62	--	50,5
	Modèle F3	214,56	73,4	40,3



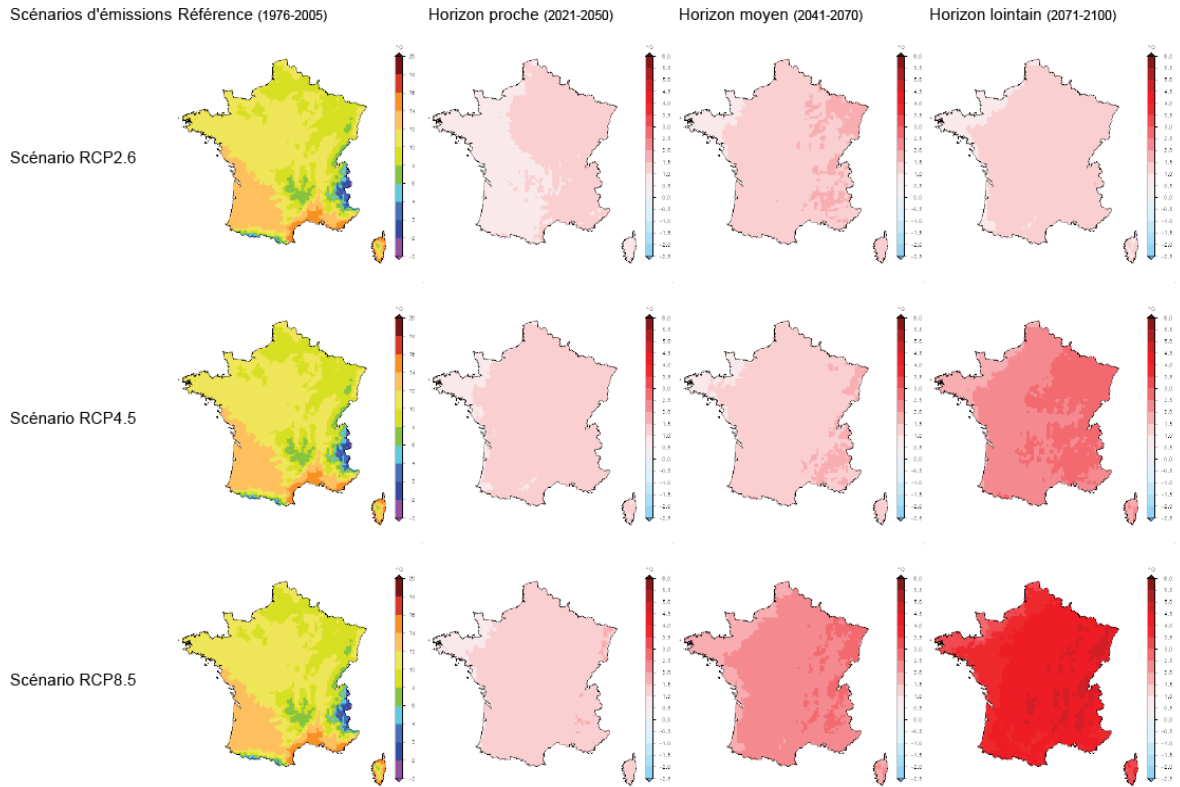


# **Annexes du chapitre IV**





**Annexe 1. Cartographies des anomalies des températures moyennes quotidiennes de l'air en France pour les trois horizons (proche, moyen et lointain) : écarts entre un scénario climatique considéré (RCP<sub>2.6</sub>, RCP<sub>4.5</sub> ou RCP<sub>8.5</sub>) et la période de référence (1976-2005, appelée RCP<sub>ref</sub>). Les écarts de températures sont représentés entre -2 °C (en bleu) et +6 °C (en rouge), avec un pas de 0,5 °C (Source : Météo-France/CNRM2014 : modèle Aladin de Météo-France, [www.drias-climat.fr](http://www.drias-climat.fr)).**







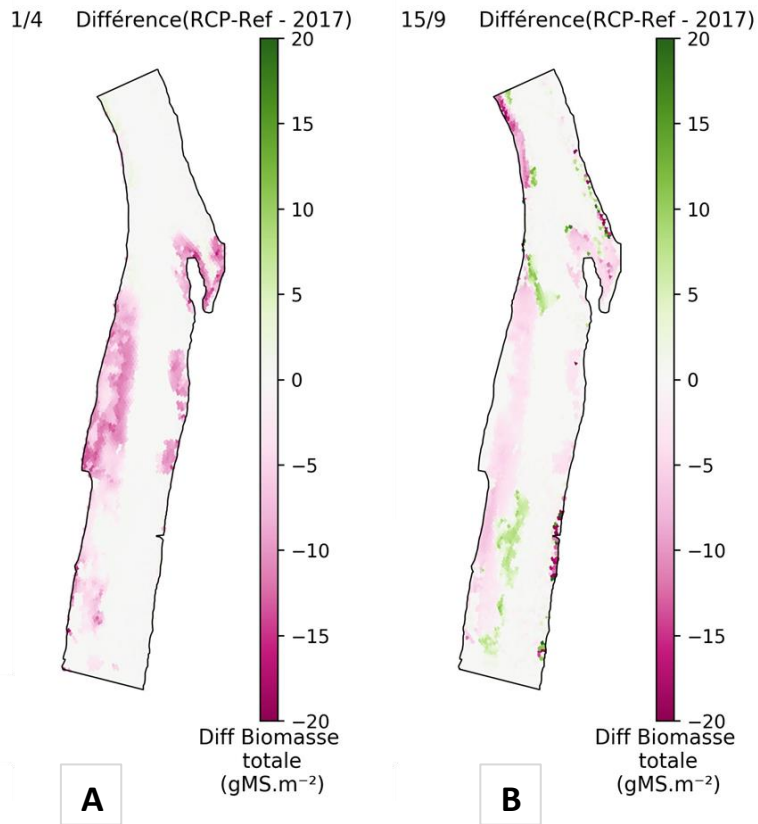
**Annexe 2. Températures de l'eau mensuelles et estivales (moyennes et maximales) sur le site d'intérêt, selon trois scénarios : RCP<sub>ref</sub>, 2017 et RCP<sub>8.5</sub>.**

Période	Températures moyennes de l'eau (°C)			Températures maximales de l'eau (°C)		
	RCP <sub>ref</sub>	2017	RCP <sub>8.5</sub>	RCP <sub>ref</sub>	2017	RCP <sub>8.5</sub>
janvier	6,7	4,8	8,4	11,3	7,5	12,9
février	6,0	8,3	7,8	7,8	10,5	9,6
mars	8,5	10,7	9,9	13,0	14,4	14,4
avril	12,5	13,7	14,0	15,5	16,6	16,9
mai	13,2	15,8	15,1	17,1	20,6	19,2
juin	16,9	20,8	19,2	23,9	27,7	26,3
juillet	20,5	22,4	23,1	24,9	26,0	27,7
août	24,1	23,6	27,0	27,3	27,4	30,2
septembre	18,8	19,1	21,5	24,1	23,6	26,9
octobre	15,0	16,4	17,3	17,0	18,5	19,4
novembre	10,5	9,4	12,7	13,4	13,8	15,6
décembre	6,9	6,6	8,7	9,5	8,4	11,6
Été (01/07-31/08)	22,3	23,0	25,1	--	--	--



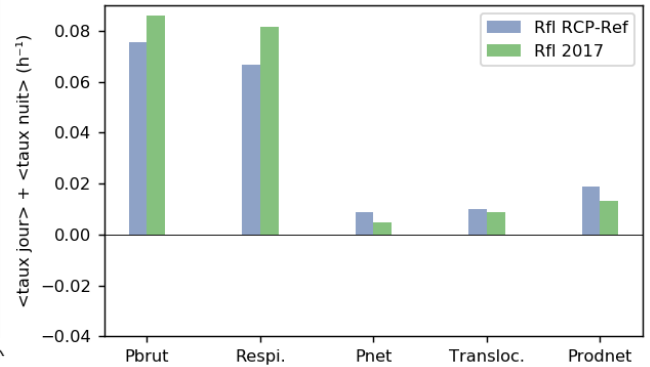
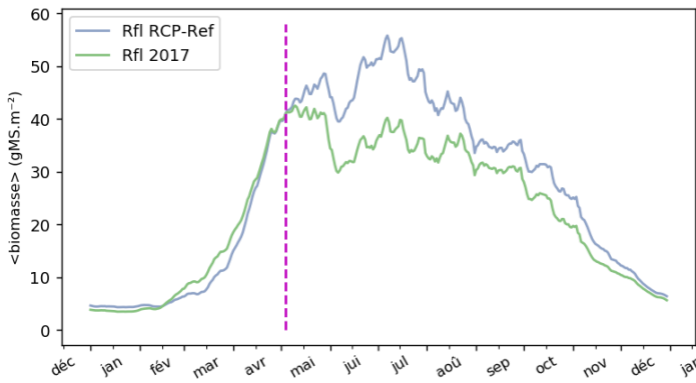
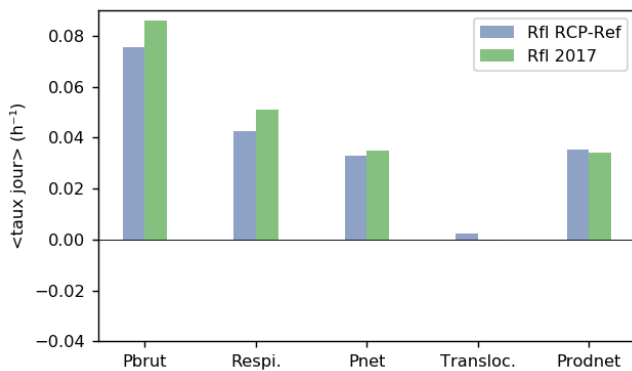
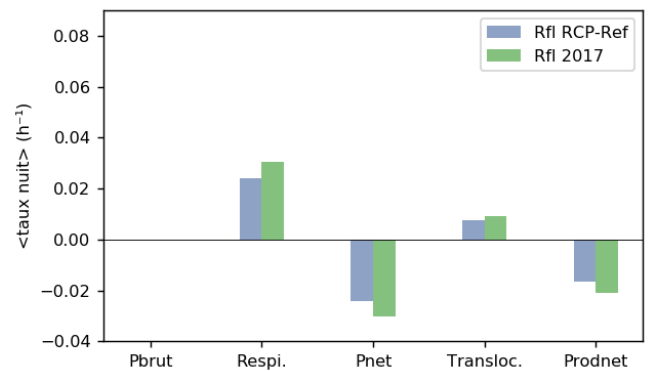


**Annexe 3. Distributions spatiales des différences de densité de biomasse totale calculées entre le RCP<sub>ref</sub> et 2017 sur le site d'étude au 1<sup>er</sup> avril et au 15 septembre. Une différence négative (en rose) indique une densité de biomasse plus forte sous un scénario RCP<sub>ref</sub> qu'en 2017.**



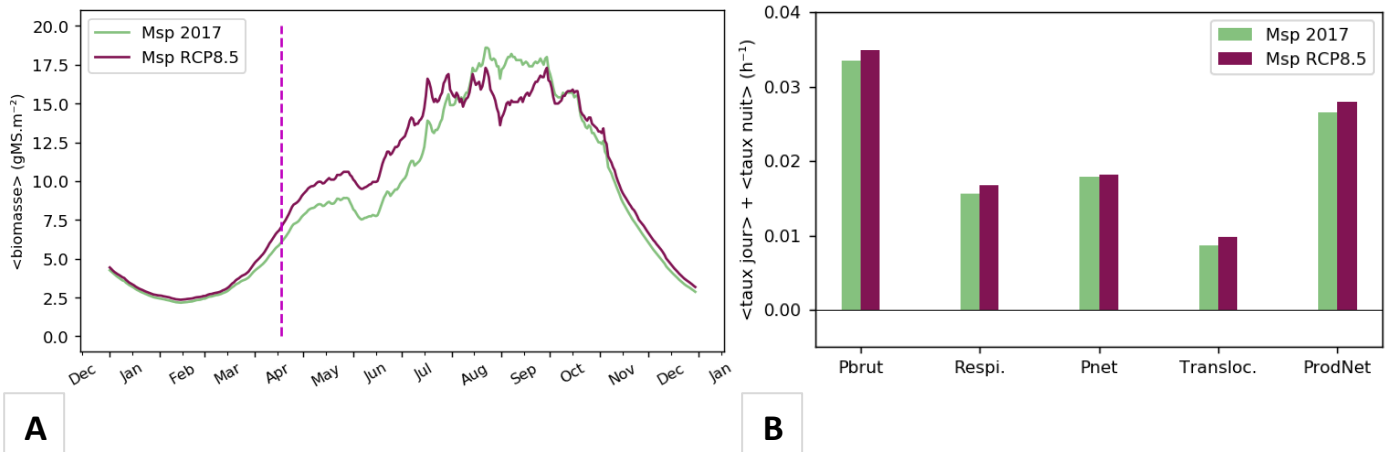


**Annexe 4. Comparaison des bilans carbonés de *R. fluitans* en 2017 et sous un scénario RCP<sub>ref</sub> : (A) Evolution annuelle de la densité de biomasse moyenne à l'échelle du site sous les deux scénarios : la droite verticale indique la période à partir de laquelle cette comparaison est menée, ici à partir du 4 mai ; (B-D) Comparaison des taux de variation instantanés des différents processus impliqués dans la production nette de biomasse : (B) moyennés sur une période de 24h ; (C) moyennés sur les heures de jour ; (D) moyennés sur les heures de nuit. Les processus considérés sont la photosynthèse brute (Pbrut), la respiration (Respi), la photosynthèse nette (Pnet), la translocation nette (Transloc) et la production nette (ProdNet).**


**A**
**B**

**C**

**D**
**C**

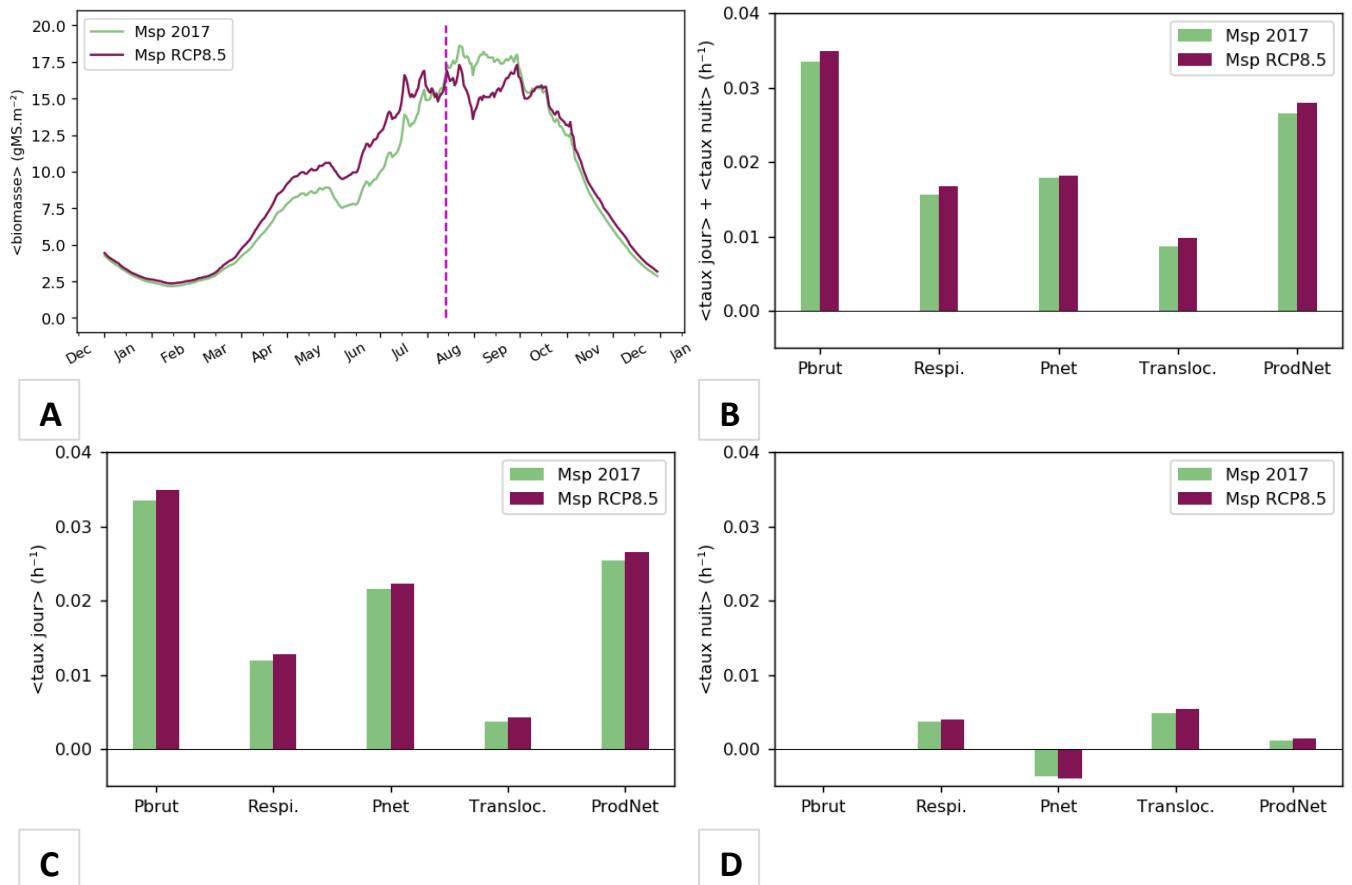


Annexe 5. Comparaison du bilan carboné de *M. spicatum* en 2017 et sous un scénario RCP<sub>8.5</sub> : (A) Evolution annuelle de la densité de biomasse moyenne à l'échelle du site sous les deux scénarios : la droite verticale indique la période à partir de laquelle cette comparaison est menée, ici à partir du 20 avril ; (B) Comparaison des différents taux de variation instantanés impliqués dans la production nette de biomasse, moyennés sur une période de 24h. Les processus considérés sont la photosynthèse brute (Pbrut), la respiration (Respi), la photosynthèse nette (Pnet), la translocation nette (Transloc), et la production nette (ProdNet).





**Annexe 6. Comparaison des bilans carbonés de *M. spicatum* en 2017 et sous un scénario RCP<sub>8.5</sub> : (A) Evolution annuelle de la densité de biomasse moyenne à l'échelle du site sous les deux scénarios : la droite verticale indique la période à partir de laquelle cette comparaison est menée, ici à partir du 13 août ; (B-D) Comparaison des taux de variation instantanés des différents processus impliqués dans la production nette de biomasse : (B) moyennés sur une période de 24h ; (C) moyennés sur les heures de jour ; (D) moyennés sur les heures de nuit. Les processus considérés sont la photosynthèse brute (Pbrut), la respiration (Respi), la photosynthèse nette (Pnet), la translocation nette (Transloc) et la production nette (ProdNet).**







## RESUME SCIENTIFIQUE

De par leurs rôles écologiques multiples, les macrophytes sont une composante importante des hydrosystèmes, qu'il est essentiel de conserver. Toutefois, durant la saison estivale, des densités importantes des espèces submergées entraînent des problèmes récurrents dans certains cours d'eau, notamment en milieu urbain pour les usagers et les gestionnaires, et peuvent avoir des conséquences négatives pour la santé des écosystèmes. Dans un contexte de changements globaux, les enjeux liés à la prolifération des macrophytes submergés incitent à proposer des outils permettant de mieux comprendre la dynamique des herbiers et de prédire leur évolution selon différents scénarios environnementaux. Dans cette optique, la présente thèse a pour objectif le développement d'une boîte à outils accompagnant un modèle mécaniste multispécifique de production des végétaux aquatiques submergés, le modèle DEMETHER. Ce modèle permet de simuler la dynamique spatiale et temporelle de la biomasse de deux espèces communes de la Garonne moyenne (*Myriophyllum spicatum* et *Ranunculus fluitans*), sur des tronçons d'environ un kilomètre, et tient compte de la variabilité des conditions hydromorphologiques et météorologiques locales. Pour ce faire, il nécessite de connaître certains paramètres écophysiologicals et de disposer de données spatialisées de biomasse pour sa calibration, ainsi que de données bathymétriques et de substrat.

La première phase de ce travail a alors consisté à réaliser des relevés sur le terrain pour caractériser le site d'étude et à développer des outils numériques ou expérimentaux pour l'acquisition de ces données. Le premier outil développé a pour objet le suivi des macrophytes submergés par télédétection. La méthode explorée a confirmé le potentiel de l'imagerie multispectrale à haute résolution spatiale (50 cm) des satellites Pléiades, traitée par des algorithmes d'apprentissage automatique, pour cartographier la distribution des herbiers et quantifier leur biomasse in situ. Cette approche nous a par ailleurs conduits à proposer une stratégie d'échantillonnage optimisée des macrophytes en grand cours d'eau pour de futures investigations. Ce travail ouvre des perspectives intéressantes pour appliquer la méthode à de l'imagerie drone, et poursuivre son développement pour un suivi mensuel automatisé. En parallèle, un outil de mesure de paramètres écophysiologicals par oxymétrie a été développé et appliqué aux deux espèces d'intérêt. Les données obtenues renseignent en particulier sur les capacités photosynthétique et respiratoire de chaque espèce en réponse à des facteurs limitants (lumière, température). La seconde phase de ce travail a consisté en l'application du modèle DEMETHER pour l'exploration de différents scénarios d'évolution climatique. Des simulations de la dynamique des herbiers en termes de biomasse ont été réalisées pour les conditions thermiques actuelles et pour une hausse des températures prévisible à l'horizon 2041-2070. Les résultats ont montré l'importance de la sensibilité de certains processus physiologiques à la température pour expliquer les patrons de distribution des deux espèces étudiées, soulignant l'intérêt de la modélisation mécaniste pour comprendre la structuration des communautés de macrophytes.

Les premiers résultats obtenus avec cette boîte à outils ont confirmé sa fonctionnalité. Toutefois, en vue d'étendre son champ d'application, chacun des outils développés durant la thèse devra encore être amélioré, notamment pour affiner la calibration du modèle DEMETHER. Des propositions précises ont été formulées dans ce sens.

## ABSTRACT

Because of their multiple ecological roles, macrophytes are an important component of hydrosystems, and are thus essential to conserve. However, during the summer season, high densities of submerged species cause recurrent problems in certain rivers, especially in urban areas for users and managers, and can have negative consequences for ecosystem health. In a context of global change, the overgrowth of submerged macrophytes calls for new tools to better understand the dynamics of macrophyte meadows and to predict their dynamics according to different environmental scenarios. In this context, this thesis aims to develop a toolbox accompanying a multispecific mechanistic model for the production of submerged aquatic plants, the DEMETHER model. This model simulates the spatial and temporal biomass dynamics for two common species of the mid-part of the Garonne (*Myriophyllum spicatum* and *Ranunculus fluitans*) over river section of about one kilometer. It takes into account the variability of local hydromorphological and meteorological conditions. To do this, the model requires determining certain ecophysiological parameters and having spatialized biomass data for its calibration, as well as bathymetric and substrate data.

The first phase of this work then consisted in field surveys to characterize the study site and in developing numerical or experimental tools for the acquisition of these data. The first tool developed aims to monitor submerged macrophytes by remote sensing. The method explored here confirmed the potential of high spatial resolution (50 cm) multispectral imagery of Pléiades satellites, processed by machine learning algorithms, to map the distribution of macrophyte beds and quantify their biomass in situ. This approach has also led us to propose an optimized sampling strategy for macrophytes in large rivers for future investigations. This work opens up interesting perspectives for applying the method to drone imagery, and continuing its development for automated monthly monitoring. In parallel, a tool was developed for measuring physiological parameters via oximetry and applied to the two species of interest. The data obtained provide information in particular on the photosynthetic and respiratory capacities of each species in response to limiting factors (light, temperature). The second phase of this work consisted in applying the DEMETHER model to explore different climate change scenarios. Simulations of the macrophyte dynamics in terms of biomass were carried out for current thermal conditions and for a foreseeable rise in temperatures by 2041-2070. The results showed the importance of the temperature sensitivity of certain physiological processes to explain the distribution patterns of the two species studied, highlighting the interest of mechanistic modelling to understand the structuring of macrophyte communities.

The first results obtained with this toolbox confirmed its functionality. However, in order to extend its application range, each of the tools developed during the thesis will need to be further improved, in particular to refine the calibration of the DEMETHER model. Specific suggestions have been made to this aim.