

PRÉSENTÉE A

L'UNIVERSITÉ BORDEAUX 1

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES

« Sciences et Environnements »

Par **Maria CELLAMARE**

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : Écologie évolutive, fonctionnelle et des communautés

N° d'ordre : 3920

Évaluation de l'Etat Ecologique des Plans d'Eau Aquitains à partir des Communautés de Producteurs Primaires

Soutenue le : 10 décembre 2009

Devant la commission d'examen formée de :

M. Jacques HAURY Professeur, AGROCAMPUS OUEST	Co-directeur de Thèse
M. Didier ALARD Professeur, UMR Biodiversité, Gènes et ECOSystèmes, Université Bordeaux 1	Co-directeur de Thèse
Mme Myriam BORMANS Directrice de Recherche, CNRS, Université de Rennes	Rapporteur
M. Jean-Bernard LACHAVANNE Professeur, Département Anthropologie et Ecologie, Université de Genève, Suisse	Rapporteur
M. Alain DUTARTRE Ingénieur de Recherche, Unité Réseaux Epuration et Qualité des Eaux, Cemagref, Bordeaux	Examineur
Mme Maria LEITAO Directrice du bureau d'études Bi-Eau, Angers	Examinatrice
Mme Gabrielle THIEBAUT Professeur, UMR-CNRS, Université de Rennes I	Examinatrice
M. Michel COSTE Directeur de Recherche Emérite, Cemagref, Bordeaux	Examineur

Aussitôt, j'ai su que je te dédierai cette thèse...

A Paul Capdevielle, dont ces travaux ont inspiré certains des chapitres ici présentés...

*« Seulement quand le dernier arbre aura été coupé,
quand le dernier fleuve aura été pollué, quand le dernier
poisson aura été pêché; alors l'homme se rendra compte qu'il
ne peut pas manger son argent »*

Proverbe Indien

REMERCIEMENTS

A l'issue de ce temps dense et précieux, passé au Cemagref –devenu alors pour moi comme un second foyer- je tiens à exprimer mes profondes gratitude et reconnaissance à toutes les personnes qui ont permis le réalisation et l'aboutissement de cette thèse.

Mes premiers remerciements sont adressés à Myriam Bormans (Directrice de Recherche à l'INRA, Rennes) et Jean-Bernard Lachavanne (Professeur à l'Université de Genève, Suisse), rapporteurs de ce travail ; ainsi qu'à Gabrielle Thiébaud (Professeur à l'Université de Rennes I), présidente du jury, pour avoir accepté de participer au jury de thèse, pour la minutieuse relecture du manuscrit, les opportuns corrections et commentaires.

Mes remerciements vont ensuite à M. Jacques Haury, M. Didier Alard et M. Alain Dutartre pour avoir accepté de diriger cette thèse. A Jacques Haury, Professeur de l'Agrocampus Ouest, qui m'a soutenue pendant toutes ces années et particulièrement dans la dernière ligne droite. Merci beaucoup pour tous vos judicieux conseils. A Didier Alard, Professeur à l'Université Bordeaux 1, que je remercie d'avoir accepté de suivre mon travail. Ensuite, je remercie mon responsable scientifique au Cemagref, M. Alain Dutartre, pour m'avoir donné l'opportunité de réaliser cette thèse au sein de son équipe et de m'avoir fait partager son intérêt pour les macrophytes aquatiques.

Ce travail a été réalisé au sein de l'unité Réseaux Epuration et Qualité des Eaux (REBX) du Cemagref de Bordeaux. Je tiens donc à remercier le chef de l'unité M. Daniel Poulain, pour son accueil et sa disponibilité. Merci Daniel pour votre écoute, votre aide et vos encouragements qui m'ont été d'un grand secours. Philippe Duchêne, François Delmas et Bernard Montuelle ont, d'une manière ou d'une autre rendu possible la concrétisation du projet initial de cette recherche et je les en remercie chaleureusement.

Je tiens à adresser mes remerciements à mes camarades et « sauveteurs » du terrain ...A Christophe Laplace pour sa précieuse aide dans la logistique et dans les prélèvements, compagnon navigateur, conducteur et bricoleur de génie...A Mathieu Torre, Céline Madigou, Jérôme Grange, Jenny Huppert et Sylvia Moreira pour leur disponibilité et leur GRANDE aide, toujours avec autant de gentillesse, patience, sympathie et bonne humeur...Au « James Bond des plans d'eau » Vincentico Bertrin -merci pour ta précieuse aide dans les prélèvements, pour ton œil de lynx dans la détection des plantes parfois imperceptibles et pour tes conseils-...Je me souviendrai toujours des moments passés avec vous tous sur ces lacs magnifiques pendant le travail et les pauses petit et gros déjeuner...sous le soleil ou sous la pluie...

Je remercie infiniment « las chicas del labo » Muriella Bonnet, Maryse Boudigues, Brigitte Delest et Brigitte Méchin pour leur efficacité dans l'analyse de ces centaines d'échantillons...et toujours avec gentillesse, sympathie et sourire...

J'associe également à ces remerciements Catuchi Ferrière et Marie-Hélène Montel pour leur disponibilité et efficacité dans tout le traitement des aspects administratifs pas toujours évidents... et cela toujours de manière agréable et sympathique... Merci aussi à Jacques Bonnet pour son travail de grande qualité facilitant la vie d'un doctorant aux abois....

Je remercie également Chantal Gardes pour sa gentillesse et sa super efficacité dans la recherche et l'obtention des livres de taxonomie sans lesquels une bonne partie de ce travail

n'aurait pas été possible. Je la remercie aussi de m'avoir invitée à participer à tant d'activités extra-professionnelles et à de bons moments, toujours si agréables de conversation...

A Michel Coste « Michi » merci pour ta générosité, ta gentillesse et ta bonne humeur. Je profite de ces lignes pour te remercier de m'avoir accompagnée et motivée encore plus dans la taxonomie de ces petits bijoux de la nature !!!

Un grand merci à Maria Leitão (Bureau d'études Bi-Eau) pour m'avoir accueillie dans votre laboratoire avec autant de gentillesse et de sympathie. Merci aussi pour votre générosité et pour m'avoir motivée, accompagnée et inspirée dans la rédaction de certains des articles de ce travail. Ce fut une expérience très enrichissante que d'avoir partagé avec vous la passion pour le phytoplancton !! Je voulais enfin vous remercier pour m'avoir proposé de participer à l'IAP. Ce merveilleux voyage dans le mystique Israël m'a permis de faire les rencontres les plus incroyables dont tout algologue rêve !!

Merci Anne Marie pour ta sympathie, ta gentillesse et ton amitié...et pour ces journées passées chez Bi-Eau pleines de bonne humeur et gourmandise...

Merci également au Professeur Jiri Komárek (Institute of Botany, Czech Republic) pour la vérification taxonomique des cyanobactéries exotiques. Je remercie également Luigi Naselli-Flores (Università di Palermo, Italy) et Jean Pierre Descy (Université de Namur, Belgique) pour ses commentaires opportuns de certains articles de ce travail.

Paula de Tezanos Pinto, gracias por tu « mirada virgen », tus comentarios, sugerencias y sobre todo tu amistad que fueron muy importantes en esta última etapa de la redacción... A Melina Devercelli, un millón de gracias por tus buenos consejos y tu apoyo en este último año...

A Bernard Dubos du Centre de recherches et d'études scientifiques de Sanguinet (CRESS), merci beaucoup pour les précieux éléments historiques (échantillons, bibliographie) que tu as apportés et qui ont aidé à démasquer plusieurs des incognitos de ce travail, plus particulièrement des algues exotiques...merci aussi pour ta sympathie, disponibilité et gentillesse... A Céline Debailleul (SAGE- Lacs Médocains) pour ta disponibilité et les références bibliographiques fournies.

Je remercie également Claude Feigné (Parc Ornithologique du Teich) et Hervé Morin (Groupe Grimaud) pour les informations ornithologiques fournies. Merci aussi à Luc Ector pour les références bibliographiques envoyées...

Merci à toutes les personnes qui ont contribué à faire de ce séjour au Cemagref un important souvenir : Monique « Bijou », Patu, Maryse Desenlis, Christine Poudenx, Marie-Pierre, Jean Louis Keller, Frank Bouin « Francesco », Brigitte Debacq, François Guillon, Jean Marie Boudigues, François Renaudie, Christian Chauvin, les magiciens informatiques Max Caupenne et Gillutus ...aux stagiaires de passage (Najmeh, Laura) et celle que j'ai eu le plaisir d' « encadrer » (Fleur)...à mon camarade de bureau Timi... à mes copains TERfiéns You, Gégé, Trang... à ma partenaire des pirouettes rollistiques Delphine... A Petrushka and Tata Elo, I don't know if I will find another green hat...anyway it will be never the same...

Je profite de cette occasion pour manifester ma gratitude à mes amis : Flori Delrue, Julietica Tison-Rosebery, ma très stricte « profesora » de français et « éditrice en chef » Soizicus, Emilutris Breugnot, Seb Boutry, Nico Mazzella avec 2 z, Fleur de tiaré Vaituski... Votre

soutien a été très important pendant ces années de thèse y compris à la fin de cette aventure. Un milliard de merci ne suffirait pas...votre amitié a été et continue d'être une des choses les plus précieuses que je garde avec moi.....

A Anne Rolland et Caroline Renaers...merci de vos appui et soutien à toutes les étapes de cette thèse...je suis heureuse que notre amitié se soit maintenue depuis nos années « châtelains » ...

A ma famille des deux cotés de l'Atlantique qui étant aussi loin m'a soutenue de si près...à ma famille en France, Danielle et Michel, qui m'ont encouragée pendant ces longues années d'étude...Merci Danielle d'avoir pris le temps et d'avoir eu la patience de corriger ce manuscrit si minutieusement. A Stéphane...

Quelqu'un disait que le bonheur n'est pas une gare d'arrivée mais une façon de voyager...je suppose qu'aujourd'hui le train s'est arrêté dans un endroit magnifique ... où est-elle la prochaine gare ?

RÉSUMÉ

En raison de leur importante capacité de réponse aux changements environnementaux, les producteurs primaires sont depuis longtemps utilisés comme indicateurs biologiques de la qualité des milieux aquatiques. La Directive Cadre Européenne sur l'Eau (2000/60/CE) préconise ainsi l'utilisation du phytoplancton, du phytobenthos et des macrophytes afin de mesurer l'état écologique des écosystèmes lacustres.

Dans cette étude, ces trois compartiments ont été utilisés pour déterminer l'état écologique de cinq lacs localisés dans la région Aquitaine (Sud-Ouest de la France), lacs ayant la particularité de présenter des niveaux trophiques différents.

Les résultats ont montré qu'au niveau intra-lac la composition floristique dépend fortement des variables physiques dans la plupart des systèmes tandis qu'au niveau inter-lac celle-ci dépend du niveau trophique.

Le phytoplancton s'est révélé être l'indicateur de qualité le plus performant et le seul utilisable dans les eaux ouvertes, et le plus précis dans les systèmes où les macrophytes submergés étaient absents. Cependant, dans les lacs humiques, les assemblages phytoplanctoniques semblent répondre davantage à la turbidité et aux brassages fréquents de la colonne d'eau qu'aux nutriments. Dans de telles conditions, afin de mieux caractériser la qualité de l'eau, l'utilisation complémentaire du phytobenthos et des macrophytes se révèle plus pertinente.

En conclusion, considérant les trois compartiments biologiques, la présente étude permet une approche complémentaire de l'état écologique des systèmes lacustres. Certaines des méthodes appliquées ici représentent un outil potentiel de détermination de la qualité de l'eau selon les exigences de la DCE, mais elles nécessitent d'être affinées pour une meilleure évaluation de l'état écologique des lacs français. Une attention particulière a été portée aux taxa exotiques observés dans ces lacs tempérés, et cet aspect doit être pris en considération lors de l'évaluation écologique. En effet, ces espèces sensiblement avantagées par les conséquences du changement climatique, peuvent altérer la structure et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques en place, et aboutir à une perte de diversité.

Mots-clés : phytoplancton, phytobenthos, macrophytes, bioindicateur, lacs, groupes fonctionnels, espèces exotiques, écume, état trophique, état écologique, DCE.

ABSTRACT

Due to their important ability to respond to environmental changes, primary producers have been used for a long time as biological indicators of water quality. The Water Framework Directive (2000/60/EC) recommends the use of the phytoplankton, phytobenthos (diatoms) and macrophytes in the ecological status assessment of lakes.

In this study, these three compartments have been used to determine the ecological status of five lakes located in the Aquitaine region (southwest of France) with different trophic status.

The results showed that within lakes, the floristic composition in most of the systems strongly depends on physical parameters whereas among lakes it depends on the trophic status.

The phytoplankton proved to be the most powerful indicator of quality in open-water areas as well as in systems where submerged macrophytes are absent. However, in the humic lakes, the phytoplankton assemblages seem to respond more to turbidity and mixing than to nutrient load. Under such conditions, water quality could be underestimated and the complementary use of phytobenthos and macrophytes appears more appropriated.

In conclusion, considering the three biological elements, the present study allows a complementary approach of the ecological status of the lakes. Some of the methods applied here represent a potential tool for the assessment of the ecological status in the context of WFD, but they need to be refined to assess more properly the ecological status of French lakes. A special attention was paid to exotic taxa observed in these temperate lakes, and this aspect must be taken into account in the ecological assessment. Indeed, these species favoured by the consequences of the climate change, can modify the structure and functioning of the aquatic ecosystems, and lead to a loss of diversity.

Keywords: phytoplankton, phytobenthos, macrophytes, bioindicator, lakes, functional groups, exotic taxa, scum, trophic status, ecological status, WFD.

TABLE DES MATIERES

Chapitre 1	19
Introduction	19
<i>Les producteurs primaires et l'état écologique des plans d'eau</i>	19
1.1 Le compartiment biologique...indicateur de qualité du milieu	21
1.2 Les producteurs primaires et leur environnement	22
1.2.1.1 Le phytoplancton.....	22
1.2.1.2 Les macrophytes aquatiques.....	26
1.3 Les producteurs primaires et la bioindication	28
1.3.1.1 Le phytoplancton.....	28
1.3.1.2 Le phytobenthos	28
1.3.1.3 Les macrophytes aquatiques.....	29
1.4 Les producteurs primaires et l'état écologique définie par la DCE	29
1.5 Les écorégions selon la DCE	31
1.6 Les espèces exotiques dans les lacs : quel impact sur l'état écologique ?	32
Chapitre 2	37
<i>Aspects méthodologiques</i>	37
2.1 Les plans d'eau aquitains : lacs ou étangs ?	39
2.2 Les sites d'étude	40
2.2.1 Présentation du site d'étude.....	40
2.2.2 Origine des plans d'eau	43
2.2.3 Les plans d'eau	44
2.2.3.1 Hourtin-Carcans	45
2.2.3.2 Lacanau	46
2.2.3.3 Cazaux-Sanguinet.....	46
2.2.3.4 Parentis-Biscarrosse	48
2.2.3.5 Soustons	49
2.3 Matériels et Méthodes	51
2.3.1 Descripteurs biotiques	51
2.3.1.1 Phytoplancton.....	51
2.3.1.2 Phytobenthos (diatomées)	56
2.3.1.3 Macrophytes	58
2.3.2 Descripteurs abiotiques	62
2.3.2.1 Dans l'eau.....	62
2.3.2.2 Dans le sédiment	66
2.3.3 Traitement statistique des données floristiques et environnementales.....	72
2.3.3.1 Analyses multivariées	72
2.3.3.2 Classifications Ascendantes Hiérarchiques (CAH).....	73
Chapitre 3	75
<i>Bilan physico-chimique de l'eau et des sédiments des lacs aquitains</i>	75
3.1 Caractéristiques thermiques	77
3.2 Etat trophique	77
3.3 Caractérisation des sédiments	89
Chapitre 4	92
<i>Le phytoplancton des lacs aquitains</i>	92
4.1 Etat des connaissances	94

4.2	Succession saisonnière et état trophique	94
4.2.1	Introduction	94
4.2.2	Méthodologie	96
4.2.3	Résultats et Discussion.....	97
4.2.3.1	Le phytoplancton entre les lacs	97
4.2.3.2	La biomasse phytoplanctonique spécifique et l'environnement des lacs.....	99
4.3	Une approche fonctionnelle	119
4.3.1	Introduction	119
4.3.2	Méthodologie	120
4.3.3	L'article central	120
4.3.3.1	Résumé de l'article en français	120
4.3.3.2	Article: Phytoplankton functional succession and diversity in lakes subject to exotic algae invasion	124
Chapitre 5	157
<i>Le phytoplancton exotique des lacs aquitains</i>	<i>.....</i>	<i>157</i>
5.1	Préambule	159
5.2	Méthodologie.....	159
5.3	Principaux résultats	159
5.4	L'article central	164
5.4.1	Résumé de l'article en français	164
5.4.2	Article : Tropical phytoplankton taxa in Aquitaine lakes (France).....	166
Chapitre 6	185
<i>Les écumes dans les lacs aquitains : une origine végétale ?</i>	<i>.....</i>	<i>185</i>
6.1	Introduction	187
6.2	Méthodologie.....	188
6.3	Résultats	189
6.4	Discussion	190
Chapitre 7	195
<i>Les macrophytes aquatiques des lacs aquitains : Une approche à l'échelle locale</i>	<i>.....</i>	<i>195</i>
7.1	Etat des connaissances	197
7.2	Les assemblages des rives Ouest et Est.....	197
7.2.1	Rive Ouest	199
7.2.2	Rive Est	199
7.3	L'importance écologique des macrophytes aquatiques	200
7.4	Les espèces exotiques	203
7.5	Les macrophytes et l'environnement.....	209
7.5.1	L'article central	209
7.5.1.1	Résumé de l'article en français	209
7.5.1.2	Article: Aquatic macrophytes in five coastal Atlantic French lakes with different physical disturbances and trophic status.....	211
Chapitre 8	239
<i>Les producteurs primaires comme indicateurs de l'état trophique et écologique des lacs aquitains</i>	<i>.....</i>	<i>239</i>
8.1	Préambule	241
8.2	L'article central	242
8.2.1	Résumé de l'article en français	242
8.2.2	Article: Ecological assessment of French Atlantic lakes based on phytoplankton, phytobenthos and macrophytes	243

Chapitre 9	282
<i>Discussion générale et Conclusions - Perspectives</i>	282
9.1 Discussion et Conclusions	284
9.2 Perspectives.....	291
<i>Références Bibliographiques</i>	293

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Classes algales et leurs caractéristiques principales basées sur des aspects morphologiques et cytologiques (Photos diatomées : Michel COSTE (Cemagref, Bordeaux) et Elisabeth SELLIER (CREMEM, Talence) prises au MEB ; les autres images : http://protist.i.hosei.ac.jp . Caractéristiques des classes algales d'après Van Den Hoek et al. (1995a,b) ; John et al. (2003), Reynolds (2006) et Rolland (2009).	23
Figure 2. Types écomorphologiques de macrophytes (a-b : hydrophytes, c-d : héliophytes, e-f : amphiphytes).	27
Figure 3. Localisation des cinq plans d'eau étudiés (Source carte : Google).	41
Figure 4. Carte bathymétrique du lac de Hourtin-Carcans (Source : SIAEBVELG et laboratoire UMR 5805 EPOC, Université de Bordeaux 1 ; juin 2005).	42
Figure 5. Lac d'Hourtin-Carcans (Source carte : http://earth.google.fr).	45
Figure 6. Lac de Lacanau (Source carte : http://earth.google.fr).	46
Figure 7. Lac de Cazaux-Sanguinet (Source carte : http://earth.google.fr).	47
Figure 8. Lac de Parentis-Biscarrosse (Source carte : http://earth.google.fr).	49
Figure 9. Etang de Soustons (Source carte : http://earth.google.fr).	50
Figure 10. Schéma des prélèvements des trois compartiments de producteurs primaires dans chacun des 5 lacs pendant la période d'étude.	51
Figure 11. Pompe utilisée pour les prélèvements d'eau dans la zone profonde des lacs.	52
Figure 12. Sites de prélèvement des échantillons de phytoplancton et d'eau dans les 5 lacs (A= Zone central, B= Rive Est, C= Rive Ouest).	54
Figure 13. Chambre de sédimentation de phytoplancton.	55
Figure 14. Microscope inversé utilisé lors des analyses du phytoplancton.	55
Figure 15. Localisation des stations de prélèvement des macrophytes dans les rives Est et Ouest des lacs d'Hourtin (A), Lacanau (B), Cazaux (C), Parentis (D) et Soustons (E) (Bonnin, 2007).	58
Figure 16. Schéma d'une unité d'observation (Dutartre et Bertrin, 2007).	59
Figure 17. Râteau utilisé pour prélever les macrophytes (sur cet exemple, on prendrait le coefficient de 3).	60
Figure 18. Sondes WTW et disque de Secchi.	62
Figure 19. Benne Van Veen.	66
Figure 20. Evolution temporelle du phosphore total (PT), de la chlorophylle <i>a</i> (chl <i>a</i>), de la transparence (Secchi), du carbone organique dissous (COD) et de nitrates (NO ₃ ⁻) dans les cinq lacs étudiés entre Mai 2006 et Novembre 2007.	84
Figure 21. Profils verticaux de plusieurs paramètres mesurés dans la zone de profondeur maximale du lac d'Hourtin entre le Printemps 2006 et l'Hiver 2007.	85
Figure 22. Profils verticaux de plusieurs paramètres mesurés dans la zone de profondeur maximale du lac de Lacanau entre le Printemps 2006 et l'Hiver 2007.	86
Figure 23. Profils verticaux de plusieurs paramètres mesurés dans la zone de profondeur maximale du lac de Cazaux entre le Printemps 2006 et l'Hiver 2007.	87
Figure 24. Profils verticaux de plusieurs paramètres mesurés dans la zone de profondeur maximale du lac de Parentis entre le Printemps 2006 et l'Hiver 2007.	88
Figure 25. Granulométrie des sédiments dans les trois stations des cinq lacs aquitains étudiés.	90
Figure 26. Concentrations d'azote Kjeldhal et de phosphore total (mg·kg ⁻¹ de poids sec) dans les sédiments des trois stations étudiées dans les cinq lacs aquitains (H: Hourtin, L: Lacanau; C: Cazaux, P: Parentis, S: Soustons).	91

Figure 27. Classification ascendante hiérarchique réalisée sur la base des similitudes entre les assemblages phytoplanctoniques des 5 lacs étudiés entre Mai 2006 et Novembre 2007. H: Hourtin (■), L: Lacanau (■); C: Cazaux (■), P: Parentis (■), S: Soustons (■); S : Printemps, Su : Eté, A : Automne, W : Hiver. Seuls les taxons présentant une biomasse relative $\geq 2\%$ dans au moins un des échantillons ont été considérés.....	98
Figure 28. Analyse en composantes principales (ACP) des variables environnementales dans les cinq lacs pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007 (légende des prélèvements : H: Hourtin, L: Lacanau; C: Cazaux, P: Parentis, S: Soustons ; P : Printemps, E : Eté, A : Automne, H : Hiver ; 06 : 2006, 07 : 2007). En rouge les variables environnementales.....	99
Figure 29. Biomasse relative du phytoplancton de la station centrale du lac de Cazaux pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007.....	102
Figure 30. Biomasse relative du phytoplancton de la station centrale du lac de Parentis pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007.....	107
Figure 31. Biomasse relative du phytoplancton de la station centrale du lac d'Hourtin pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007.....	110
Figure 32. Biomasse relative du phytoplancton de la station centrale du lac de Lacanau pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007.....	112
Figure 33. Biomasse relative du phytoplancton de la station centrale du lac de Soustons pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007.....	116
Figure 34. Analyse en composantes principales (ACP) du phytoplancton (a) et des variables environnementales (b) dans le lac de Soustons pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007 (P : printemps ; E : Eté, A : Automne, H : Hiver ; 06 : 2006, 07 : 2007). Abréviations : <i>Aphanizomenon gracile</i> (APH GRA), <i>Aulacoseira ambigua</i> (AUL AMB), <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> (CYL RAC), <i>Cryptomonas</i> spp. (CRY SPP), <i>Fragilaria nanana</i> (FRA NAN), <i>Cyanonephron styloides</i> (CYA STY), <i>Mallomonas lefevriana</i> (MAL LEF), <i>Nitzschia intermedia</i> (NIT INT), Peridinales (PER SP), <i>Romeria elegans</i> (ROM ELE), <i>Scenedesmus opoliensis</i> (SCE OPO), <i>S. quadricauda</i> (SCE QUA), <i>Staurastrum chaetoceras</i> (STA CHA), <i>Staurisira construens</i> (STA CON), <i>Ulnaria biceps</i> (ULN BIC), <i>Ulnaria ulna</i> (ULN ULN).....	117
Figure 35. Biomasse et abondance relatives (%) des espèces phytoplanctoniques dominantes dans le lac d'Hourtin en été 2006.....	160
Figure 36. Biomasse et abondance relatives (%) des espèces phytoplanctoniques dominantes dans le lac de Lacanau au printemps 2007.....	161
Figure 37. Biomasse et abondance relatives (%) des espèces phytoplanctoniques dominantes dans le lac de Soustons en automne 2006.	161
Figure 38. Voies migratoires pour les oiseaux d'eau (Observatoire National de la Faune Sauvage et de ses Habitats, 2005).	162
Figure 39. Espèces d'oiseaux migrateurs présents dans les lacs aquitains.	163
Figure 40. Cyanobactéries exotiques identifiées dans les lacs aquitains pourvues d'une enveloppe mucilagineuse.	163
Figure 41. Formation d'écume dans la zone de turbulences et sur les plages de la côte française à Le Portel (a–b) et à Audresselles (c–d) (Kesaulya et al., 2008).....	191
Figure 42. Ecume présente sur la rive Est des lacs d'Hourtin (a-c) et Lacanau (d).....	193
Figure 43. Microalgues identifiées dans l'écume prélevée dans les lacs d'Hourtin et Lacanau. a) <i>Planktolyngbya microspira</i> , b) <i>P. circumcreta</i> , c) <i>P. limnetica</i> , d) <i>Chroococcus minutus</i> , e) <i>Navicula radiosa</i> , f) <i>Tabellaria flocculosa</i> . Toutes les photos ont été prises sous microscope inversé, à l'exception de e) qui a été prise sous MEB.....	193
Figure 44. Taux de points-contacts colonisés des rives Ouest et Est du lac d'Hourtin pendant la période estivale 2006-2007.	206

Figure 45. Taux de points-contacts colonisés des rives Ouest et Est du lac de Lacanau pendant la période estivale 2006-2007.	206
Figure 46. Taux de points-contacts colonisés des rives Ouest et Est du lac de Cazaux pendant la période estivale 2006-2007.	207
Figure 47. Taux de points-contacts colonisés des rives Ouest et Est du lac de Parentis pendant la période estivale 2006-2007.	207

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Conditions établies par la Directive Cadre Européenne (Annexe V) pour déterminer l'état écologique des lacs en utilisant les éléments de qualité biologique (Moss et al., 2003; Nixdorf et al., 2008).	30
Tableau 2. Ecorégions selon les Groupes d'Intercalibration Géographiques (GIGs). Pour la typologie GIG (L= Lac, AL= Alpin, A= Atlantique, CB= Central-Baltique, N= Nord).	32
Tableau 3. Indice d'abondance par taxon lors d'un prélèvement au râteau sur un profil perpendiculaire (Dutartre et Bertrin, 2007).	60
Tableau 4. Valeurs limites du système de classification trophique des eaux selon l'O.C.D.E. (1982).	63
Tableau 5. Synthèse des méthodes et appareils employés dans cette étude.	68
Tableau 6. Caractéristiques générales des lacs aquitains étudiés.	70
Tableau 7. Etat trophique des lacs aquitains en 2007 selon les critères de l'O.C.D.E. (1982). ..	77
Tableau 8. Traits caractéristiques des différents groupes fonctionnels (Reynolds, 2006).	122
Tableau 9. Composition osidique après purification des exopolysaccharides identifiés dans l'écume prélevée à la surface de l'eau du lac d'Hourtin le 19/05/2008 (analyse réalisée par le laboratoire Polymaris Biotechnology, Morlaix).	190
Tableau 10. Liste des macrophytes aquatiques identifiées dans les relevés des rives et des profils des cinq lacs. C: Cazaux; P: Parentis; H: Hourtin; L: Lacanau; S: Soustons.	198
Tableau 11. Origine des espèces exotiques et date des premières observations dans les lacs aquitains considérés dans cette étude.	204
Tableau 12. Indices d'évaluation de l'état trophique et écologique utilisant les différents compartiments biologiques pris en compte dans cette étude.	241

Chapitre 1.

Introduction

*Les producteurs primaires et l'état
écologique des plans d'eau*

1.1 Le compartiment biologique...indicateur de qualité du milieu

L'activité humaine a altéré le paysage pendant des siècles, ayant pour résultat une perte substantielle d'habitat et de diversité aquatique (Young et al., 2005). Les pressions environnementales à grande échelle, telles que l'agriculture, les sources de pollutions ponctuelles ou non, le changement climatique, les modifications dans l'utilisation des terrains dans l'espace et dans le temps sont autant de facteurs qui nécessitent d'être pris en compte de manière cumulative pour l'évaluation du stress et de son impact (Dziocik et al., 2006; Cabecinha et al., 2009).

Les communautés biologiques sont d'importantes sentinelles des conditions environnementales, puisqu'elles sont plus sensibles aux effets combinés de plusieurs facteurs de stress qu'à un seul. Elles sont capables d'intégrer les impacts cumulés qui ne seraient pas détectés d'une autre manière ou seraient sous-estimés (e.g. dégradation d'habitat, niveaux fortement variables de contamination dus à une pollution ponctuelle ou chronique) (Cabecinha et al., 2009). Ainsi, quel que soit le stress physique, chimique ou biologique imposé à un système aquatique, ces perturbations vont manifester leur impact sur les organismes vivant dans cet écosystème. La santé d'un système aquatique est affectée quand sa capacité d'absorber un stress est dépassée. Ce concept suggère que la qualité de l'environnement peut être évaluée à travers le suivi biologique en utilisant les organismes vivants comme outil de diagnostic (Dokulil, 2003).

Le besoin croissant d'analyser l'état actuel des écosystèmes, de surveiller et d'anticiper leur taux de changement a provoqué une demande d'études qui explorent les rapports entre les espèces et l'environnement afin d'évaluer et de prédire des changements sous influence anthropogénique. En s'appuyant sur cette longue tradition d'utilisation des organismes dans les programmes de surveillance et d'évaluation, la Commission Européenne a publié une directive préconisant l'utilisation de différents groupes d'organismes pour surveiller l'intégrité des eaux continentales et des régions côtières. La Directive Cadre Européenne sur l'Eau (DCE-2000/60/EC) retient l'utilisation soit ensemble, soit séparément, de différents groupes d'organismes tels que le phytoplancton, le phytobenthos (le plus souvent les diatomées), les macrophytes, les invertébrés benthiques et les poissons, pour mesurer l'état écologique des écosystèmes aquatiques (Cabecinha et al., 2009).

1.2 Les producteurs primaires et leur environnement

Parmi les éléments biologiques considérés dans le cadre de la DCE, les producteurs primaires représentés par le phytoplancton, le phytobenthos et les macrophytes, constituent le premier maillon du réseau trophique. Les modifications de leur abondance et de leur composition spécifiques vont donc affecter les niveaux supérieurs du réseau. Les facteurs impliqués dans la structuration des assemblages de producteurs primaires résultent de la relation entre les paramètres chimiques (azote, phosphore) et physiques (température, lumière, turbulence) et les facteurs biologiques intrinsèques et extrinsèques (croissance, parasitisme, prédation et compétition) (Townsend, 1989; Naselli-Flores, 2000). Cependant, ces compartiments autotrophes vont avoir une réponse différente aux changements environnementaux du point de vue spatial et temporel.

1.2.1.1 *Le phytoplancton*

Le plancton végétal ou phytoplancton (phyto = plante, plancton = errante) est constitué d'organismes microscopiques (0.2 μm – 2 mm) exposés aux mouvements passifs occasionnés par le vent et le courant. Ils sont en suspension dans les couches superficielles des océans et des milieux dulçaquicoles (lacs, rivières), principalement dans la zone euphotique. Le phytoplancton ne représente qu'1% de la biomasse d'organismes photosynthétiques sur la planète mais assure 40% de la production primaire annuelle (Chisholm, 1995). Le premier niveau de classification est basé sur les pigments photosynthétiques, les produits de réserve et leur localisation cytoplasmique, ainsi que leur niveau de complexité intracellulaire. Plus communément d'autres critères tels que la reproduction, la nature du squelette, la mobilité...permettent de ranger les algues en plusieurs classes telles que : les Cyanophycées ou cyanobactéries, les Chlorophycées, les Diatomophycées ou Bacillariophycées, les Dinophycées, les Cryptophycées et les Chrysophycées (Figure 1), entre autres.

Dans les latitudes tempérées, le phytoplancton présente des changements significatifs au cours de l'année. Cette variation en termes de composition et d'abondance est connue comme «succession saisonnière» et a été largement développée dans le modèle PEG (Plankton Ecology Group) par Sommer et al. (1986). Ce modèle est le résultat de plusieurs années de discussion entre une trentaine d'écologistes planctoniques et est basé sur la séquence saisonnière en 24 étapes observées dans 24 lacs. Cette séquence peut être résumée comme suit (Padisák, 2005 in Rolland, 2009) :



Les Cyanophycées ou cyanobactéries

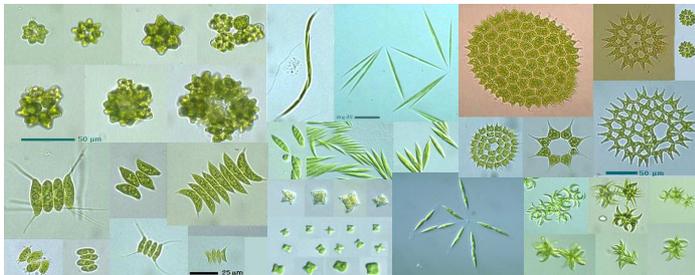
Pigments : chlorophylle *a*; phycobilines (phycocyanine, allophycocyanine, phycoerythrine)

Substances de réserve : glycogène, cyanophycine

Paroi cellulaire : peptidoglycane

Morphologie : unicellulaire, coloniale, filamenteuse

Reproduction : asexuée (fission binaire, fragmentation)



Les Chlorophycées ou algues vertes

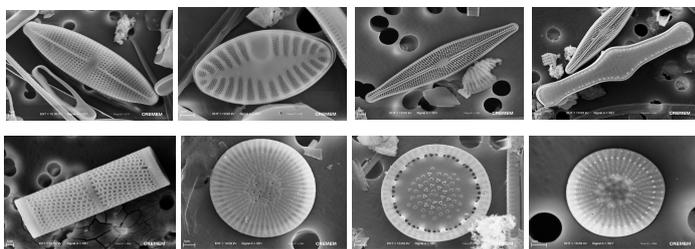
Pigments : chlorophylles : *a* et *b*; xanthophylles : luteine, violaxanthine

Substances de réserve : amidon intraplastidial

Paroi cellulaire : principalement cellulose

Morphologie : unicellulaire, coloniale, filamenteuse, cénobiale, formes avec ou sans flagelles

Reproduction : asexuée (fission binaire) et sexuée (isogamie, anisogamie et oogamie)



Les Bacillariophycées ou diatomées

Pigments : chlorophylles : *a*, *c1*, *c2* et *c3*; xanthophylles : fucoxanthine, diatoxanthine, diadinoxanthine

Substances de réserve : chrysolaminarine, lipides

Paroi cellulaire : siliceuse ornementée (frustule)

Morphologie : pennée (symétrie bilatérale) ou centrique (symétrie radiale)

Reproduction : asexuée (division cellulaire) et sexuée (oogamie chez les centriques, isogamie chez les pennées)



Les Chrysophycées ou algues dorées

Pigments : chlorophylles : *a*, *c1* et *c2*; xanthophylles : fucoxanthine

Substances de réserve : chrysolaminarine, lipides

Paroi cellulaire : écailles de silice et cellulose

Morphologie : unicellulaire ou coloniale (rarement filamenteuse), cellules nues ou enveloppées par une structure protectrice (lorique), 1 ou 2 flagelles

Reproduction : asexuée (fission binaire, zoosporelation) et sexuée (isogamie)



Les Dinophycées ou dinoflagellés

Pigments : chlorophylles : *a* et *c2*; xanthophylles : peridrine, diadinoxanthine

Substances de réserve : amidon, lipides

Paroi cellulaire : si présente, constituée de cellulose

Morphologie : principalement unicellulaire, cellules nues ou renforcées par des plaques polygonales, avec 2 flagelles perpendiculaires

Reproduction : asexuée (fission binaire, formation d'aplanospores) et sexuée (isogamie, anisogamie)



Les Cryptophycées

Pigments : chlorophylles : *a* et *c2*; phycobilines : phycocyanine, phycoerythrine

Substances de réserve : amidon extraplantidial

Paroi cellulaire : généralement absente

Morphologie : cellules nues, ovales et aplaties, avec 2 flagelles inégaux

Reproduction : principalement asexuée (fission binaire)

Figure 1. Classes algales et leurs caractéristiques principales basées sur des aspects morphologiques et cytologiques (Photos diatomées : Michel COSTE (Cemagref, Bordeaux) et Elisabeth SELLIER (CREMEM, Talence) prises au MEB ; les autres images : <http://protist.i.hosei.ac.jp>. Caractéristiques des classes algales d'après Van Den Hoek et al. (1995a,b) ; John et al. (2003), Reynolds (2006) et Rolland (2009).

(1) Vers la fin de l'hiver, la disponibilité en éléments nutritifs résultant du brassage et de l'augmentation de l'intensité lumineuse favorise la croissance du phytoplancton (essentiellement les diatomées et les Cryptophycées).

(2-4) Cette communauté est alors broutée par le zooplancton herbivore (d'abord les espèces à temps de génération court puis les espèces à croissance plus lente), qui devient abondant grâce à une forte fécondité favorisée par la forte biomasse d'algues comestibles. Ceci continue jusqu'à ce que le taux de filtration de la communauté zooplanctonique et sa biomasse excèdent le taux de reproduction du phytoplancton.

(5) A cause du broutage par le zooplancton, la biomasse du phytoplancton diminue rapidement jusqu'à de très faibles concentrations. C'est ainsi qu'une phase dite des eaux claires se met en place et persiste jusqu'à ce que des espèces algales non consommables apparaissent en quantité suffisante. Les éléments nutritifs sont reminéralisés via le broutage et sont accumulés durant la phase des eaux claires.

(6-7) La limitation de la ressource nutritive et la prédation piscicole accélèrent le déclin des populations zooplanctoniques herbivores.

(8) La pression de broutage étant alors réduite, une communauté phytoplanctonique estivale commence à croître. La composition du phytoplancton devient complexe du fait de l'augmentation de la richesse spécifique et de la diversité fonctionnelle alliant de petites espèces consommables et de plus grandes espèces moins consommables.

(9-13) L'appauvrissement en nutriments ralentit alors la croissance des algues consommables. La composition phytoplanctonique s'oriente vers une dominance des taxons qui utilisent les concentrations de phosphore élevées dans l'hypolimnion (dinoflagellés) ou qui fixent l'azote atmosphérique (cyanobactéries hétérocystées), tandis que les diatomées sont limitées par les faibles concentrations en silice.

(14-16) Les grandes espèces de crustacés herbivores sont remplacées par de plus petites formes et par des rotifères qui sont moins vulnérables à la prédation par les poissons et sont moins affectés par les problèmes mécaniques de leur appareil de filtration (le colmatage notamment) en présence d'algues non consommables.

(17) La période des successions prend fin avec les modifications environnementales d'ordre physique incluant l'augmentation de la profondeur de mélange, qui va de pair avec la diminution de la quantité d'énergie solaire reçue par les cellules malgré l'enrichissement en nutriments.

(18-20) De grandes espèces non consommables et des diatomées apparaissent alors, accompagnées par de petites espèces consommables. La réduction automnale de la pression

de prédation par les poissons permet le développement d'une communauté zooplanctonique constituée de grandes espèces.

(21-22) La réduction de la photopériode et de l'intensité lumineuse entraîne une baisse de la production primaire et un déséquilibre entre croissance et mortalité. La biomasse du phytoplancton diminue alors pour atteindre son minimum hivernal, suivi par un déclin de la biomasse zooplanctonique herbivore.

(23-24) Certaines espèces de zooplancton produisent des œufs de résistance. Les cyclopoïdes sortent de leur diapause et contribuent au renforcement des populations zooplanctoniques hivernales.

Cependant, ce modèle ne semble pas approprié pour tous les lacs. Par exemple, dans les lacs peu profonds la phase d'eaux claires est rarement observée (Ollrik, 1994). Dans les lacs extrêmement eutrophes, les cyanobactéries dominent souvent le phytoplancton en été (Bartram et al., 1999) mais peuvent cependant se maintenir tout au long de l'année. Ainsi, chaque type de lac, en combinaison avec les cycles saisonniers et les principales variables environnementales, fournit des scénarii compétitifs permettant à l'espèce la « mieux adaptée » de dominer dans certaines périodes de la succession (Padisák et al., 2006). Dans ces situations, les assemblages de phytoplancton partagent des attributs particuliers en réponse aux mêmes facteurs saisonniers ou environnementaux (Reynolds, 2006). Partant de ce principe, Reynolds et al. (2002) ont proposé un schéma de classification prenant en compte les similitudes morphologiques, physiologiques et écologiques des espèces du phytoplancton en les plaçant dans des groupes fonctionnels identifiés par des caractères alphanumériques. Ce système permet de classer les algues planctoniques selon leurs tolérance et sensibilité à la lumière, aux nutriments, aux facteurs physiques (mélange, écoulement) et aux pertes (sédimentation, prédation). Plusieurs études ont montré les potentialités explicatives et prédictives des groupes fonctionnels pour décrire les caractéristiques abiotiques des environnements où ils se trouvent (Naselli-Flores, 1998, 2000; Kruk et al., 2002; Naselli-Flores et Barone, 2003; Nixdorf et al., 2003; Padisák et al., 2003b; Devercelli, 2006; de Tezanos Pinto et al., 2007; Crossetti et Bicudo, 2008; Becker et al., 2009).

Dans ce travail, il s'agira dans un premier temps de déterminer si l'évolution saisonnière du phytoplancton au niveau spécifique est comparable à celle établie par Sommer et al. (1986) dans le modèle PEG ou si sa dynamique et sa structure sont mieux expliquées par l'approche fonctionnelle de Reynolds et al. (2002).

1.2.1.2 *Les macrophytes aquatiques*¹

Ce sont des végétaux aquatiques visibles à l'œil nu (Haury et Peltre, 1993) dont la partie photosynthétique active est au moins pendant quelques mois de l'année, submergée ou flottante (Castella-Müller, 2004). Selon cette définition les macrophytes peuvent être classifiées du point de vue éco-morphologique en trois catégories (Figure 2):

- Les hydrophytes comprenant des espèces totalement submergées (se reproduisant dans l'eau) ou ayant des feuilles flottantes (développant leur appareil végétatif dans l'eau ou à la surface de l'eau). Ces dernières peuvent être ancrées au fond ou flotter librement (captant directement les nutriments dans l'eau) (Fare et al., 2001).
- Les hélrophytes, comportant les plantes dont les racines et la base de la tige se trouvent presque constamment immergées mais dont les feuilles et les inflorescences s'élèvent au-dessus de l'eau (Castella-Müller, 2004).
- Les amphiphytes, pouvant supporter les deux types de conditions, c'est-à-dire, se développant aussi bien sur la terre que dans l'eau (Fare et al., 2001).

Ces attributs confèrent aux macrophytes la possibilité de coloniser une grande diversité d'écosystèmes où elles sont à la fois acteurs et révélateurs de nombreux processus écologiques (Castella-Müller, 2004). Acteurs, car elles influencent l'environnement physique colonisé, produisant de l'oxygène, participant au cycle des nutriments, à la rétention et à la production de matière organique (Castella-Müller, 2004). Elles stabilisent aussi le substrat, réduisant sa resuspension et augmentant donc la transparence de l'eau (Takamura et al., 2003). Les macrophytes ont également des capacités épuratoires sur leur environnement (eau et sédiment) en diminuant la teneur de certains composés comme l'azote et de phosphore en les intégrant dans leur biomasse. Elles contribuent à la diversification des habitats en fournissant des refuges pour les animaux tels que les poissons, les invertébrés aquatiques, les oiseaux et les mammifères, et représentent une source de nourriture pour les herbivores (Sand-Jensen et Borum, 1991). Révélateurs, car la distribution des macrophytes dans les systèmes lentiques est étroitement liée à la chimie de l'eau, la topographie du lac, les variations du niveau de l'eau et la profondeur, la composition du substrat et les interactions avec d'autres plantes et animaux (Takamura et al., 2003). Leur longévité étant plus élevée que celle des microalgues, elles répondent lentement aux changements des conditions

¹ Dans ce travail, nous garderons la dénomination ancienne des macrophytes comme nom féminin.

environnementales sur plusieurs années. Elles ont une motilité très limitée et sont intrinsèquement associées aux conditions environnementales prédominantes dans l'eau et dans les sédiments, à travers leurs racines et leurs feuilles. Chaque espèce est sensible aux variations chimiques du milieu et la composition des communautés est par conséquent un bon indicateur des conditions environnementales en cours, ainsi que des variations de qualité de l'eau à long terme (Melzer, 1999; Carvalho et al., 2006).

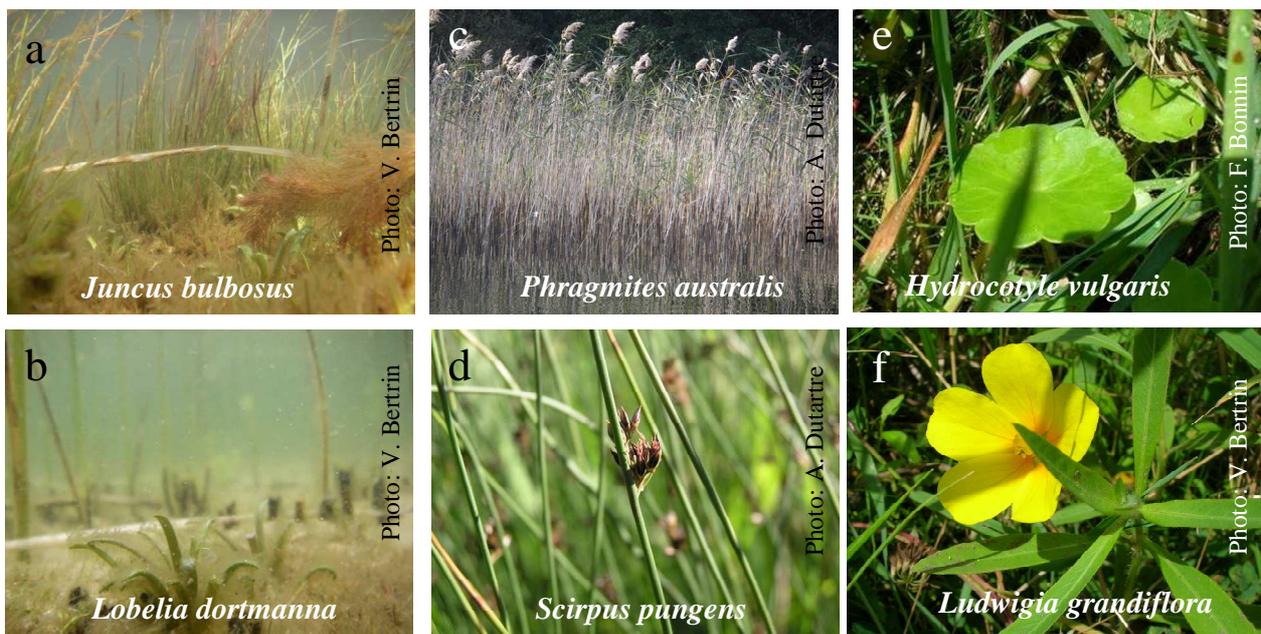


Figure 2. Types écomorphologiques de macrophytes (a-b : hydrophytes, c-d : hélrophytes, e-f : amphiphytes).

Dans cette étude, nous analyserons dans un premier temps les informations apportées à une échelle locale par les assemblages d'espèces de macrophytes aquatiques du point de vue spatial, trophique et écologique. Dans un deuxième temps, nous tenterons d'expliquer quelles variables environnementales gouvernent la distribution intra-lac des macrophytes.

En ce qui concerne le phytobenthos, ce compartiment sera étudié de façon complémentaire et uniquement à des fins de bioindication, comme nous le verrons dans les paragraphes suivants.

1.3 Les producteurs primaires et la bioindication

1.3.1.1 *Le phytoplancton*

Grâce à sa capacité de réponse rapide aux changements environnementaux liée à son temps de génération très court (e.g. chez *Chlorella* >2,7 divisions par jour) (Reynolds, 1984b), le phytoplancton a reçu une attention spéciale comme indicateur de la qualité de l'eau en zone pélagique. Le phytoplancton est en effet considéré comme la première communauté biologique à répondre à la concentration en nutriments dans la colonne d'eau (Carvalho et al., 2006). Cette vitesse de réponse permet aussi le repérage rapide de certains types de nuisances (turbidité, efflorescences des cyanobactéries toxiques) par les utilisateurs et les gestionnaires. Ainsi, plusieurs indices permettant de déterminer le degré de pollution (Palmer, 1969) et l'état trophique ont été développés (Hörnström, 1981; Rosén, 1981; Rott, 1984; Willén, 2000; Dokulil, 2003).

1.3.1.2 *Le phytobenthos*

Le phytobenthos ou périphyton (phyto = plante, benthos = substrat) est une composante importante de la zone littorale des lacs et des réservoirs (Dokulil, 2003). La production primaire de ces algues benthiques dans les zones peu profondes de ces systèmes peut parfois excéder celle du phytoplancton (Vörös et al. 2004 in Ács et al., 2005). Ce compartiment est constitué par une structure complexe composée des différentes espèces d'algues, associées à des bactéries et champignons enchâssés dans une matrice de polysaccharides (Barranguet et al., 2000). Parmi les groupes d'algues constituant le phytobenthos, les diatomées ont attiré une attention particulière comme bioindicateurs sur le littoral des lacs, due à leur distribution répandue, leur sensibilité élevée et la préservation durable de leur enveloppe siliceuse (frustule). Malgré tout cela, le phytobenthos a reçu moins d'attention que le phytoplancton comme indicateur d'eutrophisation dans les lacs (Dokulil, 2003), et est principalement utilisé comme bioindicateur en rivières (voir Prygiel et al., 1999). Les diatomées benthiques en milieu lacustre sont principalement étudiées en paléolimnologie (Tremblay et al., 2001) et leur utilisation comme bioindicateurs de saprobie et de trophie n'a été développée que récemment (Hofmann, 1994, 1999; Stenger-Kovács et al., 2007).

1.3.1.3 *Les macrophytes aquatiques*

En termes d'évaluation des pressions dues à l'eutrophisation dans la zone littorale des lacs, les macrophytes peuvent indiquer une augmentation de la concentration en nutriments à travers différents effets : directs sur la croissance des espèces (i. e. biomasse) et indirects sur la composition spécifique. Ces effets sont dus, par exemple, à la réduction de la transparence de l'eau associée aux développements importants du phytoplancton et / ou du phytobenthos comme conséquence de l'augmentation des concentrations en nutriments (Carvalho et al., 2006). Mais des effets indirects peuvent également se manifester par la disparition des macrophytes, consécutive à une diminution de lumière, limitant l'activité photosynthétique, notamment chez les formes immergées. Lachavanne (1985) a décrit les conséquences de l'eutrophisation sur les macrophytes aquatiques en trois phases : colonisation des zones les plus profondes (ultra-oligotrophe à oligotrophe), croissance importante (mésotrophe à eutrophe) et régression (très eutrophe à hypereutrophe).

Les macrophytes aquatiques ont été très utilisées comme bioindicateurs dans les lacs (Seddon, 1972; Lachavanne, 1985; Scheffer et al., 1992; Schmieder, 1997; Lehmann et Lachavanne, 1999; Vestergaard et Sand-Jensen, 2000) comme dans les rivières (Thiebaut et al., 2002; Schaumburg et al., 2004c; Haury et al., 2006). L'un des principaux avantages à utiliser les macrophytes comme indicateurs biologiques est, qu'à la différence des microalgues, elles sont visibles à l'œil nu. L'identification taxonomique est moins longue, l'abondance peut être exprimée en termes de recouvrement et, dans certains cas, la télédétection peut être utilisée pour déterminer la couverture végétale (Brabec et Szoszkiewicz, 2006).

1.4 Les producteurs primaires et l'état écologique définie par la DCE

La Directive Cadre Eau (DCE) a été adoptée en décembre 2000 afin de protéger et améliorer la qualité de toutes les eaux de surface européennes (lacs, rivières, estuaires, littoral). Son objectif principal est de parvenir à atteindre d'ici 2015, un « bon état » minimum pour toutes les eaux prises en compte par cette Directive. Ce « bon état » doit répondre conjointement aux deux critères de « bon état chimique » et de « bon état écologique ». Le « bon état écologique » correspond à l'état atteint par une masse d'eau présentant un écart léger aux conditions de référence sur les paramètres biologiques tandis que l'« état

écologique » est défini par la DCE comme « l'expression de la qualité de la structure et du fonctionnement des écosystèmes aquatiques associés aux eaux de surface ». Pour définir l'état écologique, la DCE utilise 5 classes différentes (très bon, bon, moyen, médiocre et mauvais) en s'appuyant sur les mesures d'un large spectre de variables biotiques tels que le phytoplancton, le phytobenthos, les macrophytes, les invertébrés et les poissons (Annexe 1).

Comme éléments de support, les propriétés physiques et chimiques, ainsi que les caractéristiques hydromorphologiques des lacs sont considérées. Cependant cette Directive est assez générale et ne fournit qu'une indication globale sur la manière de déterminer ces 5 catégories (Tableau 1). L'un des principaux défis pour la mise en pratique de cette Directive est dès lors de savoir comment définir et déterminer l'état écologique d'un plan d'eau donné. En ce qui concerne les compartiments autotrophes, plusieurs indices ont été développés ou sont à l'essai : macrophytes (Melzer, 1999; Schaumburg et al., 2004a; Stelzer et al., 2005; Coops et al., 2007), phytoplancton (Padisák et al., 2006; Mischke et al., 2008) ou phytobenthos (Hofmann, 1999; Blanco et al., 2004; Ács et al., 2005; Stenger-Kovács et al., 2007).

Tableau 1. Conditions établies par la Directive Cadre Européenne (Annexe V) pour déterminer l'état écologique des lacs en utilisant les éléments de qualité biologique (Moss et al., 2003; Nixdorf et al., 2008).

Eléments biologiques	Variables descriptives
Phytoplancton	Composition, abondance, biomasse
Phytobenthos	Composition, abondance
Macrophytes	Composition, abondance
Invertébrés benthiques	Composition, abondance
Poissons	Composition, abondance, répartition par âge

Selon cette Directive, l'état écologique doit être défini par rapport à son écart à des conditions de référence, c'est-à-dire par rapport à sa qualité écologique attendue en l'absence d'influence anthropogénique. Les conditions de référence et les classifications écologiques doivent aussi être inféodées à un type défini de lac, car ces derniers ne répondent pas nécessairement de la même manière à un facteur de stress comme l'eutrophisation par exemple. Les conditions de référence peuvent être déterminées en utilisant différentes approches : les analyses paléo-limnologiques, l'identification des caractéristiques de sites encore vierges, le recours aux données historiques, à la modélisation, au jugement d'experts

ou encore à une combinaison de ces approches. Cependant, définir des conditions de référence est souvent problématique étant donné le manque fréquent de données historiques et la forte variabilité naturelle des conditions. De plus, il est discutable de savoir jusqu'à quelle date il convient de revenir dans le passé pour trouver des conditions peu impactées. En effet, les lacs subissent souvent un changement graduel dans le temps, comme l'ont démontré les études paléo-limnologiques. De même, des études récentes indiquent qu'il peut être extrêmement difficile de trouver des lacs suffisamment peu modifiés pour être qualifiés de sites de référence (Sondergaard et al., 2005).

Les lacs ici étudiés ne sont pas exempts de ces problématiques, le manque de données historiques constituant l'une des principales limites. Cependant, nous allons tester différents indices développés dans d'autres pays Européens ou utilisés sans limitation géographique, afin de déterminer l'état écologique des lacs localisés dans une même écorégion, certains connectés entre eux et caractérisés par des niveaux trophiques différents. Pour cela, nous considérerons les compartiments biologiques autotrophes (phytoplancton, phytobenthos, macrophytes). Enfin, une étude comparative inter-compartiments sera présentée afin d'interpréter les homogénéités ou disparités de diagnostics apportés par chacun de ces compartiments : à un moment donné (phytobenthos et macrophytes), en variation saisonnière (phytoplancton), selon le type de plan d'eau (profondeur, trophie).

1.5 Les écorégions selon la DCE

Une écorégion ou région écologique est une zone géographique assez large se distinguant par le caractère unique de sa morphologie, de sa géologie, de son climat, de ses sols, de ses ressources en eau, de sa faune et de sa flore. Dans le cadre de la DCE, des écorégions ont été définies dans les Groupes d'Intercalibration Géographiques (GIGs) (ECOSTAT Working Group 2.A, 2004) (Tableau 2), lesquels sont chargés de discuter les méthodes nationales d'évaluation, de manière à assurer une cohérence dans l'évaluation de la qualité biologique des masses d'eau au sein de la communauté des pays signataires de la DCE (Pellouin-Grouhel et Romana, 2006). La DCE a été intégrée à la législation nationale de 25 pays européens et elle devient actuellement la norme la plus complète concernant la gestion des eaux en Europe.

Tableau 2. Ecorégions selon les Groupes d'Intercalibration Géographiques (GIGs). Pour la typologie GIG (L= Lac, AL= Alpin, A= Atlantique, CB= Central-Baltique, N= Nord).

Ecorégions selon le GIGs	Typologie selon le GIGs	Etats membres
Alpine	L-AL3, L-AL4	Allemagne, Autriche, France, Italie, Slovénie
Atlantique	L-A1, L-A2	Irlande, Royaume-Uni
Central-Baltique	LCB-1, LCB-2, LCB-3	Allemagne, Belgique, Danemark, Estonie, France, Hongrie, Lettonie, Lituanie, Pays-Bas, Pologne, Royaume-Uni
Méditerranéenne	L-M5/7, L-M8	Chypre, Espagne, France, Grèce, Italie, Roumanie, Portugal
Nord	L-N1, L-N2a, L-N2b, L-N3a, L-N5, L-N6a, L-N8a	Finlande, Irlande, Norvège, Royaume-Uni, Suède

La France est représentée par les régions AL, MED et CB. Les lacs aquitains, notamment les 5 lacs étudiés, sont classifiés dans l'écorégion LCB-3. Les lacs de cette écorégion sont : caractéristiques de plaines, localisés à une altitude inférieure à 200 m, peu profonds (3-15 m en moyenne), siliceux et ont une alcalinité modérée (0,2-1 meq·L⁻¹). Dans cette étude, cette classification sera considérée pour l'application des indices permettant de déterminer l'état écologique des lacs. En effet, certains de ces indices ont été conçus pour d'autres lacs européens classifiés dans cette même écorégion.

1.6 Les espèces exotiques dans les lacs : quel impact sur l'état écologique ?

La DCE considère plusieurs variables pour définir les pressions sur l'état écologique des milieux aquatiques, telles que l'eutrophisation, l'acidification, les modifications hydromorphologiques et la présence des substances dangereuses (Moss et al., 2003). Ainsi, des recherches ont été conduites dans l'Union Européenne afin de développer des systèmes d'évaluation écologique pour estimer l'ampleur de telles pressions. Cependant, l'un des aspects négligés à ce jour est la pression liée à la présence de taxons exotiques dans les masses d'eau (Cardoso et Free, 2008). Tous les compartiments biologiques considérés dans le cadre de la DCE sont d'ailleurs concernés par ce phénomène dans les eaux continentales de plusieurs pays (Dutartre, 1986b; Dutartre et al., 1997a; Padisák, 1997; Coste et Ector, 2000; Daufresne et al., 2004). En France, les producteurs primaires allochtones sont bien représentés, notamment par les macrophytes aquatiques (Dutartre et Capdevielle, 1982; Dutartre, 1986b; Dutartre et al., 1997a; Dutartre et al., 1997b), pour lesquelles les premières

observations remontent à plus de 40 ans. Concernant le phytobenthos, plusieurs espèces de diatomées exotiques et envahissantes ont été signalées (Coste et Ector, 2000). Enfin, plusieurs algues planctoniques exotiques ont été constatées dans plusieurs régions mais spécialement dans le Sud-Ouest de la France (Capdevielle, 1982, 1985b, a; Kouwets, 1991; Couté et al., 1997; Kouwets, 1998; Couté et al., 2004). Les organismes de ces trois compartiments végétaux ont été probablement dispersés dans ces milieux tempérés *via* différents mécanismes, tels que le transport par l'eau, la pluie, le vent, la navigation, les activités humaines, ou par d'autres organismes comme les insectes, les mammifères et les oiseaux (Coste et Ector, 2000; Figuerola et Green, 2002).

Après la perte d'habitat, les espèces exotiques envahissantes sont considérées comme la menace la plus importante pour la biodiversité, mais dans les lacs, elles sont même la principale menace en raison de fréquentes introductions intentionnelles. Ces taxons représentent une pression importante puisqu'ils peuvent modifier la structure biologique autochtone et le fonctionnement écologique des systèmes aquatiques (Cardoso et Free, 2008). Dans le cas des macrophytes exotiques où les expansions sont importantes, la gestion des milieux touchés est assez complexe, particulièrement en l'absence de réglementations adaptées aux risques environnementaux (Dutartre et al., 1997a). De plus, dans certains cas extrêmes, les macrophytes peuvent éliminer des plantes aquatiques natives et mener à une réduction sévère de la diversité végétale dans les lacs (Dutartre et Capdevielle, 1982). Cependant, lorsqu'il s'agit d'algues microscopiques, la situation est encore plus compliquée, puisque le temps de génération est plus rapide et que les impacts sur les niveaux supérieurs du réseau trophique, ainsi que sur la dynamique et la diversité phytoplanctoniques, sont totalement inconnus.

Dans ce contexte, en ce qui concerne les macrophytes exotiques, nous ferons une approche descriptive vis-à-vis des conditions environnementales favorisant le succès de certains taxons dans les lacs étudiés. Pour le phytoplancton, nous tenterons d'expliquer, dans un premier temps, les origines possibles des taxons exotiques dans certains des systèmes. Nous tenterons également de déterminer, selon une approche fonctionnelle, les raisons pour lesquelles ces taxons ne colonisent pas tous les lacs, ainsi que leur impact sur la diversité algale. Nous essayerons également d'expliquer les implications possibles des microalgues dans la production des écumes observées fréquemment sur les rives de ces lacs.

Pour répondre aux objectifs de cette étude, nous allons étudier cinq lacs naturels de la région Aquitaine (sud-ouest de la France). Ces lacs ont une origine identique mais présentent des niveaux trophiques différents ; certains d'entre eux sont interconnectés. Dans ce contexte et en nous appuyant sur les différents aspects présentés précédemment, nous tenterons de répondre dans ce travail aux questions suivantes :

Chapitre 4.2

- La dynamique du phytoplancton dans ces lacs suit-elle une évolution saisonnière classique ou dépend-elle principalement des caractéristiques environnementales intrinsèques de chaque système ?
- Y a-t'il une similitude dans la composition du phytoplancton d'année en année dans chacun des lacs étudiés ?
- La réponse du phytoplancton, en termes de composition spécifique et de biomasse, est-elle plus liée au niveau trophique qu'à la variabilité saisonnière ?
- La connectivité existante entre certains de ces lacs a-t-elle une influence dans la composition spécifique et la biomasse phytoplanctonique ?
- La composition spécifique et la biomasse phytoplanctonique témoignent-elles de l'état trophique des lacs en question ?

Chapitre 4.3

- La variabilité des communautés phytoplanctoniques intra-lac est-elle moindre que la variabilité inter-lac ?
- La variabilité intra-lac est-elle plus forte dans la zone limnétique que dans la zone littorale ?
- Les groupes fonctionnels sont-ils un bon outil pour étudier la variation spatiale et temporelle du phytoplancton dans les lacs ?
- Les groupes fonctionnels sont-ils caractéristiques de certains types de plans d'eau ?
- Les groupes fonctionnels permettent-ils de déterminer l'état trophique des lacs ?
- Les traits fonctionnels jouent-ils un rôle dans l'expansion des microalgues exotiques tropicales dans les lacs tempérés étudiés ?

Chapitre 5

- Quels sont les facteurs probables favorisant la dispersion et l'installation des microalgues exotiques tropicales dans les lacs tempérés étudiés ?

Chapitre 6

- La formation d'écume dans certains des lacs est-elle liée à la présence d'algues exotiques ?

Chapitre 7

- Quels sont les paramètres qui conditionnent la distribution des macrophytes aquatiques dans les lacs, et à quelle échelle agissent-ils ?
- Les macrophytes apportent-elles des informations relatives à l'environnement physique des lacs ?
- Quelle est la réponse de macrophytes au gradient trophique des lacs étudiés ?

Chapitre 8

- Y a-t-il une similarité dans le diagnostic apporté par chacun des trois compartiments autotrophes considérés ?

Les chapitres suivants visent à répondre aux questions énoncées plus haut. Dans un premier temps, les sites d'étude sont présentés dans le **Chapitre 2**. Un bilan des variables environnementales caractérisant chaque lac, en incluant son état trophique, est ensuite développé dans le **Chapitre 3**. Puis les différents compartiments végétaux sont analysés, afin de mieux comprendre leur structure et dans certains cas leur dynamique, avant de les utiliser comme indicateurs biologiques de la qualité de l'eau. Ainsi, le **Chapitre 4** traite du suivi saisonnier et de la distribution spatiale du phytoplancton dans un lac particulier, avant de comparer les cinq lacs du littoral aquitain du point de vue trophique. La détermination taxonomique du phytoplancton a permis d'identifier plusieurs espèces exotiques dans certains des lacs étudiés. Une étude concernant la taxonomie et l'écologie de ces espèces, ainsi que leurs origines possibles est présentée dans le **Chapitre 5**. Ces algues exotiques étant bien représentées dans les écumes observées sur les rives de certains de ces lacs, le **Chapitre 6** est consacré à leur étude, afin de tenter d'en expliquer l'origine. Dans le **Chapitre 7**, le compartiment végétal des macrophytes aquatiques est abordé au travers de leur distribution intra-lac, dans des sites représentatifs des deux rives de chaque système, puis les lacs sont comparés suivant une approche trophique. Le **Chapitre 8** réunit les compartiments abiotique (variables environnementales) et biotique, ce dernier incluant le phytoplancton, les macrophytes et le phytobenthos. Il vise à les utiliser comme indicateurs de l'état trophique et écologique des plans d'eau aquitains. Enfin, le **Chapitre 9** se présente sous la forme d'une discussion générale, résume les conclusions principales de cette étude, puis propose des perspectives pour l'utilisation des producteurs primaires à des fins d'évaluation de la qualité écologique des plans d'eau.

Chapitre 2.

Aspects méthodologiques

Sites d'étude

Méthodologie

2.1 Les plans d'eau aquitains : lacs ou étangs ?

Les plans d'eau désignent une étendue d'eau douce continentale de surface, libre stagnante, d'origine naturelle ou anthropique, de profondeur variable. Ils peuvent posséder des caractéristiques de stratification thermique. Le terme plan d'eau recouvre un certain nombre de situations communément appelées lacs, retenues, étangs, gravières, carrières ou marais (<http://sandre.eaufrance.fr/spip.php?rubrique151>). Dans le cas particulier des lacs et étangs, les définitions sont assez variées et parfois floues.

Selon le code Sandre (<http://sandre.eaufrance.fr>) :

- Un **lac** est un plan d'eau situé dans une dépression naturelle où la durée de séjour des eaux et la profondeur sont suffisantes pour définir une zone pélagique et où s'établit, du printemps à l'automne, une stratification thermique stable (e.g. Cazaux et Parentis).
- Un **étang** est un plan d'eau d'origine naturelle ou artificielle, de faible profondeur sans stratification thermique stable. Il est alimenté essentiellement par son bassin pluvial. La faible profondeur ne permet pas de stratification thermique et rend possible un développement de la végétation fixée sur toute son étendue (e.g. Hourtin, Lacanau et Soustons).

Selon Capdevielle (1978) le terme **lac** désigne un grand espace d'eau enclavé dans les terres, mais ne présage ni son origine, ni son devenir. Au contraire, un **étang** est ce que devient une eau courante quand elle est barrée, rendue stagnante par un changement de pente du terrain ou par la construction des écluses. Selon cette définition, les plans d'eau localisés le long de la côte littorale de la **région Aquitaine** seraient donc des **étangs**, puisque ce sont des retenues naturelles d'eau qui doivent leur origine au barrage des petits cours d'eau littoraux par les dunes.

Pour le limnologue cependant, les étangs sont des lacs au même titre que toutes les masses d'eau naturelles dont les variations de niveau sont très faibles par rapport à la profondeur (Dussart, 1966).

Selon cette définition, nous allons considérer les plans d'eau ici étudiés comme des lacs

2.2 Les sites d'étude

2.2.1 Présentation du site d'étude

Les cinq plans d'eau étudiés ont une origine naturelle et sont localisés dans la région Aquitaine, à savoir : Hourtin-Carcans, Lacanau, Cazaux-Sanguinet, Parentis-Biscarrosse et Soustons (Figure 3). Deux paires de lacs sont connectés par un canal (Hourtin-Lacanau et Cazaux-Parentis). Ils forment une mince bande à l'est du cordon dunaire littoral entre la Gironde et l'Adour. L'édification de ce cordon dunaire littoral d'environ 200 km de longueur et 5 km de large à la suite de la dernière glaciation est la cause de la formation de ces plans d'eau. Leurs eaux s'évacuent vers l'océan par des exutoires traversant ce cordon dunaire. Son altitude maximale est celle de la dune de Pyla (107 m), située immédiatement au sud des passes du bassin d'Arcachon ; l'altitude des dunes sur le reste du cordon dunaire varie de 30 à 60 m (Dutartre, 1986a). Délimités par le plateau landais et les dunes, les lacs ont originellement le même profil Est-Ouest. Le profil originel des plans d'eau résultait de l'accumulation des eaux derrière des dunes, avec une augmentation progressive de la profondeur d'est en ouest suivant la pente générale du plateau landais et une profondeur maximale vers le pied de dune (Figure 4) (S.A.G.E., 2004). Les pentes abruptes de la rive Ouest résultent de la progression des dunes de l'Ouest vers l'Est (Capdevielle, 1978). Leurs profondeurs maximales sont très proches du niveau actuel de la mer. Les 5 plans d'eau font l'objet de multiples usages : pêche, chasse et activités de loisir (sport, tourisme). Les activités industrielles sont plutôt rares dans ces lacs, à l'exception de celui de Parentis où se trouve une exploitation pétrolière importante (Courde et Moga, 1995).

Ces lacs sont soumis à un climat très particulier, lequel dépend de deux facteurs primordiaux (Capdevielle, 1978) :

- la proximité de la mer lui donnant un caractère océanique donc très tempéré par le volant thermique constitué par les eaux du Golfe de Gascogne.
- la présence d'une forêt de pins dense et étendue (1 million d'hectares) dont les actions sur le climat, tout en étant plus faibles, ne sont pas négligeables : augmentation de la pluviosité, action sur l'hygrométrie, la température et l'évapotranspiration.

Dans une moindre mesure, d'autres facteurs interviennent sur le climat :

- le relief côtier, les dunes boisées intervenant dans la répartition et la force des vents dominants d'Ouest et Nord-Ouest dont les rives Ouest des lacs sont abritées.
- la chaîne des plans d'eau, par l'importance de la masse d'évaporation estivale associée au relief dunaire, entraîne des incidences non négligeables, par exemple sur la température et la pluviométrie.

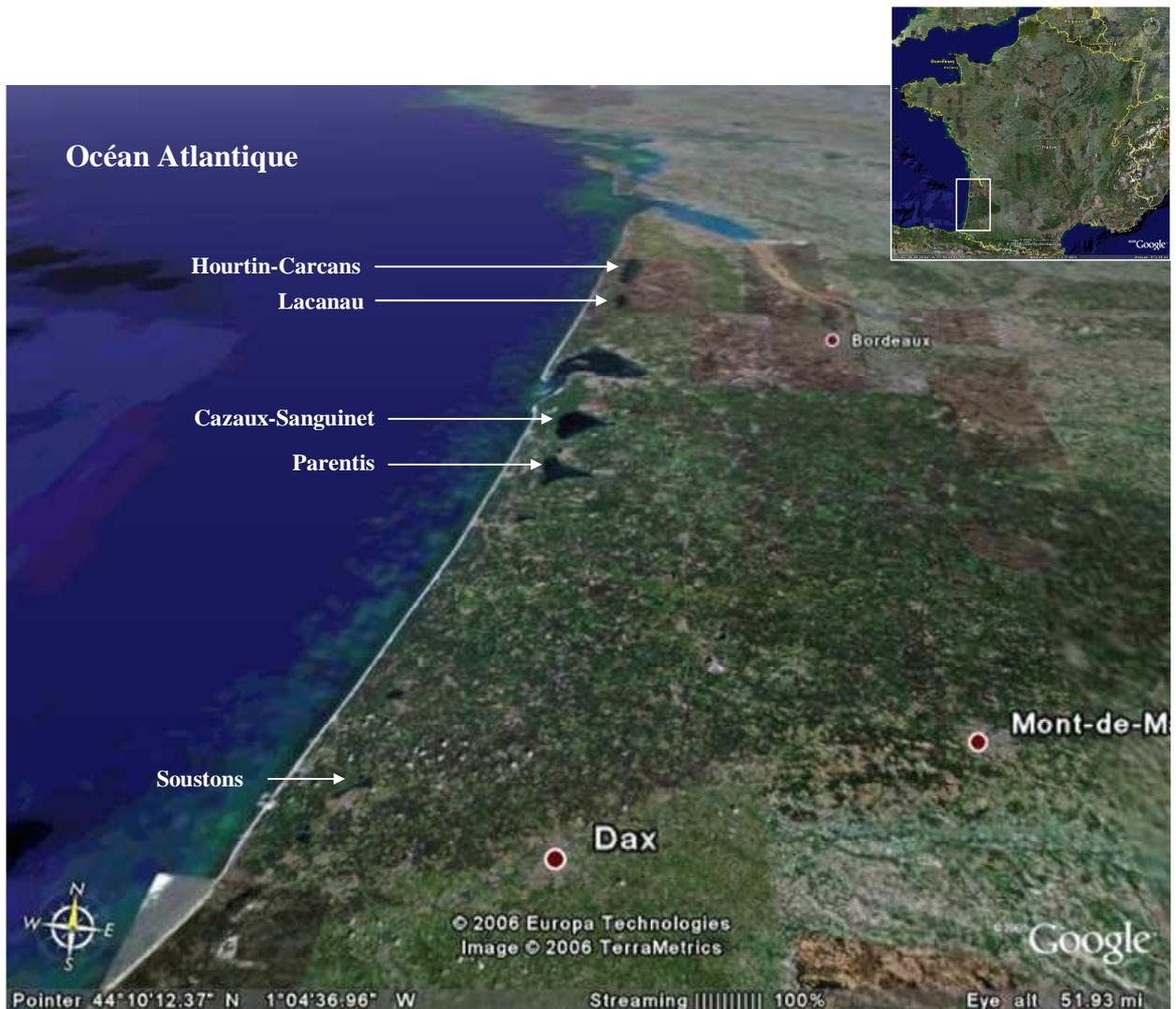


Figure 3. Localisation des cinq plans d'eau étudiés (Source carte : Google).

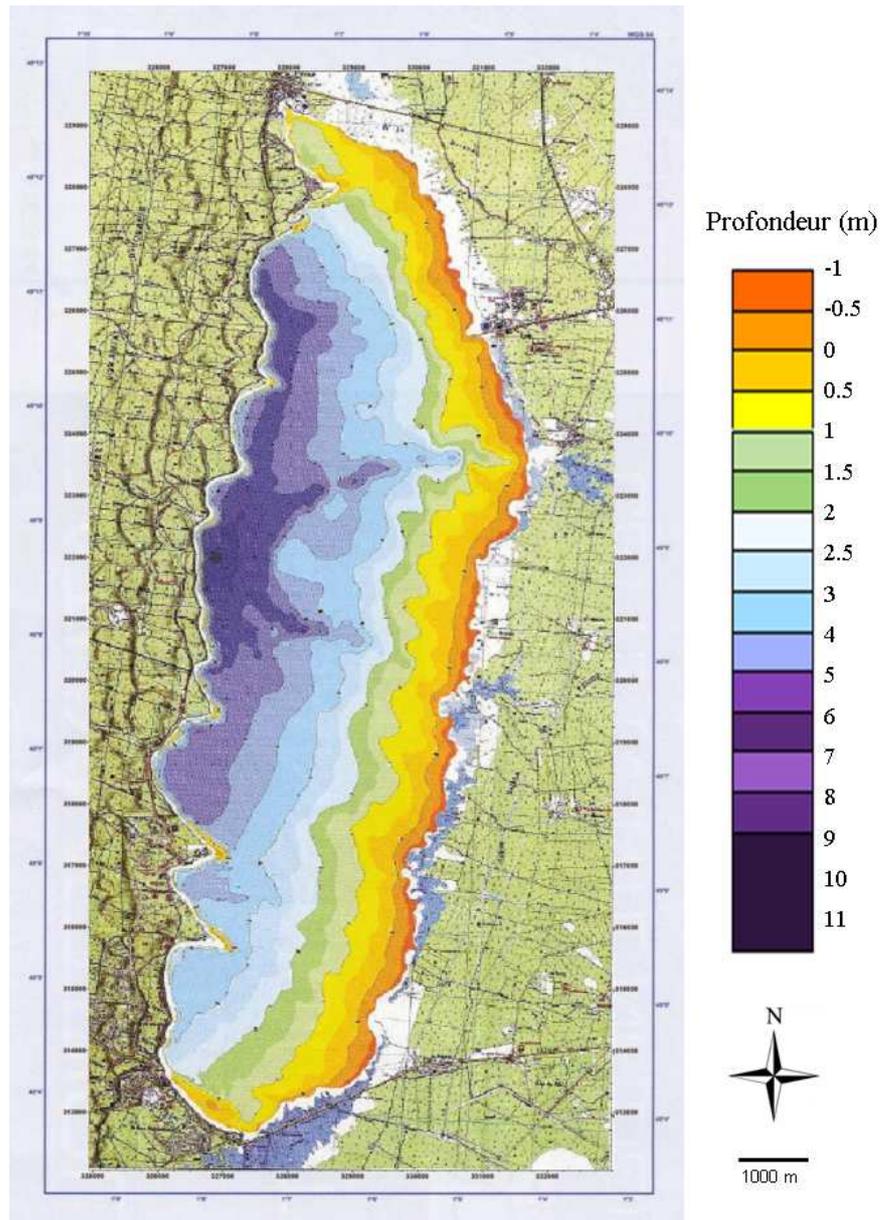


Figure 4. Carte bathymétrique du lac de Hourtin-Carcans (Source : SIAEBVELG et laboratoire UMR 5805 EPOC, Université de Bordeaux 1 ; juin 2005).

2.2.2 Origine des plans d'eau

L'origine des lacs étudiés ici est relativement récente à l'échelle de la vie d'un plan d'eau. Les lacs se sont formés après des mouvements tectoniques et des variations du niveau de la mer il y a moins de 20000 ans (Courde et Moga, 1995) :

- Au **Pliocène** (entre 5,3 à 1,8 million d'années), l'ensemble des grands cours d'eau régionaux tels que la Garonne, la Dordogne, le Lot et l'Adour s'écoulaient directement vers l'Océan.
- Au **Pléistocène** (entre 1,8 million d'années et 11 430 ans), une baisse du niveau de la mer d'environ 120 mètres (par rapport au niveau actuel), des vents d'Ouest et des conditions climatiques glaciaires ont participé à une très forte migration des sables qui se sont répandus sur le plateau.
- Lors de la transgression **Holocène** (il y a 10000 ans), qui correspond à une remontée des eaux de 60 mètres, les sables associés à ceux engendrés par l'érosion des cours d'eau ont continué à s'étaler, et des vents de Nord-Ouest ont édifié des dunes continentales. Le couvert végétal ralentit la propagation des sables entraînant leur accumulation sur le littoral en formant ainsi le cordon dunaire actuel. Ces apports de sables obstruent les estuaires des fleuves côtiers. C'est alors que débute la formation des lacs par accumulation des eaux derrière ces barrages. Les nappes phréatiques ne trouvant plus de débouchés directs vers l'Océan, leur remontée s'est faite directement par les dépressions à l'arrière des dunes.
- La migration des sables et la fermeture des courants ont été accentuées aux **16ème et 17ème siècles**. Cette fermeture est intervenue plus tôt pour les plans d'eau situés au nord du Bassin d'Arcachon que pour ceux du sud.
- Les actions humaines récentes, qui avaient pour objectif la régulation des niveaux des plans d'eau contre les inondations, ont largement modifié la physionomie des lacs pour aboutir à l'aspect actuel. C'est ainsi que le niveau du lac de Cazaux-Sanguinet a été baissé de près d'un mètre dans les années 1830 par creusement du canal entre le lac et le Bassin d'Arcachon. Elargis et creusés dans les années 1970, les canaux

joignant les lacs d'Hourtin-Carcans à Lacanau, et Cazaux-Sanguinet à Parentis ont permis une meilleure évacuation des eaux vers le sud. Enfin, des barrages de régulation des niveaux ont été installés à l'exutoire des principaux plans d'eau.

2.2.3 Les plans d'eau

Le choix

Une vingtaine de plans d'eau de la même origine sont disséminés tout au long de la côte Aquitaine. Nous avons choisi d'étudier 5 plans d'eau qui ont des attributs particuliers. Ces lacs ont des caractéristiques communes : ils sont soumis à des contraintes climatiques semblables et sont situés à basse altitude. Mais ils ont aussi des caractéristiques très différentes comme la profondeur, le régime de mélange ou l'état trophique, ce qui permet de mettre en évidence l'influence de ces facteurs dans ces cinq systèmes.

2.2.3.1 Hourtin-Carcans

Ce lac se situe dans le département de la Gironde (Figure 5). Il est le plus grand lac naturel entièrement français, avec une superficie totale et du bassin versant respectivement de 62 et 360 km². Il s'étend du Nord au Sud, parallèlement à la côte de l'océan Atlantique, sur une longueur maximale de 18 km pour une largeur maximale de 5 km. Sa profondeur moyenne est de 3,4 m et la maximale de 11 m. Son volume moyen est de 210 millions de m³ et le volume annuel entrant est de 117 millions de m³. Le taux de renouvellement annuel est de 0,56 (S.A.G.E., 2004). Le lac d'Hourtin (comme celui de Lacanau) est alimenté par un réseau de crastes² d'origine artificielle qui traversent les forêts de pins. Réalisées par l'homme depuis deux siècles, ces canaux avaient pour vocation de drainer les zones planes du plateau landais entre les cours d'eau naturels. Ils résultent de l'aménagement d'anciens ruisseaux naturels comblés par les sables (S.A.G.E., 2004). Le lac d'Hourtin a une turbidité élevée due principalement à l'écoulement de ces crastes qui entraînent des matières humiques et des débris provenant de la sylviculture de pin maritime. D'après les concentrations moyennes annuelles en chlorophylle *a* (19 mg·m⁻³) et en phosphore total (31 mg·m⁻³), ce lac est considéré comme eutrophe selon la grille diagnostique établie par l'O.C.D.E.(1982). Les usages de ce lac sont le nautisme et le motonautisme, la baignade, la chasse à la tonne, la pêche (carpe), le kitesurf, la voile, etc. (S.A.G.E., 2005b).

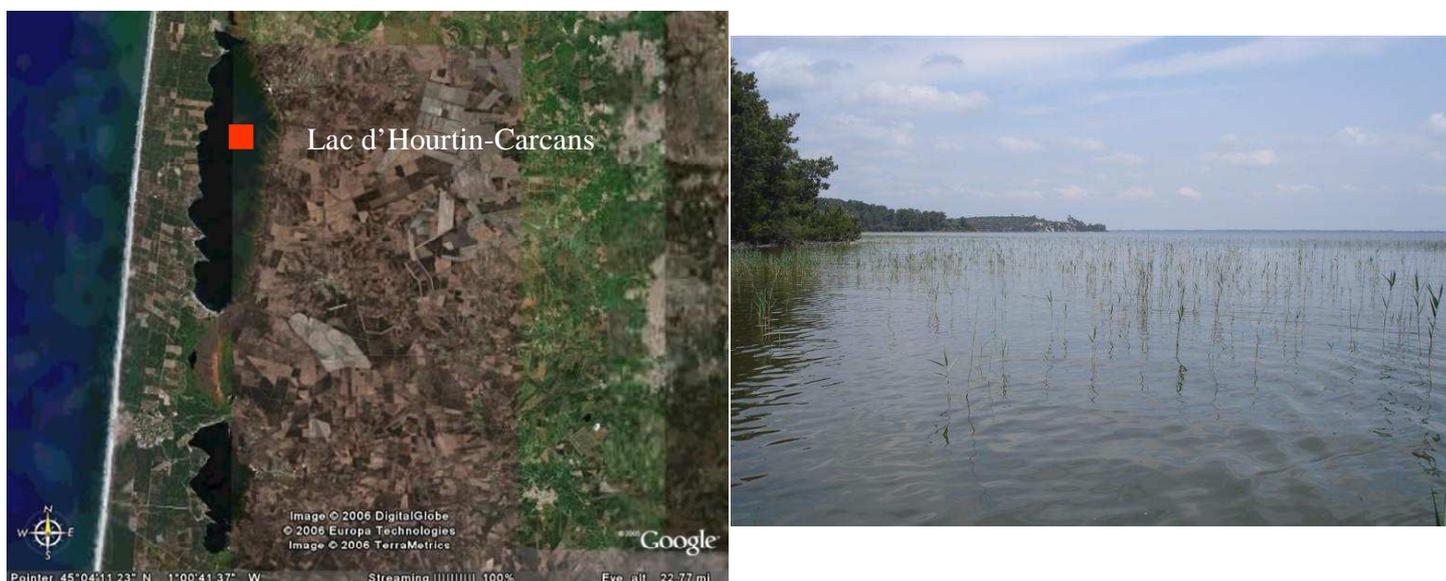


Figure 5. Lac d'Hourtin-Carcans (Source carte : <http://earth.google.fr>).

² Craste : désigne, dans les Landes de Gascogne, un fossé de drainage, généralement creusé dans le sable, aménagé pour assainir la lande humide. En usage depuis des siècles, la craste se généralise au milieu du XIX^{ème} siècle afin de faciliter l'écoulement des eaux et rendre possible la mise en culture du pin maritime.

2.2.3.2 *Lacanau*

Localisé dans le département de la Gironde, le lac de Lacanau reçoit les eaux de celui d'Hourtin-Carcans par un canal situé au Nord (Figure 6). Drainant un bassin versant de 285 km², il présente une superficie totale de 20 km², une profondeur moyenne de 2,6 m et maximale de 8 m. Son volume moyen est de 53 millions de m³, avec un volume entrant de 124 millions de m³ par an et un taux de renouvellement de 2,34 (S.A.G.E., 2004). Comme pour le lac d'Hourtin, la turbidité y est élevée. D'après les concentrations moyennes annuelles en chlorophylle *a* (9 mg·m⁻³) et en phosphore total (23 mg·m⁻³), ce lac est considéré comme méso-eutrophe selon la grille diagnostique établie par l'O.C.D.E.(1982). Les usages de ce lac sont également principalement dédiés aux activités de loisir : nautisme et motonautisme, baignade, chasse, pêche (carpe), kitesurf et voile (S.A.G.E., 2005b).

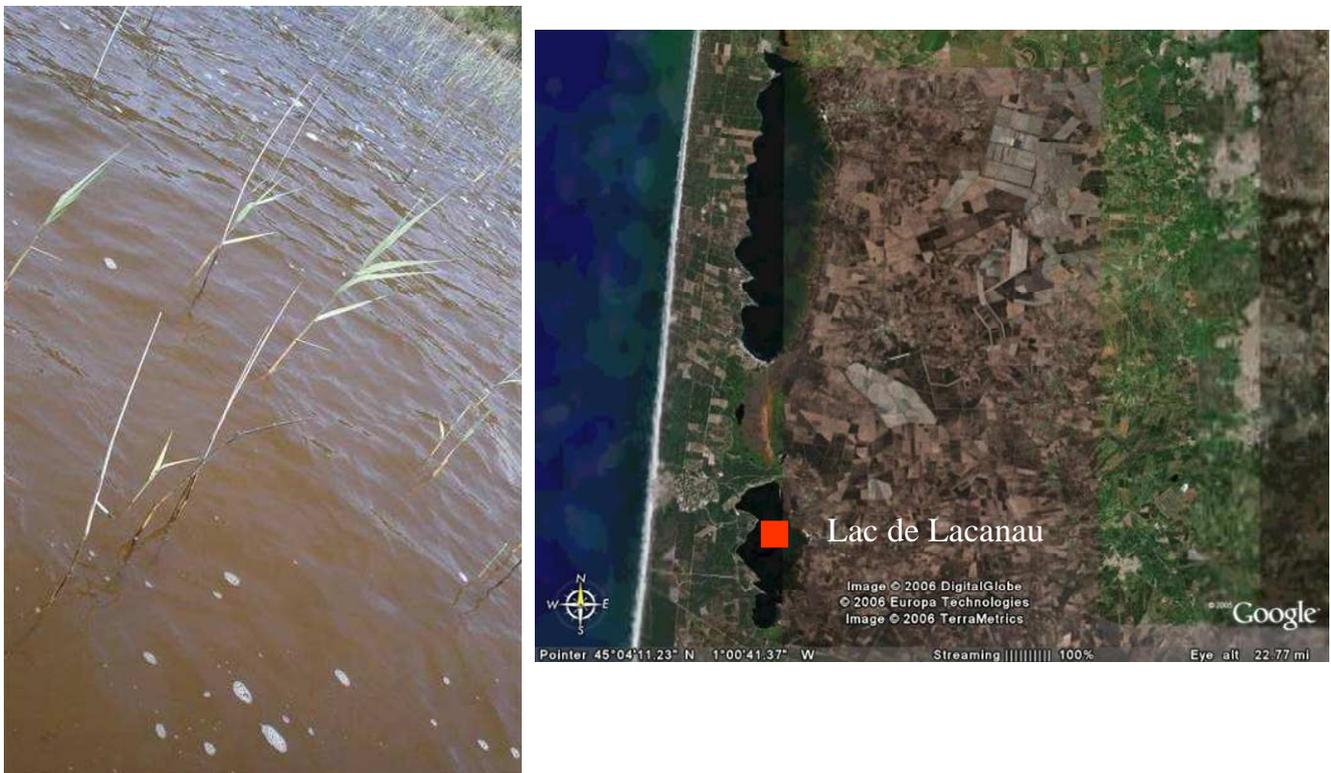


Figure 6. Lac de Lacanau (Source carte : <http://earth.google.fr>).

2.2.3.3 *Cazaux-Sanguinet*

Le lac de Cazaux-Sanguinet (Figure 7) est interdépartemental puisque localisé sur les départements de la Gironde (partie Nord Ouest, commune de La Teste) et des Landes (Sanguinet et Biscarrosse). Ce lac s'est formé par accumulation des eaux venant de la plaine landaise, en particulier grâce à la Gourgue, cours d'eau au bord duquel le village antique de

Losa s'était établi avant de disparaître sous les eaux à la suite de l'élévation du niveau du lac. Un canal appelé « canal des Landes » ou « canal de Cazaux » le relie au Bassin d'Arcachon. Ce canal artificiel de 14,5 km fut construit en 1838 par la Compagnie d'exploitation et de colonisation des Landes, il traverse les communes de La Teste de Buch et Gujan-Mestras. À l'heure actuelle, il n'est plus entretenu que sur les 4 derniers kilomètres avant le bassin d'Arcachon, où un parcours de santé rend possible l'accès aux berges du canal. (http://fr.wikipedia.org/wiki/Canal_des_Landes).

Le lac de Cazaux-Sanguinet est aussi relié au lac de Parentis par un canal contournant le petit étang de Biscarrosse. Plusieurs zones des rives du lac sont fortement aménagées pour des installations de haltes nautiques et de plages. Au Nord Ouest se trouve Cazaux, appartenant à la commune de La Teste, à l'Est l'anse de Sanguinet, vers le Sud la commune de Biscarrosse et sur la rive Nord, la base aérienne militaire de Cazaux (BA 120), laquelle occupe 2/3 de la superficie du plan d'eau. Les superficies du lac et du bassin versant sont respectivement de 58 et 200 km². Ce lac a une profondeur maximale de 23 m et moyenne de 8,6 m. Le volume total est de 500 millions de m³, le volume annuel entrant est de 120 millions de m³ et son taux de renouvellement annuel est de 0,23. La bonne qualité des eaux de ce plan d'eau considéré comme oligo-mésotrophe (chlorophylle *a* : 4 mg·m⁻³ ; phosphore total : 11 mg·m⁻³) selon la grille diagnostique établie par l' O.C.D.E.(1982) en fait une source d'eau potable essentielle pour les agglomérations de La Teste (Cazaux) et de Biscarrosse. Ce lac abrite une grande diversité de poissons représentés principalement par des brochets, sandres, perches, carpes, tanches, anguilles, gardons, goujons, grémilles. Sa taille importante a permis le développement d'usages traditionnels comme la pêche, la chasse au gibier d'eau, la baignade, la planche à voile, le canotage et le motonautisme (Dutartre et al., 1989).



Figure 7. Lac de Cazaux-Sanguinet (Source carte : <http://earth.google.fr>).

2.2.3.4 Parentis-Biscarrosse

Le lac de Parentis-Biscarrosse (Figure 8) est localisé dans le département des Landes à une altitude de 19 m. Il se trouve sur les communes de Biscarrosse au Nord, Parentis à l'Est, Gastes au Sud-Est et Sainte Eulalie au Sud. Le lac accueille les plates-formes des puits de production pétrolière, les aménagements d'une ancienne base d'hydravions (site Latécoère) et la rive Ouest est occupée dans sa totalité par le Centre d'Essais des Landes. Ce plan d'eau reçoit les eaux du lac de Cazaux-Sanguinet par un canal comportant un barrage de régulation et une écluse permettant le passage des bateaux de plaisance d'un plan d'eau à l'autre. Les superficies du plan d'eau et de son bassin versant sont respectivement de 35 et 275 km². De forme triangulaire, la base Nord-Sud mesure 9 km et la hauteur Est-Ouest de 8,4 km. Le lac de Parentis a une profondeur moyenne de 6,7 m et maximale de 20,5 m. Ce lac a un volume total de 250 millions de m³ et un volume annuel entrant de 255 millions de m³. Son taux de renouvellement annuel est de 1,02. Le lac est extrêmement poissonneux : poissons blancs (gardons, rotengles, brèmes, tanches, carpes), carnassiers (sandres, brochets, perches, anguilles) entre autres. Les usages de ce lac sont la baignade, la pêche, la chasse, la planche à voile, le canotage et le motonautisme (Dutartre et al., 1989).

L'importance économique du lac de Parentis date de la fin du XIX^{ème} siècle avec l'exploitation du domaine forestier (plantations de l'époque Napoléon III), sa première source de richesse provenant de l'activité traditionnelle de production de bois (pins maritimes). Dans la seconde moitié du XX^{ème} siècle de nouvelles industries s'installent. En 1941, l'usine CECA (Carbonisation et charbons actifs) s'établit à 2 km du bord Est du lac. Cette usine fabrique des charbons actifs à partir de bois provenant du massif forestier landais (Courde et Moga, 1995). En 1954, Esso France découvre le plus important gisement de pétrole français et en 1955 sa filiale Esso REP commence les activités d'exploitation avec la mise en place de vingt-cinq forages lacustres. Puis en 1997, Esso REP vend le champ pétrolier de Parentis à la société Vermilion REP SAS, filiale du groupe pétrolier canadien Vermilion. Actuellement, le rythme d'extraction quotidien est de 6200 barils par jour d'un pétrole brut d'excellente qualité. La production annuelle était de l'ordre de 141 000 tonnes en 2005, soit environ 13 % de la production nationale. Malgré la diminution progressive de la production dans les dernières années et même après plus d'un demi-siècle d'exploitation, Parentis reste un gisement très productif. En effet, par décret de 2006, la validité de la concession de mines d'hydrocarbures liquides ou gazeux de Parentis, attribuée par décret du 11 août 1956 à la

société ESSO REP, puis mutée par décret du 2 avril 1999 au profit de la société Vermilion REP SA, a été prorogée jusqu'en 2031 (<http://www.droit.org/>; <http://www.industrie.gouv.fr/energie/petrole>).

Résultat des impacts de ces activités positives du point de vue économique, la qualité de l'eau du lac s'est dégradée. Parmi les conséquences de cet état médiocre, des proliférations de cyanobactéries se produisent régulièrement, ce qui entraîne des risques pour la santé publique (Dutartre et al., 1989; Beuffe, 2002). D'après les concentrations moyennes annuelles en chlorophylle *a* ($15 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$) et en phosphore total ($32 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$), ce lac est considéré comme méso-eutrophe (Tableau 7).



Figure 8. Lac de Parentis-Biscarrosse (Source carte : <http://earth.google.fr>).

2.2.3.5 Soustons

L'étang de Soustons (Figure 9), appelé par la suite dans cette étude lac de Soustons, est localisé dans le Sud du département des Landes et s'étend sur les communes de Soustons et d'Azur. Ce lac a une superficie de $3,8 \text{ km}^2$ et son bassin versant mesure 350 km^2 . Il a une profondeur maximale de 1,9 m et une profondeur moyenne de 0,6 m. Ce lac a un volume total de 2,5 millions de m^3 et un volume annuel entrant de 119 millions de m^3 . Le taux de renouvellement annuel est de 47,6. Le type de substrat est sableux-vaseux. Les usages de ce lac sont la baignade, la pêche, la chasse, le canotage et la planche à voile (Dutartre et al., 1989). D'après les concentrations moyennes annuelles en chlorophylle *a* ($60 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$) et en phosphore total ($88 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$), cet étang est considéré comme hypereutrophe selon la grille diagnostique établie par l' O.C.D.E.(1982).



Figure 9. Etang de Soustons (Source carte : <http://earth.google.fr>).

2.3 Matériels et Méthodes

2.3.1 Descripteurs biotiques

2.3.1.1 Phytoplancton

Sept campagnes de prélèvements ont été réalisées en 2006 et 2007, réparties sur les 4 saisons (printemps, été, automne et hiver) et dans les 5 plans d'eau (Figure 10). Simultanément des échantillons destinés aux analyses des paramètres chimiques ont été collectés lors de ces campagnes.

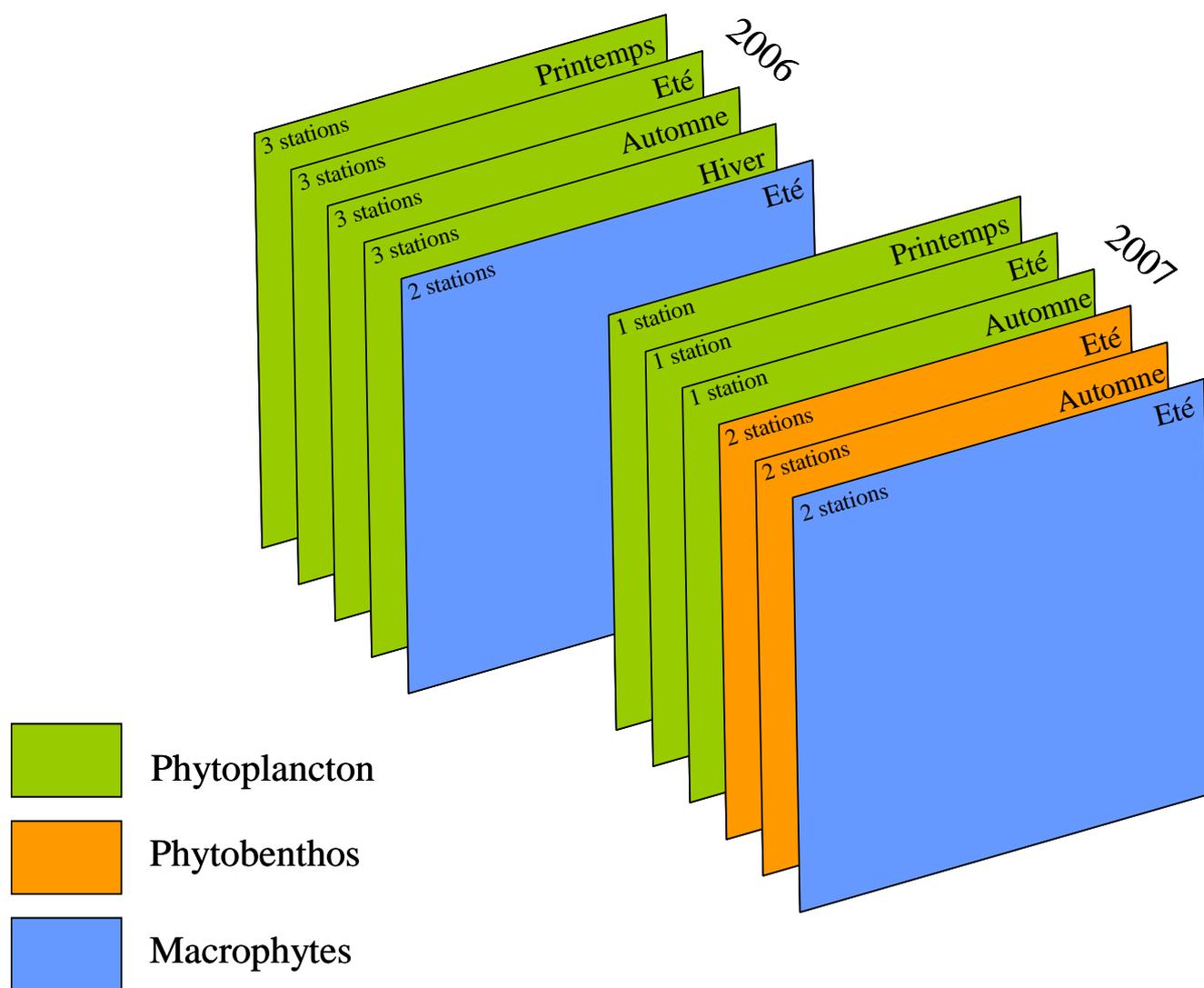


Figure 10. Schéma des prélèvements des trois compartiments de producteurs primaires dans chacun des 5 lacs pendant la période d'étude.

Les stations

1) **Zone centrale du lac** : Des prélèvements intégrés ont été effectués avec une pompe (Figure 11) à des intervalles d'un mètre dans la couche euphotique de la zone de profondeur maximale de chaque lac (notée A) (zone centrale) (Figure 12).



Figure 11. Pompe utilisée pour les prélèvements d'eau dans la zone profonde des lacs.

La couche euphotique est définie comme la profondeur à partir de laquelle l'intensité lumineuse du spectre photosynthétique (400-700 nm) est réduite à 1% de la valeur qu'elle a immédiatement au-dessous de la surface des eaux (à partir de relevés photométriques). A défaut de cette information, la valeur de cette profondeur peut être déterminée à partir de la mesure au disque de Secchi. On prendra pour profondeur $Z_{eu} = 2,5$ Secchi. Toutefois, il s'agit là d'une estimation grossière de la couche euphotique, celle-ci pouvant présenter des variations considérables selon la composition spectrale de la lumière (couleur de l'eau) (O.C.D.E., 1982). Des aliquotes de 200 ml de chaque échantillon d'eau ont été fixés avec une solution de lugol³. Les échantillons prélevés ont été maintenus à l'abri de la lumière jusqu'à leur analyse.

2) **Près de la zone de prélèvement des macrophytes** : des échantillons intégrés ont été prélevés à l'aide d'un flacon à 0.5 mètres de profondeur dans la zone de prélèvement des macrophytes. Pour cela, six points ont été choisis aléatoirement au niveau des rives Est (notés B) et Ouest (C) de chaque plan d'eau (Figure 12).

³ Dissoudre 100 g d'iodure de potassium (KI) dans 1 litre d'eau distillée ou déminéralisée et ajouter 50 g d'iodure cristalline (I_2). Mélanger jusqu'à bien dissoudre la solution et ajouter 100 ml d'acide acétique glacial. Ajouter 5 ml de solution de lugol par litre d'échantillon. Dans le cas où l'échantillon provient des eaux oligo- ou mesotrophiques, plus de 2 ml de solution de lugol peuvent causer une sursaturation et rendre difficile l'identification des algues.

Analyse des échantillons au laboratoire

Un total de 75 échantillons de phytoplancton a été analysé. Les échantillons ont été décantés dans des chambres de sédimentation (Figure 13) avec une capacité de 10, 25 et 50 ml durant un temps déterminé selon le volume sédimenté (à raison d'une heure de sédimentation par ml d'échantillon). L'abondance du phytoplancton a été estimée selon la méthode d'Utermöhl (1958), en utilisant un microscope inversé OLYMPUS IX70, avec un grossissement de 600-900 x (Figure 14). Un minimum de 400 individus (cellules, colonies ou filaments) a été compté conformément à la norme NF EN 15204 (AFNOR, 2006). La biomasse humide a été calculée à partir du produit entre le nombre des cellules ou des unités cénobiales et leurs volumes spécifiques. Les biovolumes ont été déterminés en utilisant des approximations géométriques spécifiques (Hillebrand et al., 1999; Sun et Liu, 2003; Olenina et al., 2006). L'estimation du volume cellulaire des espèces les plus abondantes a été obtenue par des mesures de 30 à 50 individus (Rott, 1981; Olrik et al., 1998). Pour calculer la biomasse cellulaire une densité spécifique de 1 g.cm^{-3} a été considérée. La composition taxonomique a été déterminée à l'aide de plusieurs ouvrages (Bourrelly, 1966, 1968, 1970; Fott et Huber Pestalozzi, 1972; Komárek et Fott, 1983; Komárek et Anagnostidis, 1999, 2005). Pour l'identification des diatomées planctoniques, les échantillons ont été préparés selon la méthodologie décrite dans la section 2.3.1.2 correspondant à celle utilisée pour le phytobenthos.

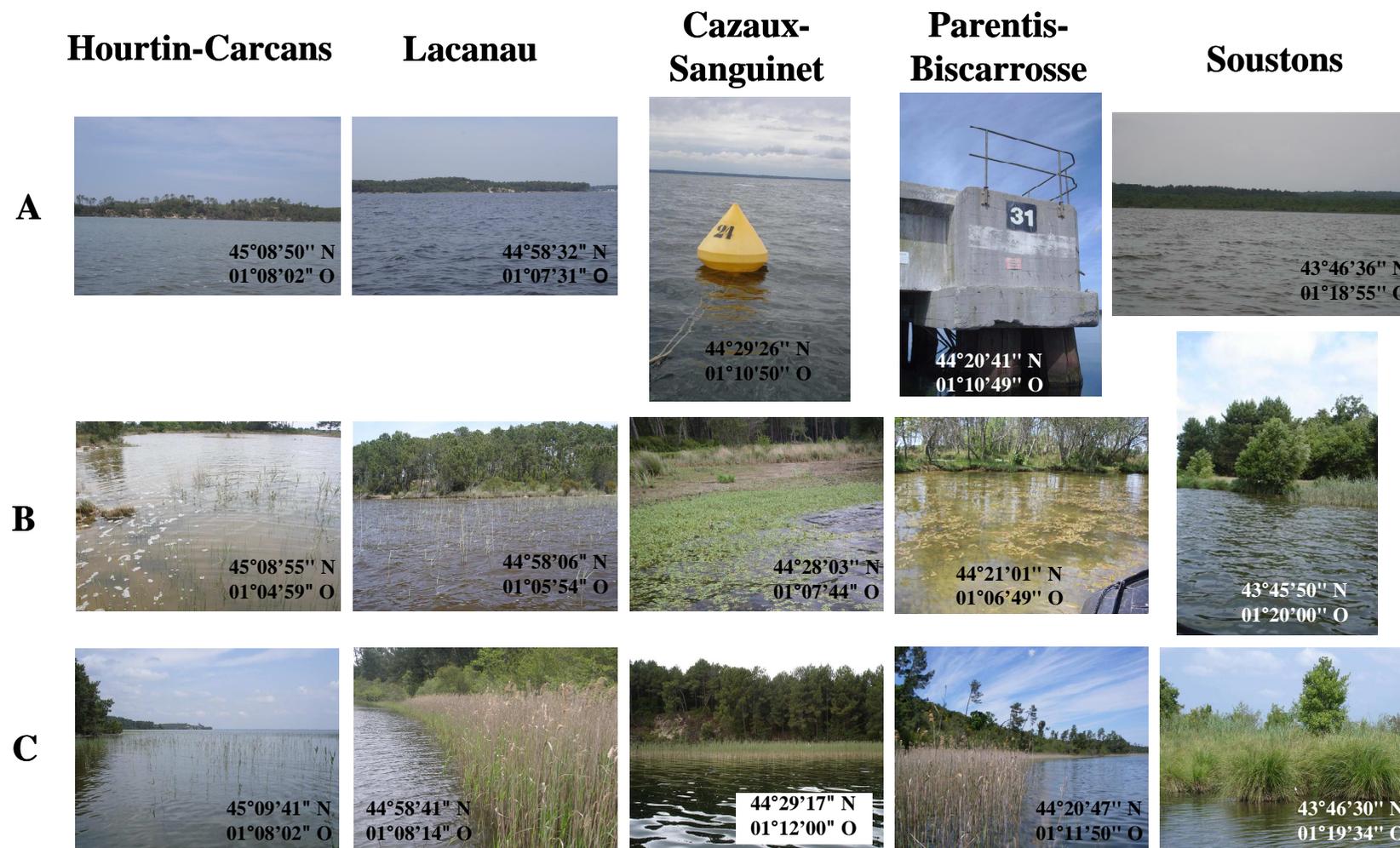


Figure 12. Sites de prélèvement des échantillons de phytoplancton et d'eau dans les 5 lacs (A= Zone central, B= Rive Est, C= Rive Ouest).

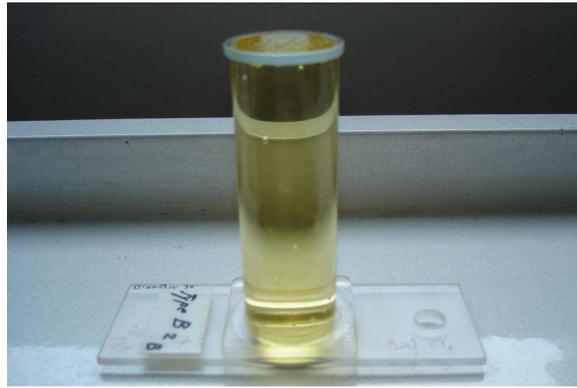


Figure 13. Chambre de sédimentation de phytoplancton

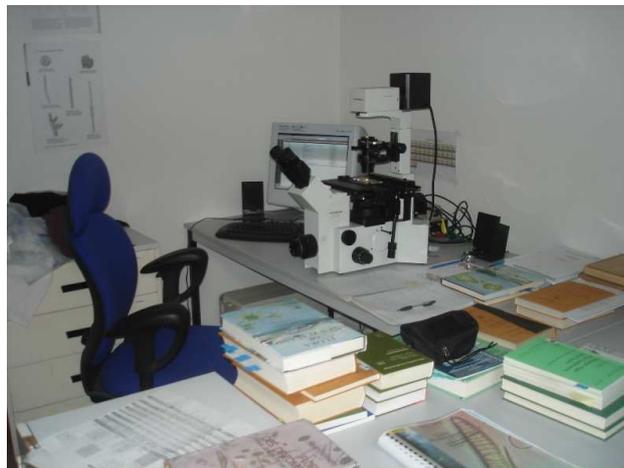


Figure 14. Microscope inversé utilisé lors des analyses du phytoplancton.

Les pigments photosynthétiques (chlorophylle *a*)

Selon la turbidité de l'échantillon, de 300 à 1000 ml d'échantillon d'eau ont été filtrés à travers des filtres de fibre de verre (Whatman type GF/F, 47 mm de diamètre). Après filtration, les filtres ont été conservés au congélateur à -20 °C jusqu'à analyse.

La concentration en chlorophylle *a* a été mesurée à l'aide d'un spectrophotomètre Perkin-Elmer Lambda 2 UV/VIS, après extraction à l'acétone (90%) pendant 24 heures au frais (4 °C) et filtration de l'extrait acétonique. La concentration de chlorophylle *a* dans l'extrait a été calculée selon l'équation établie par Jeffrey et Humphrey (1975) :

$$\text{Chlorophylle } a \text{ } (\mu\text{g/ml}) = 11.85e_{664} - 1.54e_{647} - 0.08e_{630}$$

Où:

$$e_{664} = \frac{\text{Absorbance à 664 nm} - \text{Absorbance à 750 nm}}{\text{Parcours optique de la cuve utilisée (1 cm)}}$$

$$e_{647} = \frac{\text{Absorbance à 647 nm} - \text{Absorbance à 750 nm}}{\text{Parcours optique de la cuve utilisée (1 cm)}}$$

$$e_{630} = \frac{\text{Absorbance à 630 nm} - \text{Absorbance à 750 nm}}{\text{Parcours optique de la cuve utilisée (1 cm)}}$$

La concentration finale en chlorophylle dans l'échantillon original est déterminée d'après :

$$\text{Chlorophylle } a \text{ (}\mu\text{g/l)} = \frac{\text{Valeur dérivée de chlorophylle (}\mu\text{g/ml)} \times \text{Volume de l'extrait (ml)}}{\text{Volume de l'échantillon (l)}}$$

2.3.1.2 *Phytobenthos (diatomées)*

Pour l'étude des diatomées benthiques, 32 échantillons ont été collectés dans les 5 lacs. Un inventaire au niveau spécifique a été réalisé en vue d'apprécier la qualité des eaux à l'aide des indices diatomiques usuels parmi lesquels l'Indice Biologique Diatomées (IBD) selon la norme NF T90-354 (AFNOR, 2000).

Prélèvement et préparation des échantillons

Les diatomées périphytiques ont été récoltées dans la zone littorale par raclage sur substrats naturels, tels que les macrophytes (*Phragmites australis*, *Scirpus pungens*, *Alisma ranunculoides*, *Lagarosiphon major*, *Lobelia dortmanna*), selon les recommandations de plusieurs auteurs (Blanco et al., 2004; Schaumburg et al., 2004a; Stenger-Kovács et al., 2007). Occasionnellement, des diatomées de la zone centrale des lacs de Cazaux et Parentis ont été échantillonnées sur des substrats durs (bouée, puits pétrolier). Les échantillons ont été préservés à l'aide de quelques gouttes de solution de formol (37%).

Analyse des échantillons au laboratoire

L'identification des diatomées présentes dans les échantillons de périphyton a été réalisée d'après l'examen microscopique de leur squelette siliceux, rendu possible par un traitement permettant de débarrasser les échantillons d'une grande partie de leur contenu organique. Le protocole normalisé NF EN 13946 (AFNOR, 2003a) préconise un nettoyage par digestion de la matière organique : un traitement des échantillons formolés à l'eau oxygénée (H₂O₂, 30%) bouillante durant 10 minutes permet de dégrader la matière organique. Un deuxième traitement, à l'acide chlorhydrique (HCl, 35%) bouillant pendant 5 minutes est parfois nécessaire pour obtenir un nettoyage satisfaisant des frustules. Les résidus d'eau oxygénée et d'acide sont éliminés par des cycles successifs de centrifugations (5 minutes à 2500 g) et de rinçages à l'eau distillée. Une partie aliquote est déposée sur une lamelle propre et déshydratée par séchage. La lamelle est ensuite retournée sur une goutte de résine réfringente, le Naphrax[®] (Brunel Microscopes Ltd, UK), déposée au préalable sur une lame, le chauffage permet de chasser les bulles d'air et d'aboutir à la fabrication de lames permanentes.

Observations, comptages et détermination taxonomique des diatomées

L'identification des diatomées a été faite par l'observation en microscopie photonique (Leitz DMRB) des lames préparées au grossissement 1000 x, selon la norme NF EN 14407 (AFNOR, 2004). L'effort de détermination porte sur 400 valves au minimum.

Les identifications ont été effectuées à partir des ouvrages de la Süßwasserflora (Krammer et Lange-Bertalot, 1986 - 1991) et de monographies récentes issues des séries *Diatoms of Europe* et *Iconographia Diatomologica* (A.R.G. Gantner Verlag et Koeltz Scientific Books).

Les résultats des inventaires, exprimés en effectifs dénombrés et abondances relatives, ont été soumis à divers calculs d'indices disponibles dans le logiciel OMNIDIA v.4 (Lecointe et al., 1993). Enfin, les volumes spécifiques ont été calculés à partir des dimensions moyennes relevées dans les flores en appliquant les formules proposées par Wetzel & Likens (1991) et Hillebrand (1999).

2.3.1.3 Macrophytes

Prélèvement

Pour l'étude des macrophytes, 2 stations localisées sur les rives Est et Ouest ont été étudiées dans chaque lac (Figure 15) lors des campagnes estivales de 2006 et 2007 (Figure 12). Cette période estivale d'échantillonnage a été choisie car elle correspond à un développement optimal des végétaux.

Le choix des stations

Les stations localisées dans les rives Est et Ouest ont été choisies pour leur végétation suffisante et/ou leur situation par rapport aux diverses influences (vent, vagues, morphologie). Dans le cas de Soustons où les macrophytes étaient absentes sur les profils, les deux stations sur les rives Est et Ouest ont été choisies pour les comparer avec celles des quatre autres lacs.

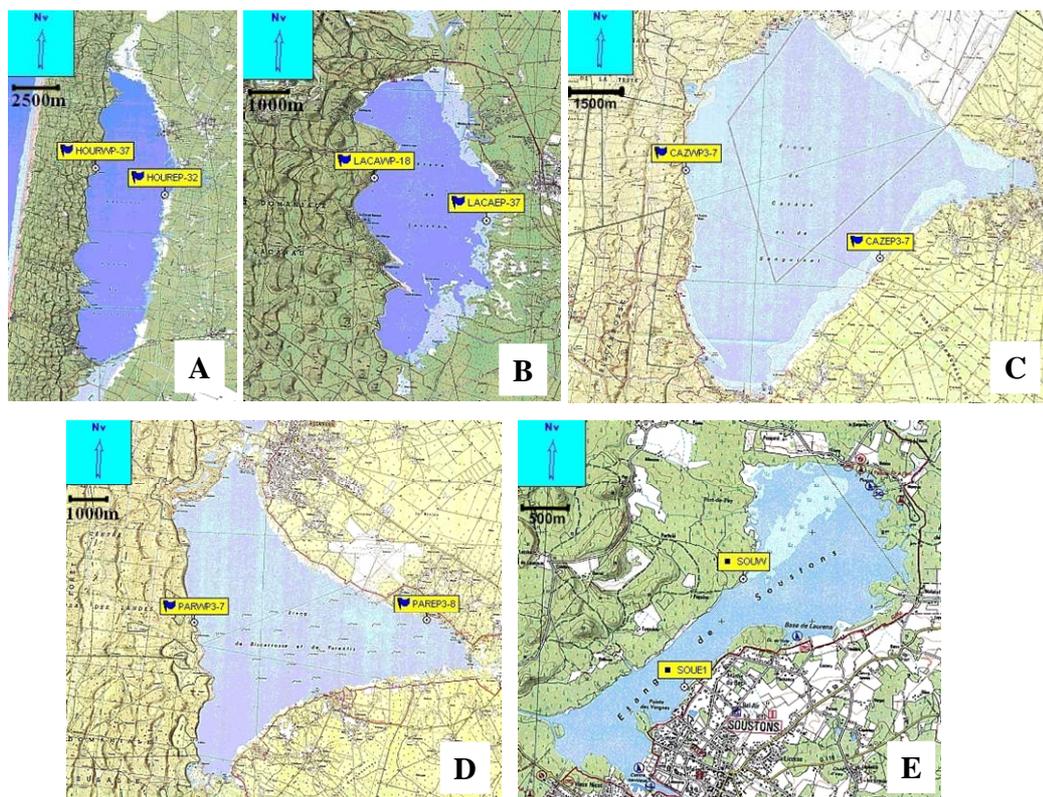


Figure 15. Localisation des stations de prélèvement des macrophytes dans les rives Est et Ouest des lacs d'Hourtin (A), Lacanau (B), Cazaux (C), Parentis (D) et Soustons (E) (Bonnin, 2007).

Chaque station a été découpée en unités d'observation établies selon la méthode proposée par Dutartre et Bertrin (2007). Chaque unité d'observation est définie par un secteur de rive et 3 profils perpendiculaires à la rive (Figure 16). Pour une localisation plus exacte des profils d'une année à l'autre, les coordonnées géographiques ont été enregistrées au début et à la fin de chaque transect à l'aide d'un GPS Garmin 60 CSX. La végétation aquatique a été évaluée à pied si la profondeur le permettait, ou dans le cas contraire en utilisant un bateau. Les formes submergées, à feuilles flottantes et émergées ont été répertoriées. Les abondances des différents taxons répertoriés dans les profils perpendiculaires ont été obtenues en utilisant la méthode des points-contacts (Dutartre et al., 1999). Les méthodes utilisées ont été l'observation directe (avec un aquascope si nécessaire), le prélèvement en aveugle avec un râteau à manche télescopique (long 4 m, largeur 35 cm, 9 dents de 45 mm de long) (Figure 17) et/ou prises de vues subaquatiques. Tous les 2 m le long des profils perpendiculaires, ont été enregistrés la profondeur, la distance à la rive, le type de substrat et l'abondance des différents taxons. Cette dernière a été déterminée selon une échelle de 1 à 5, où 1 correspond à quelques tiges et 5 à un substrat totalement couvert par le taxon considéré (Tableau 3). L'échantillonnage sur le secteur de rive a été réalisé afin d'obtenir une liste plus complète des plantes aquatiques présentes dans la zone étudiée. Les taxons prélevés ont été identifiés en s'appuyant sur divers ouvrages de taxonomie (Aniotsbehere, 1999; Fare et al., 2001; Preston et Croft, 2001).

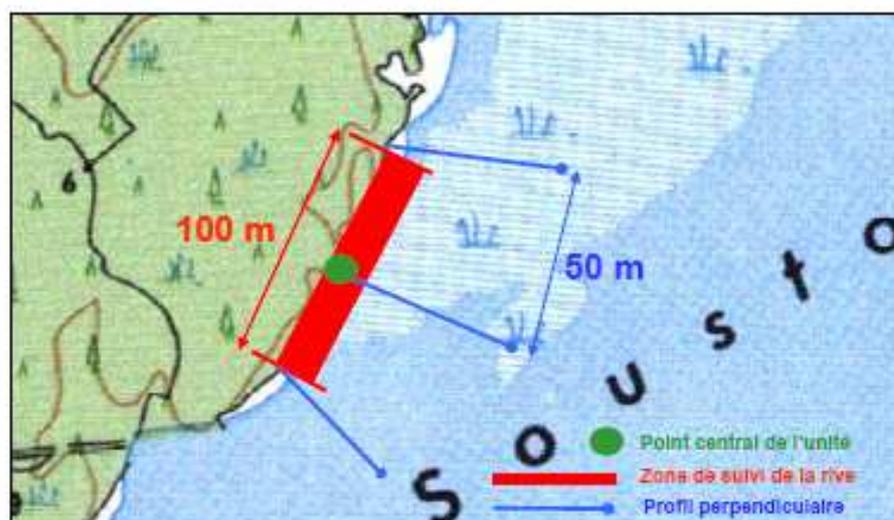


Figure 16. Schéma d'une unité d'observation (Dutartre et Bertrin, 2007).



Figure 17. Râteau utilisé pour prélever les macrophytes (sur cet exemple, on prendrait le coefficient de 3).

Tableau 3. Indice d'abondance par taxon lors d'un prélèvement au râteau sur un profil perpendiculaire (Dutartre et Bertrin, 2007).

Indice d'abondance (i)	Description
1	Quelques fragments de tige
2	Fragments de tige fréquents ou rares pieds
3	Fragments répartis sur l'ensemble du râteau
4	Taxon abondant
5	Taxon présent en grande quantité sur tout le râteau

Calcul de la fréquence d'occurrence et des abondances relatives de macrophytes

A partir des relevés de points-contacts, plusieurs variables ont été calculées :

1. La fréquence des points-contacts colonisés par un taxon donné offre une première indication sur l'importance de la plante considérée au niveau de la station. Cette variable a été déterminée selon l'équation :

$$TPCC(\%) = \frac{Ni}{NT}$$

Où:

TPCC (%) = Taux points-contact colonisés

N_i = nombre de points-contacts avec présence d'un taxon donné

NT = nombre total des points-contacts

2. Le taux de recouvrement donne une indication de l'abondance relative d'un taxon sur les trois profils perpendiculaires. Le taux de recouvrement (C) de chaque espèce a été calculé sur chaque profil selon l'équation utilisée pour le calcul de l'Indice Biologique de Macrophytes en Rivière (IBMR) (AFNOR, 2003b):

$$C(\%) = \frac{100 \times [N(5) \times 1 + N(4) \times 0,75 + N(3) \times 0,5 + N(2) \times 0,25 + N(1) \times 0,05]}{NT}$$

Où:

C (%) = Taux de recouvrement de chaque taxon

NT = Nombre total de points dans les profils perpendiculaires

N_i = Nombre de points avec une abondance i

i = Indice d'abondance (1 à 5)

Une abondance de 5 correspond à 75 - 100% de taux de recouvrement; 4 à 50 - 75%, 3 à 25 - 50 %; 2 à 5 - 25 % et 1 à moins de 5% (Braun-Blanquet, 1951).

Pour permettre une comparaison entre les trois profils, des moyennes pondérées ont été calculées. Cette moyenne permet de donner le même poids à chaque valeur car tous les profils ne possèdent pas les mêmes nombres de points d'observations :

$$\bar{x} = \frac{\sum_{i=1}^n w_i x_i}{\sum_{i=1}^n w_i}$$

Où :

x_i = taux de recouvrement ou taux de points-contacts

w_i = nombre de points-contacts sur un profil

2.3.2 Descripteurs abiotiques

2.3.2.1 Dans l'eau

In situ :

Les valeurs de pH, conductivité, température et oxygène dissous ont été mesurées pour chaque station, à l'aide des sondes WTW (pH340, Oxi340 and LF340) (Figure 18). Les mesures ont été effectuées tous les mètres entre la surface et le fond à fin d'obtenir une bonne représentativité des variations de ces paramètres sur un profil vertical.

La transparence a été mesurée avec un disque de Secchi. Il s'agit d'un disque en noir et blanc de 20 cm de diamètre (Figure 18), lequel est immergé dans l'eau pour déterminer sa transparence. La profondeur à laquelle les parties noires et blanches du disque ne se différencient plus visuellement est appelée « profondeur Secchi ». Les caractéristiques physiques des sites de prélèvement (profondeur, type de rives, etc.) ont été également enregistrées en tant que paramètres descriptifs.



Figure 18. Sondes WTW et disque de Secchi.

Au laboratoire :

Les concentrations en phosphore (total, orthophosphates), azote (total, ammonium, nitrate, nitrite), silice, carbone organique total et dissous, calcium, magnésium, chlore et bicarbonate dans la colonne d'eau ont été analysées selon les normes AFNOR appropriées (<http://sagaweb.afnor.fr>). Les méthodes et appareils utilisés sont détaillés dans le Tableau 5.

Le choix des paramètres environnementaux dans l'eau :

Pour caractériser l'état trophique des lacs, le système élaboré par l' O.C.D.E. (1982) (Tableau 4), largement utilisé au niveau international a été choisi. Ce système combine l'information concernant l'état des nutriments et la biomasse algale et fournit une base pour l'évaluation et la tendance de l'état pour la gestion. L'information acquise permet l'échange et la comparaison au niveau international (Bartram et al., 1999). Ce système prend en compte les paramètres suivants :

- Le **phosphore total** (PT) est l'élément nutritif dont la teneur limite favorise habituellement la croissance des algues et des plantes aquatiques. Il y a un lien entre la concentration de phosphore, la productivité du lac et son niveau trophique. Les lacs eutrophes ont une forte concentration de phosphore. Il peut être présent dans l'eau soit sous forme particulaire soit sous forme dissoute.
- La **chlorophylle a** (chl a) est un indicateur de la biomasse d'algues microscopiques présentes dans le lac. La concentration de chl a a augmenté avec la concentration des matières nutritives. Les lacs eutrophes ont souvent une production importante d'algues.
- La **transparence** de l'eau ou profondeur Secchi (mesurée avec un disque de Secchi) diminue avec l'augmentation de la quantité d'algues dans le lac. Les lacs eutrophes sont caractérisés par une faible transparence de l'eau.

Tableau 4. Valeurs limites du système de classification trophique des eaux selon l'O.C.D.E. (1982).

Etat trophique	Secchi _m (m)	Secchi _{min} (m)	Chl a _m (mg·m ⁻³)	Chl a _{max} (mg·m ⁻³)	PT _m (mg·m ⁻³)
Oligotrophe	≥ 6	≥ 3	≤ 2.5	≤ 8	≤ 10
Mésotrophe	6 - 3	3-1.5	2.5 - 8	8 - 25	10 - 35
Eutrophe	3 - 1.5	1.5-0.7	8 - 25	25 - 75	35 - 100
Hypereutrophe	≤ 1.5	≤0.7	≥ 25	≥ 75	≥ 100

m : moyenne annuelle ; max : valeur maximale ; min : valeur minimale

Les autres paramètres :

- Les **orthophosphates** (PO_4^{3-}) sont une forme de phosphore dissous. Les eaux domestiques (notamment celles contenant des détergents), les effluents industriels et les apports d'engrais agricoles contribuent à l'élévation des concentrations en orthophosphates dans les eaux de surface (Chapman et Kimstach, 1996).
- Les **composants azotés** : l'azote est essentiel pour les organismes vivants, c'est un composant important des protéines, et par conséquent du matériel génétique. Les plantes et les micro-organismes convertissent l'azote inorganique sous sa forme organique. Dans l'environnement, l'azote inorganique se trouve à différents états d'oxydation tels que les nitrates (NO_3^-), les nitrites (NO_2^-), l'ammonium (NH_4^+) et l'azote moléculaire (N_2).

Les **nitrates** (NO_3^-) sont l'une des formes d'azote que l'on retrouve dans les eaux de surface. Elles sont généralement la principale forme d'azote présente dans les eaux à teneur normale en oxygène dissous. Les nitrates peuvent provenir de l'oxydation d'autres formes d'azote par les bactéries du sol et des eaux, ou directement de la libération dans les eaux par des sources industrielles, résidentielles et agricoles. Les nitrates sont largement utilisés dans la production d'engrais car ils sont facilement absorbés par les plantes dont ils stimulent la croissance (<http://www.ec.gc.ca>). Lorsqu'il pleut, les nitrates non absorbés par les plantes, pénètrent dans le sol et sont captés par les eaux souterraines ou ruissellent jusqu'aux eaux de surface. Si les nitrates aboutissent dans des eaux peu oxygénées, certains types de bactéries peuvent les transformer en **nitrites** (NO_2^-), et finalement en **azote gazeux** (N_2), qui peut s'échapper dans l'atmosphère. Dans les eaux bien oxygénées, les nitrates sont rapidement absorbés par les plantes aquatiques et les algues. L'**ammonium** (NH_4^+) est naturellement présent dans les plans d'eau, il provient de la dégradation de l'azote organique et de la matière inorganique contenus dans les sols et l'eau, de l'excrétion des organismes vivants, de la réduction de l'azote dans l'eau par les micro-organismes et de l'échange gazeux avec l'atmosphère. Il peut également être relargué dans les eaux naturelles à partir de certains processus industriels (production de pâte à papier à partir d'ammonium) ou de déchets municipaux qui en contiennent des quantités importantes.

- La **silice** (SiO_2) est l'un des facteurs essentiels de la production primaire, nécessaire à la formation des frustules de diatomées (Capdevielle, 1978).
- Le **carbone organique dissous** (COD) permet d'estimer la teneur en matière organique dissoute dans l'eau. Dans des conditions naturelles, les acides fulviques et humiques peuvent constituer jusqu'à 80% du COD, lequel peut être utilisé comme une estimation de sa concentration (Chapman et Kimstach, 1996).
- Le **pH** a été utilisé comme une mesure de l'acidité ou l'alcalinité de l'eau sur une échelle log de 0 (extrêmement acide) via 7 (neutre) jusqu'à 14 (extrêmement alcaline). La plupart des organismes aquatiques et certains processus bactériens présentent un optimum de pH dans un rang spécifique (e.g. l'activité des bactéries nitrifiantes est maximale pour des pH allant de 7 à 8,5). Le pH est une variable-clé car il diminue avec l'acidification et augmente souvent avec l'eutrophisation (Moss et al., 2003).
- La **conductivité** est une mesure de la quantité de substances dissoutes dans l'eau, déterminée par la capacité de l'eau à conduire une charge électrique. Toutes les substances dissoutes contribuent à la conductivité de l'eau (Chapman et Kimstach, 1996).
- L'**oxygène dissous** est essentiel pour toutes les formes vivantes dans les milieux aquatiques, y compris les organismes responsables des processus de purification des eaux naturelles. Sa détermination est fondamentale dans l'évaluation de la qualité de l'eau puisque l'oxygène influence ou est impliqué dans tous les processus chimiques et biologiques dans les plans d'eau. Des concentrations inférieures à $5 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ peuvent compromettre le fonctionnement et la survie des communautés biologiques et au-dessous de $2 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ peuvent mener, par exemple, à la mort de la plupart des poissons. La mesure de ce paramètre peut être employée pour indiquer le degré de pollution par la matière organique, la destruction des substances organiques et le niveau de purification de l'eau (Chapman et Kimstach, 1996).
- La **température** de l'eau est un facteur écologique primordial qui dépend essentiellement de la température de l'air. Les plans d'eau subissent des variations de température normale, au gré des fluctuations climatiques. Ces variations se produisent

lors des cycles saisonniers, mais s'observent également à l'échelle de la journée. Les fluctuations saisonnières conduisent à des températures minimales en hiver, ou durant les périodes humides, et atteignent leurs valeurs maximales en été ou lors de saisons sèches.

- Le rapport $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$ est une mesure indirecte de la lumière disponible pour les organismes planctoniques (Mur et al., 1999). La profondeur de mélange (Z_{mix}) est considérée comme égale à la profondeur de l'épilimnion quand le lac est stratifié. En absence de stratification, la profondeur de mélange est considérée comme la profondeur moyenne du lac (Naselli-Flores et Barone, 2003). La zone euphotique est calculée en multipliant la profondeur Secchi par 2,5 (Golterman et al., 1978). Plus le $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$ est élevé, plus la quantité de temps relatif qu'une algue doit passer dans l'obscurité augmente (Reynolds, 1984a).

2.3.2.2 Dans le sédiment

L'analyse du sédiment n'a été réalisée qu'une fois pendant toute la période d'étude. Les échantillons de sédiment ont été prélevés dans les 5 lacs en novembre 2007.

In situ:

Les échantillons de sédiments ont été prélevés à l'aide d'une benne Van Veen (Figure 19)



Figure 19. Benne Van Veen

Au laboratoire :

Dans l'eau interstitielle des sédiments ont été déterminés le pH, la conductivité, l'azote total, l'ammonium, le phosphore total, les orthophosphates, le potassium, le calcium, le fer et le magnésium. Dans la phase solide ont été déterminés : la teneur en eau, les matières sèches, la perte au feu, l'azote total, le phosphore total, le carbone organique total et la granulométrie. Toutes les analyses ont été effectuées selon la norme AFNOR appropriée (<http://sagaweb.afnor.fr>) (Tableau 5). L'analyse des sédiments a été réalisée dans un laboratoire agréé (IEEB, Bordeaux), à l'exception de la granulométrie, laquelle a été déterminée au Cemagref par la méthode humide, en passant l'échantillon de sédiment à travers 6 tamis de différentes tailles de maille (0,063-1,0 mm). Les différentes fractions ont ensuite été séchées dans une étuve (180 °C) afin d'y séparer la vase et l'argile (<0,063 mm) de la fraction de sable.

Tableau 5. Synthèse des méthodes et appareils employés dans cette étude.

	Paramètres mesurés	Unité	Méthode d'analyse	Equipement utilisé
Eau	Transparence Secchi	m	<i>In situ</i>	Disque de Secchi (20 cm de diamètre)
	pH			WTW probes (pH340, LF340, Oxi340)
	Conductivité	$\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$		
	Oxygène	$\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$		
	Oxygène	%		
	Température	$^{\circ}\text{C}$		
	Phosphore Total	$\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Norme AFNOR NF T90-023	
	Orthophosphate	$\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Norme AFNOR NF T90-023	Spectrophotomètre LAMBDA 2 PERKIN ELMER
	Azote Total	$\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Norme AFNOR NF EN 25663	Minéralisateur et Distillateur BUCCHI
	Nitrates	$\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Norme AFNOR NF EN ISO 13395	Auto-analyseur EVOLUTION II ALLIANCE
	Nitrites	$\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Norme AFNOR NF EN ISO 13395	Auto-analyseur EVOLUTION II ALLIANCE
	Ammonium	$\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Norme AFNOR NF EN ISO 11732	Auto-analyseur EVOLUTION II ALLIANCE
Silice	$\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	Norme AFNOR NF T 90-007	Spectrophotomètre LAMBDA 2 PERKIN ELMER	
Carbone Organique Dissous	$\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	Norme AFNOR NF EN 1484	COTmètre 1010 BIORITECH	
Chlorophylle <i>a</i>	$\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	(Jeffrey et Humphrey, 1975) NF T 90-117	Spectrophotomètre LAMBDA 2 PERKIN ELMER	
Sédiments	Phase interstitielle			
	pH		NF T 90-008	IIEB
	Conductivité	$\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$	NF EN 27888	IIEB
	Azote total	$\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	NF EN 25663	IIEB
	Ammonium	$\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	NF T 90-015-1/2	IIEB
	Phosphore total	$\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	Adaptée NF EN ISO 6878	IIEB
	Orthophosphates	$\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	NF EN ISO 6878	IIEB
	Potassium	$\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	NF EN ISO 14911	IIEB
	Calcium	$\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	NF EN ISO 14911	IIEB
	Fer	$\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	ICP-AES (NF EN ISO 11885)	IIEB
	Manganèse	$\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	ICP-AES (NF EN ISO 11885)	IIEB
	Phase solide			IIEB
	Teneur en eau	$\text{g}\cdot 100\text{ g}^{-1}\text{ sec}$	NF ISO 11465	IIEB
	Matières sèches	$\text{g}\cdot 100\text{ g}^{-1}\text{ sec}$	NF ISO 11465	IIEB

	Matière organique	$\text{g}\cdot 100 \text{ g}^{-1} \text{ sec}$	NF EN 12879	IEEB
	Azote total	$\text{mg}\cdot \text{kg}^{-1} \text{ sec}$	NF EN 13342	IEEB
	Phosphore total	$\text{mg}\cdot \text{kg}^{-1} \text{ sec}$	NF EN 13346/ISO11885	IEEB
	Carbone organique total	$\text{g}\cdot 100 \text{ kg}^{-1} \text{ sec}$	NF ISO 14235	IEEB
	Granulométrie	%	NF EN ISO 14688-1	Tamissage/méthode humide
Producteurs primaires	Phytoplancton	Abondance ($\text{cells}\cdot \text{ml}^{-1}$)	UthermöI (1958) ; Norme AFNOR NF EN 15204	Microscope inversé
		Biovolume ($\mu\text{m}^3\cdot \text{ml}^{-1}$)	(Hillebrand et al., 1999; Sun et Liu, 2003; Olenina et al., 2006)	
	Phytobenthos (diatomées)	Abondance relative (%)	Norme AFNOR NF EN 13946 NF T90-354 NF EN 14407	Microscope photonique
	Macrophytes	Abondance (1-5) Taux de recouvrement (%) Taux de points-contacts colonisés (%)	(Dutartre et Bertrin, 2007) IBMR (AFNOR, 2003b)	Observation directe Aquascope Rateau

Tableau 6. Caractéristiques générales des lacs aquitains étudiés.

Caractéristiques	Hourtin	Lacanau	Cazaux	Parentis	Soustons
Département	Gironde (33)	Gironde (33)	Gironde- Landes (33, 40)	Landes (40)	Landes (40)
Communes voisines	Hourtin, Carcans	Le Porge, Lacanau, Saumos	Cazaux Sanguinet Biscarrosse	Biscarrosse Parentis Gastes Saint Eulalie Centre de'Essais des Landes	Soustons Azur
Latitude	N 45° 11' 14"	N 44°58'33"	N 44°29'30"	N 44°20'41"	N 43°46'36"
Longitude	W 01° 03' 23"	W 1°07'31"	W 1°09'00"	W 1°10'49"	W 1°18'55"
Altitude (m)	18	20	20	19	3
Surface plan d'eau (km ²) (B)	62	20	58	35,4	3,8
Surface bassin versant (km ²) (A)	360	285	200	275	350
Rapport A/B	5,8	14,25	3,45	7,8	92
Type	polymictique	polymictique	monomictique	monomictique	polymictique
Largeur maximale (km)	4	3	10	8,4	2
Longueur maximale (km)	16,5	7,7	11	9	4,6
Profondeur maximale (m)	11	8	23	20,5	1,9
Profondeur moyenne (m)	3,4	2,6	8,6	6,7	0,6
Distance de l'océan (km) (minimale ; au centre du lac)	3,13 ; 5,74	4,52 ; 7,33	4,52 ; 7,5	4,98 ; 8,69	5,70 ; 7,91
Volume (millions de m ³)	210	53	500	250	2,5
Volume annuel entrant (millions de m ³)	117	124	120	255	119
Taux de renouvellement annuel	0,56 tous les 2 ans	2,34 2 fois par an	0,23 4 ans	1,02 1 fois par an	47,6 tous les 8 jours
Type de substrat	Sableux	sableux	sableux	sableux	Vaseux-sableux
Principaux tributaires	Craste d'Houdine Craste de la Matouse Berle de Lupian	Canal nord de Talaris-Montaut Craste du Pont	Ruisseau de la Gourgue	Canal Nord Craste de Checoc Ruisseau du	Ruisseaux : de Hardy de Bouyic, de Magescq (Magescq et

	Craste de Carlisse Berle de la Garroueyre Craste de Pipeyrous Craste de Queytive Negre de l'étang Craste de Lambrusse	des Tables Craste de Planquehaute Canal de la Berle Canal de Caupos		Nasseys Ruisseau du Moulin d'Esley	Peyroux) de Monyan, de la Déche, de Pesquité
Usages	Nautisme, motonautisme, baignade, chasse à la tonne ⁴ , pêche (carpe), kitesurf, voile	Nautisme, motonautisme, baignade, chasse à la tonne, pêche (carpe), kitesurf, voile, wakeboard	Pêche (carpe), chasse au gibier d'eau, baignade, planche à voile, canotage et motonautisme	Baignade, voile, motonautisme, camping, pêche	Baignade, pêche, chasse, canotage, planche à voile
Caractéristiques particulières	Plus grand lac naturel entièrement français Eaux riches en fer Eaux très turbides	Eaux riches en fer Eaux très turbides	Source d'eau potable	Puits pétroliers Efflorescences de cyanobactéries fréquentes	Lac le plus riche en nutriments et en biomasse algale des cinq systèmes étudiés

⁴ Chasse à la tonne : ce mode de chasse est spécifique à la chasse des oies et des anatidés (canards). « La tonne », est une installation fixe au bord d'un plan d'eau dans laquelle le chasseur passe la nuit. A l'aide d'appelants vivants disposés stratégiquement et judicieuse sur la mare, le chasseur guette la pose d'un ou plusieurs canards.

2.3.3 Traitement statistique des données floristiques et environnementales

L'analyse descriptive des données a nécessité la mise en œuvre d'analyses multivariées de types Analyse en Composantes Principales (ACP) et Analyse Canonique des Correspondances (ACC). Le principe général des différents types d'analyses utilisées est développé dans cette partie.

2.3.3.1 Analyses multivariées

L'Analyse en Composantes Principales (ACP)

L'ACP est l'une des techniques descriptives les plus utilisées en écologie. Elle permet de réduire et d'intégrer la distance entre les données et de convertir des variables interdépendantes en composantes indépendantes et significatives (Brosse et al., 2001). Dans le cadre de cette thèse, les ACP ont été effectuées à l'aide des logiciels PC-ORD (McCune et Mefford, 1999) pour décrire les conditions physico-chimiques discriminantes entre sites, ainsi que pour comparer la structure spécifique des assemblages floristiques. Les résultats obtenus sont présentés sous la forme de graphiques bidimensionnels. Les composantes 1 et 2 (variables synthétiques issues de la combinaison des variables réelles) décrivent un plan restituant la majeure partie de l'information. Dans cette représentation, il est possible de visualiser la projection des individus (échantillons) ainsi que celle des variables (i.e. paramètres physico-chimiques ou abondances relatives des espèces), les plus discriminantes étant celles dont la distance à l'origine est la plus importante. Les échantillons peuvent ainsi être regroupés d'après leurs similitudes et discriminés par un certain nombre de facteurs environnementaux ou caractérisés par des associations d'espèces particulières.

L'Analyse Canonique des Correspondances (ACC)

Cette analyse a été employée pour étudier les relations entre un tableau X de paramètres environnementaux et un tableau Y de relevés floristiques. Fondamentalement le tableau Y est considéré comme relevant de l'analyse des correspondances (R Development Core Team, 2008).

2.3.3.2 *Classifications Ascendantes Hiérarchiques (CAH)*

Certaines analyses ont également motivé l'utilisation de méthodes de Classifications Ascendantes Hiérarchiques (CAH) appliquées aux données de manière à regrouper les échantillons au mieux pour obtenir une vision globale des échantillons sous forme de dendrogramme. Le logiciel PC-ORD permet de réaliser des clusters, classant les individus en fonction de leur éloignement mesuré par la distance de Ward. Cette distance géométrique est généralement appliquée aux CAH, car elle favorise les groupements les plus compacts possibles dans l'espace des données, i.e. ceux qui font le moins varier l'inertie intraclasse.

Chapitre 3.

Bilan physico-chimique de l'eau et des sédiments des lacs aquitains

- *Caractéristiques thermiques*
- *Etat trophique*

3.1 Caractéristiques thermiques

D'après les caractéristiques thermiques définies par Thomas et al. (1996), les lacs d'Hourtin, Lacanau et Soustons ont montré pendant la période ici étudiée, une circulation et un mélange vertical de l'eau constants, ce qui leur confère le statut de lacs polymictiques. Tous les lacs peu profonds sont inclus dans cette catégorie. Comme le mélange dans les deux premiers systèmes se produit à une température supérieure à 4 °C, ils sont classifiés comme polymictiques chauds, tandis qu'à Soustons le mélange a lieu également à moins de 4 °C, le classant dans la catégorie polymictique froid. Au contraire, les lacs de Cazaux et Parentis, comportant une période de circulation en saison froide à une température supérieure à 4°C et une période de stratification directe en saison chaude, sont caractérisés comme monomictiques chauds. Ce type de mélange a lieu généralement dans lacs tropicaux, subtropicaux et chauds (Capdevielle, 1978).

3.2 Etat trophique

Selon les critères établis par l'O.C.D.E. (1982) basés sur la profondeur Secchi, les concentrations en phosphore total et en chlorophylle *a* (Tableau 4), les lacs aquitains objets de cette étude présentent des états trophiques très différents qui vont de l'oligo-mésotrophie à l'hypereutrophie (Tableau 7). Plusieurs travaux réalisés auparavant dans ces cinq plans d'eau signalaient des conditions trophiques comparables à celles obtenues dans cette étude (Beuffe et al., 1994; Beuffe, 2002; S.A.G.E., 2004).

Tableau 7. Etat trophique des lacs aquitains en 2007 selon les critères de l'O.C.D.E. (1982).

Indicateur	Hourtin	Lacanau	Cazaux	Parentis	Soustons
Secchi _m (m)	0.8	1.2	4.2	2.1	0.9
Secchi _{min} (m)	0.6	0.9	3.5	1.5	0.5
Chl <i>a</i> _m (mg·m ⁻³)	19	9	4	15	60
Chl <i>a</i> _{max} (mg·m ⁻³)	25	13	5	20	103
PT _m (mg·m ⁻³)	31	23	11	32	88
Etat trophique	Eutrophe	Méso-eutrophe	Oligo-mésotrophe	Méso-eutrophe	Hypereutrophe

m : moyenne annuelle ; max : valeur maximale ; min : valeur minimale

Les lacs d'Hourtin et Lacanau montrent une faible transparence avec des valeurs variant respectivement entre 0,6 et 0,9 m et entre 0,9 et 1,6 (Figure 20). Des suivis réalisés par le S.A.G.E (2004) montraient déjà des valeurs similaires à celles obtenues dans cette étude, avec moins d'1 m à Hourtin et 1,5 m à Lacanau. Cette même étude montre que la conductivité était élevée dans ces deux systèmes (300 à 800 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). En effet, dans ces deux lacs médocains ont été trouvées les valeurs de conductivité les plus élevées des cinq lacs étudiés, qui sont respectivement d'environ 320 et 250 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ à Hourtin et Lacanau (Figures 21 et 22). Ces valeurs indiquent une présence importante de substances dissoutes dans ces deux lacs, probablement provenant des écoulements du bassin versant (Chapman et Kimstach, 1996). Il est intéressant de signaler qu'en 1985, la conductivité dans les deux lacs variait entre 170 et 190 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (Institut de Géodynamique, 1987b), lesquelles sont plus proches des valeurs maximales constatées dans les lacs de Cazaux, Parentis et Soustons pendant cette étude (environ 185 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). Cela indique une augmentation dans les lacs d'Hourtin et Lacanau d'éléments dissous dans les eaux dans les dernières années. En fait, ces milieux subissent une affluence touristique importante et sont très sensibles à l'impact des eaux pluviales en période d'orage (S.A.G.E., 2005b). De même, les concentrations en chlorophylle *a* ont considérablement augmenté dans ces deux lacs selon des observations antérieures réalisées par le Cemagref (ex CTGREF) (1974) et celles de cette étude. Dans le lac de Lacanau, les concentrations en chlorophylle *a* variaient entre 2,2 et 4 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ en 1974 et actuellement entre 4 et 16 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ (Figure 20), tandis qu'à Hourtin les concentrations étaient de 4,7 à 11,6 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ et se trouvent maintenant entre 6 et 25 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ (Figure 20).

De plus, dans les lacs Hourtin et Lacanau ont été mesurées les concentrations en carbone organique dissous (COD) les plus élevées de cette étude (respectivement d'environ 24 et 17 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) (Figure 20), ce qui traduit une teneur élevée en matière organique humique, provenant probablement des crastes qui parcourent la forêt de pins, assez riche en sols humiques, et alimentent les lacs d'eau douce par leurs rives orientales. Cette concentration élevée en COD stimule la production hétérotrophe bactérienne au détriment de la production primaire (Drakare et al., 2002). Ces auteurs suggèrent que le COD allochtone représente une source d'énergie qui stimule le bactérioplancton, leur efficacité à capturer les nutriments inorganiques leur procurant un avantage dans la compétition avec le phytoplancton. Nous n'avons pas étudié cet aspect mais il est possible que ce phénomène se produise dans ces deux lacs, où la biomasse chlorophyllienne est relativement faible (jusqu'à 25 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) malgré une turbidité élevée due à la concentration en matière humique dissoute.

Malgré la connectivité de ces deux systèmes, ils présentent des niveaux trophiques différents (Tableau 7). Le lac d'Hourtin est resté eutrophe tandis que le lac de Lacanau est passé d'un niveau mésotrophe à méso-eutrophe (S.A.G.E., 2004). Il est probable que le niveau trophique plus élevé du lac d'Hourtin soit dû aux apports plus importants provenant de son bassin versant qui a une superficie plus élevée que celle du lac de Lacanau. Les principales sources de pollution des bassins versants de ces deux lacs sont les rejets domestiques partiellement ou non traités, les rejets des eaux de drainages agricoles, l'entretien des voiries, contenant des produits phytosanitaires et des engrais, les eaux pluviales de ruissellement, les rejets liés à l'activité nautique motorisée sur les lacs et les rejets industriels. Concernant les rejets domestiques traités, un grand nombre de communes renvoient les effluents hors du bassin versant des lacs médocains classé zone sensible à l'eutrophisation, soit par infiltration dans le cordon dunaire, soit en milieu superficiel (S.A.G.E., 2004).

En ce qui concerne le lac de Cazaux, de bonnes conditions de qualité de l'eau se sont maintenues depuis au moins 30 ans (Capdevielle, 1978; Beuffe et al., 1994). Son niveau trophique a évolué légèrement, puisque les concentrations de chlorophylle *a* variaient entre 1,3 et 3,4 mg·m⁻³ en 1975 (Capdevielle, 1978) alors qu'actuellement elles varient entre 2,7 et 5 mg·m⁻³ (Figure 20). La transparence des eaux est la plus élevée des cinq lacs, atteignant 6 mètres durant l'été 2006, pendant la période de stratification (Figure 20). Les concentrations de phosphore total restent assez faibles avec des valeurs moyennes et maximales respectivement de 11 et 18 µg·L⁻¹ (Figure 20). Ces trois paramètres permettent de classer le lac de Cazaux comme oligo-mésotrophe (Tableau 7). Comme l'indiquaient les études précédentes (Beuffe, 2002), ce lac reste la référence de bonne qualité des plans d'eau du littoral landais. Son taux de renouvellement moyen annuel de l'eau est le plus faible de tous les plans d'eau aquitains, soit en moyenne un renouvellement complet tous les quatre ans (taux annuel 0,23), ce qui pourrait indiquer qu'il est moins sensible à l'activité exercée sur son bassin versant. De plus, ce lac est à l'abri des rejets de certaines industries (papeteries entre autres) (Capdevielle, 1978). La bonne qualité de ses eaux explique l'exploitation qui en est faite pour la production d'eau potable. En effet, une prise d'eau située vers Cazaux (département de la Gironde) sert à l'alimentation du secteur de La Teste, une seconde, au Sud du plan d'eau, couvre le secteur de Biscarrosse (département des Landes). Le maintien de la qualité des eaux de ce lac est donc d'une grande importance pour l'ensemble de ce secteur qui s'étend sur deux départements (Dutartre et al., 1989).

Cependant le lac de Parentis, qui est connecté au lac de Cazaux par un canal et en reçoit les eaux, présente des conditions trophiques complètement différentes. Selon les concentrations moyennes annuelles en chlorophylle *a* ($15 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$), en phosphore total ($32 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$) et la transparence (2,1 m), ce lac est méso-eutrophe (Tableau 7). Il est important de signaler que la biomasse chlorophyllienne a augmenté entre 1974 ($3\text{--}7,3 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ (CTGREF, 1974)) et aujourd'hui ($6\text{--}20 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$; cette étude). Plusieurs causes expliquent l'augmentation du niveau trophique. En fait, les affluents principaux de ce lac proviennent du ruisseau de Nassey, lequel apporte environ 60% des quantités totales d'eaux superficielles. Son bassin versant supporte une part notable des implantations de maïsiculture et la majeure partie des activités industrielles du secteur. Le ruisseau de Nassey se trouve à l'aval de l'usine Carbonisation et charbons actifs (CECA) et de la station d'épuration de Parentis. Des apports réguliers en nitrates et autres composants azotés, ainsi qu'en phosphore principalement sous la forme d'orthophosphates, ont été détectés dans des études précédentes dans ce ruisseau (Institut de Géodynamique, 1987a). Ces travaux indiquent que les apports nutritifs venant des percolats des bassins de rétention des effluents de l'usine constituent près de 70% des apports totaux en phosphore du ruisseau de Nassey au lac.

Ces apports ont provoqué l'enrichissement en nutriments des eaux du lac, ainsi que l'accumulation progressive de phosphore dans le fond, ce qui a été confirmé dans cette étude par des concentrations très élevées de cet élément (jusqu'à $97 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$). Dans ces conditions, les bactéries consomment de l'oxygène lors de la minéralisation de la matière organique de cette zone, y créant des conditions anoxiques. Ainsi, pendant la destratification de la colonne d'eau ayant lieu à la fin de l'été, un relargage de phosphore stocké dans les sédiments se produit dans la colonne d'eau, créant des conditions propices à la prolifération de cyanobactéries, ce que nous avons observé dans ce lac. Les cyanobactéries se développent généralement en fin d'été et au début de l'automne dans les milieux tempérés (Sivonen et Jones, 1999). Leur développement excessif entraîne des nuisances esthétiques et des limitations des usages (activités de loisir, pêche, consommation d'eau potable), dues à la formation d'écume en surface et à l'émanation d'odeurs désagréables. De plus, certaines cyanobactéries produisent des toxines présentant des risques sanitaires pour l'homme et certains animaux (Bartram et al., 1999).

Depuis 1976, certaines études montraient que la qualité de l'eau du lac de Parentis se dégradait, avec des déficits estivaux en oxygène dans les couches profondes et des blooms de

cyanobactéries récurrents (Courde et Moga, 1995). Les résultats obtenus lors des campagnes effectuées entre 2006 et 2007 montrent que ce lac présente une stratification thermique estivale bien marquée (respectivement à 13 et 14 m de profondeur), ainsi que des déficits d'oxygène dissous, voire des anoxies, vers le fond ($0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ à 9 m du fond en 2006) (Figure 24). En 2007, cette zone anoxique coïncidait avec la limite supérieure de la thermocline, de même qu'en 1983 et 1984 (Institut de Géodynamique, 1987b). De plus, des efflorescences de cyanobactéries ont été observées pendant les deux années d'étude (voir résultats présentés dans le chapitre suivant consacré au phytoplancton).

Nous n'avons pas étudié les effets des activités d'exploitation pétrolière en cours sur le lac de Parentis. Toutefois diverses pollutions accidentelles recensées par ESSO depuis 1981 ont aussi pu contribuer à la dégradation de ce lac. L'exploitation pétrolière entraîne des nuisances permanentes, tels que les rejets d'eaux de refroidissement des pompes qui provoquent une augmentation locale de la température, ainsi que le déversement d'hydrocarbures dans les eaux du lac (Courde et Moga, 1995). Ces rejets temporaires peuvent être liés aux cycles de fabrication de l'usine ou à des dysfonctionnements du système de décantation et de déshuilage des effluents (Institut de Géodynamique, 1987a). Toutefois les analyses d'hydrocarbures réalisées dans le passé n'ont pas permis de détecter des teneurs significatives de ces molécules (Dutartre, com. pers.)

L'eutrophisation des eaux du lac a rendu nécessaire la mise en place d'une politique visant à réduire les apports de nutriments dans le lac. Un "Contrat de Lac" a été engagé à partir de 1987 entre les différents partenaires institutionnels et privés et les collectivités territoriales concernées (Dutartre et al., 1989). Les efforts consentis pour l'assainissement des eaux usées des collectivités locales et la diminution des rejets industriels ont permis de réduire les apports polluants dont notamment ceux de phosphore. Le suivi réalisé par Beuffe (2002) a permis de constater une évolution favorable de la situation. On pouvait espérer que la baisse importante des flux de phosphore entrant dans le lac se traduise par une réduction rapide du volume des eaux anoxiques en profondeur, mais ce ne fut pas le cas. Bien que les zones anoxiques estivales ainsi que les proliférations de cyanobactéries persistent, une tendance à l'amélioration de la situation, au moins pour les conditions anoxiques, est observable sur le long terme. Dans la mesure où certains sites de ce lac sont destinés à la baignade, il conviendra de rester particulièrement attentif aux efflorescences à cyanobactéries afin d'éviter tout problème de santé publique (Beuffe, 2002).

Enfin, le lac de Soustons présente le niveau trophique le plus élevé des cinq lacs. Il est classé comme hypereutrophe selon les valeurs moyennes annuelles de transparence (0,9 m), de chlorophylle *a* ($60 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) et de phosphore total ($88 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) (Tableau 7). Durant la période d'étude, ce lac peu profond présentait une faible transparence (0,4-1,5 m). La transparence la plus élevée (1,5 m) a été mesurée en hiver, coïncidant avec les faibles concentrations de chlorophylle ($17 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) (Figure 20), dues à la diminution de la production phytoplanctonique comme nous le verrons en détail dans le Chapitre 4. Dans la même période ont été observées de fortes concentrations en nitrates ($1039 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), forme de l'azote typiquement assimilée en faibles quantités par les plantes pendant cette saison (McCarthy, 1980) (Figure 20). A noter que dans les autres lacs, les concentrations en nitrates étaient toujours inférieures au seuil de détection ($70 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). Les concentrations les plus élevées en chlorophylle *a* ont été obtenues à Soustons dans la période estivale des deux années d'étude, avec $128 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ en 2006 et $103 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ en 2007 (Figure 20), concomitantes des concentrations les plus élevées en phosphore total (respectivement de 202 et $141 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) (Figure 20). Ces valeurs élevées de chlorophylle mettent en évidence une forte activité phytoplanctonique, laquelle contribue par l'assimilation de CO_2 dissous à rendre les eaux plus basiques, comme le montrent les valeurs de pH proche de 10 obtenues en été à Soustons, tandis que dans les autres 4 lacs le pH restait autour de la neutralité (Figures 21-24).

En outre, ce lac aux eaux constamment mélangées à cause de sa faible profondeur présentait des concentrations d'oxygène assez élevées variant entre 8,7 et $16 \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ respectivement en été et en hiver. L'hypereutrophisation du lac de Soustons est due en partie à ce mélange permanent des eaux, facilitant les échanges entre eaux et sédiments, et à son taux de renouvellement élevé (tous les 6 jours environ), qui augmente sa susceptibilité aux activités développées dans son bassin versant (Dutartre, 1986a). Ces activités sont dominées (à 90%) par la sylviculture. L'activité agricole est représentée par des unités de production disséminées où la maïsiculture reste majoritaire, suivie de la production animale avec la présence d'élevages de volailles (pintades, poulets et canards), de porcheries ainsi que des piscicultures. De toutes ces activités, les élevages de volailles pourraient être à l'origine d'une part notable des rejets azotés et phosphorés. La majeure partie des flux nutritifs et solides de ce lac provient du ruisseau de Magesq (60 à 80%). La part du ruisseau de Hardy n'est pas cependant négligeable notamment en ce qui concerne l'azote organique (environ 30%) (Beuffe et al., 1994). Selon Beuffe (2002), les concentrations de chlorophylle *a* montrent une diminution dans le lac de Soustons depuis les années 90, au cours desquelles les valeurs

dépassaient $200 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$. Il semblerait que le raccordement des réseaux d'eaux usées de l'agglomération de Soustons à la station de Port d'Albret en aval du plan d'eau et la mise en service de la station à boues activées de Magesq, dans la partie amont du bassin versant, font partie des aménagements qui ont contribué à la réduction des apports de nutriments dans ce lac au cours des dernières années.

Pour conclure cette partie, il convient de rappeler tout l'intérêt qu'il y a à assurer un suivi régulier de ces hydrosystèmes sans quoi toute tendance évolutive est impossible à déceler. Au-delà des diagnostics, il est nécessaire de connaître, voire d'actualiser, la charge nutritive des plans d'eau à problèmes, en les corrélant aux activités présentes sur les bassins versants. Ces étapes successives doivent permettre d'aboutir à une gestion appropriée à chaque plan d'eau (Beuffe, 2002).

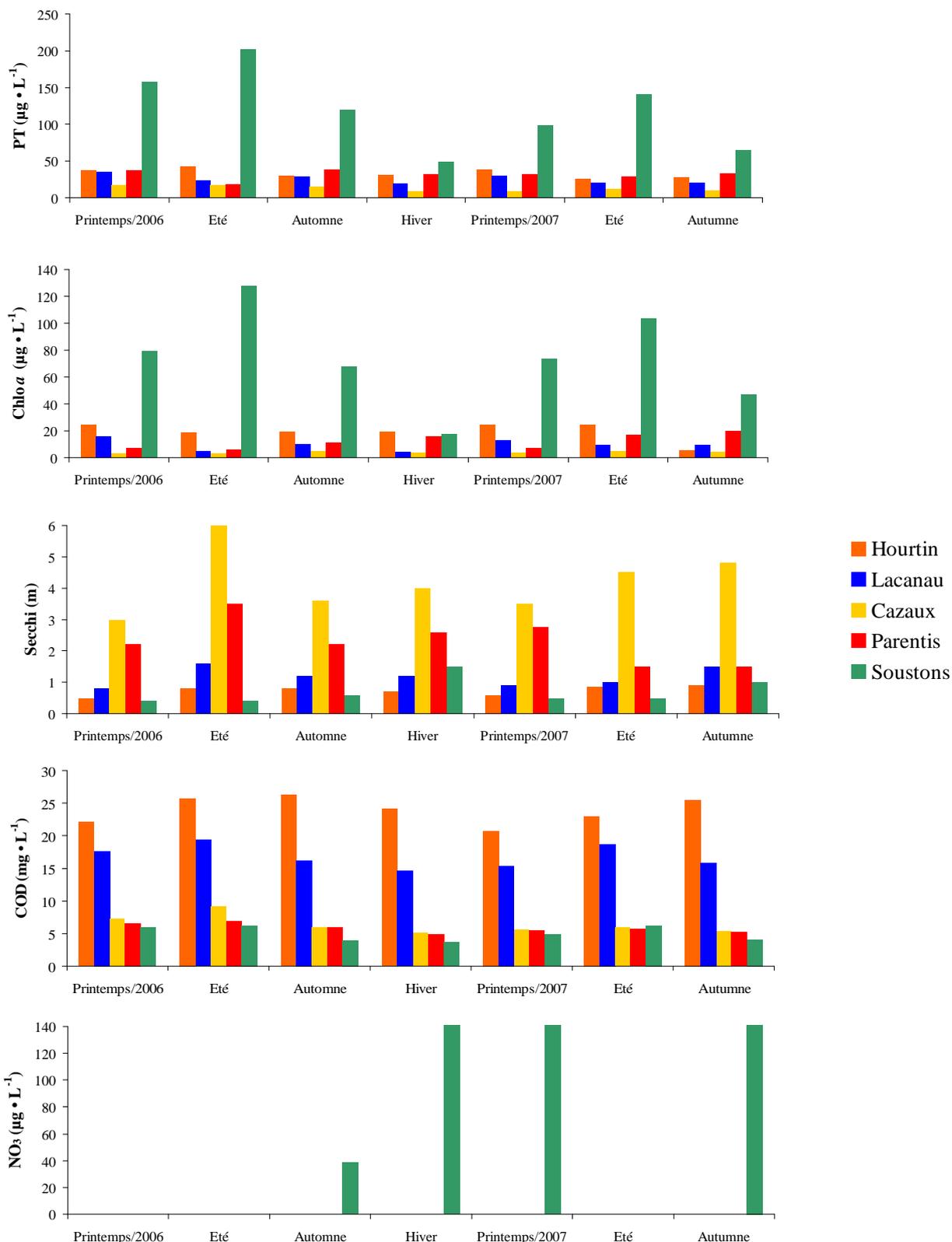


Figure 20. Evolution temporelle du phosphore total (PT), de la chlorophylle *a* (chl *a*), de la transparence (Secchi), du carbone organique dissous (COD) et de nitrates (NO₃⁻) dans les cinq lacs étudiés entre Mai 2006 et Novembre 2007.

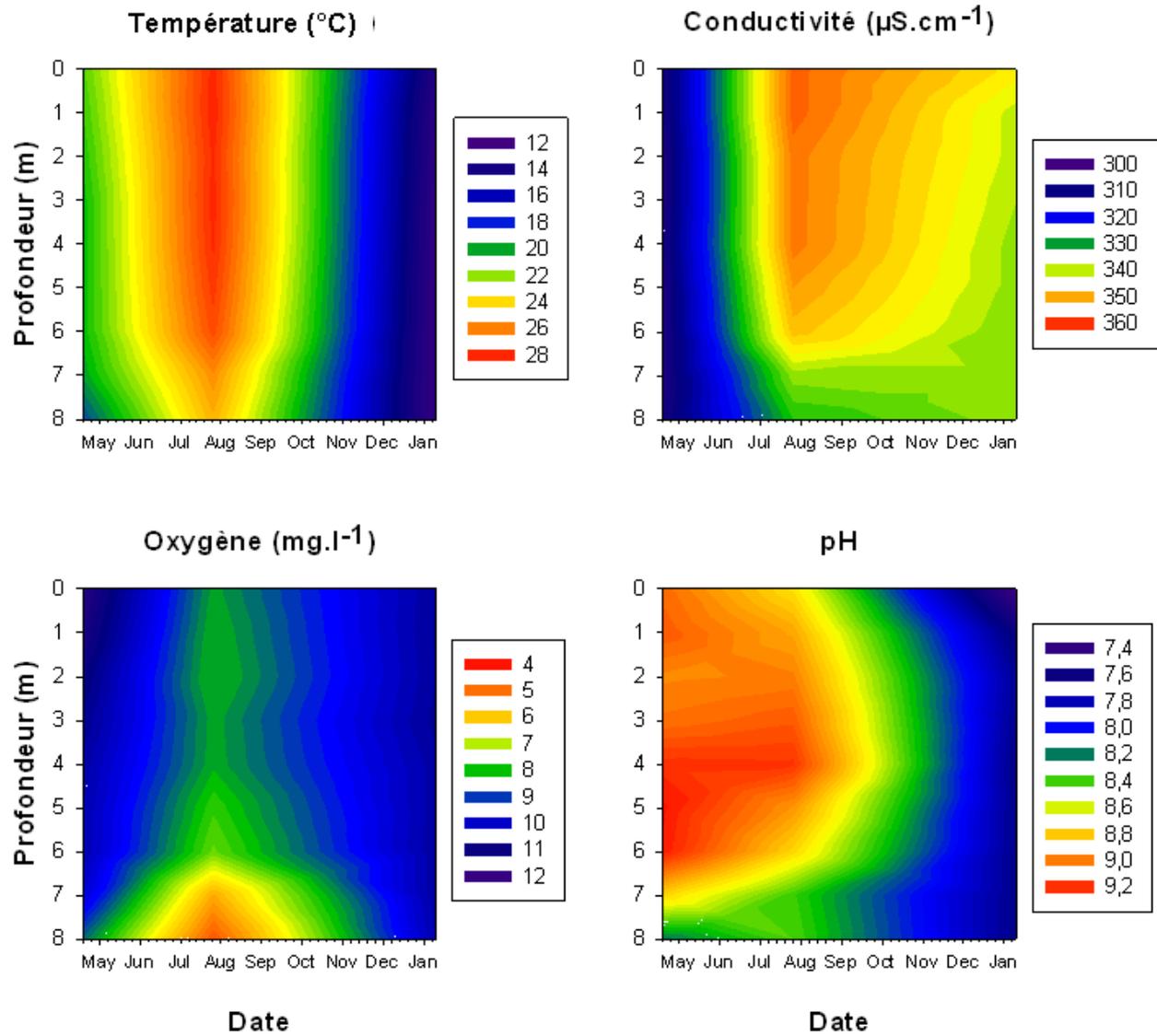


Figure 21. Profils verticaux de plusieurs paramètres mesurés dans la zone de profondeur maximale du lac d'Hourtin entre le Printemps 2006 et l'Hiver 2007.

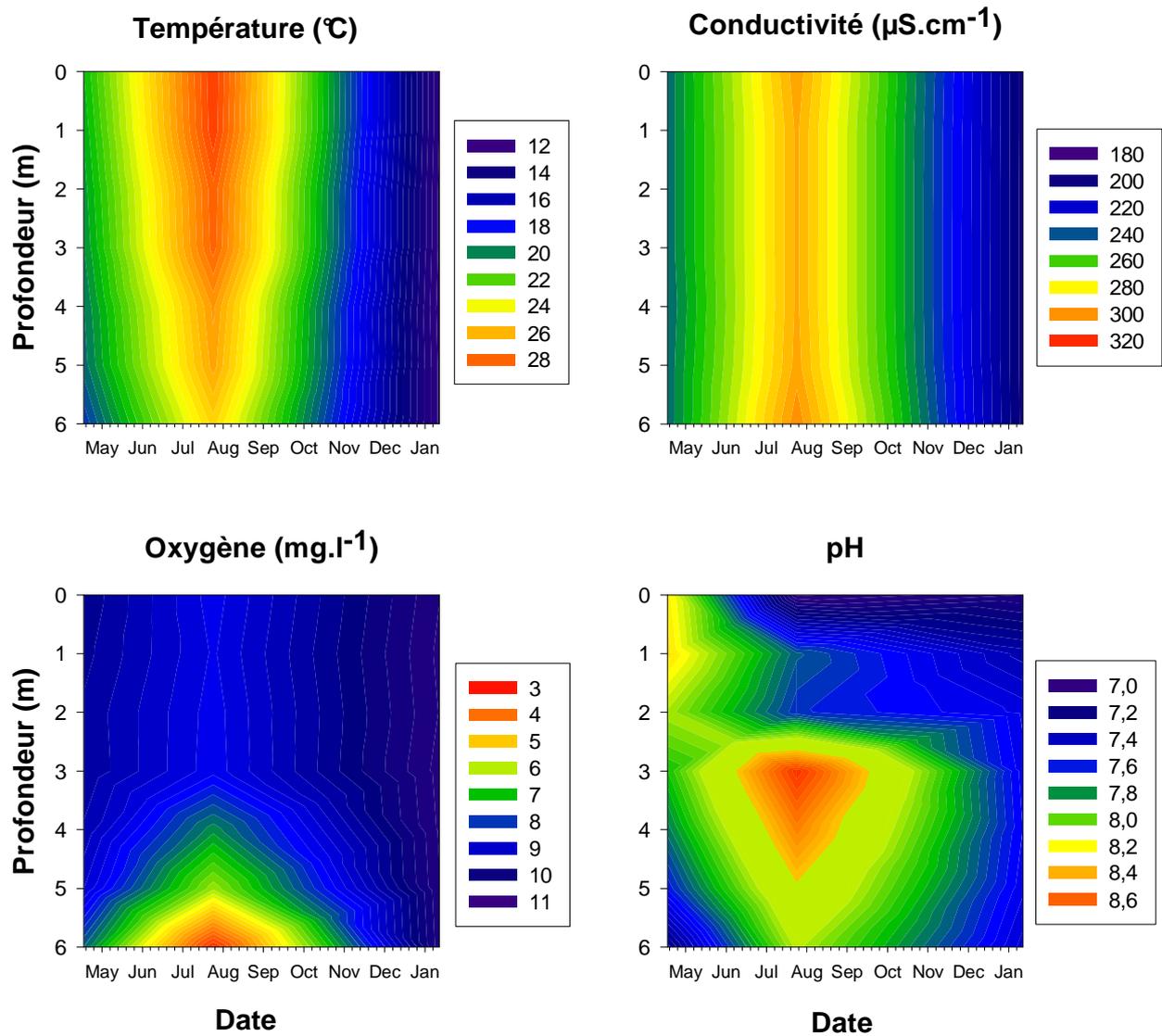


Figure 22. Profils verticaux de plusieurs paramètres mesurés dans la zone de profondeur maximale du lac de Lacanau entre le Printemps 2006 et l'Hiver 2007.

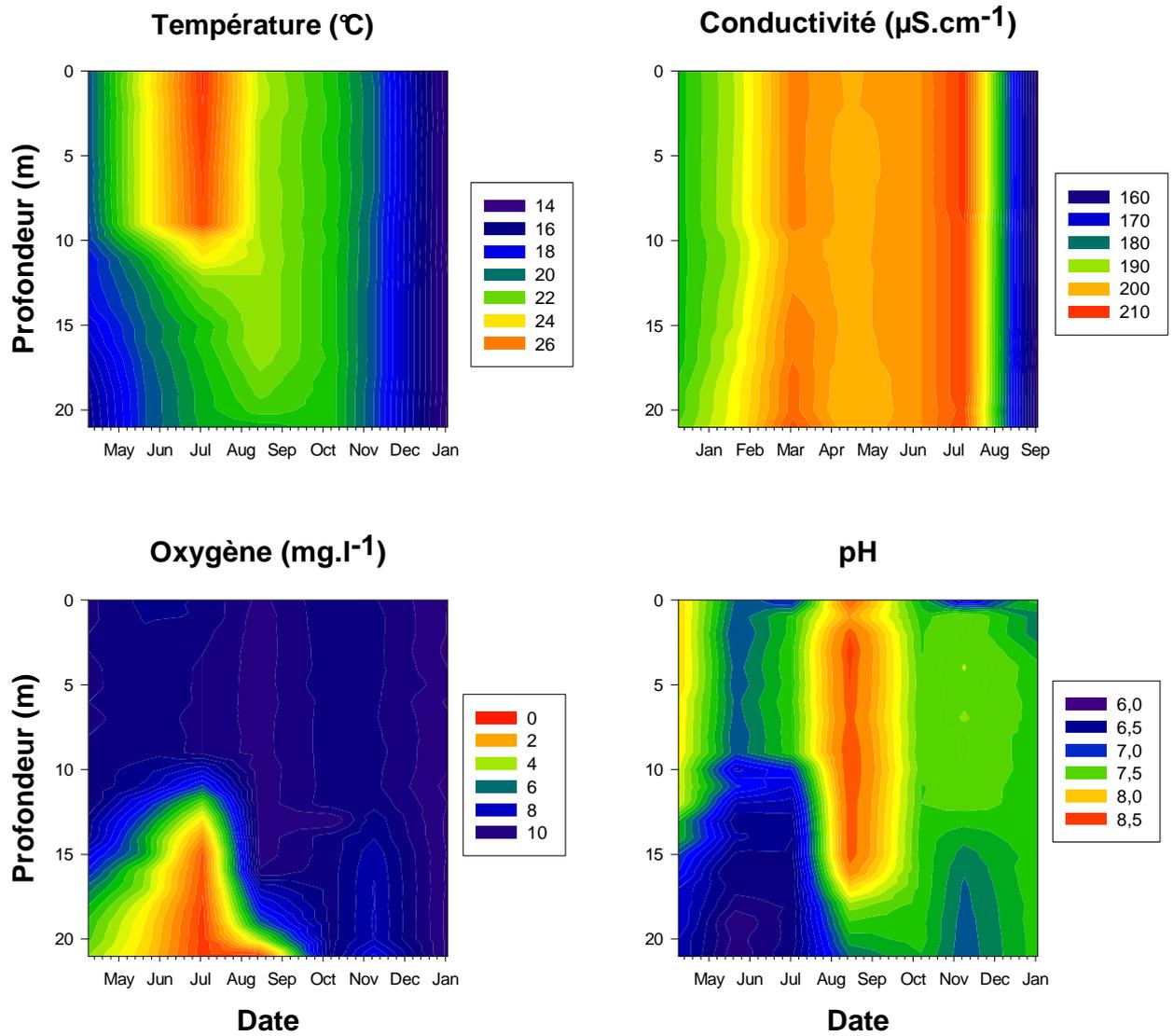


Figure 23. Profils verticaux de plusieurs paramètres mesurés dans la zone de profondeur maximale du lac de Cazaux entre le Printemps 2006 et l'Hiver 2007.

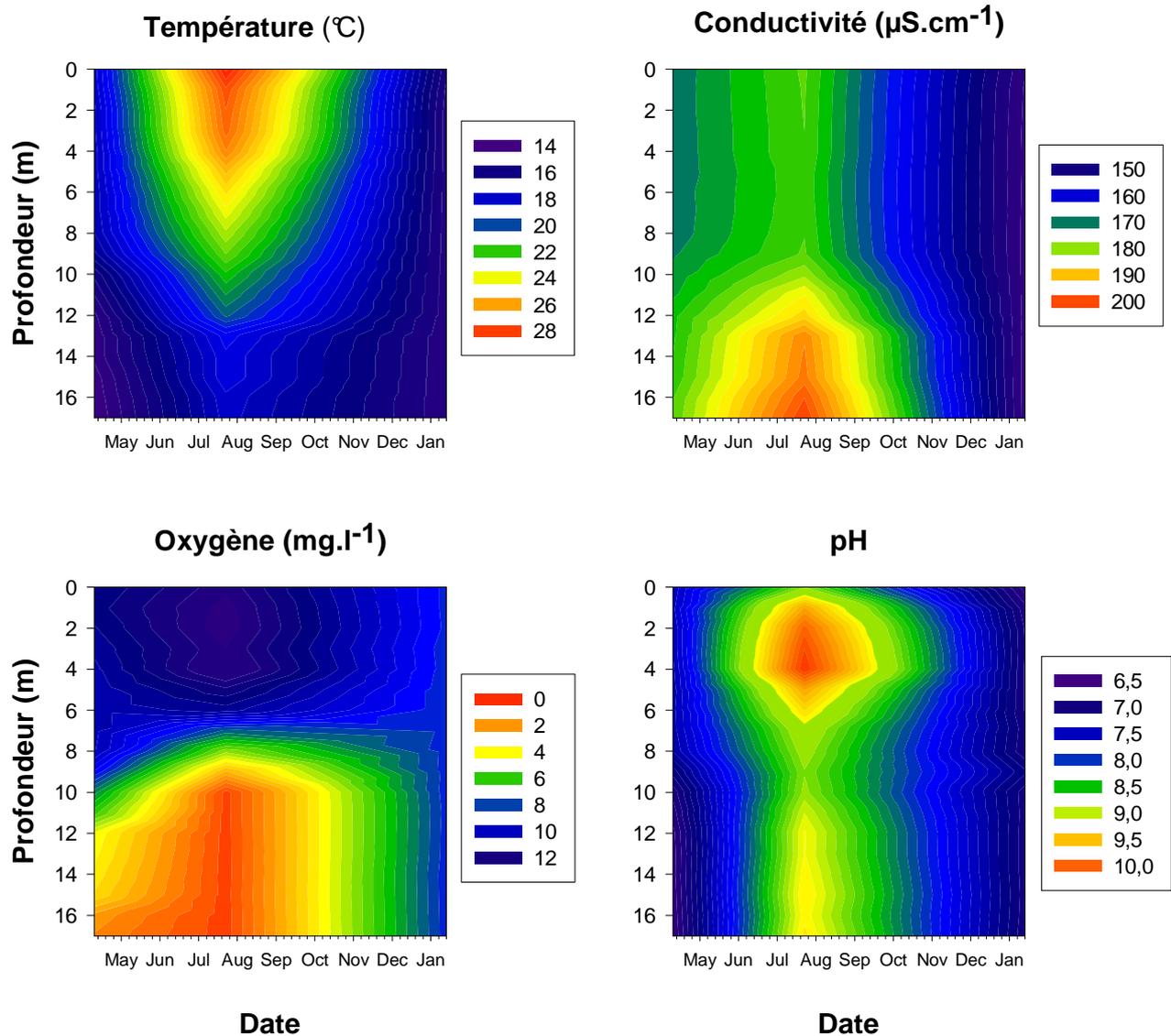


Figure 24. Profils verticaux de plusieurs paramètres mesurés dans la zone de profondeur maximale du lac de Parentis entre le Printemps 2006 et l'Hiver 2007.

3.3 Caractérisation des sédiments

L'étude de sédiments a fait l'objet d'une campagne de prélèvement et de mesures à l'automne 2007. Dans ce chapitre, nous avons considéré les résultats concernant la granulométrie, le pH, le phosphore et l'azote total (Kjeldhal) du sédiment prélevé dans les trois stations des cinq lacs. Les résultats obtenus sont présentés dans l'Annexe 2.

Le sédiment dans les lacs d'Hourtin, Lacanau, Cazaux et Parentis est principalement sableux, constitué de sable moyen et grossier sur les rives Est et Ouest (Figure 25). Dans la zone centrale de ces lacs, le sédiment est aussi constitué de sable fin, de 4% à Cazaux jusqu'à 25% à Parentis. A Soustons, le sédiment est composé de sable grossier, moyen et fin dans les trois stations, mais dans le centre du lac et dans la rive Ouest, la part limono-argileuse est notable (respectivement 9 et 15%) (Figure 25). Le sédiment dans les cinq lacs est légèrement acide à neutre avec des valeurs de pH variant entre 6 et 7 (Annexe 2).

En ce qui concerne l'azote Kjeldhal (azote organique et ammoniacal) et le phosphore total, les concentrations étaient plus élevées dans la zone centrale que dans les rives dans tous les lacs (Figure 26), à l'exception de Soustons. Dans ce dernier, les concentrations de ces deux éléments étaient plus élevées dans la rive Ouest (respectivement 14400 et 980 mg·kg⁻¹ de poids sec). Dans la zone centrale des lacs, les concentrations d'azote les plus faibles ont été enregistrées à Cazaux (885 mg·kg⁻¹), suivi de Parentis (4330 mg·kg⁻¹), Soustons (8520 mg·kg⁻¹), Hourtin (9020 mg·kg⁻¹) et Lacanau (13800 mg·kg⁻¹). Les valeurs les plus faibles de phosphore ont été observées dans le lac de Cazaux (114 mg·kg⁻¹ de poids sec), suivi d'Hourtin (329 mg·kg⁻¹), tandis que les valeurs les plus élevées ont été enregistrées dans les lacs de Soustons (746 mg·kg⁻¹), Lacanau (786 mg·kg⁻¹) et Parentis (995 mg·kg⁻¹). En comparaison avec des travaux précédents (Institut de Géodynamique, 1987b; Beuffe et al., 1994), les résultats obtenus dans ce travail montrent que les concentrations d'azote et de phosphore dans les sédiments sont toujours faibles dans le lac de Cazaux, ont diminué à Parentis, Hourtin et Lacanau et sont toujours élevées à Soustons. Malgré la diminution de la teneur en phosphore dans le lac de Parentis, la plus élevée des cinq lacs, c'est spécialement dans la station centrale où se produisent les phénomènes d'anoxie pendant la période de stratification de la colonne d'eau.

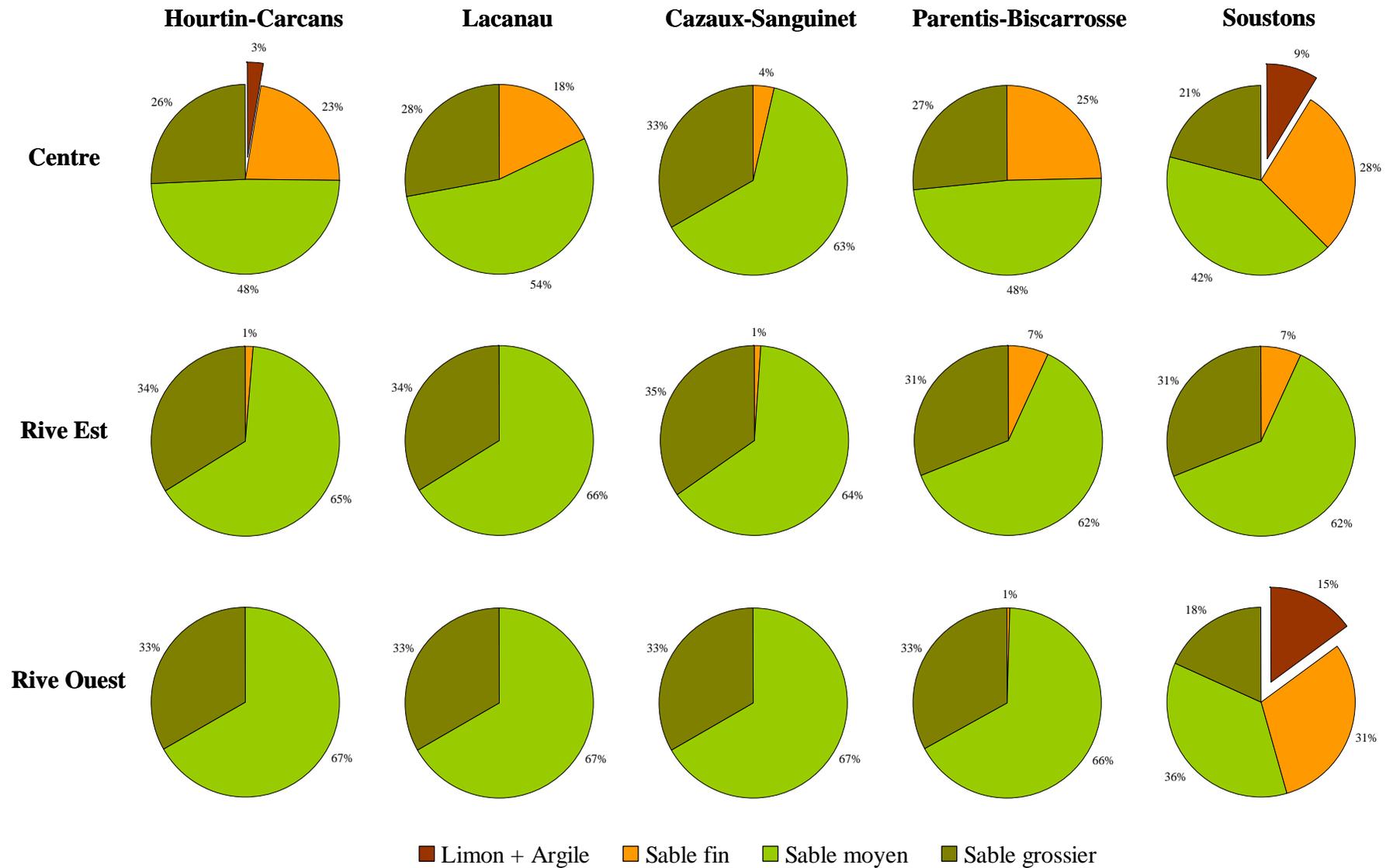


Figure 25. Granulométrie des sédiments dans les trois stations des cinq lacs aquitains étudiés.

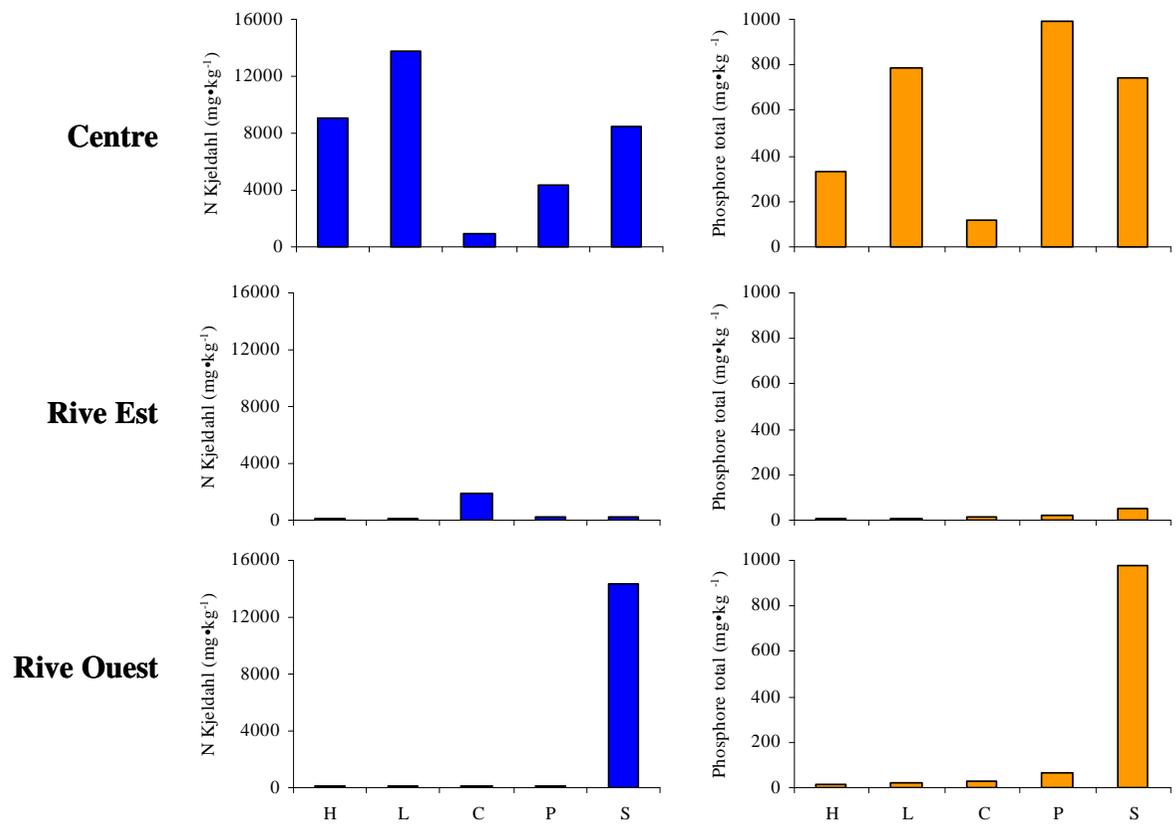


Figure 26. Concentrations d'azote Kjeldahl et de phosphore total (mg·kg⁻¹ de poids sec) dans les sédiments des trois stations étudiées dans les cinq lacs aquitains (H: Hourtin, L: Lacanaux; C: Cazaux, P: Parentis, S: Soustons).

Chapitre 4.

Le phytoplancton des lacs aquitains

“The questions asked today are the same ones which engaged the pioneers of phytoplankton ecology: what lives where and why?”

(Reynolds, 1984b)

4.1 Etat des connaissances

Le phytoplancton des lacs aquitains a été peu étudié par le passé, la plupart de travaux se limitant à des listes floristiques. Citons celui de Belloc (1895), qui constitue la référence la plus ancienne pour les algues d'eau douce des lacs littoraux du Golfe de Gascogne, comprenant Hourtin, Lacanau, Cazaux et Parentis ; Allorge et Denis (1923) qui ont répertorié les algues du lac de Parentis-Biscarrosse ; François (1948) et Baudrimont (1965) qui ont réalisé un inventaire de la flore algologique du lac de Lacanau tandis que Vanden Berghen (1964) a répertorié certaines algues du lac d'Hourtin. Les travaux de Capdevielle (1978) représentent la référence la plus complète du point de vue qualitatif sur le phytoplancton de la région aquitaine, plus précisément du lac de Cazaux-Sanguinet et du petit étang de Biscarrosse. Cet auteur a rapporté 802 espèces, variétés ou formes de phytoplancton uniquement pour le lac de Cazaux. Il a aussi publié plusieurs articles sur la taxonomie des algues des lacs de la région Aquitaine, comprenant Hourtin, Lacanau, Cazaux-Sanguinet et Soustons, signalant des taxons exotiques pour la France et décrivant de nouvelles espèces (Capdevielle et Couté, 1980; Capdevielle, 1982, 1985b). D'autres listes floristiques du phytoplancton moins exhaustives sont disponibles dans des rapports sur la qualité de l'eau du lac de Parentis (Institut de Géodynamique, 1987b), Hourtin et Lacanau (S.A.G.E., 2005a).

En raison du manque d'éléments comparatifs quant à la dynamique du phytoplancton dans les lacs aquitains, le présent travail constitue la première étude sur l'évolution saisonnière du phytoplancton dans ces cinq systèmes.

4.2 Succession saisonnière et état trophique

4.2.1 Introduction

Les communautés phytoplanctoniques évoluent significativement au cours de l'année, en termes de biomasse et de composition spécifique. Ces changements, que l'on appelle «successions saisonnières», reflètent les modifications intra-annuelles des conditions environnementales (Rolland, 2009). Les variations saisonnières dans la structure phytoplanctonique des lacs naturels de climat tempéré suivent généralement un schéma assez bien connu tel que décrit dans le modèle PEG (Sommer *et al.* 1986). Ce schéma peut être résumé en quatre périodes-clefs : 1) à la fin de l'hiver, les cryptophytes et les diatomées centriques de petite taille se développent en réponse à la disponibilité en nutriments et à

l'augmentation de la lumière et de la température ; 2) ces petites algues sont broutées par le zooplancton et la biomasse phytoplanctonique diminue rapidement à des niveaux très faibles pour arriver à la phase d'eaux claires à la fin du printemps. Puis, le zooplancton herbivore devient limité en nourriture et ses populations diminuent de façon accélérée en raison de la prédation par les poissons. Dans de telles conditions, le phytoplancton d'été commence à s'accumuler et la succession est très prononcée. Premièrement, les cryptophytes comestibles et les algues vertes non comestibles deviennent dominantes. La compétition pour le phosphore amène à un remplacement des algues vertes par les diatomées de grande taille. L'épuisement de silice mène au remplacement de ces diatomées par des dinoflagellés de grande taille et/ou des cyanobactéries. L'épuisement de l'azote favorise la prolifération des cyanobactéries filamenteuses fixatrices d'azote atmosphérique ; 3) après une réduction de la biomasse algale en réponse aux variations des facteurs physiques, une communauté algale adaptée au mélange de la colonne d'eau se développe : les diatomées y deviennent importantes avec la progression de l'automne ; 4) Pour finir, la diminution de la lumière et de la température provoquent une diminution de la biomasse algale jusqu'aux valeurs minimales hivernales (Rolland et al., 2009).

Cependant, il est évident que la composition taxonomique de la communauté phytoplanctonique peut être extrêmement variable d'un lac à l'autre. D'ailleurs, la variation saisonnière est fortement liée à l'évolution des conditions environnementales, telles que la durée du jour, la quantité et la qualité de lumière, la température, la structure thermique, la disponibilité nutritionnelle, ainsi que de certaines interactions biologiques telles que le broutage (e.g. par le zooplancton herbivore). Plusieurs études montrent également que les lacs tempérés présentent des patrons dans les variations de l'abondance et de la composition du phytoplancton similaires d'une année à l'autre. Ces tendances sont également largement reproduites dans des lacs géographiquement éloignés mais présentant des caractéristiques morphométriques, climatologiques et chimiques comparables. On peut ainsi supposer que les cycles observés dans chacun des lacs sont influencés par les mêmes facteurs environnementaux (Reynolds, 1984b).

Les variations dans les conditions hydrologiques peuvent également influencer la dynamique saisonnière et interannuelle du phytoplancton pour les lacs profonds et peu profonds (Rolland, 2009). Dans les lacs profonds, la dynamique du phytoplancton dépend du régime de stratification et mélange de la colonne d'eau (Reynolds, 2006). Dans les lacs peu

profonds, cette dynamique dépend du mélange constant induit par le vent, et d'une dynamique des nutriments complexe due à la proximité avec les sédiments. Ces deux facteurs contribuent à une turbidité élevée, laquelle augmente avec la concentration en phosphore. Dans ces conditions, dominent les cyanobactéries filamenteuses, lesquelles sont très bien adaptées aux milieux turbides (Mitchell, 1989; Scheffer, 2004).

Les organismes autotrophes constituant le phytoplancton réagissent en premier aux modifications physico-chimiques de l'eau. Leurs variations quantitatives et qualitatives représentent donc potentiellement un « signal » de détection précoce de l'évolution trophique du biotope. Des espèces indicatrices de différents niveaux nutritifs ont été identifiées pour les eaux oligotrophes comme pour les eaux eutrophes (Dokulil, 2003). Willén (2000) indiquait que la connaissance de la structure (composition, abondance et biomasse) et de la fonction (réponse aux conditions environnementales) du phytoplancton est importante au moment d'évaluer le lien de celui-ci avec l'environnement.

Dans ce contexte, ce chapitre est consacré à l'étude de l'évolution saisonnière du phytoplancton dans cinq lacs aquitains, systèmes tempérés localisés dans la même région, mais présentant des différences d'état trophique, de profondeur, de temps de résidence de l'eau et de régime de mélange. Nous tenterons d'identifier les variables environnementales des lacs explicatives de la dynamique du phytoplancton. Nous nous attendons dans ce chapitre à apporter des éléments de réponse aux questions présentées à la fin du chapitre 1 de ce mémoire.

4.2.2 Méthodologie

Un total de 35 échantillons de phytoplancton a été utilisé dans cette partie. Pour étudier la succession phytoplanctonique dans les cinq lacs, les échantillons prélevés à chaque saison entre Mai 2006 et Novembre 2007 dans la zone euphotique de la zone de profondeur maximale ont été considérés. Plusieurs variables environnementales, incluant le pH, la conductivité, la température, l'oxygène dissous, la transparence, le $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$, le phosphore (total, orthophosphates), l'azote (ammonium, nitrates, nitrites), la silice et le carbone organique dissous, ont été prises en compte. La classification ascendante hiérarchique a été employée afin de déterminer la similarité de composition phytoplanctonique entre les lacs. Des analyses en composantes principales (ACP) ont été utilisées pour établir des relations

phytoplancton-saison-environnement. La méthodologie détaillée est décrite plus haut dans le Chapitre 2 (Matériels et Méthodes : 2.3.3.1).

4.2.3 Résultats et Discussion

4.2.3.1 *Le phytoplancton entre les lacs*

La classification ascendante hiérarchique basée sur la biomasse du phytoplancton (Figure 27) montre une similarité des communautés des lacs d'Hourtin et de Lacanau (cluster G1). La ressemblance de ces deux lacs connectés semble être associée à leur conductivité et à leur contenu humique élevé, menant à une augmentation de turbidité, ainsi qu'à leur régime polymictique. En revanche, les lacs de Cazaux et de Parentis (respectivement les clusters G2 et G3) sont également connectés et présentent un régime de stratification thermique en été. Les différences en termes de composition phytoplanctonique sont cependant sensiblement plus marquées. Cette dissimilitude est probablement liée à leur état trophique différent (oligo-mésotrophe à Cazaux et méso-eutrophe à Parentis). Le lac de Soustons est dans un groupe à part (G4), probablement en lien avec sa condition de lac peu profond et son caractère hypereutrophe.

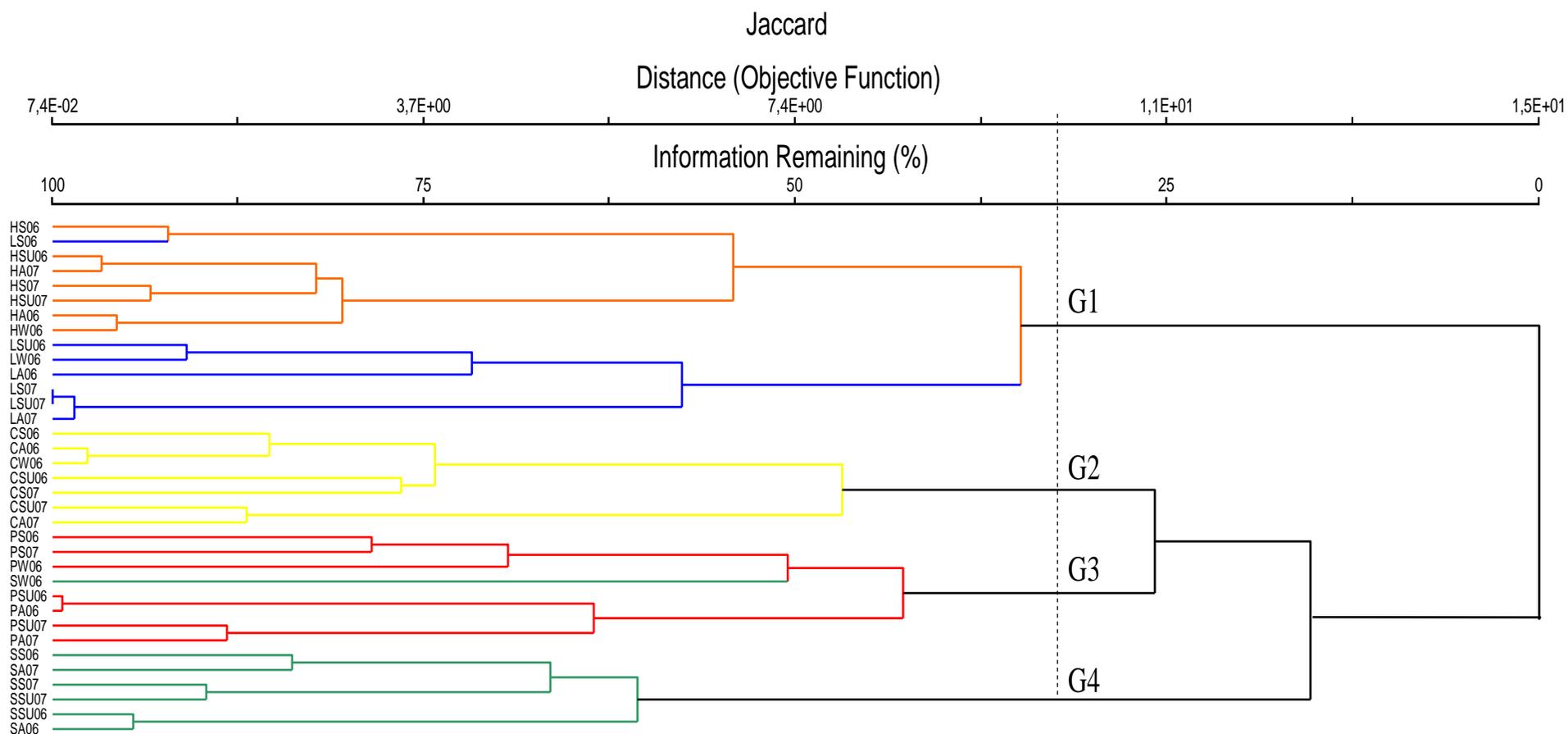


Figure 27. Classification ascendante hiérarchique réalisée sur la base des similitudes entre les assemblages phytoplanctoniques des 5 lacs étudiés entre Mai 2006 et Novembre 2007. H: Hourtin (■), L: Lacanau (■); C: Cazaux (■), P: Parentis (■), S: Soustons (■); S : Printemps, Su : Été, A : Automne, W : Hiver. Seuls les taxons présentant une biomasse relative $\geq 2\%$ dans au moins un des échantillons ont été considérés.

4.2.3.2 La biomasse phytoplanctonique spécifique et l'environnement des lacs

L'analyse en composantes principales appliquée à une matrice de données constituées par 7 saisons et 14 variables physico-chimiques révèle des différences environnementales entre les cinq lacs, ainsi qu'un gradient trophique bien défini (Figure 28). Les résultats de ces analyses montrent que les deux premiers axes représentent plus de 50% de la variabilité totale. L'ACP discrimine les lacs selon les variables environnementales prépondérantes. Pour un meilleur aperçu des résultats, chaque lac sera présenté séparément dans le sens du gradient trophique. On s'attachera en particulier à décrire l'évolution saisonnière du phytoplancton ainsi que les variables environnementales associées, notamment dans le lac de Soustons. Dans les autres lacs, les variables environnementales associées au phytoplancton présentaient des variations moins nettes.

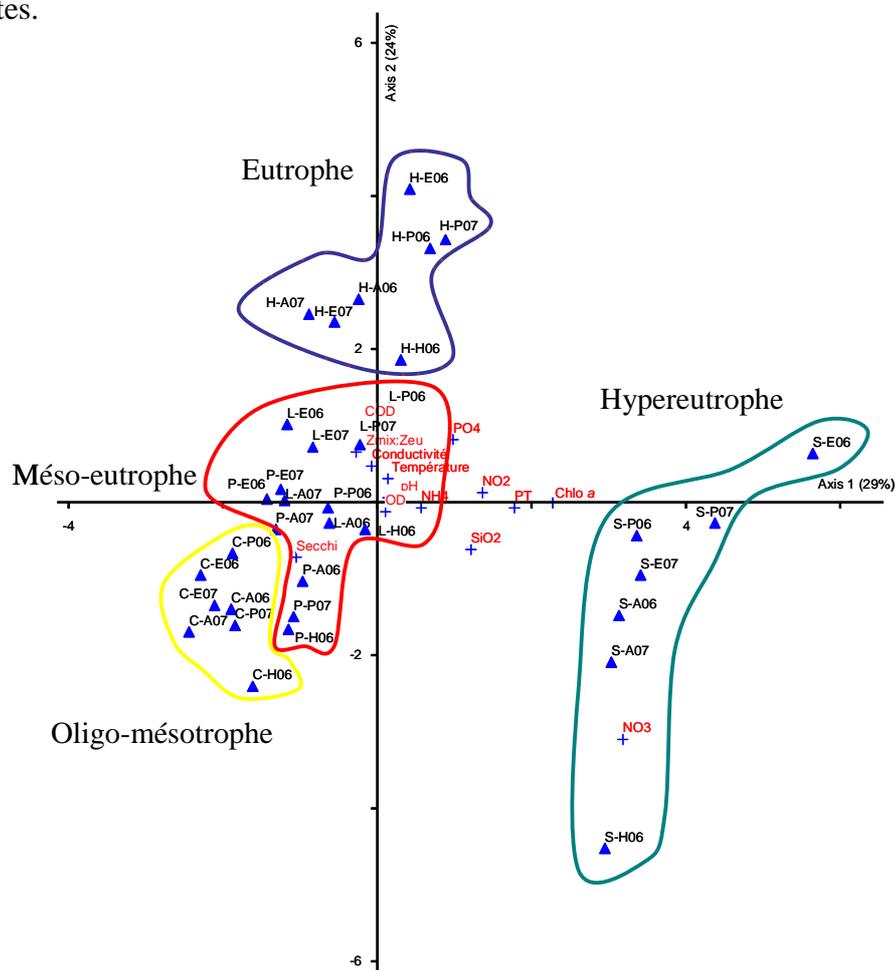


Figure 28. Analyse en composantes principales (ACP) des variables environnementales dans les cinq lacs pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007 (légende des prélèvements : H: Hourtin, L: Lacanau; C: Cazaux, P: Parentis, S: Soustons ; P : Printemps, E : Été, A : Automne, H : Hiver ; 06 : 2006, 07 : 2007). En rouge les variables environnementales.

Lac de Cazaux

Les relevés du lac de Cazaux se distinguent des quatre autres lacs par un rapport positif avec la transparence et négatif avec les nutriments, notamment les orthophosphates (PO_4^{-3}) (Figure 28), ce qui suggère une bonne qualité d'eau. D'ailleurs, c'est à Cazaux que les valeurs de biomasse phytoplanctonique sont les plus faibles, par rapport aux quatre autres systèmes, avec des valeurs variant entre $0,3 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en été 2006 et $1,5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en automne 2007 (Figure 31). Dans la même figure, on observe que l'évolution saisonnière du phytoplancton du lac de Cazaux semble dépendre des périodes de stratification et de mélange de la colonne d'eau, directement liées à des variations de la température. Pendant la période de stratification (été 2006 et 2007), des algues flagellées (cryptophytes) capables de se déplacer dans la colonne d'eau, faisaient partie des taxons dominant la biomasse totale (respectivement 17 et 22%), ainsi que la diatomée *Aulacoseira ambigua* dont la forme cylindrique augmente la résistance à la sédimentation (Smayda, 1974; Padisák et al., 2003a). Inversement, en absence de stratification prédominaient des espèces bien adaptées au mélange vertical de la colonne d'eau (*Planktolyngbya limnetica*, *Aulacoseira italica*, *A. ambigua*) ou des diatomées benthiques (*Cymbella helvetica*, *Puncticulata radiosa*) mises en suspension dans le plancton (Szczepocka et Szulc, 2009). Dans ce lac, l'espèce dominante durant presque toute l'étude en termes de biomasse et de fréquence était la cyanobactérie coloniale *Radiocystis aphanothecoidea* (12-54% de la biomasse totale). Sa dominance pendant les périodes de mélange ainsi que pendant les périodes stratifiées est possible grâce à sa symétrie radiale, lui permettant de maximiser sa résistance à la sédimentation (Padisák et al., 2003a).

Pendant la période d'étude (presque deux ans), il a été constaté dans ce lac une structure des assemblages du phytoplancton assez similaire d'une année à l'autre, avec une composition d'espèces bien adaptées à des systèmes influencés par les variations du régime thermique (Figure 29). En ce qui concerne le modèle PEG, la seule similitude dans le lac de Cazaux est la dominance de cryptophytes pendant la phase d'eaux claires (été 2006-2007) tandis que les algues vertes sont absentes. La dominance de grosses diatomées, notamment la méroplanctonique *Cymbella helvetica* semble être due plus au mélange vertical de la colonne d'eau qu'à la compétition pour le phosphore, lequel était toujours à des concentrations très faibles (PT : $9\text{-}18 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). Des cyanobactéries filamenteuses fixatrices d'azote atmosphérique (N_2 -fixatrices) n'ont pas été observées en raison principalement d'un rapport N:P élevé (>30:1) (Figure 29), qui défavorise leur prolifération (Smith et al., 1995). Enfin, une

diminution de la biomasse algale a été observée en hiver, probablement eu égard à la diminution de la lumière, caractéristique de cette période.

La seule référence préalable sur le phytoplancton du lac de Cazaux est celle de Capdevielle (1978), qui a mené une étude exhaustive de la flore planctonique de plusieurs stations du côté de Sanguinet, mais uniquement en termes qualitatifs. Cependant, la composition des assemblages dominants auparavant est très différente de celle de cette étude, car elle était constituée principalement par des desmidiées. Cette différence peut être due à la localisation de la station de prélèvement, plus près de la rive et plus au sud du lac dans ces relevés historiques. Une autre raison est que Capdevielle (1978), ayant focalisé son étude sur les desmidiées, a naturellement identifié un nombre d'espèces de ce groupe supérieur à celui des autres groupes algaux. Néanmoins, plusieurs taxons de phytoplancton dominants dans la présente étude ont été aussi rapportés par cet auteur, notamment les diatomées *Aulacoseira italica*, *Cyclotella comta* (= *Puncticulata radiosa*) et *Cymbella helvetica*, ainsi que la cyanobactérie *Radiocystis aphanothecoidea*. Cette dernière est très similaire à *R. geminata* (rapportée par Capdevielle) ; il s'agit vraisemblablement de la même espèce avec une variation de la forme de croissance (Joosten, 2006).

Ces résultats pourraient indiquer une bonne qualité durable de l'eau de Cazaux, dont la stabilité est confirmée par le peu de changements depuis 30 ans dans les concentrations moyennes annuelles en chlorophylle et en phosphore total ainsi que par la transparence, comme mentionné précédemment dans le Chapitre 3. D'ailleurs, Capdevielle (1978) signalait que le lac de Cazaux, demeuré oligotrophe jusqu'en 1970 mais évoluant progressivement vers un stade mésotrophe, semblait revenir vers la phase oligotrophe d'origine vers la fin 1974. Ce lac montre à présent un état oligo-mésotrophe selon les variables abiotiques ainsi que les assemblages phytoplanctoniques, notamment constitués par des espèces typiques des milieux oligotrophes à mésotrophes, tels que les diatomées *Cymbella helvetica* (Hofmann, 1994), *Cyclotella comensis*, *Aulacoseira italica* et *Puncticulata radiosa* (= *Cyclotella comta*) (Sládeček, 1973) et la cyanobactérie *Radiocystis aphanothecoidea* (Hindák et Hindáková, 2002).

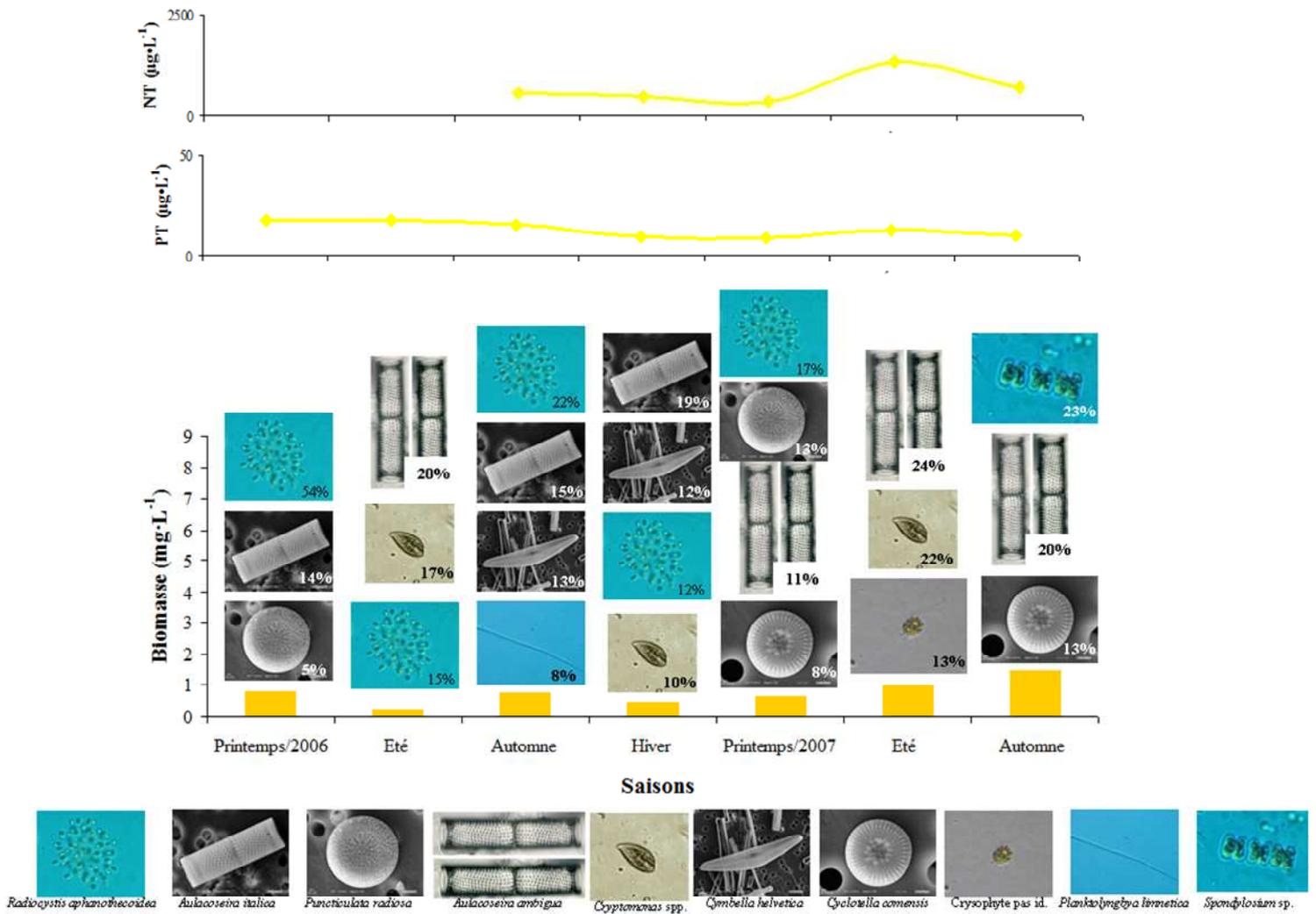


Figure 29. Biomasse relative du phytoplancton de la station centrale du lac de Cazaux pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007.

Lac de Parentis

La corrélation entre la transparence et l'influence du régime thermique est évidente dans le lac de Parentis (Figure 28). Malgré sa connexion au lac de Cazaux, ce lac semble avoir des caractéristiques similaires à celles de Lacanau, notamment liées à la concentration en nutriments (principalement le phosphore). Les valeurs de biomasse phytoplanctonique y étaient beaucoup plus élevées qu'à Cazaux, oscillant entre $1,2 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ au printemps 2006 et $6 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en automne 2007 (Figure 30). Cette dernière valeur étant représentée principalement par la diatomée centrique *Actinocyclus normanii*, qui dominait pendant toute la période d'étude, sauf au printemps 2007. Cette grosse diatomée est signalée fréquemment dans des systèmes eutrophes et pollués (Leitão et Légize, 2000). La plupart des taxons dominants du lac de Parentis sont typiques des milieux eutrophes, comme les diatomées *Fragilaria crotonensis* (Hofmann, 1994; Sabater et Haworth, 1995) et *Tabellaria flocculosa* (Van Den Hoek et al., 1995a), la desmidiée *Staurastrum pingue* (Reynolds, 2006) et les cyanobactéries filamenteuses N_2 -fixatrices (Levine et Schindler, 1999; Dokulil et Teubner, 2000).

Le phytoplancton du lac de Parentis ne suit pas une évolution saisonnière telle qu'elle est décrite dans le modèle PEG (Figure 30). Il semblerait qu'il y a un décalage par rapport à ce modèle, avec la dominance de cryptophytes comestibles (*Cryptomonas*) et algues vertes non comestibles (desmidiées) au printemps, plutôt que pendant la phase d'eaux claires (fin du printemps). Ensuite, les grosses diatomées (*Actinocyclus normanii*) dominent dans toutes les saisons et pas seulement à la fin de l'été ou à l'automne. Puis, les cyanobactéries filamenteuses N_2 -fixatrices prédominaient dans presque toutes les saisons et pas seulement en automne. Comme dans le modèle PEG, à la fin de l'automne des algues adaptées au mélange de la colonne d'eau se sont développées (*Planktolyngbya limnetica*, *A. normanii*). Enfin, en hiver, la biomasse algale a augmenté au lieu de diminuer jusqu'aux valeurs minimales hivernales. La disponibilité des nutriments, notamment le phosphore (PT : $19\text{-}39 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), ainsi que le climat océanique tempéré doivent jouer un rôle-clé dans la succession saisonnière dans ce lac, caractérisé par une communauté presque permanente dominée par les diatomées *A. normanii* et *Tabellaria flocculosa* et des cyanobactéries filamenteuses fixatrices d'azote. Ces dernières favorisées par un rapport N:P inférieur à 22 (Smith et al., 1995), sont mises en évidence dans la Figure 30.

Tout comme dans le lac de Cazaux, la composition du phytoplancton à Parentis semble être influencée par le régime thermique. Pendant la phase de stratification (été 2006 et

2007) prédominaient les diatomées *Fragilaria crotonensis* et *Tabellaria flocculosa*, qui forment de longues chaînes de cellules augmentant leur capacité de flottaison (Padisák et al., 2003a) (Figure 30). Dans cette phase étaient aussi présentes des cyanobactéries filamenteuses N₂-fixatrices, qui présentent des vacuoles à gaz diminuant leur densité et favorisant la flottaison. Ces structures ont un rôle fondamental dans la régulation de la flottabilité des colonies et filaments, particulièrement pendant les migrations verticales se produisant lors de la phase de stratification. Cette stratégie constitue un atout majeur pour une utilisation optimale des ressources nutritives entre la surface et les sédiments, où les nutriments (N et P) sont souvent abondants (Leitão et Couté, 2005), comme c'était le cas à Parentis (e.g. PT dans le sédiment pouvant atteindre les 97 mg·m⁻³).

Cependant, ces cyanobactéries n'étaient pas présentes dans ce lac seulement en été. D'ailleurs, l'une des particularités du lac de Parentis est la dominance presque continue des cyanobactéries filamenteuses N₂-fixatrices, qui peuvent provoquer des efflorescences. Pendant cette étude a été observée une succession des cyanobactéries, représentées en été 2006 par *Aphanizomenon flos-aquae* et *Anabaena circinalis* (respectivement 4 et 3% de la biomasse totale) (Figure 30) et se développant jusqu'à l'automne (12 et 7%), tandis qu'une autre cyanobactérie, *Anabaena flos-aquae*, représentait seulement 0,5%. Puis en hiver (janvier 2007), cette dernière devenait le taxon dominant en termes de biomasse (36% de la biomasse totale de 2,2 mg·L⁻¹) et de densité (11.047 cells·mL⁻¹), alors qu'*Aphanizomenon flos-aquae* représentait seulement 4% et qu'*Anabaena circinalis* disparaissait. Au printemps 2007, *Aphanizomenon flos-aquae* et *A. circinalis* réapparaissent (respectivement 11 et 9% de la biomasse), au détriment d'*Anabaena flos-aquae* (0,2%). Puis en été dominait *Anabaena flos-aquae* (7%) et *Anabaena circinalis* (2%), encore présentes en automne 2007 (5 et 0,7%), progressivement remplacées par *Actinocyclus normanii* (44%) et la cyanobactérie filamenteuse non N₂-fixatrice *Planktolyngbya limnetica* (37%). Il semblerait que *Anabaena flos-aquae* et *A. circinalis* aient des caractéristiques écologiques similaires puisqu'elles sont souvent associées, excepté en hiver, dont les conditions semblent être plus favorables à *Anabaena flos-aquae*.

La présence de cyanobactéries N₂-fixatrices dans le lac de Parentis n'est pas un fait nouveau. Des efflorescences d'*Anabaena flos-aquae* et d'*Aphanizomenon flos-aquae* sont observées depuis plusieurs décennies (Capdevielle, 1978; Institut de Géodynamique, 1987b; Beuffe, 2002). En effet, des apports d'origine industrielle ont contribué à l'accumulation de

phosphore dans le fond du lac (Institut de Géodynamique, 1987b) et, pendant la déstratification de la colonne d'eau à la fin de l'été, le relargage de phosphore stocké dans les sédiments vers la colonne d'eau crée des conditions propices à la prolifération de cyanobactéries (Sivonen et Jones, 1999). Ces organismes sont favorisés par les environnements riches en nutriments (principalement le phosphore) avec un faible rapport N:P (Levine et Schindler, 1999; Dokulil et Teubner, 2000). Selon Smith et al. (1995), un rapport N:P inférieur à 22 favorise la dominance de cyanobactéries N₂-fixatrices. Les densités élevées de cyanobactéries N₂-fixatrices à Parentis (comme à Soustons - paragraphe ci-dessous) ne sont donc pas étonnantes puisque ces deux lacs ont un rapport NT:PT inférieur à 22. Au contraire, ces cyanobactéries n'ont été observées que sporadiquement, et à des densités bien moindres, dans les autres trois lacs où le rapport NT:PT était beaucoup plus élevé (>30) (Figures 29, 31 et 32).

Bartram et al. (1999) indiquaient que dans les eaux eutrophes et hypereutrophes, les cyanobactéries dominent le phytoplancton en été, mais sont généralement remplacées par les diatomées à l'approche de l'hiver, en raison de l'augmentation de la turbulence et du manque de lumière. Cependant, des efflorescences de cyanobactéries ont été observées dans la présente étude à Parentis, même en hiver à des températures d'environ 7 °C et en l'absence de stratification thermique. En janvier 2009, des efflorescences dominées exclusivement par *Aphanizomenon flos-aquae* présentant des akinètes ont été également observées dans ce lac.

La plupart de cyanobactéries contiennent des vésicules gazeuses, leur permettant d'optimiser leur position verticale dans la colonne d'eau à une profondeur appropriée à leur survie et à leur croissance (Mur et al., 1999). Grâce à leur flottabilité, les cellules des cyanobactéries peuvent se déplacer jusqu'en surface et, à une irradiation solaire élevée former des écumes (Mazur et al., 2003). L'écume de surface poussée par le vent vers les rives peut causer des effets délétères chez les humains et les animaux (Falconer, 2006). Ces efflorescences peuvent ainsi être à l'origine de risques sanitaires pour les consommateurs d'eau insuffisamment traitée ou pour les baigneurs et les pratiquants d'activités nautiques (Leitão et Couté, 2005). Ce phénomène, lié à la dominance par des espèces productrices de toxines, est fréquemment observé dans les eaux douces et saumâtres du monde entier (Mazur et al., 2003). Les cyanobactéries dominantes dans le lac de Parentis sont d'ailleurs potentiellement toxiques, pouvant produire plusieurs toxines : *Anabaena flos-aquae* produit de l'anatoxine-a (S) (neurotoxine) et plusieurs microcystines (hépatotoxine), *Aphanizomenon*

flos-aquae et *Anabaena circinalis* produisent également des microcystines et un autre type de neurotoxine, la saxitoxine (Sivonen et Jones, 1999). Les neurotoxines peuvent avoir des effets sur l'influx nerveux, produisant maux de tête, vomissements, diarrhées ou paralysie. Les hépatotoxines peuvent avoir des effets négatifs tels que l'altération de la structure des cellules du foie, provoquer des insuffisances hépatiques voire l'initiation de cancers du foie. Certains pays ont eu à déplorer des accidents graves (Angleterre, Australie), voire mortels (Brésil), chez des personnes dialysées ou ayant consommé de l'eau en provenance de sites très contaminés par un ou plusieurs genres de cyanobactéries (Teixera et al., 1993).

En France, aucun cas humain n'a été, à l'heure actuelle, formellement établi (Leitão et Couté, 2005). Cependant, Capdevielle (1978) signalait des mortalités importantes et non expliquées de poissons dans le Lac de Parentis, à la suite d'efflorescences de cyanobactéries, sans pour autant avoir établi un lien de cause à effet. Le même signalait également des cas d'éruptions cutanées chez les baigneurs. Sachant que de nombreux sites de production d'eau potable ou de baignade sont le siège de proliférations cyanobactériennes, la Direction Départementale des Affaires Sanitaires et Sociales (DDASS) a renforcé la vigilance au niveau national à cet égard (Leitão et Couté, 2005).

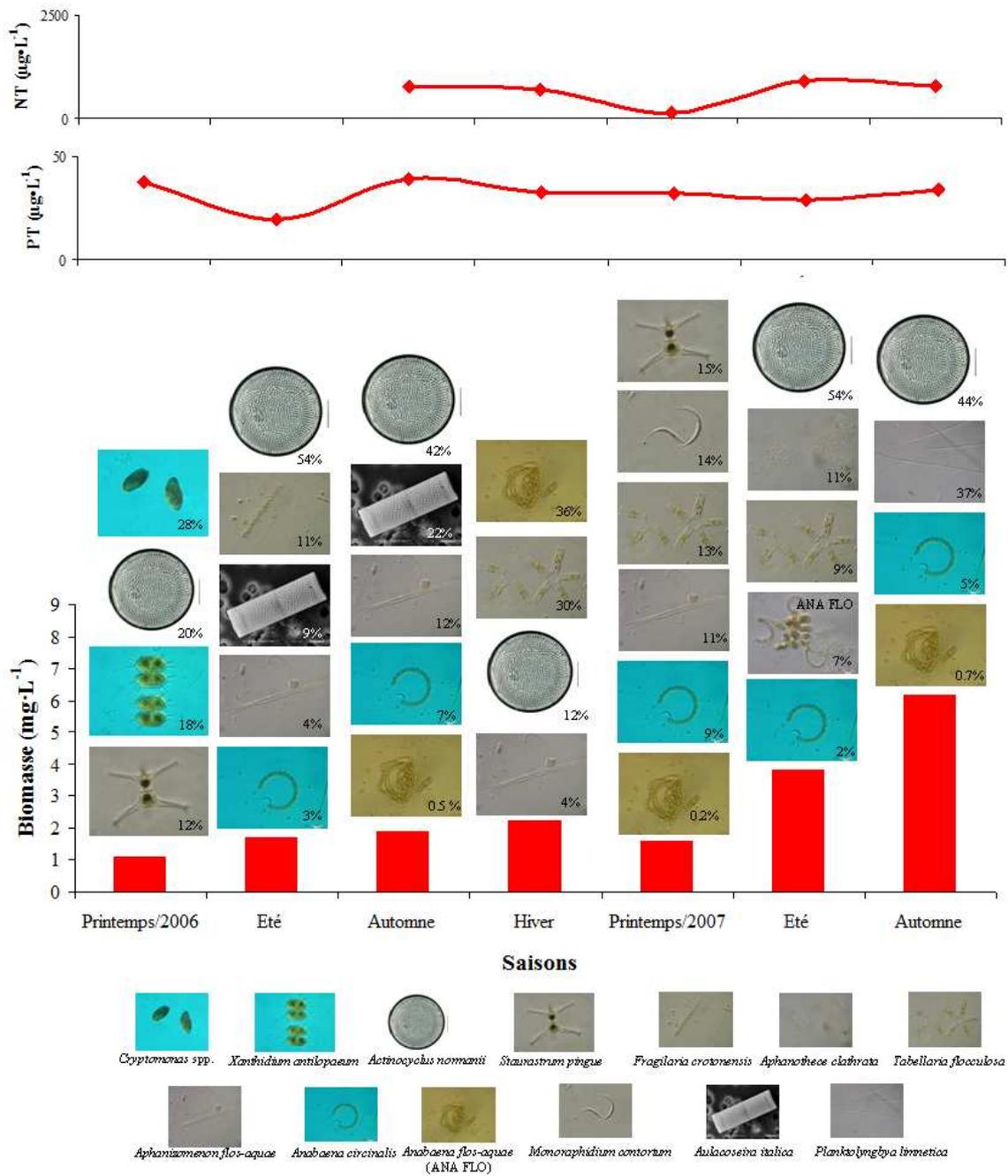


Figure 30. Biomasse relative du phytoplancton de la station centrale du lac de Parentis pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007.

Lacs d'Hourtin et de Lacanau

Comme le montre la Figure 28, dans ces deux lacs médocains les variables les plus significatives sont le COD, la conductivité et le $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$. D'ailleurs, dans ces deux systèmes ont été trouvées la teneur en matière organique (\approx COD entre 17 et 24 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) et la conductivité (250-320 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) les plus élevées des cinq lacs, une faible transparence (\approx 0.8-1,2 m) et un mélange vertical constant de la colonne d'eau (Figures 21 et 22). Ces variables peuvent être interprétées comme caractéristiques de systèmes humiques, très turbides et bien mélangés, où les algues passent la plupart du temps dans un environnement optiquement obscur (Naselli-Flores et Barone, 2007). Dans un système où la lumière est un facteur limitant, seules des espèces avec des traits morphologiques et physiologiques adaptés peuvent se développer. C'est exactement ce qui arrive dans les lacs d'Hourtin et Lacanau, où prédominent des cyanobactéries riches en phycocyanine, leur permettant d'exploiter l'énergie de tout le spectre de la lumière visible (Bodemer, 2004). De plus, les taxons prédominants ont des formes allongées, un diamètre faible et un rapport surface:volume élevé leur permettant d'augmenter leur capacité à mieux capter la lumière (O'Farrell et al., 2007). Le peu de variations saisonnières dans la composition phytoplanctonique, représentée principalement par des espèces typiques de systèmes constamment agités ou d'origine benthique, indique que ce sont les conditions physiques qui gouvernent la dynamique du phytoplancton de ces lacs. D'ailleurs, le phytoplancton dans ces deux lacs ne suit pas un modèle comme celui décrit par Sommer et al. (1986) pour les lacs tempérés. Il est possible que des conditions environnementales similaires à celles de lacs tropicaux, notamment la turbidité et un climat plus doux, aient par ailleurs favorisé la dominance d'espèces exotiques à Hourtin et Lacanau. Une approche non-taxonomique du phytoplancton présentée dans ce même chapitre (section 4.3) permettra d'analyser plus en détail son rapport avec l'environnement ainsi que les variables favorisant le développement d'espèces exotiques dans certains des lacs aquitains ici étudiés.

La Figure 31 montre que la biomasse phytoplanctonique du lac d'Hourtin était élevée, avec des valeurs oscillant entre 3 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ au printemps 2006 et 8 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en été 2006 et 2007. Une biomasse exceptionnellement élevée de 8 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ a été aussi rapportée en hiver, alors qu'à cette saison la production phytoplanctonique se trouve normalement à son niveau minimal (Sommer et al., 1986). Cela confirme le peu d'influence saisonnière sur la dynamique du phytoplancton, à l'exception des cyanobactéries filamenteuses (non-fixatrices de N_2)

Planktolyngbya limnetica et l'exotique tropicale *Planktolyngbya microspira*, qui étaient seulement présentes au cours des saisons les plus chaudes (i.e. printemps et été), représentant jusqu'à 20% de la biomasse totale (Figure 31). Ces espèces partagent des traits morphologiques similaires (forme allongée, petit diamètre et rapport surface:volume élevé) (Figure 40; Chapitre 5) leur permettant une capture plus efficace de la lumière (Kirk, 1994). En fait, les cyanobactéries peuvent maintenir un taux de croissance plus élevé que les autres organismes phytoplanctoniques quand l'intensité de lumière est faible, ce qui leur donne un avantage compétitif. Beaucoup de cyanobactéries ne peuvent pas survivre face à des fortes intensités de lumière durant des longues périodes. Cet aspect peut limiter leur distribution à des systèmes plus turbides et eutrophes (Mur et al., 1999), ce qui est le cas du lac d'Hourtin avec des concentrations moyennes annuelles élevées en phosphore total ($31 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) et en chlorophylle *a* ($19 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$).

La dominance d'espèces adaptées à des conditions de lumière faible dans le lac d'Hourtin n'est pas limitée qu'aux cyanobactéries. Pendant toute la période d'échantillonnage dominait la desmidiée exotique *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum* (Figure 31), typique du lac Tchad (Compère, 1977), ce qui suggère sa préférence pour les milieux turbides. Le lac d'Hourtin était également caractérisé par la présence d'espèces benthiques, dont les diatomées *Navicula radiosa*, espèce qui dominait en termes de biomasse en été 2007 (15%) et *Puncticulata radiosa*, assez fréquente dans le plancton aux printemps 2006, été et hiver 2007 (jusqu'à 16% de la biomasse totale). La cyanobactérie coloniale *Chroococcus minutus* dominait aussi entre l'automne 2006 et le printemps 2007 (jusqu'à 36%). La représentativité importante des formes benthiques témoigne d'un mélange vertical de la colonne d'eau (Silva et al., 1996; Hagerthey et Kerfoot, 2005; Szczepocka et Szulc, 2009). Paradoxalement, la composition du phytoplancton dans le lac d'Hourtin ne correspond pas à celle des lacs eutrophes classiques, constituée par des chlorophytes ou des cyanobactéries N_2 -fixatrices. Scheffer et al. (1997) indiquaient que la dominance par des Oscillatoriaceae (e.g. *Planktolyngbya*), observée à Hourtin, peut représenter un état d'alternance stable de la communauté algale des lacs peu profonds, où ces cyanobactéries tolérantes à l'ombre sont susceptibles de provoquer une augmentation de la turbidité favorisant leur avantage compétitif.

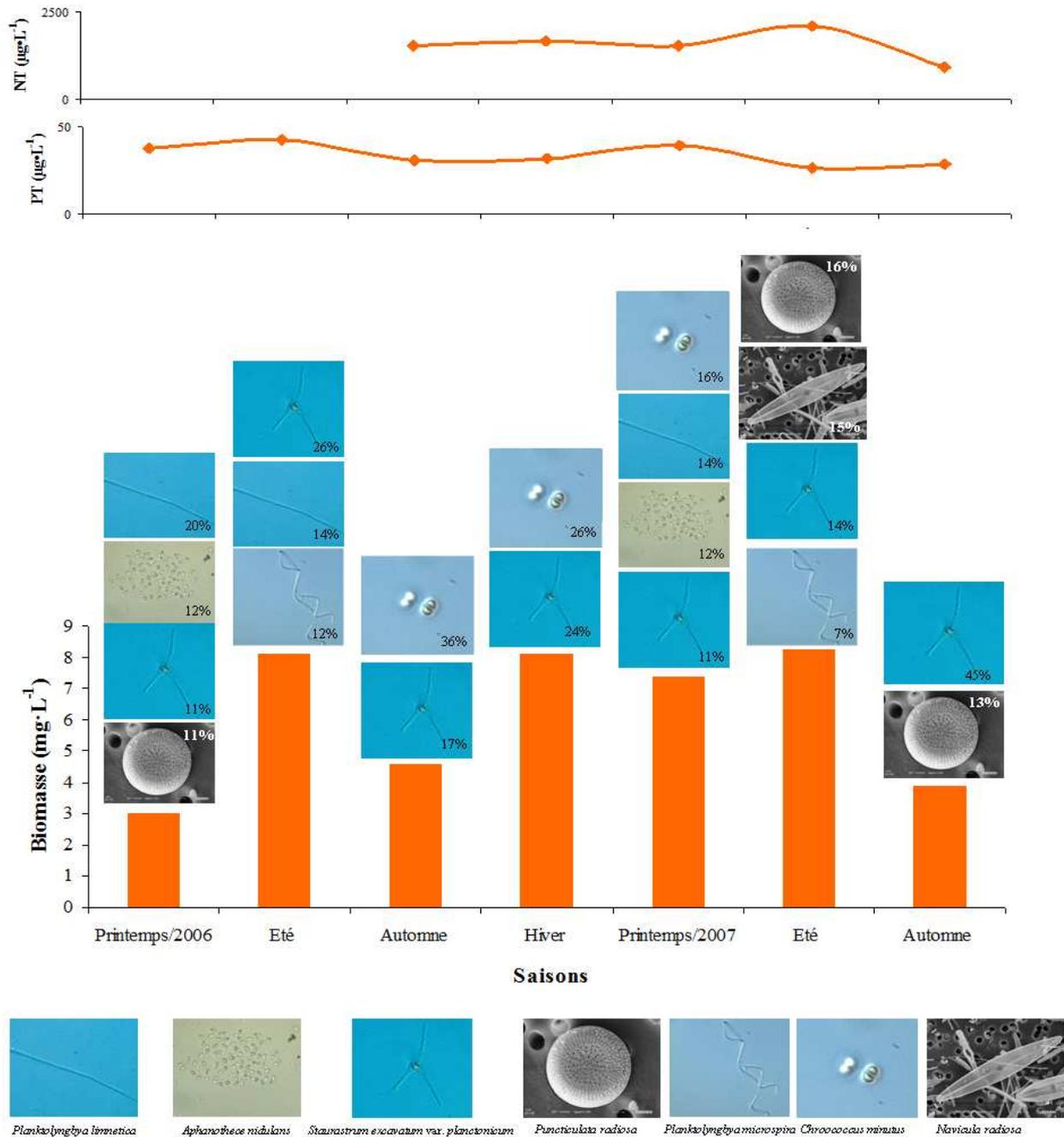


Figure 31. Biomasse relative du phytoplancton de la station centrale du lac d'Hourtin pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007.

Dans le lac de Lacanau ont été enregistrées des biomasses comparables à celles d'Hourtin avec des valeurs oscillant entre $2 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en printemps, été et hiver 2006, et $7 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en automne de la même année (Figure 32). Plusieurs taxons communs avec Hourtin ont été observés, probablement en lien avec la connectivité entre les deux systèmes ainsi qu'avec des conditions environnementales similaires (COD et conductivité élevés, faible transparence). Plusieurs desmidiées prédominaient en termes de biomasse tout au long de l'année, sauf au printemps 2006 (Figure 32). L'espèce la plus fréquente et dominante était *Staurodesmus cuspidatus* (13 à 42%), suivie de *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum* (jusqu'à 43%) et *S. tetracerum* (jusqu'à 18%). *Staurodesmus cuspidatus* et *Staurastrum tetracerum* sont typiques de lacs mésotrophes à modérément eutrophes (Brook, 1982), tandis que *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum*, dominante à Hourtin, est typique des milieux turbides. Au printemps et en été 2006-2007 prédominaient les diatomées *Puncticulata radiosa*, *Urosolenia longiseta* et *Aulacoseira ambigua* (7-13%), les deux premières étant typiques des milieux mésotrophes, d'eaux claires et bien mélangées (Reynolds, 2006). Dominaient également, durant toute la période d'étude, des cyanobactéries filamenteuses observées à Hourtin, qui sont bien adaptées à une forte turbidité grâce à leur morphologie allongée (Kirk, 1994). Parmi celles-ci, citons notamment *Planktolyngbya limnetica*, ainsi que les taxons exotiques *P. microspira* et la pseudo-filamenteuse *Cyanodictyon tropicale*, plus abondante qu'à Hourtin. En plus des espèces bien adaptées aux faibles conditions de lumière et au mélange de la colonne d'eau, la dominance de certains taxons indicateurs de mésotrophie et absents à Hourtin témoignent d'une meilleure qualité de l'eau du lac de Lacanau. Cela est confirmé par des teneurs en chlorophylle ($\approx 9 \text{ }\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) et en phosphore total ($\approx 23 \text{ }\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) plus faibles, ainsi qu'une transparence un peu plus élevée ($\approx 1.2 \text{ m}$) qu'à Hourtin.

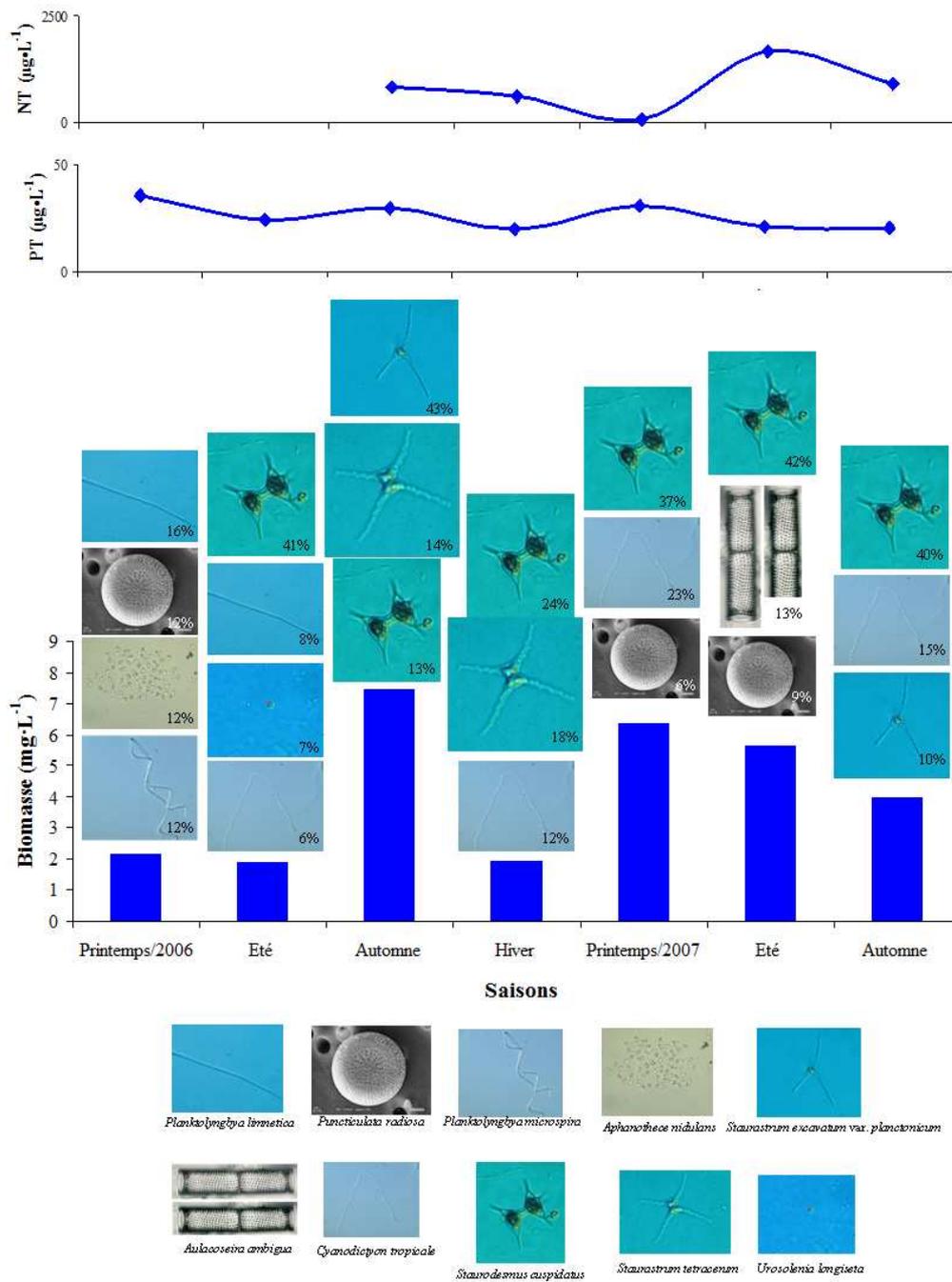


Figure 32. Biomasse relative du phytoplancton de la station centrale du lac de Lacanau pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007.

Lac de Soustons

Les résultats de l'ACP basée sur les variables environnementales des cinq lacs (Figure 28) révèle une relation significative entre le lac de Soustons et la silice, les nitrates, la chlorophylle *a* et le phosphore total, ainsi qu'un rapport négatif avec la transparence pour la plupart des dates (excepté en automne-hiver 2007). Les trois derniers paramètres expriment le niveau hypereutrophique du lac, avec des concentrations moyennes annuelles en chlorophylle ($60 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) et en phosphore total ($88 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) très élevées et des valeurs de transparence faibles ($\approx 0,9$ m). La biomasse phytoplanctonique était toujours très élevée avec des valeurs oscillant entre 4 et $33 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (Figure 33). L'ACP basée sur les variables environnementales et les saisons discrimine les paramètres physico-chimiques en deux groupes : saisons chaudes (printemps-été) et froides (automne-hiver) (Figure 34). Dans la même figure, l'ACP basée sur le phytoplancton et les saisons discrimine les communautés selon les deux années de prélèvement. Bien que des variations dans la composition spécifique aient été observées d'une année à l'autre, les diatomées dominaient dans toutes les saisons, sauf en hiver. D'ailleurs, des concentrations en silice importantes ont été mesurées à chaque prélèvement (jusqu'à $7,5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$), excepté au printemps 2007 ($0,25 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) (Figure 33), alors que les diatomées représentaient 50% de la biomasse. Les assemblages de phytoplancton étaient toujours dominés par des espèces typiques des milieux extrêmement eutrophes. Plusieurs taxons étaient d'origine benthique, principalement représentés par des diatomées pennées.

Entre le printemps et l'automne 2006, la biomasse phytoplanctonique était caractérisée par les chlorophytes *Scenedesmus quadricauda* et *S. opoliensis* (Figure 33), souvent dominantes dans les lacs turbides, continuellement mélangés et peu profonds (Oliver et Ganf, 2000). Les diatomées pennées *Nitzschia intermedia* et *Ulnaria biceps* dominaient au printemps (16%) tandis que la diatomée centrique *Aulacoseira ambigua* était principalement observée à l'été et à l'automne (6%). A cette même période dominait la cyanobactérie filamenteuse N_2 -fixatrice *Aphanizomenon gracile* (21% en été, 49% à l'automne), fréquemment observée dans les lacs peu profonds hypereutrophes où l'adaptation à un environnement extrême est indispensable (Nixdorf et al., 2003).

La dominance de la chrysophyte *Mallomonas lefevriana* en hiver, là où la biomasse était la plus faible ($4 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$), est conforme aux observations de Siver et Chock (1986) qui l'associent à des températures faibles. Elle est soulignée dans cette étude par l'analyse en composantes principales (Figure 34), qui indique également un rapport de cette espèce avec

des concentrations en nitrates élevées. Ces nitrates sont assimilés en faibles quantités par les plantes pendant l'hiver (McCarthy, 1980), d'où leur concentration élevée pendant cette période ($1039 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). Ces teneurs élevées en nitrates n'ont été observées qu'à Soustons, et étaient au-dessous du seuil de détection dans les autres lacs (Figure 20).

Entre le printemps et l'automne 2007, la communauté était dominée par des diatomées (jusqu'à 20% de la biomasse) déjà présentes en 2006 (Figure 33), dont *Aulacoseira ambigua*, *Ulnaria biceps*, *Nitzschia intermedia*, ainsi que *Staurosira construens*, *Fragilaria nanana* et *Ulnaria ulna*. Certaines de ces espèces sont caractéristiques d'assemblages rencontrés dans des milieux riches en matière organique (Hofmann, 1994; Tison et al., 2005), ainsi que dans des systèmes eutrophiques (Hofmann, 1994). Au printemps 2007, un des taxons représentatifs de la communauté phytoplanktonique était un morphotype de la cyanobactérie pantropicale N_2 -fixatrice *Cylindrospermopsis* (8%) présentant un stade jeune de développement (Moustaka-Gouni et al., 2009). Cette espèce est potentiellement toxique et sa prolifération est favorisée dans des sites où la pression anthropique est forte (Padisák, 1997; Vidal et Kruk, 2008). Dans les régions tropicales, *C. raciborskii* se développe dans les lacs profonds stratifiés (>50 m) et persiste pendant toute l'année, tandis que dans les zones tempérées cette cyanobactérie préfère les lacs peu profonds et les saisons chaudes (Briand et al., 2004; Vidal et Kruk, 2008), d'où sa présence au printemps (21 °C) dans le lac de Soustons. Cette espèce semble avoir depuis les années 1990 un comportement invasif en Europe (Leitão et Couté, 2005). En plus de cette cyanobactérie, d'autres espèces tropicales ont été identifiées dans ce lac, même si elles n'étaient pas abondantes. Une étude plus détaillée concernant la taxonomie de ces espèces exotiques, ainsi que les mécanismes possibles de leur dispersion dans trois de ces cinq lacs, est présentée dans le Chapitre 5.

La diatomée *Nitzschia intermedia* (20%) dominait en été 2007, suivie de la cyanobactérie *Romeria elegans* (15%) (Figure 33), laquelle a été rapportée dans des lacs et étangs oligotrophes à mésotrophes, mais rarement dans des systèmes hypereutrophes (Komárek et al., 2003). Sa dominance à Soustons indique que cette espèce peut également se rencontrer dans des systèmes extrêmement riches en nutriments. Enfin, en automne prédominait la desmidiée *Staurastrum chaetoceras* (15%), typique de lacs eutrophes (Spijkerman et Coesel, 1998; Coesel et Meesters, 2007).

Dans le lac de Soustons a été observée la richesse algale la plus élevée des cinq systèmes étudiés (366 taxons) (Annexe 3), attribuable à une diversité d'habitats plus importante, caractéristique des lacs peu profonds (eau, variété de substrats) (Padišák et Reynolds, 2003) à laquelle s'ajoutent des conditions fluctuantes où les éléments limitants varient fréquemment (O'Farrell et al., 2007). En effet, ce petit lac (3,8 km²) possède un vaste bassin versant (350 km²) d'une surface comparable à celui d'Hourtin (360 km²), mais avec un renouvellement beaucoup plus rapide de l'eau (tous les 8 jours), le rendant plus sensible aux pollutions accidentelles et aux variations des flux entrants. La dominance des taxons caractéristiques de milieux riches en matière organique indique que ce lac est soumis à des apports allochtones excessifs. Dans ces conditions la matière organique autochtone et allochtone n'est pas complètement minéralisée et une quantité croissante de débris sédimente dans le fond, où les processus anaérobiques apparaissent (Sládeček, 1973).

Dans ces conditions où les nutriments ne sont jamais limitants (parce qu'ils sont toujours présents ou parce qu'ils sont ajoutés fréquemment), les pics intermédiaires comme ceux qui se produisent généralement au printemps ou à l'automne sont absents ; ce sont donc les variables physiques qui deviennent dominantes (Reynolds, 1984b), particulièrement le vent et les variations de température (Phillips, 2005). La température joue ainsi un rôle primordial dans ce lac, où la composition change drastiquement en hiver pour être dominée par un petit pool d'espèces tolérantes aux eaux froides. En outre, la dominance d'espèces benthiques indique un échange direct avec le sédiment lié à une forte influence du vent, lequel libère également le phosphore contenu dans le sédiment vers la colonne d'eau. Cet enrichissement en nutriments favorise une croissance phytoplanctonique excessive, limitant la pénétration de la lumière (Phillips, 2005). Cela explique probablement la disparition des macrophytes submergées à Soustons, comme l'observe Scheffer (2001) dans d'autres lacs avec des conditions similaires. Une étude plus approfondie concernant cet aspect est présentée dans le Chapitre 7 consacré aux macrophytes aquatiques des lacs aquitains.

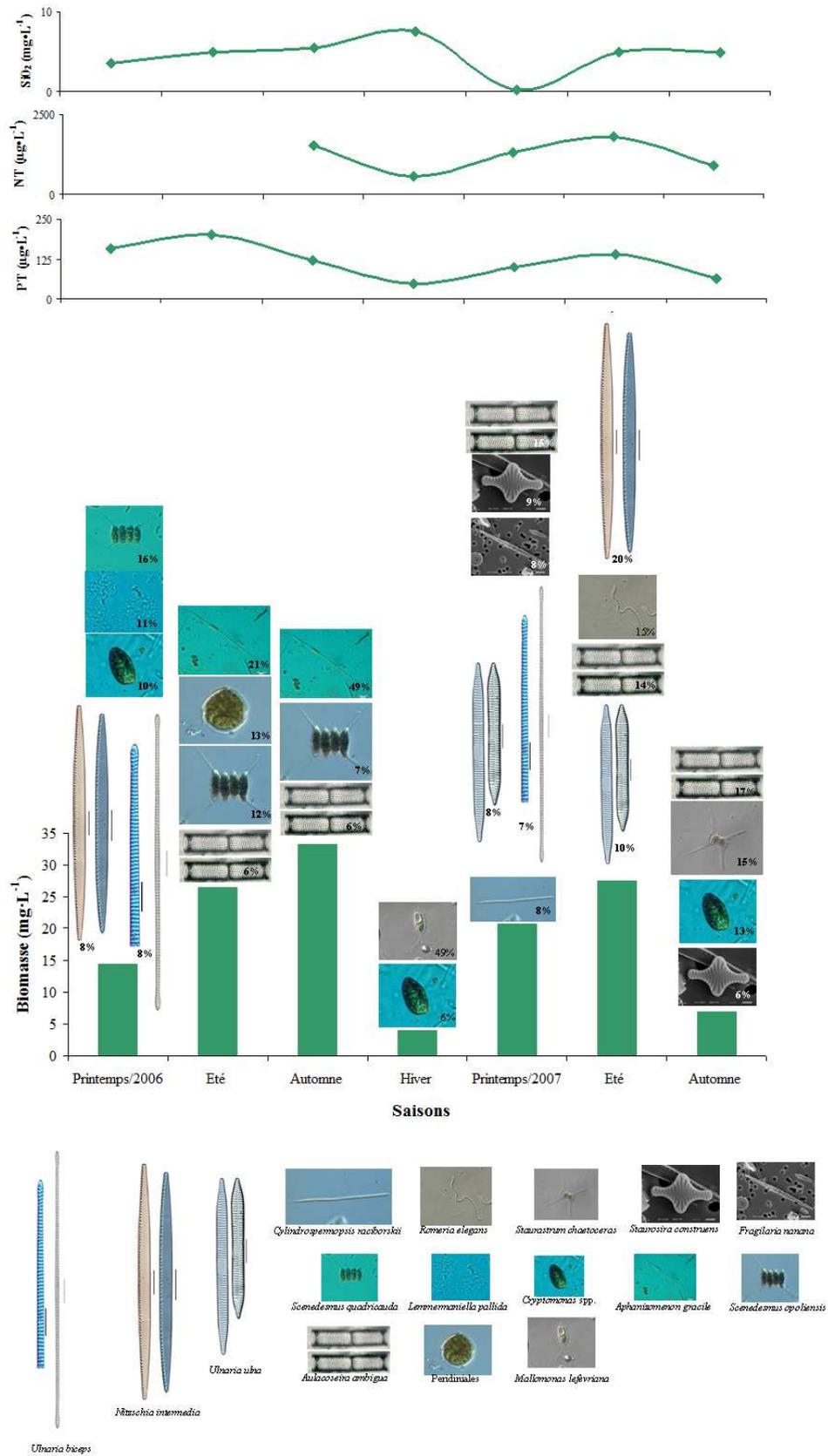


Figure 33. Biomasse relative du phytoplancton de la station centrale du lac de Soustons pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007.

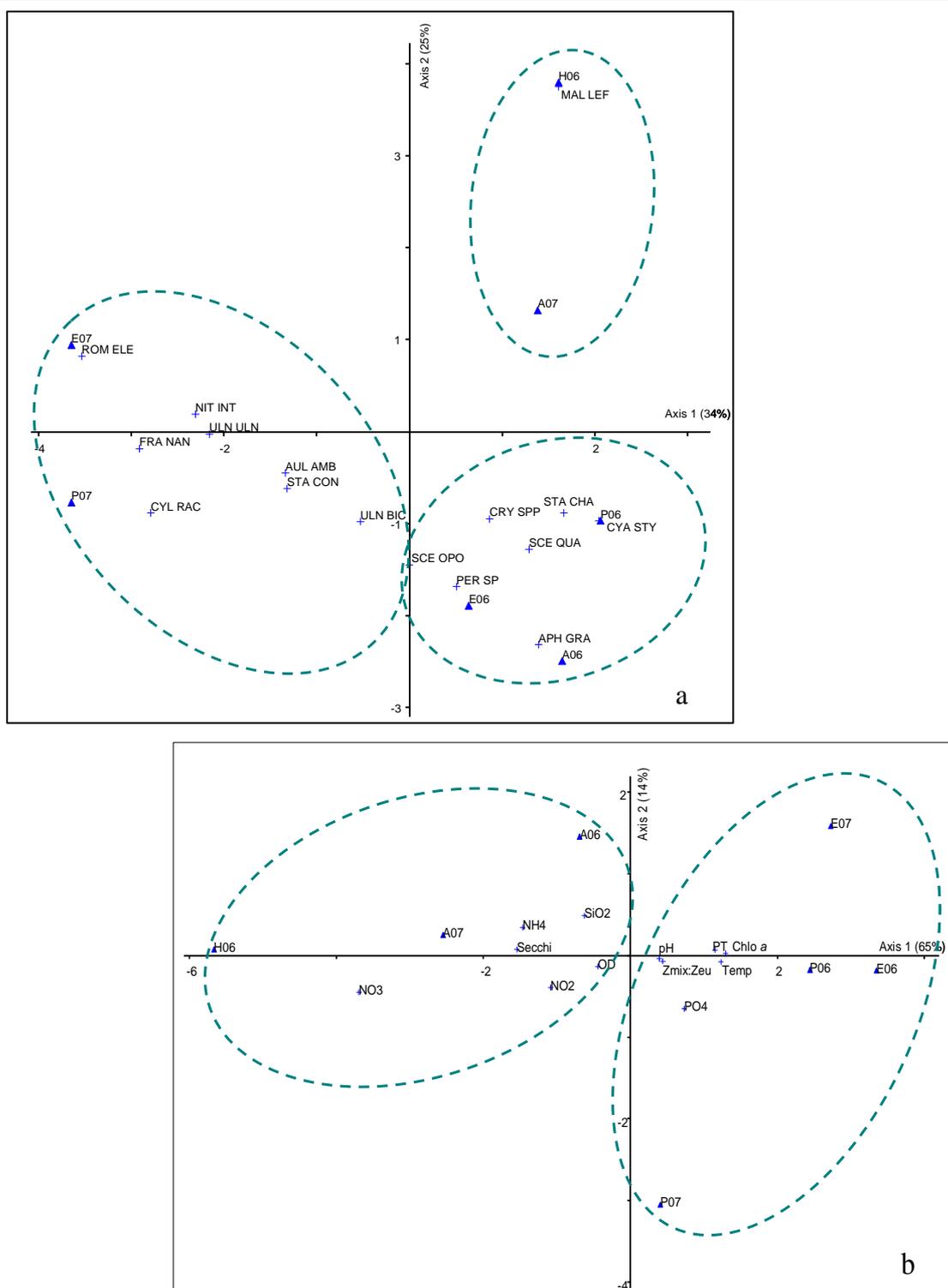


Figure 34. Analyse en composantes principales (ACP) du phytoplancton (a) et des variables environnementales (b) dans le lac de Soustons pendant la période Printemps/2006 – Automne/2007 (P : printemps ; E : Eté, A : Automne, H : Hiver ; 06 : 2006, 07 : 2007). Abréviations : *Aphanizomenon gracile* (APH GRA), *Aulacoseira ambigua* (AUL AMB), *Cylindrospermopsis raciborskii* (CYL RAC), *Cryptomonas* spp. (CRY SPP), *Fragilaria nanana* (FRA NAN), *Cyanonephron styloides* (CYA STY), *Mallomonas lefevriana* (MAL LEF), *Nitzschia intermedia* (NIT INT), Peridinales (PER SP), *Romeria elegans* (ROM ELE), *Scenedesmus opoliensis* (SCE OPO), *S. quadricauda* (SCE QUA), *Staurastrum chaetoceras* (STA CHA), *Staurisira construens* (STA CON), *Ulnaria biceps* (ULN BIC), *Ulnaria ulna* (ULN ULN).

Le rapport entre le phytoplancton, l'évolution saisonnière et les variables environnementales n'était pas évident dans tous les lacs, en considérant les algues au niveau spécifique. Cependant, la composition spécifique ainsi que la biomasse phytoplanctonique témoignent de l'état trophique de chaque lac. L'étude fonctionnelle du phytoplancton, présentée dans la prochaine section montre en revanche que la dynamique et la structure du phytoplancton de ces lacs dépendent fortement des caractéristiques physiques particulières à chaque système.

4.3 Une approche fonctionnelle

4.3.1 Introduction

Depuis plusieurs décennies, le phytoplancton est utilisé comme indicateur biologique en raison de sa capacité à répondre rapidement aux changements environnementaux. Ainsi, plusieurs indices utilisant les algues aux niveaux générique et spécifique ont été développés (Palmer, 1969; Palmer, 1980; Rott, 1984; Dokulil, 2003; Lepistö et al., 2004). Cependant, il a été observé que les groupes polyphylétiques d'algues répondent de façon similaire à un ensemble de conditions environnementales selon leurs demandes écologiques et leurs caractéristiques adaptatives. En se basant sur cette notion, une nouvelle approche non-taxonomique dénommée « groupes fonctionnels » a été proposée par Reynolds et al. (2002). Ce système comprend 38 assemblages conçus d'après la co-occurrence fréquente d'espèces dans la nature (Reynolds et al., 2002; Padisák et al., 2009). Il permet de classifier les algues planctoniques selon leurs tolérance et sensibilité à la lumière, aux nutriments, aux facteurs physiques (mélange, écoulement) et aux pertes (sédimentation, prédation). Ce système a été validé pour différents états trophiques et types d'eau de surface (lacs, réservoirs, rivières), sans limitation géographique (Huszar et Caraco, 1998; Reynolds et al., 2002; Huszar et al., 2003; Alves-de-Souza et al., 2006; Devercelli, 2006; Caputo et al., 2008; Padisák et al., 2009). Cette approche offre une vision nouvelle, complexe et intégrante qui permet d'expliquer et prédire la réorganisation des communautés phytoplanctoniques vis-à-vis des changements environnementaux (de Tezanos Pinto, 2008).

Cette approche non-taxonomique a été utilisée dans cette thèse afin d'étudier l'évolution temporelle (successions saisonnières) et la distribution spatiale (intra-lac et inter-lac) du phytoplancton dans 5 lacs différents des points de vue morphologique et trophique. Ainsi, les communautés phytoplanctoniques présentent des changements significatifs au cours d'une même année (Sommer et al., 1986), d'où l'importance de déterminer si les groupes fonctionnels répondent de la même manière à ces processus cycliques. En outre, la distribution horizontale du phytoplancton dans une masse d'eau étant hétérogène (Reynolds, 2006), il était important d'identifier les différences entre les groupes fonctionnels de la zone de profondeur maximale et ceux de la zone littorale, étant donné que ces deux zones de chacun des plans d'eau peuvent être influencées par des variables assez différentes (impact du vent, vagues, présence de végétation). Un autre aspect mis en évidence dans la présente étude

est la présence de plusieurs espèces exotiques dans certains des lacs étudiés. Dans ce contexte, cette deuxième partie du quatrième chapitre tente de répondre à certains des objectifs principaux énumérés à la fin de l'introduction générale.

4.3.2 Méthodologie

Un total de 60 échantillons de phytoplancton a été analysé dans ce travail. Pour étudier la variabilité temporelle, ont été utilisés les résultats des analyses des échantillons prélevés à chaque saison entre Mai 2006 et Janvier 2007. Pour étudier la variabilité intra-lac, trois stations correspondantes à 1) la zone de profondeur maximale du lac (station 1) et 2) deux stations localisées dans la zone littorale des rives Ouest (station 2) et Est (station 3), près de la zone d'implantation de communautés de macrophytes ont été considérées. Pour étudier la variabilité inter-lac, cinq lacs localisés dans la même région mais différant par leurs caractéristiques environnementales (régime de mélange, profondeur, état trophique, contenu humique) ont été considérés (Hourtin, Lacanau, Cazaux, Parentis et Soustons). Les espèces phytoplanctoniques ont été classées en groupes fonctionnels *sensu* Reynolds et al. (2002) (Tableau 8). Une actualisation de cette classification a été prise en compte (Padisák et al., 2009). La méthodologie détaillée est décrite dans l'article correspondant à ce chapitre.

4.3.3 L'article central

Les résultats obtenus dans ce chapitre sont détaillés dans l'article «Succession fonctionnelle et diversité du phytoplancton dans des lacs sujets à l'invasion d'algues exotiques» qui sera soumis dans le journal *Limnology and Oceanography*. Les mots clés utilisés pour décrire ce travail sont : phytoplancton, groupes fonctionnels, état trophique, lacs atlantiques français, algues exotiques.

4.3.3.1 Résumé de l'article en français

La succession des communautés phytoplanctoniques a été étudiée dans la zone profonde (zone euphotique) et dans la zone littorale de cinq lacs (Hourtin, Lacanau, Cazaux, Parentis, Soustons) localisés sur le littoral aquitain et caractérisés par des variables environnementales présentant des états différents (régime de mélange, profondeur, état trophique, contenu humique). L'approche fonctionnelle *sensu* Reynolds et al. (2002) a été

utilisée pour évaluer la dynamique du phytoplancton et sa relation avec l'environnement, ainsi que pour identifier les facteurs favorisant le succès des algues exotiques. La succession saisonnière était marquée dans la plupart des systèmes et les espèces exotiques dominaient seulement dans les lacs bruns-humiques (Hourtin et Lacanau). Les groupes fonctionnels du phytoplancton, similaires dans les trois stations de chaque lac, présentaient des différences notables entre les lacs, principalement liées à leur état trophique. Les assemblages dans les lacs humiques et non-stratifiés étaient caractérisés par des algues bien adaptées à la faible lumière et au mélange de la colonne d'eau. Dans les lacs stratifiés prédominaient des espèces avec des adaptations (flagelles, forme cylindrique, etc.) leur permettant de limiter la sédimentation. La dominance d'espèces exotiques tropicales seulement dans les lacs bruns pourrait être reliée à leur capacité à se développer dans des conditions de faible luminosité et de turbidité importante. Ces taxons exotiques sont de bons compétiteurs, mais pour la lumière seulement, puisque dans des conditions d'éclairage plus important, elles ne montrent que de faibles performances indépendamment du statut trophique et du régime de mélange.

Tableau 8. Traits caractéristiques des différents groupes fonctionnels (Reynolds, 2006).

Groupe fonctionnelle	Habitat	Espèces représentatives	Résistance	Sensibilités
A	Eaux claires, souvent bien mélangées, lacs de faible alcalinité	<i>Urosolenia</i> , <i>Cyclotella comensis</i>	Carence en nutriments	Augmentation du pH
B	Mélange vertical des eaux, lacs mésotrophes de taille petite à moyenne	<i>Aulacoseira subartica</i> , <i>A. islandica</i>	Carence de lumière	Augmentation du pH, appauvrissement en Si, stratification
C	Eaux mélangées, lacs eutrophes de taille petite à moyenne	<i>Asterionella formosa</i> , <i>Aulacoseira ambigua</i> , <i>Stephanodiscus rotula</i>	Manque de lumière et de C	Épuisement en Si, stratification
D	Eaux peu profondes, troubles et enrichies, présents dans les rivières	<i>Synedra acus</i> , <i>Nitzschia</i> spp., <i>Stephanodiscus hantzschii</i>	Écoulement	Raréfaction des nutriments
N	Épilimnion mésotrophe	<i>Tabellaria</i> , <i>Cosmarium</i> , <i>Staurodesmus</i>	Carence en nutriments	Stratification, Augmentation du pH
P	Épilimnion eutrophe	<i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Closterium aciculare</i> , <i>Staurastrum pingue</i>	Lumière modérée et manque de C	Stratification, raréfaction en Si
T	Eaux profondes, épilimnion bien mélangé	<i>Geminella</i> , <i>Mougeotia</i> , <i>Tribonema</i>	Manque de lumière	Carence en nutriments
S1	Couches d'eaux troubles et mélangées	<i>Planktothrix agardii</i> , <i>Limnothrix redekei</i> , <i>Pseudanabaena</i>	Conditions de très faible luminosité	Écoulement
S2	Eaux peu profondes, couches d'eaux troubles et mélangées	<i>Spirulina</i> , <i>Arthrospira</i>	Conditions de faible luminosité	Écoulement
S _N	Couches d'eaux chaudes et mélangées	<i>Cylindrospermopsis</i> , <i>Anabaena minutissima</i>	Conditions pauvres en azote	Écoulement
Z	Eaux profondes, claires, couches mélangées	<i>Synechococcus</i> , prokaryote picoplankton	Faible concentration de nutriments	Manque de lumière, broutage
X3	Eaux peu profondes, claires, couches mélangées	<i>Koliella</i> , <i>Chrysooccus</i> , eukaryote picoplankton	Faible alcalinité	Mélange, broutage
X2	Eaux peu profondes, claires, couches mélangées dans des lacs méso-eutrophes	<i>Plagioselmis</i> , <i>Chrysochromulina</i>	Stratification	Mélange, organismes filtreurs
X1	Eaux peu profondes, couches d'eaux mélangées et conditions enrichies	<i>Chlorella</i> , <i>Ankyra</i> , <i>Monoraphidium</i>	Stratification	Carence en nutriments, organismes filtreurs
Y	Lacs généralement petits et enrichis	<i>Cryptomonas</i> , <i>Peridinium lomnickii</i>	Manque de lumière	Phagotrophes
E	Lacs généralement petits, oligotrophes, d'alcalinité faible, lacs ou étangs hétérotrophes	<i>Dinobryon</i> , <i>Mallomonas</i> , <i>Synura</i>	Carence en nutriments (recours à la mixotrophie)	Manque en CO ₂
F	Épilimnion claire	Chlorophytes coloniales: <i>Botryococcus</i> , <i>Pseudosphaerocystis</i> , <i>Coenochloris</i> , <i>Oocystis lacustris</i>	Carence en nutriments	Manque en CO ₂ (?), Forte turbidité
G	Colonnes d'eaux petites et riches en nutriments	<i>Eudorina</i> , <i>Volvox</i>	Forte luminosité	Carence en nutriments
J	Lacs, étangs ou rivières peu profonds et enrichis	<i>Pediastrum</i> , <i>Coelastrum</i> , <i>Scenedesmus</i> , <i>Golenkinia</i>		Faibles conditions de luminosité
K	Colonnes d'eaux petites et avec des nutriments	<i>Aphanothece</i> , <i>Aphanocapsa</i>		Mélange profond
H1	Nostocales fixatrices d'azote	<i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Aphanizomenon</i>	Faible azote et carbone	Mélange, faible lumière, et faible niveau de phosphore
H2	Nostocales fixatrices d'azote de lacs mésotrophes plus vastes	<i>Anabaena lemmermanni</i> , <i>Gloeotrichia echinulata</i>	Faible azote	Mélange, faible lumière
U	Épilimnion d'été	<i>Uroglena</i>	Faibles nutriments	Manque de CO ₂
Lo	Épilimnion d'été sur lacs mésotrophes	<i>Peridinium willei</i> , <i>Woronichinia</i>	Nutriments dispersés dans la colonne d'eau	Mélange prolongé ou profond
L _M	Épilimnion d'été sur lacs eutrophes	<i>Ceratium</i> , <i>Microcystis</i>	Très faibles niveaux de C, stratification	Mélange, faible lumière
M	Couches d'eaux mélangées de petits lacs eutrophes, faibles latitudes	<i>Microcystis</i> , <i>Sphaerocavum</i>	Fort ensoleillement	Écoulement, faible luminosité globale
R	Métalimnion de lacs mésotrophes stratifiés	<i>Planktothrix rubescens</i> , <i>P. mougeotii</i>	Faible lumière et forte ségrégation	Instabilité
V	Métalimnion de lacs eutrophes stratifiés	<i>Chromatium</i> , <i>Chlorobium</i>	Très faible lumière et forte ségrégation	Instabilité
W1	Petits étangs naturels	Euglenoids, <i>Synura</i> , <i>Gonium</i>	DBO élevée	Broutage
W2	Lacs mésotrophes peu profonds	Bottom-dwelling <i>Trachelomonas</i> (e.g.	?	?

		<i>Trachelomonas volvocina</i>)		
Q	Petits lacs humiques	<i>Gonyostomum</i>	Eaux troubles	?

4.3.3.2 Article: *Phytoplankton functional succession and diversity in lakes subject to exotic algae invasion*

Maria Cellamare^{1*}, Maria Leitão², Paula de Tezanos Pinto³, Michel Coste¹, Sébastien Boutry¹
and Jacques Haury⁴

1. Cemagref, UR REBX, F-33612 Cestas Cedex, France.
2. Bi-Eau, 15 Rue Lainé-Laroche, 49000, Angers, France.
3. FCEyN-UBA, CONICET, Laboratorio de Limnología, Buenos Aires, Argentina.
4. AGROCAMPUS OUEST/INRA Rennes, Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65, rue de Saint-Brieuc, CS 84215, F 35042 Rennes cedex, France.

*Corresponding author:

E-mail address: maria_cellamare@yahoo.com (M. Cellamare)

Abstract

Phytoplankton succession was studied in both pelagic and littoral zone of five coastal temperate lakes located in the same region but characterized with different environmental features (mixing regime, depth, trophic status, humic content). Functional approach *sensu* Reynolds was used to evaluate phytoplankton dynamics and its relation with the environment and to identify which factors favour the success of exotic species. Seasonal succession was evident in most of the systems and exotic algae dominated in both humic lakes. Phytoplankton functional groups were similar in the stations within each lake whereas differences between the lakes mainly depended on trophic status. Assemblages in the brown-coloured and non-stratified systems were characterized by algae well-adapted to low light and mixed conditions. In the stratified lakes, species with adaptations to reduce sinking predominated. Dominance of exotic tropical taxa only in the brown-coloured lakes might be related with their high efficiency in low light-turbid conditions. These exotic species are good light competitors only as in better illuminated scenarios they performed poorly regardless of the nutrient status and the mixing regime.

Keywords: phytoplankton functional groups, exotic algae invasion, diversity, trophic status, French Atlantic lakes.

Introduction

Ecosystem properties depend greatly on the functional characteristics of the organisms present and their distribution and abundance over space and time (Hooper et al., 2005). The opposite is also true, as strong environmental filters could limit functional composition to a relatively restricted range of characteristics (Hooper et al., 2005). Phytoplankton ecology seeks to unravel the mechanisms responsible for patterns in algae distribution, both in space and time. Phytoplankton is an extremely diverse polyphyletic group of organisms; they are an excellent model system to address fundamental ecological questions because of their small size, short generation times, large population numbers (Litchman and Klausmeier, 2008) and fast response to environmental filters. It is intriguing why certain species either native or exotic, are more favoured than others in the assembly of communities. The occurrence of a dominant phytoplankton species depends upon complex factors, including the physical structure of the water column, nutrient availability and grazing pressure (Reynolds, 1980). Likewise, functional traits to a large extent define ecological niche of a species that makes them crucial for determining the distribution of species or functional groups along various environmental gradients (Litchman et Klausmeier, 2008). Hence the identity of a dominant species is tightly linked to its ecological traits and their interplay with the prevailing biotic and abiotic interactions. A dominant species, either native or exotic, may affect ecosystem functioning by triggering major changes in biomass, community composition, diversity and nitrogen budgets, among others.

Phytoplankton species adopt diverse strategies in response to environmental forces. These are related to morphological (size, shape) and physiological (plasticity nutritional status, buoyancy), which influence essential processes such as growth, sedimentation and nutrient acquisition (de Tezanos Pinto et al., 2007). In addition to individual species responses, functional characteristics provide a better insight into how communities respond to environmental changes (Souza et al., 2008). Functional approaches reduce system complexity by aggregating species by some shared role they play in a particular ecosystem function (Simberloff et Dayan, 1991). Likewise, a novel approach to assess diversity is from a functional perspective (e.g. Petchey et al., 2004). Reynolds et al. (2002) proposed a phytoplankton functional scheme grouping planktonic algae sharing similar morphological, physiological and ecological characteristics. These grouping delimit 38 phytoplankton functional groups, encompassing all possible planktonic taxa (Padisák et al., 2009). This functional approach to phytoplankton ecology analyses was validated in lakes, reservoirs and

rivers, in multiple geographical regions (Huszar et al., 2003; Leitão et al., 2003; Alves-de-Souza et al., 2006; Devercelli, 2006; Caputo et al., 2008; Crossetti et Bicudo, 2008; Becker et al., 2009).

Phytoplankton functional distribution and diversity patterns may change dramatically both in space and time. In space, major differences may occur between littoral and pelagic areas. In the open-water zone of deep lakes, phytoplankton vertical distribution is strongly shaped by the light gradient, and the physical instability of the water column (Calijuri et al., 2002). Conversely, littoral regions are usually well-mixed environments, with a complex nutrient dynamics due to a high interface with the sediments. Littoral areas are usually highly vegetated, which impair phytoplankton production (Mitchell, 1989). In shallow lakes, spatial differences in phytoplankton composition within littoral and pelagic areas can be important, particularly due to vegetation gradients (Izaguirre et al., 2001). In time, seasonal patterns of phytoplankton are well described for many lakes in Europe (Padisák, 1992; Salmaso, 1996; Padisák et al., 1998; Anneville et al., 2002; Anneville et al., 2004), yet scarcely studied in oceanic temperate systems (Abrantes et al., 2006; de Figueiredo et al., 2006) which are subject to tropical exotic algae invasions (see below). Remarkably, only few studies have used a functional approach for assessing phytoplankton succession patterns (Huszar et al., 2003) and little is known about phytoplankton functional differences in space within a single lake (Caputo et al., 2008). A functional approach to phytoplankton reduces system complexity, hence providing a better understanding on how the environment (and its change) effect phytoplankton functioning and vice versa.

The diversity-ecosystem functioning relationship has been addressed in terms of biomass, community composition, invasion susceptibility and nutrient retention, among others (Schwartz et al., 2000). In particular, susceptibility to invasion by exotic species is strongly influenced by species composition and, under similar environmental conditions, generally decreases with increasing species richness (Hooper et al., 2005). Invasion by exotic species may alter ecosystem functioning through different mechanisms. Susceptibility to invasion by exotic species is strongly influenced by species composition and, under similar environmental conditions, generally decreases with increasing species richness (Hooper et al., 2005). In the temperate Aquitaine lakes, located in the southwest coast of France, exotic tropical phytoplankton reported in African lakes and other tropical areas have recently become dominant. These exotic algae are probably introduced by birds migrations as the

region is an important corridor and staging post for bird migration in Europe, in addition to increased winter temperatures (Cellamare et al., 2010). Coincident with the dominance of these exotic tropical species, massive foams formations were recurrently observed in the shores of several of these coastal Aquitaine lakes. Such foams were rarely observed in the past. Are these exotic taxa responsible for these phenomena? If so, which is their invasion potential and what environmental factors favour their success?

Here we studied phytoplankton functional changes in productivity, composition and diversity, both in space and time in five temperate coastal lakes subject to the invasion of exotic tropical species. We relate the phytoplankton functional attributes to the prevailing environmental features, and discuss the invasion potential of the tropical exotic species and their effects on ecosystem functioning.

Materials and methods

Study Sites

We studied five coastal lakes: Hourtin, Lacanau, Cazaux, Parentis and Soustons in southwest France. All lakes are located between latitude N 45° 11' to 43° 46' and situated <6 km away from the Atlantic Ocean (Fig. 1). Two pairs of lakes are connected by a channel: Hourtin with Lacanau, and Cazaux with Parentis. Lakes Hourtin and Lacanau are brown coloured and together with Lake Soustons are polymictic, whereas Lakes Cazaux and Parentis are monomictic. All lakes are at low altitude (≤ 20 m a.s.l.), have low alkalinity (< 1 meq·L⁻¹) and sandy substrate; they differ in trophic status, size, shape, depth and mixing regime. Table 1 summarizes the main characteristics of the lakes (Vanden Berghen, 1964, 1968; Capdevielle, 1978; Dutartre et al., 1989; S.A.G.E., 2004). The climate is oceanic and temperate; temperatures range between 5 and 25 °C. The cold season extends from November to April and the warm season from May to October. Rainy season is between October and December and dry season from June to September; mean annual precipitation is 950 mm. The prevailing wind is oceanic west wind (S.A.G.E., 2004).

Field sampling

We sampled all lakes seasonally (four occasions) between May 2006 and February 2007. We chose three sampling sites per lake, including one pelagic area free of aquatic vegetation, and two littoral areas usually vegetated. Pelagic site 1 corresponded to the deepest area of the lake, littoral site 2 to the western shore which is wind protected by a dune cord, and the littoral site 3 to the eastern shore which is impacted by dominant west wind in spring

and summer ($\geq 8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) and by the east wind in autumn and winter ($2\text{-}8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) (S.A.G.E., 2004) (Fig. 1). In all lakes, the western shore (site 2) was deeper than the eastern shore (site 3). The shores in Lake Soustons had scarce vegetation.

Integrated samples, for biological and physico-chemical analyses, were collected in the euphotic zone of the deepest area (site 1) using a water pump. In each shallow littoral area (sites 2 and 3) 6 samples were picked at 0.5 m in the area surrounding the macrophyte clumps, and pooled together.

Sample analysis

Samples for phytoplankton analyses were fixed with Lugol's solution. Phytoplankton was identified to the species level and then classified into functional groups (FG) *sensu* Reynolds (Reynolds et al., 2002); an update of this classification was also considered (Padisák et al., 2009). Phytoplankton densities were estimated using an inverted microscope (Utermöhl, 1958). At least 400 individuals (filament, colony and single celled organisms) were enumerated and the results expressed as algal density. Algal biomass was determined by multiplying phytoplankton density and specific biovolume. Biovolumes were obtained by geometrical approximations (Hillebrand et al., 1999; Olenina et al., 2006) from the measure of several individuals, assuming a specific gravity of phytoplankton of 1 mg mm^{-3} . The surface to volume ratio (S:V) was calculated only for taxa belonging to the dominant functional groups and for the exotic species, following Jun & Dongyan (2003). Species contributing with at least 2% of the total biomass in one sample were included into its corresponding FG; all others were pooled into a group as "others".

We assessed phytoplankton functional group (FG) diversity at different scales: a) within lake diversity (alpha, α): richness, Shannon index (Shannon and Weaver, 1949) and evenness (Magurran, 1988), b) between lake diversity (beta diversity, β) using a Jaccard similarity index (see *Data analysis* section) (Pielou, 1969), and c) regional diversity (gamma diversity, γ) as the inventory of FG in the studied region.

Water temperature, pH, oxygen and conductivity were measured *in situ* using WTW probes (pH340, Oxi340 and LF340). Transparency was measured with a Secchi disk. To determine the light availability, the $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$ ratio was calculated: mixing depth (Z_{mix}) was estimated from profiles of temperature measured every 1 m. When the lake showed

stratification, mixing depth was considered as the depth where water temperature changed by 1°C or more (onset of thermocline). In absence of stratification, mixing depth was taken equal to the average depth of the lake (Scheffer et al., 1997; Naselli-Flores et Barone, 2003). The euphotic depth (Z_{eu}) was calculated as 2.5 times the Secchi depth (Golterman et al., 1978). Whenever the $Z_{mix}:Z_{eu}$ ratio is high, the relative amount of time an algae spends in darkness increases (Reynolds, 1984a), hence impairing algae photosynthesis and growth. When the ratio is low, algae are mixed within the euphotic zone (well illuminated layer).

We measured dissolved and total nitrogen ($N-NO_3^-$, $N-NO_2^-$, $N-NH_4^+$, TN) and phosphorus (SRP: $P-PO_4^{3-}$, TP), soluble reactive silicate (SiO_2), dissolved organic carbon (DOC) and chlorophyll *a* following standards methods (NF EN ISO 13395, 11732, 25663; NF T 90-023, 90-007, 90-117; NF EN 1484, 13475).

Data analysis

We used Canonical Correspondence Analysis (CCA) to ordinate the phytoplankton functional groups from each lake (site and season) together with the environmental variables. The CCA was carried out with R software version 2.7.0 (2009-02-22) using the package *ade4* (R Development Core Team, 2008). We only included functional groups with at least to 2% of total biomass. Environmental variables were selected after Monte Carlo permutations. To assess the similarity between phytoplankton assemblages among lakes we performed a hierarchical cluster analysis using Jaccard distance using PC-ORD (McCune et Mefford, 1999).

Results

Environmental factors

Based on total phosphorus and chlorophyll *a* concentrations according to the O.C.D.E.(1982) criteria, the trophic status of these lakes was: Cazaux oligo-mesotrophic, Lacanau and Parentis meso-eutrophic, Hourtin eutrophic, and Soustons hypereutrophic. The deepest lakes, Cazaux and Parentis (Z_{max} ca. 20-23 m), were only stratified in mid-summer (warm monomictic regime), whereas all other lakes never stratified (Table 2). Dissolved organic carbon (DOC) was high in the coloured Lakes Hourtin and Lacanau, (mean of 25 and 17 $mg \cdot L^{-1}$, respectively); concentrations in all other lakes were at least two times lower (mean range= 4-7 $mg \cdot L^{-1}$).

Conductivity in all lakes was low, ranging from 160 to 328 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$; the highest values occurred in the coloured Lakes Hourtin and Lacanau. The $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$ ratio was high in lakes Hourtin and Parentis indicating lower light availability for phytoplankton; the opposite occurred in lakes Lacanau, Cazaux and Soustons. Anoxic hypolimnion was only observed in Lake Parentis in summer, from 10 m until the bottom. The highest concentrations of dissolved inorganic nitrogen (DIN=ammonia, nitrate and nitrite) happened in Lake Soustons; all other lakes had DIN concentrations below values potentially limiting phytoplankton growth ($<100 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, Reynolds 2006). Lowest total phosphorus concentrations were registered in Lake Cazaux ($15 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) and the highest in Lake Soustons ($131 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). Average phosphate concentrations in Lakes Lacanau, Cazaux and Parentis were in the range of concentrations potentially limiting phytoplankton growth ($5 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, Reynolds 2006). In each sampling date, temperature was similar in all the lakes: 3-7 °C in winter and 25-28 °C in summer. Likewise, pH was about 8 both among and within lakes (Table 2).

The phytoplankton biomass and chlorophyll average of for each lake is shown in Table 2. In the hypereutrophic shallow Lake Soustons phytoplankton biomass ($77 \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) and chlorophyll *a* ($128 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) concentrations were the highest throughout the year but markedly dropped in winter ($4 \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$). Biomass in the colour lakes was intermediate and rather similar in all seasons: Hourtin ($3\text{-}9 \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) and Lacanau ($1.8\text{-}7.4 \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$). Lakes Parentis and Cazaux had much lower biomass. Phytoplankton biomass in Lake Parentis ranged between 1 and 16 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$, with highest biomasses in winter in both shore sites. In Lake Cazaux, phytoplankton biomass ranged between 0.3 to 0.8 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ in the pelagic area and 0.5 to 4.6 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ in the littoral areas.

Phytoplankton functional characterization and diversity

Phytoplankton gamma diversity comprised 18 functional groups, including all species contributing with $\geq 2\%$ to total biomass (85 out of 687 taxa identified). Table 3 sorts these 85 algal species (80 native and 5 tropical exotic) into FG including, highlighting their tolerance and sensitiveness- to mineral and light resources. It also shows the surface to volume ratio (S:V) of exotic species and some others being relevant along the discussion. The FGs with higher biomass and species richness were: **S1** (filamentous non-fixing cyanobacteria), **H1** (filamentous di-nitrogen fixing cyanobacteria), **Lo** (colonial cyanobacteria and dinoflagellates), **K** (small- celled colonial cyanobacteria), **B** (centric mesotrophic diatoms), **C** (eutrophic diatoms), **D** (diatoms in turbid systems), **MP** (meroplanktonic diatoms), **N**

(diatoms and desmids in humic lakes), **P** (diatoms and desmids in eutrophic systems), **J** (coenobium chlorophytes), **Y** (large cryptomonads) and **E** (chrysophytes).

The five identified tropical exotic species belonged to the functional groups **S1**, **K** or **N**: including the cyanobacteria *Planktolyngbya microspira*, *P. circumcreta*, *P. minor* (**S1**, filamentous) and *Cyanodictyon tropicale* (**K**, elongated colony), and the desmid *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum* (**N**). The surface to volume ratio (S:V) of the exotic algae fall within the S:V range of the abundant native species (0.03 to 6.05 μm^{-1}) (Table 3). Remarkably, exotic species were only found in the coloured Lakes Hourtin and Lacanau (45-63% of total biomass), and sometimes in Lake Soustons ($\leq 2\%$ of total biomass). Foams occurred on the eastern shore of these coloured lakes, concentrated due to western winds. Microscopic analysis revealed that these foams were mostly composed by the exotic algae *Planktolyngbya microspira* and *P. circumcreta*, among others. Further chemical analyses revealed that the foam was formed by plant origin polysaccharides.

Throughout the study, total and mean FG richness was lowest in the coloured lakes and in Lake Cazaux (≤ 10 FG), and highest in Lakes Parentis and Soustons (15 FG) (Tables 2 and 3). The opposite occurred for mean evenness (0.81 to 0.54) (Table 2). Mean Shannon index was highest in Lakes Hourtin and Cazaux (2.32 and 2.09 bits $\cdot\text{ind}^{-1}$, respectively), intermediate in Lakes Lacanau and Soustons (1.88 and 1.94 bits $\cdot\text{ind}^{-1}$) and lowest in Lake Parentis (1.59 bits $\cdot\text{ind}^{-1}$) (Table 2).

Phytoplankton functional assemblages were most similar in the coloured Lakes Hourtin and Lacanau (Fig. 2), than in any other lake. These lakes sub-cluster in the G1 (Fig. 2). Their functional similarity seems related to their high humic content, polymictic mixing regime and high connectivity. Nevertheless, Lakes Cazaux and Parentis, which were also connected and presented a monomictic stratification regime, showed different phytoplankton functional assemblages: sub-clusters G2 (Lake Cazaux) or G3 (Lake Parentis) (Fig. 2), probably because of contrasting functional group richness among these lakes (10 FG in Cazaux *versus* 15 FG in Parentis, Table 3) as well as different trophic status. Lake Cazaux shared a higher similar functionality with Lakes Hourtin and Lacanau which are far away and unconnected, than to its connecting Lake Parentis (Fig. 2). The shallow Lake Soustons formed a sub-cluster on its own (G4, Fig. 2), probably due to its low depth, hypereutrophic status and

low hydraulic residence time; its functional assemblage was more similar to Lake Parentis than to all other lakes.

Phytoplankton functional group succession

The tri-plot of sampling sites, environmental variables and phytoplankton functional groups is shown in Figure 3. In each lake, different variables characterized the phytoplankton functional grouping (Fig. 3); the first two axes accounted between 76-93% of the variance (Table 4). The functional groups–environment correlations for both axis were high (from 80 to 99%). The Monte Carlo unrestricted permutation test on the both eigenvalues indicated that these abiotic variables were significantly correlated to both axis in Lakes Hourtin and Parentis, and to axis 1 in Lakes Lacanau, Cazaux and Soustons (Table 4).

Phytoplankton functional group succession occurred in Lakes Hourtin, Lacanau and Parentis (Fig. 3) and to a lesser extent in Lake Cazaux, but was almost absent in Lake Soustons. In Lake Cazaux, a differentiation between warm and cold seasons was evident. In Lake Soustons, phytoplankton functional composition was very homogenous across seasons, albeit in winter. Phytoplankton FG were similar between the littoral and pelagic sites in both coloured lakes. All other lakes showed spatial differences at least during one season: Parentis in autumn, Cazaux in all seasons but winter, and Soustons in summer and winter (Fig 3).

Lakes Hourtin and Lacanau

The variables shaping phytoplankton FG succession in these coloured lakes were mostly physical, including the $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$ ratio and Secchi depth (>0.68); in Lake Hourtin also temperature (0.6, axis 2) and oxygen concentration (0.7, axis 2) (Fig. 3). Phytoplankton functional assemblages were characterized by exotic tropical species belonging to the groups **N** (*Staurastrum excavatum* var. *planctonicum*), **S1** (*Planktolyngbya microspira* and *P. circumcreta*) and **K** (*Cyanodictyon tropicale*). Other contributing, native taxa were desmids in group **N** (*Staurastrum tetracerum* and *Staurodesmus cuspidatus*), colonial cyanobacteria in groups **K** (*Aphanothece nidulans* and *A. stagnina*) and **Lo** (*Chroococcus minutus*), and filamentous cyanobacteria in **S1** (*Planktolyngbya limnetica*) (Fig. 4). The exotic tropical algae in groups **S1** and **N**, and to a lesser extent **K**, accounted up to 45% of total biomass in Lake Lacanau and 63% in Lake Hourtin.

In both lakes **S1** prevailed in spring (about 40-50% of the codon comprised by exotic *Planktolyngbya*), and **N** from summer to winter (70-94% of the codon comprised by exotic *Staurastrum*) (Fig. 3). The exotic *Cyanodictyon tropicale* in group **K** occurred mainly in Lake Lacanau, comprising between 60-88% of the codon all year round, albeit in spring. In both lakes, the group **N** was related with high light availability and group **S1** was influenced both by low light availability and generally high temperature (Fig. 3). In Lake Hourtin, during the cold months, the biomass of group **Lo** (*Chroococcus minutus*) markedly increased compared to the exotic alga (Fig. 4); group **Lo** was related to high oxygen concentrations (Fig. 3).

Lake Cazaux

In lake Cazaux the environmental factors responsible for the phytoplankton FG response were both physical and chemical: temperature (0.95), total phosphorus (0.8), $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$ (-0.72), ammonium (0.67) and dissolved oxygen (0.77) (Fig. 3). Phytoplankton assemblages were associated to either warm or cold periods; spatial differences occurred in all seasons, but winter. During the warm period, the group **Lo**, *Radiocystis aphanothecoidea* and *Peridinium elpatiewskyi*, constituted up to 87% of the total biomass (Fig. 4): *R. aphanothecoidea* dominated in spring in the open water (site 1) and in one of the shore stations (site 2), whereas the dinoflagellate *P. elpatiewskyi* occurred in summer in both shore stations (sites 2 and 3) (Fig. 4). **Lo** dominance in summer was related with high temperature, oxygenated waters and high NH_4 (Fig. 3); differences between pelagic and littoral areas probably occurred on behalf of the stratification in deep waters.

In the cold seasons, particularly in autumn, diatoms in the group **MP** (*Cymbella helvetica*) and cyanobacteria filaments in **S1** (*Planktolyngbya limnetica*) were related with high mixing (high $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$), in stations 1 and 3. Group **Y** (*Cryptomonas* spp.), **C** (*Aulacoseira ambigua*) and **E** (*Dinobryon bavaricum* plus two other non identified Chrysophytes) typified the station 2 and were related with low total phosphorus (TP). In winter, diatoms of the groups **A** (*Cyclotella comensis*, *Cyclotella cyclopuncta*) and **B** (*Aulacoseira italica*, *Puncticulata radiosa*) occurred in all stations. They were related to high mixing and low temperature.

Lake Parentis

Variables driving phytoplankton FG dynamics were mostly chemical, including PO_4 (-0.76) for axis 1 and SiO_2 (0.88) for axis 2; TP, oxygen and temperature (≤ 0.57 , both axis)

played a weaker role (Fig. 3). The spring assemblage was characterized mostly by chained diatoms, and desmids in group **P** (*Fragilaria crotonensis*, *Staurastrum pingue*, *Xanthidium antilopaeum*), plus low shares of cryptophytes in group **Y** (*Cryptomonas* spp.) and centric diatoms in **D** (*Actinocyclus normanii*) (Fig. 4). In summer, when the pelagic area (site 1) was stratified, group **D** dominated. In the shores **P** (*Staurastrum pingue*) remained prevalent: **P** and **E** (cf. *Erkenia*) in shore 2 and **P-N-D** in shore 3 (Fig. 4). Groups **P**, **Y** and **E** were related with high temperature and high PO₄ concentration (Fig. 3). The autumn assemblage was characterized by several filamentous heterocystous nitrogen fixers from group **H1** (*Anabaena circinalis*, *A. flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae*), and to diatoms mostly in groups **D** and **B** (Fig. 3). The shore 3 differed from the others sites because of the prevalence of the colonial cyanobacteria of group **M** (*Microcystis aeruginosa*) (Figs. 3 and 4). Phytoplankton community in winter was represented by diatoms in group **D** (*Actinocyclus normanii*) and **N** (*Tabellaria flocculosa*, *Staurastrum messikomeri*) (up to 46 and 39%, respectively) (Fig. 4). These dominant groups (**N** and **D**), together with other non dominant groups (**X3**, **MP**, **C**, and **B**) typified the winter season and were related low temperatures, high TP but low PO₄, and low silicate (Fig. 3). *Anabaena flos-aquae* (group **H1**) also occurred in the stations 1 and 3 (36 and 11%, respectively) (Fig. 4).

Lake Soustons

Variables triggering the phytoplankton FG were both physical and chemical, including nitrate concentration (-0.93), light availability (-0.91) and temperature (0.76) (Fig. 3). Phytoplankton composition was more similar in spring and autumn than in summer; composition in winter was very different (Fig. 3). Spatial differences were only evident in summer and winter. In spring, the FG composition was similar in all the lake: coenobium green algae (**J**), diatoms (**C**, **MP**, **P**, **D**), cryptophytes (**Y**) and colonial cyanobacteria (**K**) (Fig. 4). Relative contributions, however, differed: sites 1 and 2 had similar contributions of all FG, whereas in site 3 the groups **J** and **K** were dominant (Fig. 4). In summer, the pelagic area also had many FG contributing proportionally to the assemblage (Fig. 4). In addition to the FG found in spring, groups **H1** (*Aphanizomenon gracile*) and **Lo** (Peridinales) also occurred. Conversely, in the littoral areas, the group **P** (*Staurastrum chaetoceras*) prevailed (Fig. 4). Its occurrence was related with high temperature, low light, and low NO₃ (Fig. 3). In autumn, **H1** (*Aphanizomenon gracile*) was the most representative group in the pelagic station 1; both shores had equal shares of many FG with low relative biomass (**C**, **D**, **J**, **P**, **MP**, **M** and **J**). In winter, the group **E** (*Mallomonas lefevriana*) dominated in all three stations (up to

49% of the total biomass) (Fig. 4) and was related with high NO_3 , high transparency, and low temperature (Fig. 3).

Discussion

The regional functional diversity was high including 18 of the 38 functional groups (FG) described by Reynolds et al. (2002) and Padisák et al. (2006). High gamma diversity reflects a high regional pool of species, mild winters, and frequent disturbances (mixis and wind action). The lowest functional richness occurred in both lakes invaded by exotic tropical algae and in the oligo-mesotrophic Lake Cazaux. Connectivity *per se* did not play a major role in determining phytoplankton diversity (alpha and beta) nor community structure (biomass and composition). Phytoplankton functional attributes and spatio-temporal reorganizations were similar in the connected coloured lakes, but different in the connected Lakes Cazaux and Parentis. Within a given lake, the number of FG was similar among seasons, yet phytoplankton functional composition generally differed. Seasonal functional succession was evident in all lakes during winter, but not always in the other seasons. In addition to decreased temperatures, cold seasons are further characterized by low irradiances and a short photoperiod; all factors negatively affecting phytoplankton productivity. Hence, low winter temperatures drove phytoplankton succession in all lakes, yet maintaining a quite high functional diversity (richness, evenness and Shannon diversity index). Across seasons, other relevant environmental forces driving phytoplankton functional change were light availability and mixing regime, particularly in the humic lakes. Nutrient availability played a weaker role. Almost all lakes were limited by light or/and mineral resources, whereas the shallow lake (Soustons) was not limited by these resources. In all lakes, the low inorganic dissolved nitrogen but high total nitrogen concentrations imply that most nitrogen was immobilized in algal biomass; this was not always true for phosphorus. In the shallow Lake Soustons, phytoplankton succession, composition, evenness and biomass was similar across seasons, albeit in winter. The high diversity of functional groups probably obeyed to a fluctuating environment (O'Farrell et al., 2007), in addition to a low retention time. Both mineral and light resources were sufficient for phytoplankton growth. Light attenuation occurred due to the high algal biomass, yet light availability was good as $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$ was low.

Spatial differences occurred in all non humic lakes. In summer, stratification in the deepest lakes (Parentis and Cazaux) rendered spatial functional differences between the pelagic and the vegetated littoral; spatial differences not always occurred during the other

seasons. In the humic lakes vegetation in the littoral played a weak role on structuring phytoplankton, reflected by a high spatial similarity in all seasons. These lakes have an elongated shape, with their shorter axis (width) perpendicular to wind action. Hence it is possible that wind plays a more relevant role in the colour lakes than in all other lakes which are either rounded shaped (Cazaux and Parentis), or oblique to wind direction (Soustons).

Despite the high gamma functional diversity (18), only few groups consistently occurred in a given ecosystem (9). The more relevant groups in the region were **S1**, **K**, **Lo**, (non N-fixing cyanobacteria, and also dinoflagellates in **Lo**), **H1** (N-fixing cyanobacteria), **N**, **P** (diatoms forming chains and desmids) and **MP**, **D**, **B** (diatoms). Relating functionality to environmental factors is one of the main objectives in the functional approach, and a challenge. Group **S1** (thin filamentous cyanobacteria), comprising both native and exotic taxa was always found in mixed conditions (high $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$ ratio) generally at high temperatures. This underscores their good light competitiveness, as at high $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$ algae have to spend most of their time in an optically dark environment (Naselli-Flores et Barone, 2007). Other authors have also encountered **S1** in low light, e.g. in the tropical lake Dom Helvecio in Brazil, during the non-stratified period (Souza et al., 2008) and below the dark environments engineered by free floating plants (de Tezanos Pinto et al., 2007). Group **K** (3D-colonial cyanobacteria), likewise, was related to either high $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$ or high light in different lakes. The group **N** included both native and exotic taxa: the exotic *Staurastrum* was related to high light whereas the non exotic taxa to high temperature and high phosphorus. Responses in all other FG were more lake specific and there was not a clear cut. Most groups containing diatoms (**P**, **C**, **B**, **D**, **MP**) were related to low temperature, coinciding with better mixed water columns. Diatoms rely on resuspension as they sink to aphotic sediments during calm periods. In non-stratified systems, the wind-induced mixing allows an efficient upward of heavy diatoms, hence favouring their ecology. The mixing could explain the presence of several big sized meroplanktonic diatoms (benthic algae entangled in the plankton) of the group **MP** (e.g. *Navicula radiosa*, *Brachysira neoexilis*, *Gomphonema acuminatum*, *Cymbella helvetica*) in the open-water area of polymictic lakes (e.g. Hourtin), in non-stratified periods in moderately deep systems (e. g. Cazaux) and in the most of the stations in the littoral zone. Nitrogen fixing cyanobacteria (group **H1**) only occurred in Lakes Parentis and Soustons mainly during cold periods. This is surprising, as dissolved inorganic nitrogen (DIN) usually remained below levels acknowledged as limiting for phytoplankton growth ($< 100 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ N, Reynolds 2006). Thus low DIN *per se* is not adequate for forecasting nitrogen fixer's blooms,

as suggested by others (de Tezanos Pinto and Litchman, submitted). Nevertheless, the relative contribution of the total fractions better described the abundance of **H1** group: it occurred in Lakes where TN:TP <21 and was absent in lakes where TN:TP >30. This coincides with Smith *et al.* (1995) who showed that N:P ratios below 22:1 favour dominance by N₂-fixing cyanobacteria.

Invasiveness of exotic tropical taxa

As mentioned above, groups **S1** and **N** occurred in four out of the five lakes, yet exotic species in these codons only succeed in the humic lakes. These exotic species influenced ecosystem function in terms of community composition, productivity (constituted at least 50% of the algal biomass) and succession. Exotic taxa in **S1** also contribute to massive foams accumulations in the shores. There is little quantitative historical information about phytoplankton composition in these humic lakes. However, we were able to scan samples from 1981 and found the exotic *Planktolyngbya microspira* and *Cyanodictyon tropicale*. This is not surprising as algae dispersal in the Aquitaine Region by birds migrating from Africa is acknowledged (Capdevielle, 1978, 1985b). However, the recent recurrent occurrence of foams strongly suggests that these taxa have recently gained competitiveness in the ecosystem, probably due to increased mean winter temperatures (+0.6 °C since 1975) (Météo France, data not shown). This may allow the persistence of these tropical species in winter (Cellamare *et al.* 2010), favouring their invasiveness in the region. Foams accumulations and low functional phytoplankton diversity in the humic lakes are a straightforward evidence of the impact of the invasion. It also underscores how a single species or functional group can strongly influence ecosystem properties (Hooper *et al.*, 2005).

Even if all five Aquitaine lakes are potentially equally prone to the input of exotic algae (they share dispersal pressure and increased winter temperatures), these were invasive only in the humic lakes. The mechanism underlying the invasiveness of these exotic species may be explained in terms of their ecological traits coupled with environmental filters such as light climate (quantity and quality) and strong mixing. Exotic taxa in groups **S1** and **K** tolerate low irradiance, and are probably favoured by red light; in ecosystems rich in humic acids, the prevailing wavelengths are red (Rodríguez, 2008). These FG, as all cyanobacteria, have phycocyanine, an accessory pigment capable of using red wavelengths and passing the energy to the chlorophyll. In addition, these groups share a suite of morphological traits (elongated shape, small diameter and high S:V) which further increase their light harvesting capabilities.

Kirk (1994) asserted that thin filaments are the most efficient forms in harvesting light. Particularly in **S1**, their high surface to volume ratio ($5\text{-}6 \mu\text{m}^{-1}$) further suggests a high resource uptake capability. Also, their large length (100-400 μm) and coiled morphology (*Planktolyngbya microspira*) may reduce filter-feeding by grazers (Reynolds, 1984b; Padisák et al., 2003a). Exotic species in groups **S1** and **K** were absent in well illuminated scenarios, regardless of the trophic status. Conversely, exotic taxa in group **N**, (*Staurastrum excavatum* var. *planctonicum*) seem related with higher irradiances. They occurred mostly when there was higher light availability and a lower mixing, showing a higher relative biomass in Lake Lacanau whose $Z_{\text{mix}}:Z_{\text{eu}}$ ratio was low. Even if this invasive desmid lacks accessory pigments, it possesses very long and skinny protuberances which may maximise the surface exposed to light per unit of volume enhancing light capture in turbid waters. High protuberances, also increases the ratio of cell surface area to volume (Walsby et Reynolds, 1980), reducing sinking (Padisák et al., 2003a). In many tropical lakes desmids are the major non-motile group (Barbosa et Padisák, 2002), where atelomixis is the key factor in keeping in epilimnetic suspension the phytoplankton species. In our temperate lakes, the constant vertical mixing also favoured the dominance of desmids belonging to group **N**.

Succession

Succession in the humic lakes (Hourtin and Lacanau) invaded by exotic tropical algae occurred from **S1** dominance in spring (exotic species contributed 40-50% to **S1**) to **N** dominance from summer to winter (exotic *Staurastrum* contributed 70-93% to **N**). Phytoplankton FG in lakes free of invasion by exotics were characterized by codons **Lo**, **H1** (cyanobacteria) **D**, **P**, **B**, **MP**, and non exotics in **N** (diatoms and desmids). In the deep and oligo-mesotrophic Lake Cazaux, phytoplankton succession in the pelagic area was characterized by **Lo - B** in spring \rightarrow **C-Y** in summer \rightarrow **Lo-B** in autumn and \rightarrow **B-MP** in winter. **Lo** prevailed during the warm season, but with polyphyletic taxa dominating the codon: the colonial cyanobacteria *Radiocystis aphanothecoidea* in the pelagic mostly in spring and summer, and the dinoflagellate *Peridiniopsis elpatiewskyi* in the littoral areas in summer. **Lo** is described as typical of stratified column, with segregated nutrients and sensitive to prolonged or deep mixing (Reynolds et al., 2002). Nevertheless, we found that **Lo** was associated to mixing and oxygenated scenarios, showing that this group also performs well in non-stratified systems. In summer, when stratification occurred; species able to avoid sinking persisted: cylinder shape (**B**, **C**: *Aulacoseira italica*, *A. ambigua*), flagella (**Y**: *Cryptomonas* and **E**: chrysophytes) (Smayda, 1970; Leitão et Léglize, 2000; Padisák et al.,

2003a; Reynolds, 2006) or small colonial structure (**L**, radial *Radiocystis aphanothecoidea*). Hence, similar environmental forcing select for similar morpho-functional properties even though associations can be different at species level (Naselli-Flores et al., 2007).

In the deep pelagic area of Lake Parentis, the recurrent FG were: **D** all year round, **P** in warm seasons and **H1** in cold seasons. Assemblages **P** (desmids and chained diatoms) and **D** (centric diatoms, *Actinocyclus normanii*) are typical of nutrient-enriched, well-ventilated and turbid waters (Reynolds et al., 2002). Our results show that group **D** occurs in scenarios with high oxygen and low phosphate, whereas **P** when both phosphate and oxygen are high. *A. normanii* has sporadically been reported in French freshwaters (Leitão et Léglize, 2000); it seems to be spreading in the last decade in France (M. Coste, Bordeaux; M. Leitão, Angers, personal communication). The presence of *A. normanii* (group **D**) in both stratified and non-stratified periods might be related with a strategy of buoyancy-mediated vertical migration to access nutrient-enriched waters, observed in some large-sized centric diatoms (Sarhou et al., 2005). The chain forming diatoms, including *Fragilaria crotonensis* (>60 cells per chain) (group **P**, chain of pennate diatoms), *Aulacoseira italica* (group **B**, chain of centric diatoms), and also *Tabellaria flocculosa* (group **N**, chain of pennate diatoms) have adaptations to reduce the sinking speed (Ghosal et al., 2000). The higher the cell number in a chain the higher their resistance form and increased floating properties (Padisák et al., 2003a) These large species with a small S:V (<0.65) predominated during the whole period (Table 2). O'Farrell et al. (2007) found that larger organisms prevailed in well-illuminated environments. Remarkably, these groups were absent in the humic lakes, probably due to the low light availability and the high mixing which overrides their floating capabilities. Winter was also characterized by elongated forms, including the dominance of **H1** filamentous nitrogen fixing cyanobacteria *Anabaena flos-aquae* and the diatom *Tabellaria flocculosa* in **N**. Group **H1** is typical of eutrophic and low nitrogen lakes (Reynolds et al., 2002). It is surprising to find *A. flos-aquae* in the cold season as cyanobacteria usually prevail at high temperatures.

In the shallow Lake Soustons, likewise, the nitrogen fixing trait (group **H1**) was important in autumn. Once again its prevalence in cold weathers is a paradox. In winter the relative biomass of the chrysophyte *Mallomonas lefevriana* (**E**) increased in all the sites, but with an overall decrease in productivity. Variables shaping the ecology of group **E** were low temperatures, high dissolved nitrogen and good light availability. The success of small chrysophytes in winter had been observed in floodplain shallow lakes in warm-temperate

climates (de Tezanos Pinto, 2008). Also, Siver and Chock (1986) highlight the preference of this genus for cold environments.

Functional group classification: modifications proposed

Several of the functional groups here encountered match well with the environmental filters described in Reynolds et al. (2002) (e.g. **S1**, **H1**, **N**), while others don't (**Lo**, **K**). This scheme is continuously being updated and hence we suggest the following modifications, particularly for the classification of exotic tropical phytoplankton taxa into temperate FG. For example, the exotic *Cyanodictyon tropicale*, belongs to group **K** (Padisák et al., 2009). This codon encompasses rounded three dimensional colonies of small celled cyanobacteria. However, colony morphology in *Cyanodictyon tropicale* (flat cell arrayed in rows) resembles more a short filament *Planktolyngbya* than a typical **K** three dimensional colony. Not only their morphology, but also their environmental responses were similar to those in **S1**, thus we suggest allocating this species into group **S1** instead of **K**.

The present study showed once more that phytoplankton functional groups are suitable indicators of regularities in seasonal patterns, mixing regime and trophic status. Those environmental features, particularly the physical ones, definitely shape the species composition in our lakes. In this way, thin or elongated forms (including exotic algae) predominated in mixed turbid environments thanks to their efficient light harvesting, whereas large size algae or flagellates prevailed in better illuminated oligo- to mesotrophic systems. In stratified systems, phytoplankton success depended of attributes such as the presence of flagella or regulation of buoyancy for an efficient capture of light and nutrients. At last, phytoplankton in different stations within lakes was similar and seems to be more influenced by the physical environment (i.e. mixing regime), whereas among lakes was mainly determined by the trophic status.

Table 1. Main characteristics of the studied lakes.

Characteristics	Lake Hourtin	Lake Lacanau	Lake Cazaux	Lake Parentis	Lake Soustons
Latitude	N 45° 11' 14"	N 44°58'33"	N 44°29'30"	N 44°20'41"	N 43°46'36"
Longitude	W 01° 03' 23"	W 01°07'31"	W 01°09'00"	W 01°10'49"	W 01°18'55"
Altitude (m)	15	14	21	20	3
Surface (km ²)	62	20	58	36	3.8
Catchment area (km ²)	300	285	200	252	350
Maximum width (km)	4	3	10	8.4	2
Lenght (km)	16.5	7.7	11	9	4.6
Max depth (m)	11	8	23	20.5	1.9
Mean depth (m)	3.4	2.6	8.6	6.7	0.6
Residence time (years)	1.8	0.4	4	1	0.02
Volume (millions of m ³)	210	53	500	240	2.5
Substrate	sandy	sandy	sandy	sandy	muddy-sandy

Table 2. Main environmental characteristics of the deepest area of the lakes. Values represent the annual mean and standard error, except the temperature which reports minimum and maximum values and standard error. d.l.: detection limit =70 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ N-NO₃. Z_{max} from Table 1 is also included for comparing Z_{mix} and Z_{eu} vs Z_{max}

Parameters	Lake Hourtin	Lake Lacanau	Lake Cazaux	Lake Parentis	Lake Soustons
Water temperature (°C)	5.8-27.8 ± 3	5.6-27.9 ± 4	6-25 ± 3.3	7-26 ± 3.1	3.1-27.5 ± 4.2
Mixing regime	polymictic	polymictic	monomictic	monomictic	polymictic
pH	8.2 ± 0.3	7.7 ± 0.2	7.6 ± 0.2	7.7 ± 0.5	8.4 ± 0.7
Secchi transparency (m)	0.7 ± 0.05	1.2 ± 0.1	4.2 ± 0.5	2.6 ± 0.3	0.8 ± 0.2
Conductivity ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	328 ± 9.3	245 ± 15.8	168 ± 13.2	160.5 ± 5.9	162.4 ± 3.2
O ₂ (mg L ⁻¹)	11 ± 1	9.8 ± 0.5	10 ± 1.1	10.1 ± 0.6	11.5 ± 1.4
N-NH ₄ ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	52.7 ± 15	42.6 ± 18.1	23 ± 15.8	73.9 ± 28.2	66.9 ± 17.8
N-NO ₃ ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	<d.l.	<d.l.	<d.l.	<d.l.	269 ± 210
N-NO ₂ ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	13.9 ± 2.8	4.9 ± 1.3	2.1 ± 0.8	4.6 ± 1.5	14.5 ± 3
Total N ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	1610 ± 40.4	735 ± 61	525 ± 20.2	735 ± 20.2	1050 ± 283
P-PO ₄ ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	23.2 ± 2.5	9.9 ± 2.6	4.4 ± 1.4	8 ± 2.1	18.3 ± 6.3
Total P ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	35.5 ± 2.3	27.4 ± 2.8	15.2 ± 1.5	32.1 ± 3.7	131 ± 27.7
N:P	52 ± 0.7	30 ± 0.9	43 ± 3.9	21 ± 0.5	12 ± 0.4
SiO ₂ (mg·L ⁻¹)	1.3 ± 0.2	3.3 ± 0.3	1.3 ± 0.1	0.6 ± 0.1	5.4 ± 0.7
DOC (mg·L ⁻¹)	24.6 ± 0.8	17 ± 0.8	6.8 ± 0.7	6.1 ± 0.4	4.9 ± 0.5
Z _{max} (m)	11	8	23	20.5	1.9
Z _{mix} (m)	3.4	2.6	8.7 ± 0.1	8.6 ± 1	0.6
Z _{eu} (m)	1.75 ± 0.14	3 ± 0.3	10.4 ± 1.3	6.6 ± 0.6	1.3 ± 0.1
Z _{mix} :Z _{eu}	2 ± 0.2	1 ± 0.1	0.9 ± 0.1	1.3 ± 0.11	0.5 ± 0.05
Chlorophyll <i>a</i> ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	20.5 ± 1	8.9 ± 2.2	3.2 ± 0.6	10.2 ± 1.8	73.4 ± 18.6
Algal biomass (mg·L ⁻¹)	5.98 ± 1.1	3.4 ± 1.1	0.6 ± 0.1	1.8 ± 0.2	19.6 ± 5.3
FG Richness	7±0.5	9±0.6	9±0.7	11±1.2	12±1.5
FG Shannon index	2.3±0.1	1.8±0.5	2.1±0.8	1.6±0.3	1.9±0.3
FG Eveness	0.81±0.1	0.59±0.2	0.65±0.2	0.46±0.1	0.54 ±0.1
Trophic status (O.C.D.E., 1982)	Eutrophic	Meso- eutrophic	Oligo- mesotrophic	Meso- eutrophic	Hypereutrophic

Table 3. Phytoplankton species and functional groups (FG) recorded in the 5 Aquitaine lakes (H: Hourtin; L: Lacanau; C: Cazaux; P: Parentis; S: Soustons), denoting surface to volume ratios (S:V, μm^{-1}) of the dominant native and exotic species*, and tolerance (+), no benefit (-), tolerance suspected but not proven (?) to mineral and light resources (reactive phosphorus, [P], $<3.5 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, dissolved nitrogen, [N], $<14 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) and light (I, $<17.4 \mu\text{mol photon m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) (Reynolds et al., 2002). * Exotic species are underlined and in bold.

FG	Taxa	S:V	P	N	I	H	L	C	P	S
A	<i>Cyclotella comensis</i> Grun. in Van Heurck		+	+	?			x		
A	<i>Cyclotella cyclopuncta</i> Håkansson & Carter							x		
A	<i>Urosolenia longiseta</i> (Zach.) M. B. Edlund & Stoermer						x			
B	<i>Aulacoseira italica</i> (Ehr.) Sim.	0.6	+	-	+		x	x	x	x
B	<i>Aulacoseira muzzanensis</i> (Meister) Kramm.									x
B	<i>Puncticulata radiosa</i> (Lemm.) Håk.					x	x	x		
C	<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grun.) Sim.	0.6	-	-	+		x	x	x	x
C	<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kütz.									x
D	<i>Actinocyclus normanii</i> (Greg. ex Grev.) Hust.	0.3	-	-	+				x	
D	<i>Nitzschia gessneri</i> Hust.									x
D	<i>Nitzschia intermedia</i> Hantz. ex Cl. & Grun.									x
D	<i>Nitzschia palea</i> (Kütz.) W. Smith									x
D	<i>Staurosira berolinensis</i> (Lemm.) Lange-Bert.									x
E	cf. <i>Erkenia</i>		+	-	+			x	x	
E	Chrysophyte non identified							x		
E	<i>Dinobryon bavaricum</i> Imh.						x	x		x
E	<i>Mallomonas lefevriana</i> Bour.									x
E	<i>Mallomonas</i> sp.					x				
H1	<i>Anabaena circinalis</i> Rabenh. ex Born. & Flah.		-	+	-				x	
H1	<i>Anabaena flos-aquae</i> (Lyng.) Bréb. ex Born. & Flah.								x	
H1	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ralfs ex Born. & Flah.								x	
H1	<i>Aphanizomenon gracile</i> Lemm.									x
J	<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh.		-	-	?				x	
J	<i>Pediastrum tetras</i> (Ehr.) Ralfs						x			
J	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerh.) Chod.									x
J	<i>Scenedesmus magnus</i> Meyen									x
J	<i>Scenedesmus opoliensis</i> Richt.									x
J	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Bréb.									x
J	<i>Scenedesmus spinosus</i> Chod.									x
J	<i>Tetraedron caudatum</i> (Cord.) Hansg.					x	x	x		x
K	<i>Aphanothece nidulans</i> Richt.		-	-	?	x	x			
K	<i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) A. Braun					x				
K	cf. <i>Aphanothece</i> sp.1					x				
K	cf. <i>Aphanothece</i> sp.2					x				
K	cf. <i>Synechocystis</i>					x				
K	<u><i>Cyanodictyon tropicale</i> Senna, Delazari & Sant'Anna</u>	6.5				x	x			
K	<i>Cyanonephron styloides</i> Hickel									x
K	<i>Synechocystis</i> sp.					x				
Lo	<i>Chroococcus minutus</i> (Kütz.) Näg.	0.4	+	-	-	x	x			
Lo	<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Näg.								x	
Lo	Peridinales							x	x	x
Lo	<i>Peridiniopsis elpatiewskyi</i> (Ostenf.) Bour.							x		
Lo	<i>Peridinium</i> sp.							x		
Lo	<i>Peridinium umbonatum</i> Stein							x		
Lo	<i>Radiocystis aphanotheceoides</i> Hind.	0.6				x	x	x		
M	<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Kütz.		-	-	-				x	
M	<i>Microcystis wesenbergii</i> (Kom.) Kom.									x
MP	<i>Amphora oligotrappenta</i> Lange-Bert.							x		

FG	Taxa (Continued)	S:V	P	N	I	H	L	C	P	S
MP	<i>Aneumastus tusculus</i> (Ehr.) Mann & Stickle							x	x	
MP	<i>Brachysira neoexilis</i> Lange-Bert.	1.1				x				
MP	<i>Cymbella helvetica</i> Kütz.	0.03						x		
MP	<i>Encyonopsis cesatii</i> (Rabenh.) Kram.							x		
MP	<i>Encyonopsis subminuta</i> Kram. & Reich.							x		
MP	<i>Fragilaria virescens</i> Ralfs							x		
MP	<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehr.	0.5				x				
MP	<i>Gomphonema lateripunctatum</i> Reich. & Lange-Bert.							x		
MP	<i>Navicula radiosa</i> Kütz.	0.5				x		x		
MP	<i>Staurosira construens</i> Ehr.									x
MP	<i>Ulnaria biceps</i> (Kütz.) Comp.									x
MP	<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch.) Comp.									x
N	<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kütz.	1.3	+	-	-	x	x	x	x	x
N	<i>Spondylosium clepsydra</i> Beck								x	
N	<i>Spondylosium papillosum</i> West & West					x	x			
N	<i>Staurastrum</i> cf. <i>longipes</i>						x			
N	<u><i>Staurastrum excavatum</i> var. <i>planctonicum</i> Krieg.</u>	0.2				x	x			
N	<i>Staurastrum messikomeri</i> Lundb.								x	
N	<i>Staurastrum tetracerum</i> Ralfs						x			
N	<i>Stauroidesmus cuspidatus</i> (Bréb. ex Ralfs) Teiling						x			
N	<i>Teilingia excavata</i> (Ralfs) Bour.					x			x	
P	<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton		-	-	-				x	
P	<i>Fragilaria nanana</i> Lange-Bert.									x
P	<i>Staurastrum pingue</i> Teil.								x	
P	<i>Staurastrum chaetoceras</i> (Schr.) Smith									x
P	<i>Xanthidium antilopaeum</i> (Bréb.) Kütz.								x	
S1	<u><i>Planktolyngbya circumcreta</i> (West) Anag. & Kom.</u>	2.4	-	-	+		x			x
S1	<i>Planktolyngbya limnetica</i> (Lemm.) Kom.-Legn. & Cron.	2.4				x	x	x		x
S1	<u><i>Planktolyngbya microspira</i> Kom. & Cron.</u>	5.1				x	x			
S1	<u><i>Planktolyngbya minor</i> (Geitler) Kom. & Cron.</u>	6.1								x
S1	<i>Pseudanabaena</i> sp.1						x			
S1	<i>Pseudanabaena</i> sp.2									x
X1	<i>Didymocystis planctonica</i> Korš.		-	-	-		x			
X1	<i>Monoraphidium contortum</i> (Thur. in Bréb.) Kom.-Legn.								x	x
X2	<i>Plagioselmis nannoplantica</i> (Skuja) Novar., Lucas & Morr.		?	-	-				x	
X3	<i>Chromulina</i> cf. <i>magnifica</i>		+	-	-				x	
Y	<i>Cryptomonas</i> spp.		-	-	+			x	x	x
	Functional group diversity					8	10	10	15	15

Only taxa whose relative biomass represent $\geq 2\%$ in at least one sample were considered.

Table 4. Results of CCA performed in the five lakes under study, using abiotic and biological variables between May 2006 and February 2007. FG= functional group, * denotes a significant P-value.

Results	Lake Hourtin		Lake Lacanau		Lake Cazaux		Lake Parentis		Lake Soustons		
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	
Axis											
Eigenvalues (λ)	0.69	0.23	0.78	0.15	0.67	0.24	0.45	0.36	0.54	0.22	
FG-environment correlations	0.97	0.87	0.90	0.87	0.97	0.96	0.94	0.92	0.99	0.80	
<i>F</i> -ratio	17.22	5.79	13.02	2.45	10.47	3.82	5.06	4.04	7.35	2.97	
<i>P</i> -value	<0.001*	<0.05*	<0.001*	>0.05	<0.05*	>0.05	<0.05*	<0.05*	<0.05*	>0.05	

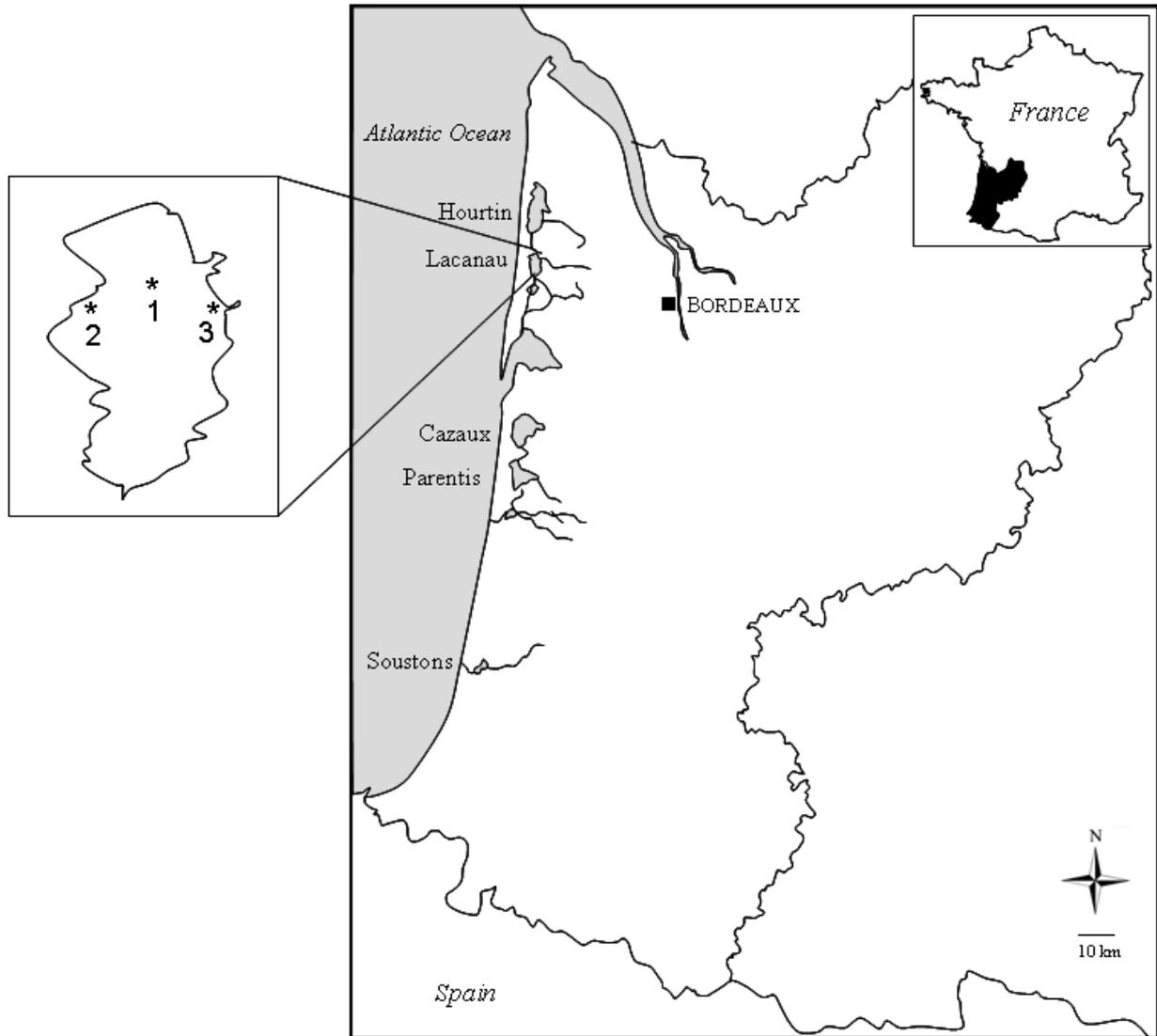


Figure 1. Location of the lakes studied with the representation of the three sampling sites in one of the systems (1= deepest area of the lake, 2= western shore, 3= eastern shore).

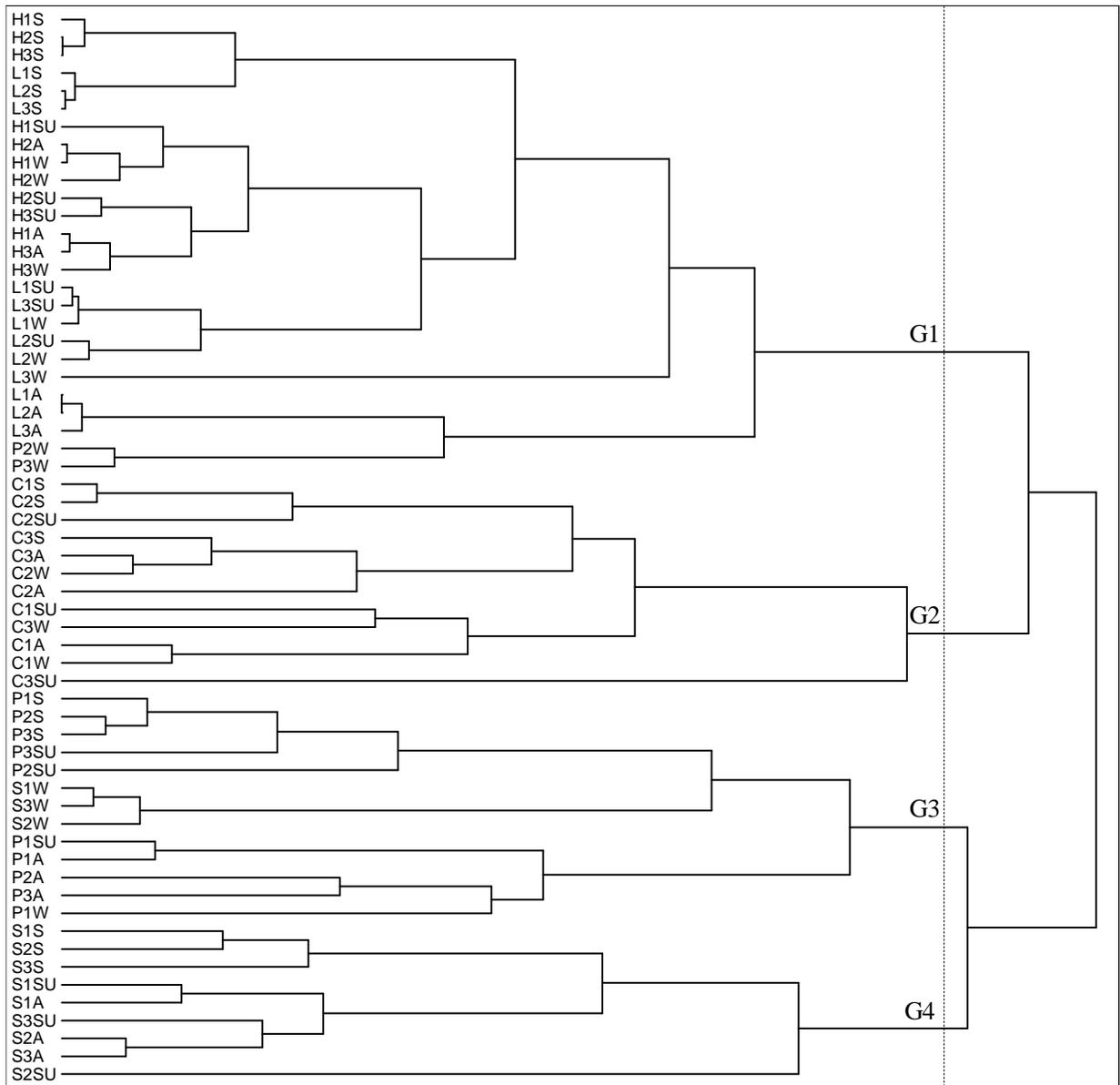


Figure 2. Hierarchic clustering (Jaccard Index) of phytoplankton functional groups in the five lakes studied seasonally between May 2006 and February 2007. H: Hourtin, L: Lacanau; P: Parentis, C: Cazaux, S: Soustons; 1= station 1, 2= station 2, 3= station 3; S= Spring, SU= Summer, A=Autumn, W=Winter.

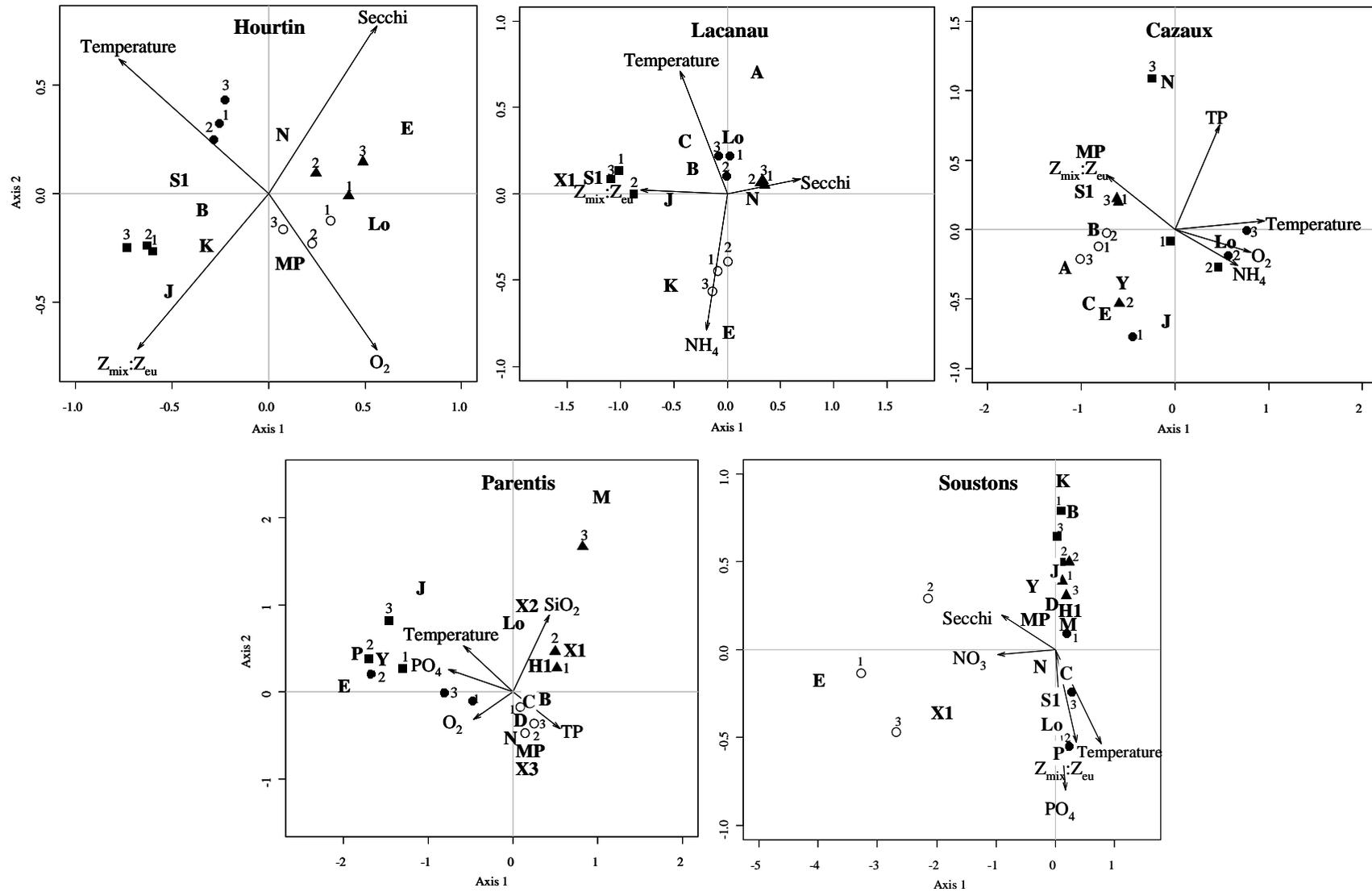


Figure 3. CCA applied to environmental and biological data in the five lakes between May 2006 and February 2007. Sampling sites are indicated with a number (1= deepest area of the lake, 2= western shore, 3= eastern shore). Seasons are represented with a symbol (Spring=■, Summer=●, Autumn=▲, Winter=○). Functional groups are represented with bold character (S1, Lo, B, N, MP, D, K, E, C, Y, P, J, H1, M, A, X1, X2, X3).

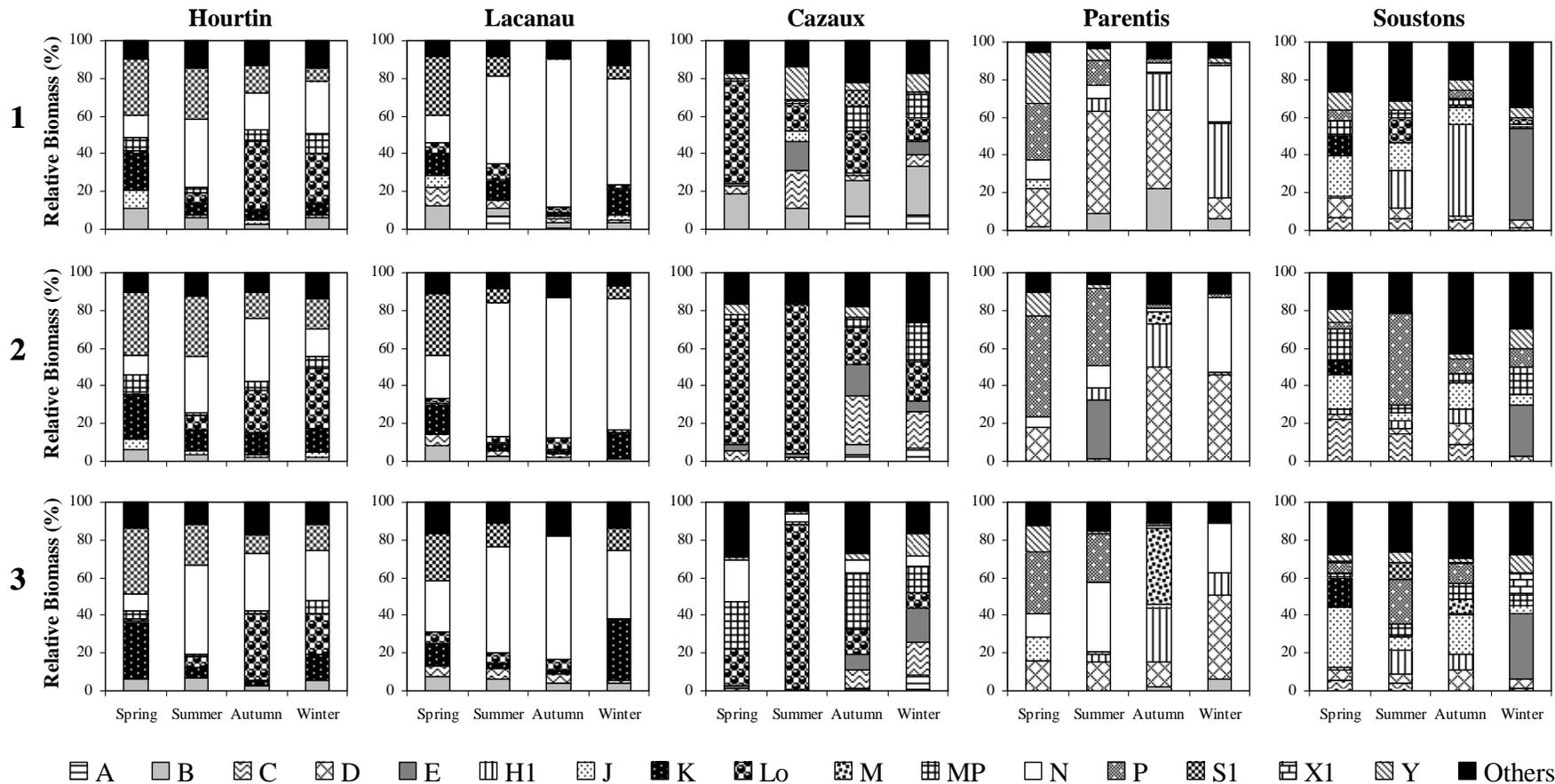


Figure 4. Phytoplankton functional group structure in the 5 Aquitaine lakes during the study period from Spring to Winter: deepest area of the lake (1); Western shore (2); Eastern shore (3). **Hourtin**: **B** (*Puncticulata radiosa*), **K** (*Aphanothece nidulans*, *A. stagnina*), **Lo** (*Chroococcus minutus*), **N** (*Spondylosium papillosum*, *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum*), **S1** (*Planktolynghya limnetica*, *P. microspira*); **Lacanau**: **B** (*P. radiosa*), **K** (*A. nidulans*, *Cyanodictyon tropicale*), **N** (*S. excavatum* var. *planctonicum*, *S. tetracerum*, *Tabellaria flocculosa*, *Staurodesmus cuspidatus*), **S1** (*P. limnetica*, *P. microspira*, *P. circumcreta*), **J** (*Tetraedron caudatum*, *Pediastrum tetras*); **Cazaux**: **B** (*Aulacoseira italica*), **C** (*A. ambigua*), **E** (*Dinobryon bavaricum*, Chrysophyte ni), **Lo** (*Radiocystis aphanotheceidea*, *Peridiniopsis elpatiewskyi*), **MP** (*Cymbella helvetica*), **N** (*T. flocculosa*), **Y** (*Cryptomonas* spp.); **Parentis**: **B** (*A. italica*), **D** (*Actinocyclus normanii*), **E** (cf. *Erkenia*), **H1** (*Anabaena circinalis*, *A. flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae*), **M** (*Microcystis aeruginosa*), **N** (*T. flocculosa*, *Staurastrum messikomeri*), **P** (*Fragilaria crotonensis*, *Xanthidium antilopaeum*, *Staurastrum pingue*), **Y** (*Cryptomonas* spp.); **Soustons**: **C** (*A. ambigua*), **D** (*Nitzschia intermedia*, *N. palea*, *Staurastrum berlinensis*), **E** (*Mallomonas lefevriana*), **H1** (*Aphanizomenon gracile*), **J** (*Scenedesmus opoliensis*, *S. quadricauda*), **K** (*Cyanonephron styloides*), **Lo** (Peridinales), **MP** (*Staurastrum construens*, *Ulnaria biceps*, *U. ulna*), **P** (*Staurastrum chaetoceras*), **X1** (*Monoraphidium contortum*). Only taxa whose relative biomass represent $\geq 5\%$ in at least one sample were considered in this figure.

Acknowledgements

Thanks to Cemagref staff: C. Laplace-Treyture, A. Dutartre, V. Bertrin, C. Madigou, M. Torre, J. Grange for technical support. Thanks to M. Bonnet, M. Boudigues, B. Delest and B. Méchin for chemical analyses. The present study was partially supported by the Regional Council of Aquitaine.

References

- Abrantes, N., S. C. Antunes, M. J. Pereira and F. Gonçalves. 2006. Seasonal succession of cladocerans and phytoplankton and their interactions in a shallow eutrophic lake (Lake Vela, Portugal). *Acta Oecol.* **29**: 54-64.
- Alves-De-Souza, C., M. Menezes and V. Huszar. 2006. Phytoplankton composition and functional groups in a tropical humic coastal lagoon, Brazil. *Acta Bot. Bras.* **20**: 701-708.
- Anneville, O., V. Ginot, J.-C. Druart and N. Angeli. 2002. Long-term study (1974–1998) of seasonal changes in the phytoplankton in Lake Geneva: a multi-table approach. *J. Plankton Res.* **24**: 993-1007.
- Anneville, O., S. Souissi, S. Gammeter and D. Straile. 2004. Seasonal and inter-annual scales of variability in phytoplankton assemblages: comparison of phytoplankton dynamics in three peri-alpine lakes over a period of 28 years. *Freshwat. Biol.* **49**: 98-115.
- Barbosa, F. A. R. and J. Padisák. 2002. The forgotten lake stratification pattern: atelomixis, and its ecological importance. *Verh. Internat. Verein. Limnol* **28**: 1385-1395.
- Becker, V., V. Huszar and L. Crossetti. 2009. Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir. *Hydrobiologia* **628**: 137-151.
- Calijuri, M., A. Dos Santos and S. Jati. 2002. Temporal changes in the phytoplankton community structure in a tropical and eutrophic reservoir (Barra Bonita, S.P., Brazil). *J. Plankton Res.* **24**: 617-634.
- Capdevielle, P. 1978. Recherches écologiques et systématiques sur le phytoplancton du Lac de Cazaux-Sanguinet-Biscarosse. Thèse de Doctorat. Université de Bordeaux 1, Bordeaux.
- . 1985. Observations dans la région des Landes d'algues d'eau douce rares ou nouvelles pour la flore de France. *Crypto. Algal.* **6**: 141-170.
- Caputo, L., L. Naselli-Flores, J. Ordoñez and J. Armengol. 2008. Phytoplankton distribution along trophic gradients within and among reservoirs in Catalonia (Spain). *Freshwat. Biol.* **53**: 2543-2556.
- Cellamare, M., M. Leitão, M. Coste, A. Dutartre and J. Haury. 2010. Tropical phytoplankton taxa in Aquitaine lakes (France). *Hydrobiologia* **639**: 129–145.
- Crossetti, L. and C. D. M. Bicudo. 2008. Phytoplankton as a monitoring tool in a tropical urban shallow reservoir (Garças Pond): the assemblage index application. *Hydrobiologia* **610**: 161-173.
- de Figueiredo, D., A. Reboleira, S. Antunes, N. Abrantes, U. Azeiteiro, F. Gonçalves and M. Pereira. 2006. The effect of environmental parameters and cyanobacterial blooms on phytoplankton dynamics of a Portuguese temperate Lake. *Hydrobiologia* **568**: 145-157.
- de Tezanos Pinto, P., L. Allende and I. O'Farrell. 2007. Influence of free-floating plants on the structure of a natural phytoplankton assemblage: an experimental approach. *J. Plankton Res.* **29**: 47-56.
- Devercelli, M. 2006. Phytoplankton of the middle Paraná River during an anomalous hydrological period: a morphological and functional approach. *Hydrobiologia* **563**: 465-478.
- Dutartre, A., A. Delarche and J. Dulong. 1989. Plan de gestion de la végétation aquatique des lacs et étangs landais. Cemagref, Division Qualité des Eaux, Pêche et Pisciculture, GERE, Bordeaux, 121 p.
- Ghosal, S., M. Rogers and A. Wray. 2000. The turbulent life of phytoplankton, p. 31-45. Center for Turbulence Research Proceedings of the Summer Program.
- Golterman, H. L., R. S. Clymo and M. A. M. Ohnstad. 1978. Methods of physical and chemical analysis of fresh water. Blackwell Scientific Publishers.

- Hillebrand, H., C.-D. Dürselen, D. Kirschtel, U. Pollinger and T. Zohary. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *J. Phycol.* **35**: 403–424.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin III, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer and D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* **75**: 3-35.
- Huszar, V., C. Kruk and N. Caraco. 2003. Steady-state assemblages of phytoplankton in four temperate lakes (NE U.S.A.). *Hydrobiologia* **502**: 97-109.
- Izaguirre, I., G. Mataloni and L. Allende. 2001. Summer fluctuations of microbial planktonic communities in a eutrophic lake—Cierva Point, Antarctica. *J. Plankton Res.* **23**: 1095-1109.
- Jun, S. and L. Dongyan. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *J. Plankton Res.* **25**: 1331-1346.
- Kirk, J. T. O. 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press.
- Leitão, M. and L. Léglize. 2000. Long-term variations of epilimnetic phytoplankton in an artificial reservoir during a 10-year survey. *Hydrobiologia* **424**: 39-49.
- Leitão, M., S. M. Morata, S. Rodriguez and J. P. Vergon. 2003. The effect of perturbations on phytoplankton assemblages in a deep reservoir (Vouglans, France). *Hydrobiologia* **502**: 73-83.
- Litchman, E. and C. A. Klausmeier. 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **39**: 615-639.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press.
- Mccune, B. and M. J. Mefford. 1999. PC-ORD: Multivariate analysis of ecological data, version 4. MjM Software Design.
- Mitchell, S. F. 1989. Primary production in a shallow eutrophic lake dominated alternately by phytoplankton and by submerged macrophytes. *Aquat. Bot.* **33**: 101-110.
- Naselli-Flores, L. and R. Barone. 2003. Steady-state assemblages in a Mediterranean hypertrophic reservoir. The role of *Microcystis* ecomorphological variability in maintaining an apparent equilibrium. *Hydrobiologia* **502**: 133-143.
- . 2007. Pluriannual morphological variability of phytoplankton in a highly productive Mediterranean reservoir (Lake Arancio, Southwestern Sicily). *Hydrobiologia* **578**: 87-95.
- Naselli-Flores, L., J. Padisák and M. Albay. 2007. Shape and size in phytoplankton ecology: do they matter? *Hydrobiologia* **578**: 157-161.
- O.C.D.E. 1982. Eutrophisation des eaux: méthode de surveillance, d'évaluation et de lutte. Organisation de Coopération et de Développement Economiques, Paris, 154 p.
- O'Farrell, I., P. de Tezanos Pinto and I. Izaguirre. 2007. Phytoplankton morphological response to the underwater light conditions in a vegetated wetland. *Hydrobiologia* **578**: 65-77.
- Olenina, I., S. Hajdu, I. Edler, A. Andersson, N. Wasmund, S. Busch, J. Göbel, S. Gromisz, S. Huseby, M. Huttunen, A. Jaanus, P. Kokkonen, I. Ledaine and E. Niemkiewicz. 2006. Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea. *Balt. Sea Environ. Proc.*: 1-144.
- Padisák, J. 1992. Seasonal succession of phytoplankton in a large shallow lake (Balaton, Hungary): a dynamic approach to ecological memory, its possible role and mechanisms. *J. Ecol.* **80**: 217-230.
- Padisák, J., G. Borics, I. Grigorszky and E. Soroczki-Pinter. 2006. Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive: the assemblage index. *Hydrobiologia* **553**: 1–14.

- Padisák, J., L. Crossetti and L. Naselli-Flores. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* **621**: 1-19.
- Padisák, J., L. Krienitz, W. Scheffler, R. Koschel, J. Kristiansen and I. Grigorszky. 1998. Phytoplankton succession in the oligotrophic Lake Stechlin (Germany) in 1994 and 1995. *Hydrobiologia* **369-370**: 179-197.
- Padisák, J., É. Soróczki-Pintér and Z. Reznér. 2003. Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton – an experimental study. *Hydrobiologia* **500**: 243-257.
- Petchey, O. L., A. Hector and K. J. Gaston. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* **85**: 847-857.
- Pielou, E. C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley-Interscience.
- R Development Core Team. 2008. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Reynolds, C. S. 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Ecography* **3**: 141-159.
- . 1984a. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press.
- . 1984b. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. *Freshwat. Biol.* **14**: 111-142.
- . 2006. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Reynolds, C. S., V. L. M. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores and S. Melo. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J. Plankton Res.* **24**: 417-428.
- Rodríguez, P. L. 2008. *Estructura y producción primaria del fitoplancton y perifiton en un humedal del bajo Paraná*. Tesis de Doctorado. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- S.A.G.E. 2004. *Lacs Médocains: Etat des lieux. Schéma d'Aménagement et de Gestion des Eaux*, Hourtin, 132 p.
- Salmaso, N. 1996. Seasonal variation in the composition and rate of change of the phytoplankton community in a deep subalpine lake (Lake Garda, Northern Italy). An application of nonmetric multidimensional scaling and cluster analysis. *Hydrobiologia* **337**: 49-68.
- Sarthou, G., K. R. Timmermans, S. Blain and P. Tréguer. 2005. Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *J. Sea Res.* **53**: 25-42.
- Scheffer, M., S. Rinaldi, A. Gragnani, L. R. Mur and E. G. Van Nes. 1997. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology* **78**: 272-282.
- Schwartz, M. W., C. A. Brigham, J. D. Hoeksema, K. G. Lyons, M. H. Mills and P. J. Van Mantgem. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* **122**: 297-305.
- Simberloff, D. and T. Dayan. 1991. The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **22**: 115-143.
- Siver, P. A. and J. S. Chock. 1986. Phytoplankton dynamics in a chrysophycean lake, p. 165-183. *In* J. Kristiansen and R. A. Andersen [eds.], *Chrysophytes: aspects and problems*. Cambridge University Press.
- Smayda, T. J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **8**: 353-414.
- Smith, V. H., V. J. Bierman, B. L. Jones and K. E. Havens. 1995. Historical trends in the Lake Okeechobee ecosystem IV. Nitrogen:phosphorus ratios, cyanobacterial dominance, and nitrogen fixation potential. *Arch. Hydrobiol. Suppl. (Monogr. Beitr.)* **107**: 71-88.

- Souza, M., C. Barros, F. Barbosa, É. Hajnal and J. Padisák. 2008. Role of atelomixis in replacement of phytoplankton assemblages in Dom Helvécio Lake, South-East Brazil. *Hydrobiologia* **607**: 211-224.
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* **9**: 1-38.
- Vanden Berghen, C. 1964. La végétation des rives du lac de Hourtin (Gironde, France). *Bull. Jard. Bot. de l'Etat Bruxelles* **34**: 243-267.
- . 1968. Notes sur la végétation du sud-ouest de la France. VI. - La végétation de la rive orientale de l'étang de Lacanau (Gironde, France). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **38**: 255-276.
- Walsby, A. E. and C. S. Reynolds. 1980. Sinking and floating, p. 371-412. *In* I. Morris [ed.], *The physiological ecology of phytoplankton*. Blackwell.

Chapitre 5.

Le phytoplancton exotique des lacs aquitains

“Wherever surroundings are suitable, the most astonishing finds can be made of forms which have been described earlier in far away places on the globe... Wherever a biotope suitable for a certain organisms exists, that organism will appear there as soon as sufficient time has elapsed to allow it to be transported through the air and to settle in that locality”

(Gislén, 1948)

5.1 Préambule

Au cours des analyses taxonomiques du phytoplancton réalisées dans les cinq lacs, plusieurs espèces typiques de régions tropicales ont été identifiées dans les lacs d'Hourtin, Lacanau et Soustons. Cette étude constitue à notre connaissance le premier signalement en Europe de plusieurs de ces taxons exotiques, particulièrement en ce qui concerne les cyanobactéries.

5.2 Méthodologie

Pour cette étude, 21 échantillons intégrés de la zone euphotique de la zone centrale des trois lacs, collectés sur une durée couvrant 7 saisons de Mai 2006 à Novembre 2007, ont été considérés. La méthodologie utilisée est détaillée dans l'article inclus dans le présent chapitre.

5.3 Principaux résultats

Pour donner un exemple de l'importance de ces espèces exotiques dans les lacs aquitains, la Figure 35 montre que *Planktolyngbya microspira* représentait respectivement dans le lac d'Hourtin jusqu'à 12 et 58% de la biomasse totale et de l'abondance, en été 2006. Cette cyanobactérie a été observée auparavant dans le lac Kariba en Afrique du Sud (Komárek et Cronberg, 2001; Komárek et Anagnostidis, 2005) et au Mexique (Komárek et Komárková-Legnerová, 2002). Bien que présente en moindre quantité lors de la même campagne, la cyanobactérie *Cyanodictyon tropicale*, observée au Brésil (Senna et al., 1999), représentait respectivement jusqu'à 2 et 12% de la biomasse et de l'abondance totale, pour la même période. Dans ce lac prédominait aussi la desmidiée *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum*, avec 26% de la biomasse. Cette espèce est typique des lacs d'Indonésie, d'Asie, d'Afrique et d'Amérique du Sud (Compère, 1977; Croasdale et al., 1984; Biswas et Nweze, 1990) et elle a été déjà identifiée auparavant dans le lac d'Hourtin par Capdevielle (1985b).

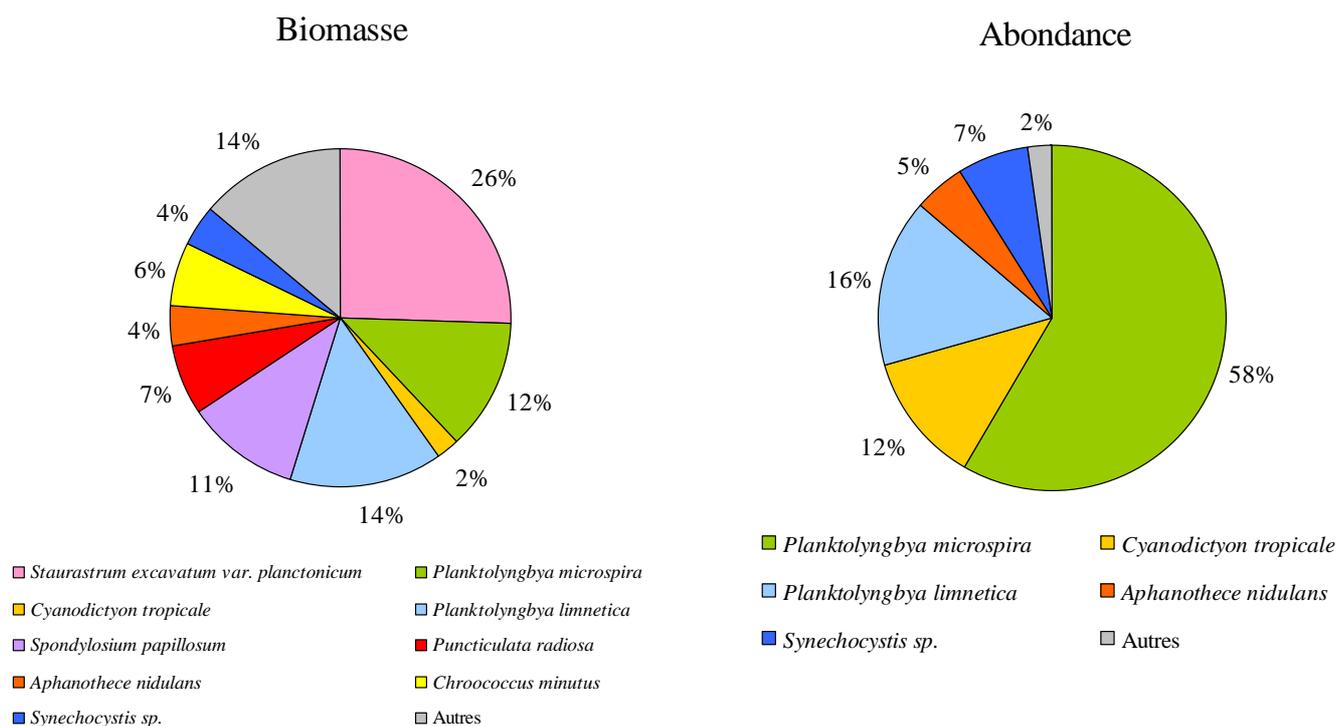


Figure 35. Biomasse et abondance relatives (%) des espèces phytoplanctoniques dominantes dans le lac d'Hourtin en été 2006.

Dans le lac de Lacanau le même phénomène a été observé, avec la prédominance de *Cyanodictyon tropicale*, qui représentait respectivement au printemps 2007, 23 et 86% de la biomasse et de l'abondance totale (Figure 36). Egalement, la desmidiée *Staurastrum excavatum var. planctonicum* représentait 6% de la biomasse totale pour la même période d'échantillonnage. La cyanobactérie *Planktolyngbya circumcreta* a par ailleurs été recensée, bien qu'en plus faible quantité (3% de la biomasse). Cette espèce est typique du Lac Victoria (Afrique de l'Est) et d'autres lacs africains ou sud-américains (Compère, 1974; Komárek et Komárková-Legnerová, 2002; Komárková et Tavera, 2003; Komárek et Anagnostidis, 2005).

Enfin, le même constat a été fait dans le lac de Soustons, où la cyanobactérie tropicale *Planktolyngbya circumcreta* était assez fréquente tout au long de la période d'échantillonnage, représentant jusqu'à 11% de l'abondance totale à l'automne 2007 (Figure 37). Pour la même période une autre cyanobactérie exotique, *Planktolyngbya minor* représentait elle aussi 11% de l'abondance relative. Cette espèce a été observée en Indonésie, en Afrique et au Brésil (Komárek et Anagnostidis, 2005; Komárek et Komárková-Legnerová, 2007).

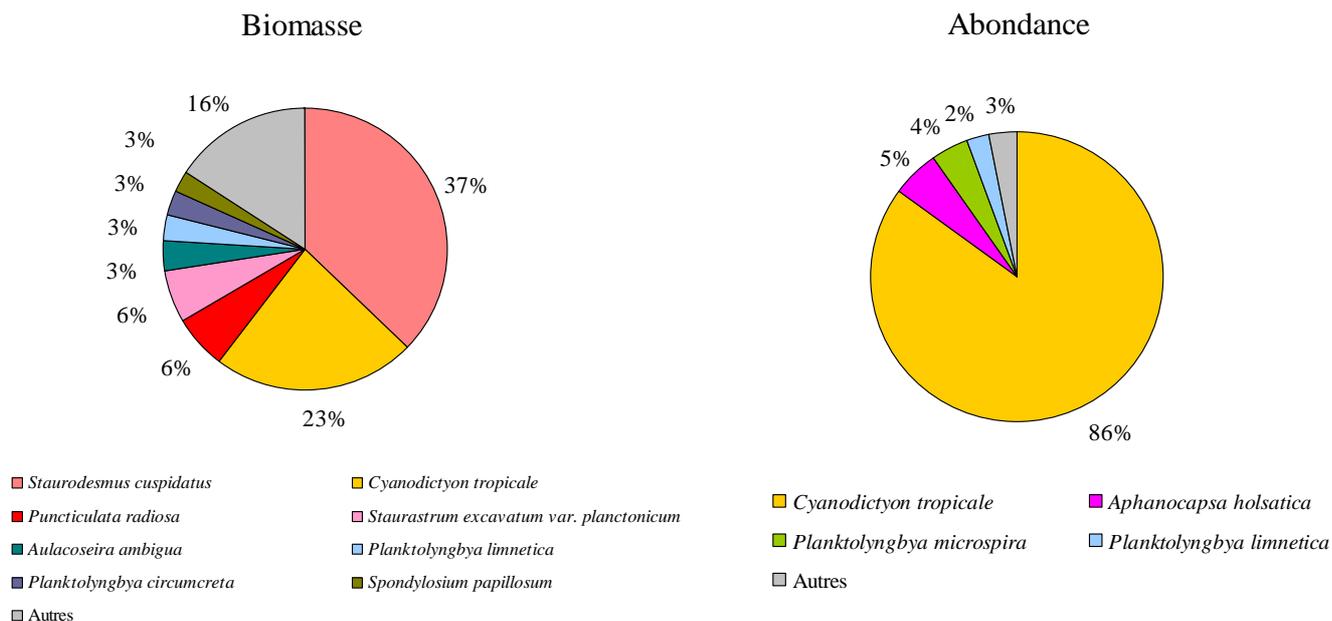


Figure 36. Biomasse et abondance relatives (%) des espèces phytoplanctoniques dominantes dans le lac de Lacanau au printemps 2007.

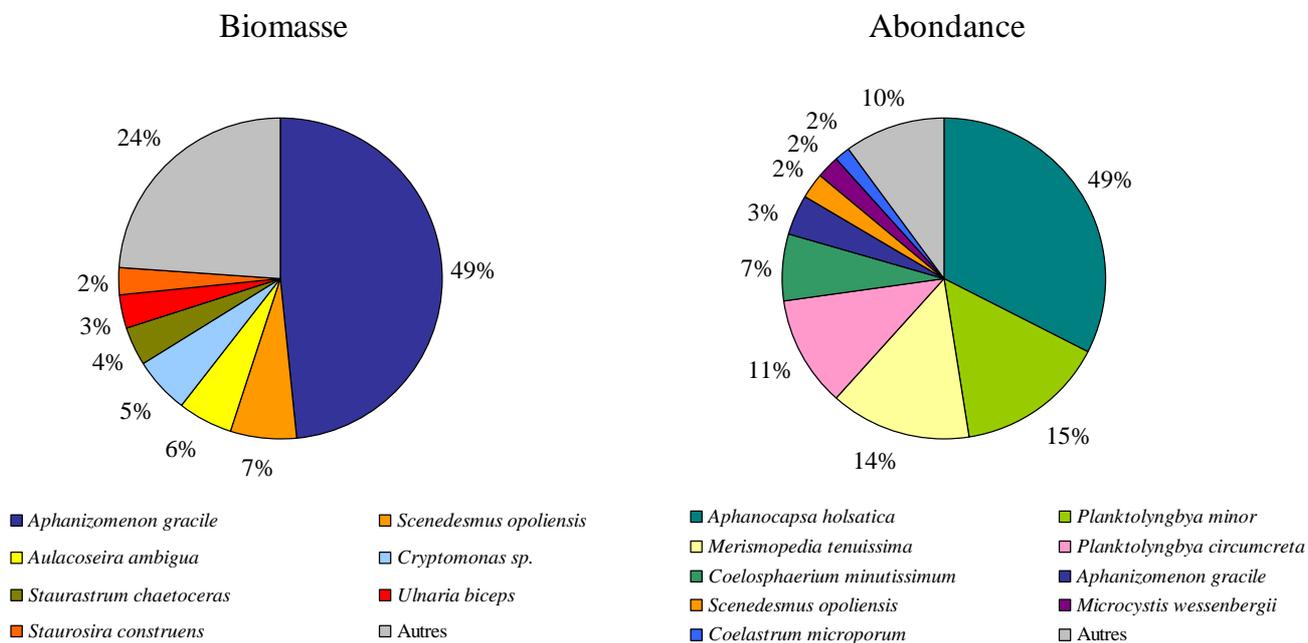


Figure 37. Biomasse et abondance relatives (%) des espèces phytoplanctoniques dominantes dans le lac de Soustons en automne 2006.

Comment ces espèces sont-elles arrivées dans les lacs aquitains ?

L'une des hypothèses développées fait appel à la possibilité d'un transport d'algues par les oiseaux lors de leur migration. En effet, il existe en France deux couloirs de migration, incluant la Camargue et la région Aquitaine. Cette dernière est l'une des plus importantes voies de migration des oiseaux en Europe (Figure 38). Sa localisation stratégique et sa diversité d'habitats permet l'accueil d'un grand nombre d'espèces d'oiseaux, qui utilisent les lieux de manière permanente (oiseaux sédentaires) ou temporaire (migrateurs) (<http://www.parc-ornithologique-du-teich.com>). Chaque année pendant le printemps, des milliers d'oiseaux voyagent de l'Afrique vers le Nord de l'Europe pour se reproduire, en s'arrêtant dans les lacs aquitains pour se reposer et se nourrir. Puis en automne, ils retournent en Afrique pour hiverner, en suivant le même itinéraire. Parmi les dizaines d'espèces d'oiseaux qui migrent chaque année dans la région, trois espèces appartenant à la famille des Anatidae (Figure 39) migrent entre les lacs africains (e.g. lac Tchad, lacs du Sénégal et de la Côte d'Ivoire) et les lacs aquitains (C. Feigné-Parc Ornithologique du Teich, com. pers) avec des vols sans arrêt à une vitesse moyenne de $70 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$ sur des distances pouvant atteindre 5000 km (Clausen et al., 2002). Ces migrateurs peuvent ainsi apporter des algues tropicales dans les lacs aquitains, où elles trouvent des biotopes favorables à leur implantation (Capdevielle, 1978).

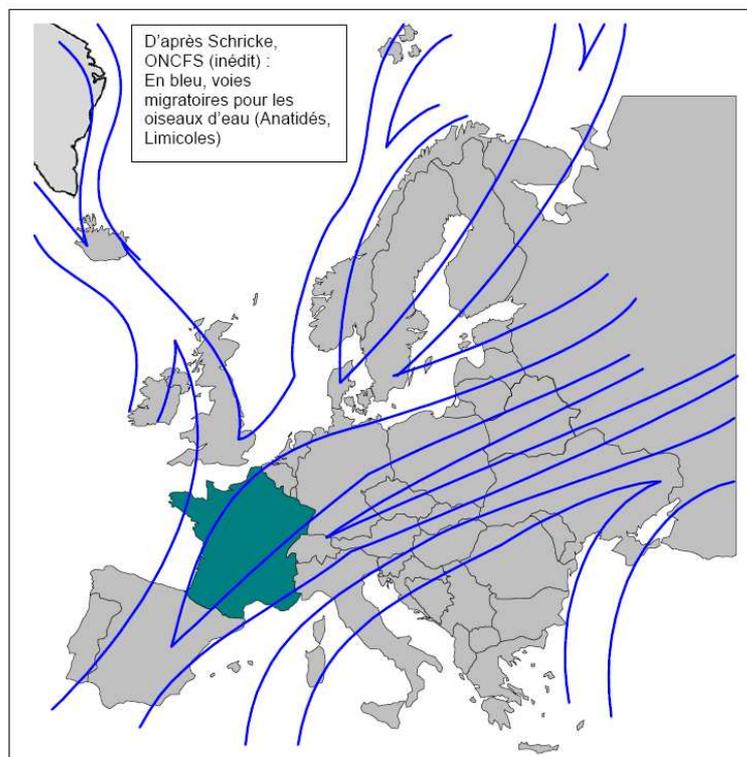


Figure 38. Voies migratoires pour les oiseaux d'eau (Observatoire National de la Faune Sauvage et de ses Habitats, 2005).



Figure 39. Espèces d'oiseaux migrateurs présents dans les lacs aquitains.

Cependant, la dispersion d'un plan d'eau à un autre induit des changements drastiques d'environnement (Kristiansen, 2008). La survie de ces algues pendant les difficiles conditions de transport, impliquant notamment des phénomènes de dessiccation, est rendue possible par différents mécanismes de résistance, tels que la sporulation ou la présence d'une gaine (enveloppe mucilagineuse) (Kristiansen, 1996). D'ailleurs, les taxons tropicaux les plus abondants identifiés dans les lacs aquitains appartiennent à des morphotypes des genres *Planktolyngbya* and *Cyanodictyon*, lesquels sont caractérisés par la présence d'une gaine (Figure 40), généralement constituée de polysaccharides (Robbins et al., 1998; Stal, 2000). Celle-ci permet de réguler la perte et l'absorption d'eau des cellules (Potts, 1999) ; cette particularité joue un rôle important dans la tolérance à la dessiccation des algues après plusieurs heures de transport (Kristiansen, 1996).



Figure 40. Cyanobactéries exotiques identifiées dans les lacs aquitains pourvues d'une enveloppe mucilagineuse.

Capdevielle (1978) signale que les transferts d'algues peuvent s'effectuer également à partir de fragments des végétaux, comme les tiges de certaines macrophytes (*Myriophyllum aquaticum*, *Lagarosiphon major*, *Egeria densa*, *Ludwigia grandiflora*) qui ont été elles-mêmes introduites il y a plusieurs décennies dans les lacs aquitains. Il peut en être ainsi avec des poissons comme l'espèce *Gambusia affinis*, aussi introduite dans les lacs, où elle s'est bien adaptée.

Se pose ensuite la question de savoir quels facteurs ont pu permettre à certaines de ces algues tropicales de devenir des taxons dominants. Au niveau global, le changement

climatique a créé un environnement plus approprié pour le développement et la survie d'espèces tropicales et subtropicales dans les latitudes tempérées (Parmesan, 2006) et cela est aussi vrai pour les lacs aquitains. En effet, les températures de l'air dans la Région Aquitaine entre 1920 et aujourd'hui ont augmenté en moyenne +1,7 °C, dont +0,7 °C ces 30 dernières années (Météo France) (voir Figure 9 dans l'article correspondant à ce chapitre). Ce phénomène a été décrit comme étant plus important dans les latitudes nordiques plus élevées (IPCC, 2007). Cependant, il semble que c'est l'augmentation des températures minimales (+0,6 °C depuis 1975), plus que celle des normales saisonnières, qui a pu favoriser le développement de ces algues tropicales dans les lacs aquitains. Si les algues nouvellement arrivées meurent chaque hiver, le recrutement annuel n'est pas suffisant à l'installation de grandes populations ; mais si les algues résistent aux conditions de l'hiver (plus doux), les populations peuvent alors se développer au cours des années à la faveur d'augmentations de l'inoculum après l'hiver, et finalement atteindre des densités significatives dans le nouveau milieu colonisé, devenant dans certains cas les taxons dominants.

5.4 L'article central

Cet article intitulé « Phytoplankton tropical dans les lacs aquitains (France) » prend en considération l'impact du réchauffement climatique sur la distribution d'espèces exotiques dans les lacs du littoral aquitain. Une description détaillée de chacune des espèces tropicales observées dans cette étude est présentée, ainsi que les différentes hypothèses pouvant expliquer la présence, et dans certains cas la dominance, d'espèces exotiques dans les lacs aquitains. Ce chapitre a été présenté dans le colloque « International Association of Phytoplankton (IAP) » qui a eu lieu du 23 au 30 Novembre 2008 à Ramot, Israël et l'article correspondant a été accepté en Mai 2008 pour publication dans la revue *Hydrobiologia*. Les mots-clés utilisés pour décrire ce travail sont : phytoplankton, taxonomie, taxons tropicaux, migration des oiseaux, lacs aquitains, changement climatique.

5.4.1 Résumé de l'article en français

Lors des dernières décennies, plusieurs espèces de microalgues exotiques ont été recensées dans les eaux continentales d'Europe. Dans trois lacs peu profonds localisés dans le Sud-Ouest de la France, plusieurs espèces d'algues planctoniques, typiques des zones tropicales ont été observées en 2006 et 2007. Les taxons les plus représentatifs étaient *Planktolyngbya microspira* Kom. & Cronb., *P. circumcreta* (G. S. West) Anagn. & Kom.

Cyanodictyon tropicale Senna, Delazari & Sant'Anna et *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum* Krieg. Ces espèces signalées auparavant dans les lacs Africains et dans d'autres lacs tropicaux représentaient dans cette étude jusqu'à respectivement 58% et 12% de l'abondance et de la biomasse totale du phytoplancton durant le printemps et l'été. Certains de ces lacs ont été étudiés dans les années 70, époque à laquelle seules les desmidiées exotiques ont été identifiées, les trois cyanobactéries citées plus haut n'étant pas encore décrites. Les oiseaux sont considérés comme les principaux vecteurs potentiels de la dissémination de ces algues, car ils migrent sur de longues distances, transportant des algues sur leurs pattes, leurs plumes et / ou dans leur tube digestif. En effet, la région Aquitaine est située sur l'un des principaux couloirs de migration d'oiseaux en Europe. Chaque année au printemps, des milliers d'oiseaux voyagent de l'Afrique vers le Nord de l'Europe en s'arrêtant sur les lacs aquitains pour se reposer et se nourrir. Puis en automne, ils retournent en Afrique pour hiverner, en suivant le même itinéraire. La survie des cyanobactéries, diatomées et desmidiées transportées par les oiseaux pourrait être favorisée par plusieurs stratégies de ces groupes algaux, tels que les états de dormance, la présence de gaine ou de cellules végétatives. De plus, le réchauffement climatique a pu contribuer au succès de ces espèces tropicales dans les lacs tempérés. En effet, les températures minimales ont augmenté significativement dans la Région Aquitaine en 30 ans, pouvant jouer un rôle-clé dans la survie des algues pendant l'hiver.

5.4.2 Article : Tropical phytoplankton taxa in Aquitaine lakes (France)

Hydrobiologia (2010) 639:129–145
DOI 10.1007/s10750-009-0029-x

PHYTOPLANKTON

Tropical phytoplankton taxa in Aquitaine lakes (France)

Maria Cellamare · Maria Leitão · Michel Coste ·
Alain Dutartre · Jacques Haury

Published online: 24 December 2009
© Springer Science+Business Media B.V. 2009

Abstract In the last decades, numerous exotic species of microalgae have been found in the continental waters of Europe. In three natural shallow lakes located in the southwest of France, several planktonic species typically encountered in tropical areas were observed during 2006 and 2007. The most representative taxa were *Planktolyngbya microspira* Kom. & Cronb. *P. circumcreta* (G. S. West) Anagn. & Kom., *Cyanodictyon tropicale* Senna, Delazari & Sant'Anna and *Staurastrum excavatum* var. *planktonicum* Krieg. These species had so far only been reported from African lakes and other tropical areas,

but in this study they accounted for up to 58 and 12% of the total abundance and biomass, respectively, during spring and summer. Some of these lakes were studied in the 1970s and only exotic desmids were reported; but at that time, the three cited cyanobacteria were not described yet. Waterfowl are considered as the main dispersers because they migrate over long distances, transporting algae on the feet and feathers or in the digestive tract. In fact, the Aquitaine Region is one of the main bird migration corridors in Europe. Survival of cyanobacteria, diatoms and desmids carried by birds could be possible due to resting stages, sheaths investments or vegetative cells. In addition, global warming may have contributed to the success of these tropical species in temperate lakes. Indeed, minimal temperatures have increased significantly in the Aquitaine region over the last 30 years and could have played a key role in algal survival through winter.

Keywords Phytoplankton · Taxonomy · Tropical taxa · Bird migration · Aquitaine lakes · Climate change

Guest editors: T. Zohary, J. Pazdísák & L. Naselli-Flores / Phytoplankton in the Physical Environment: Papers from the 15th Workshop of the International Association for Phytoplankton Taxonomy and Ecology (IAP), held at the Ramot Holiday Resort on the Golan Heights, Israel, 23–30 November 2008

M. Cellamare (✉) · M. Coste · A. Dutartre
Cemagref, UR REBX, 50 Avenue de Verdun,
33612 Cestas Cedex, France
e-mail: maria.cellamare@bordeaux.cemagref.fr

M. Leitão
Bi-Eau, 15 Rue Lainé-Laroche, 49000 Angers, France

J. Haury
AGROCAMPUS OUEST/INRA Rennes, Ecologie et
Santé des Ecosystèmes, 65, rue de Saint-Brieuc,
CS 84215, 35042 Rennes Cedex, France

Introduction

Global warming is now a recognized phenomenon with biological consequences, including effects on the physiology, phenology, adaptation and distribution of species. Regarding distribution, a 3°C change in mean

annual temperature corresponds to a shift in isotherms of approximately 300–400 km in latitude (in the temperate zone). Therefore, species are expected to move towards the poles in response to shifting climate zones (Hughes, 2000; Parmesan, 2006). This warming trend also includes the establishment of tropical algae in temperate systems of the Northern Hemisphere.

Numerous tropical and subtropical species of microalgae have been reported in the last decades in the continental waters of Europe (Padisák, 1997; Coste and Ector, 2000). In France, several species of exotic and invasive diatoms (Coste and Ector, 2000), cyanobacteria (Couté et al., 1997; Couté et al., 2004) and desmids (Capdevielle, 1982, 1985a; Kouwets, 1991; Kouwets, 1998) have been recorded in freshwater.

These algae have probably been dispersed in these temperate systems by several mechanisms, such as water, rain, air, wind, navigation, human activities, introduction of exotic macrophytes or animals, or organisms such as aquatic insects (beetles, dragonflies), mammals and birds (Coste and Ector, 2000; Figuerola and Green, 2002).

Birds are the most important dispersers because they carry out long migratory flights (Kristiansen, 1996; Figuerola and Green, 2002) transporting algae on feet and feathers and also in the digestive tract (Kristiansen, 2008). Algal species having significant resistance to desiccation may survive transport, and then may succeed in colonizing a new distribution area when their ecological demands are met.

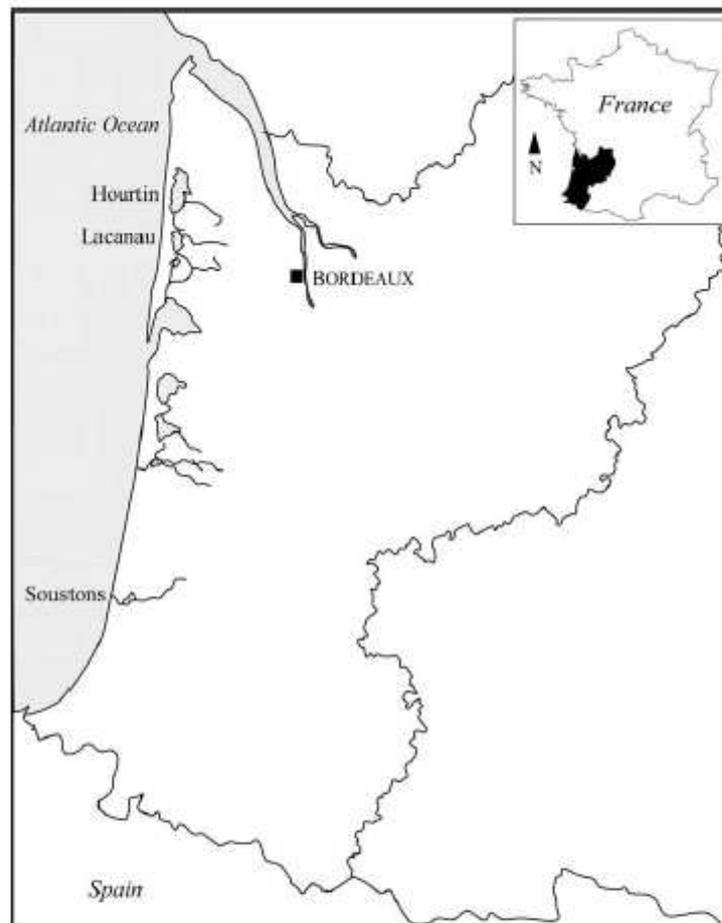
The southwest of France is not an exception to this dispersal phenomenon. Indeed, in the Aquitaine region, numerous tropical taxa, such as *Anabaena prömeceps* Frémy, *Anabaenopsis arnoldii* Aptekarj and *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum* Krieger, were reported several decades ago (Capdevielle, 1985a). We studied five lakes in this French region and report here findings of numerous planktonic taxa, typical of tropical areas, in three of them. A further study (in preparation) will try to explain why, in spite of their geographical neighbourhood, these tropical populations do not colonize all the lakes. In this study, we focus on the possible mechanisms by which these exotic species may have arrived in these lakes, with an emphasis on waterfowl migration and on exotic macrophyte introduction. Then, we examine to what extent climate change may have contributed to the success of the exotic phytoplankton taxa in Aquitaine lakes.

Materials and methods

Three natural shallow lakes (Hourtin, Lacanau and Soustons) located along the Atlantic coastline of the southwest of France were studied (Fig. 1). Like other Aquitaine lakes, these three hydrosystems were formed approximately 18,000 years ago. They have common characteristics such as low altitude (maximum 15 m above the sea level) and sandy substrate but they differ in trophic status (meso-eutrophic to hypereutrophic). The area is characterized by an oceanic and temperate climate (temperatures between 5 and 25°C). The cold season extends from November to April and the warm season is between May and October. The rainy season is between October and December and dry season from June to September. Mean annual precipitation is 950 mm. Bank vegetation is rich and principally constituted by pines, willows and oaks. Table 1 shows the main morphological characteristics of the lakes (Vanden Berghen, 1964, 1968; Capdevielle, 1978; Dutarte et al., 1989; S.A.G.E., 2004).

In order to carry out this study, water samples for phytoplankton, pigments and chemical analyses were collected during seven seasons in the three lakes, every 3 months between May 2006 and November 2007. A total of 21 integrated samples was taken in the euphotic zone at the deepest point of the lakes. Phytoplankton samples were fixed on board with Lugol's solution, and their identification was carried out using the most recent taxonomic literature available: cyanobacteria (Hindák, 1988; Komárek and Anagnostidis, 1999; Komárek and Cronberg, 2001; Komárek and Komárková-Legnerová, 2002; Komárek, 2005; Komárek and Anagnostidis, 2005), Chlorophytes (Huber Pestalozzi, 1961; Komárek and Fott, 1983; Croasdale et al., 1984; Lenzenweger, 1997), Chrysophytes (Huber Pestalozzi, 1941; Starbäck, 1985) and diatoms (Krammer and Lange-Bertalot, 1986–1991). Algal densities were estimated by the settling technique with an inverted microscope (Utermöhl, 1958) at a magnification of 600 and 900×. At least 400 individuals were counted, and the results were expressed as cell abundance. Algal biomass was determined from the product of phytoplankton abundance and specific biovolume. Biovolumes were obtained by geometric approximations (Hillebrand et al., 1999; Olenina et al., 2006) from the measurement of at least 30 individuals, whenever

Fig. 1 Location of the lakes studied



possible, assuming a specific density of 1 g cm^{-3} . Relative biomass share (pi) of the exotic and rare taxa was calculated following the equation

$$pi = \frac{ni}{N}$$

where, ni = biomass of i -th taxa, N = total biomass of the sample.

Water temperature, pH, oxygen and conductivity were measured in situ using WTW probes (pH340, Oxi340 and LF340). Transparency was measured

with a Secchi disc. In the laboratory, chemical and pigment analyses (dissolved organic carbon, nitrogen and phosphorus forms, chlorophyll a) were performed according to standard methods (NF EN ISO 13395, NF EN ISO 11732, NF EN ISO 25663, NF T 90-023, NF EN 1484, NF EN 13475, NF T 90-117). The physico-chemical data obtained in the course of the study are summarized in Table 2.

For data analysis, phytoplankton taxa representing a minimum of 2% of the total biomass in at least one sample were selected and the dissimilarity between

Table 1 Main characteristics of the lakes studied

Characteristics	Lake Hourtin	Lake Lacanau	Lake Soustons
Latitude	N 45°11'14"	N 44°58'33"	N 43°46'36"
Longitude	W 01° 03'23"	W 01°07'31"	W 01° 18'55"
Altitude (m)	15	14	3
Area (km ²)	62	20	3.8
Catchment area (km ²)	360	285	350
Mixing regime	Polymictic	Polymictic	Polymictic
Maximum width (km)	4	3	2
Length (km)	18	7.7	4.6
Z _{max} (m)	11	8	1.9
Z _{mean} (m)	3.4	2.6	0.6
Residence time (years)	1.79	0.4	0.02
Volume (millions of m ³)	210	53	2.5
Substrate	Sandy	Sandy	Muddy-sandy
Trophic status	Eutrophic	Meso-eutrophic	Hypereutrophic

Table 2 Main physico-chemical characteristics of the lakes studied

	Lake Hourtin	Lake Lacanau	Lake Soustons
Water temperature (°C)	5.8–27.8 ± 3	5.6–27.9 ± 3.2	3.1–27.5 ± 3.3
pH	8.2 ± 0.3	7.6 ± 0.1	8.8 ± 0.6
Secchi transparency (m)	0.7 ± 0.1	1.2 ± 0.1	0.7 ± 0.2
Conductivity (µS cm ⁻¹)	320 ± 10.2	249 ± 12.2	159 ± 5.1
O ₂ (mg l ⁻¹)	10.7 ± 0.8	9.9 ± 0.4	11.7 ± 1.1
N-NH ₄ (µg l ⁻¹)	47.2 ± 12.1	34.7 ± 13.4	57.8 ± 19.1
N-NO ₃ (µg l ⁻¹)	<d.l.	<d.l.	265.5 ± 157.7
N-NO ₂ (µg l ⁻¹)	12.1 ± 2.9	4.5 ± 1.3	15.4 ± 3.4
Total N (µg l ⁻¹)	1554 ± 174.3	826 ± 237	1226.4 ± 201.4
P-PO ₄ (µg l ⁻¹)	22.8 ± 2.5	10.1 ± 2.3	18.4 ± 5.4
Total P (µg l ⁻¹)	33.7 ± 2.5	25.9 ± 2.5	118.2 ± 22.5
DOC (µg l ⁻¹)	23.9 ± 0.8	16.8 ± 0.7	5 ± 0.5
Chlorophyll <i>a</i> (µg l ⁻¹)	19.6 ± 2.7	9.6 ± 1.7	73.9 ± 14.7

Values represent the mean and standard error, except the temperature which reports minimum and maximum values and the standard error. d.l.: detection limit = 70 µg l⁻¹ N-NO₃

lakes was calculated using the Bray and Curtis index. This analysis was carried out using PC-ORD software version 4.25 (2008-12-02).

Results

Species richness

Between spring 2006 and autumn 2007, 430 taxa were identified, 61 were common to the three lakes and 241 were recorded only in one of them. The highest species richness was found in Lake Soustons with 277 taxa (52% exclusive taxa, 22% common

with the two other lakes). In Lake Lacanau, 244 taxa were identified, whilst in Lake Hourtin, we recorded the lowest species richness (174 taxa). Lakes Hourtin and Lacanau presented 35 and 27%, respectively, of the common species. Lake Hourtin had 21% exclusive taxa and Lacanau had 28%.

Exotic species

In these lakes, several exotic species (tropical, rare) mainly represented by cyanobacteria, desmids and diatoms were identified. They accounted for 10% of the total species number found in the three lakes (Fig. 2). Most of them had never been recorded in

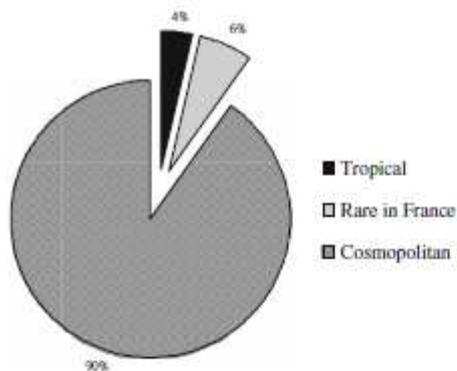


Fig. 2 Distribution of phytoplankton taxa (%) in Lakes Hourtin, Lacanau and Soustons over the period Spring 2006–Autumn 2007 (430 taxa were identified)

France before. In Table 3 are detailed the world distribution areas of the exotic and rare taxa found in this study. Even though many taxa were cosmopolitan, several tropical species actually dominated in terms of abundance and biomass. In the next paragraphs, some morphological and ecological observations for these tropical taxa are reported.

Planktolyngbya microspira Komárek et Cronberg (Figs. 3i and 4c)

This cyanobacterium, forming coiled filaments, was dominant in Lake Hourtin in spring and summer, but its biomass decreased drastically in autumn and winter (Fig. 5). Both in summer 2006 and 2007, *P. microspira* represented up to 12% of the total biomass and was dominant in terms of cell abundance in the lake (58% of total density in summer 2006—723,562 cells ml⁻¹). In Lake Lacanau, this species was also present but less abundant, reaching maximal biomass (12%) in spring 2006 (Fig. 6).

The filaments were solitary, regularly screw-like coiled, 1 µm wide, not constricted at cross-walls, with cells 1.5–2 µm long and the coils 12–18 µm high.

When dominant, *P. microspira* was associated in both lakes to *P. limnetica* (Lemmermann) Komárková-Legnerová et Cronberg, *Aphanothece nidulans* Richter, *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum* Krieger, *Chroococcus minutus* (Kützling) Nägeli, *Navicula radiosa* Kützling and *Puncticulata radiosa* (Lemmermann) Håkansson.

Planktolyngbya circumcreta (G. S. West) Anagnostidis et Komárek (Figs. 3g and 4d)

This cyanobacterium, also forming coiled filaments, was found in Lake Soustons in rather high relative abundance (up to 11% of total cell number), whilst its biomass reached only 1% in autumn 2006 (Fig. 7). It was also found in the other two lakes but in lower amount (Figs. 5 and 6).

Filaments were solitary, free-floating, irregularly coiled but sometimes narrowly screw-like. Sheaths were thin, firm and colourless, surrounding pale blue-green trichomes. Cells were more or less isodiametric, 1.8–2 µm wide; 1.8–2.5 (3) µm long, segments in the trichome were sometimes hardly distinguishable (especially at Lacanau and Hourtin). Coils were 20–22 µm in diameter, and the height between coils was about 10 µm.

The species associated to *P. circumcreta* in Lakes Hourtin and Lacanau were *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum*, *Staurodesmus cuspidatus* (Brébisson ex Ralfs) Teiling, *Aphanothece nidulans*, *Chroococcus minutus*, *Planktolyngbya limnetica*, *Cyanodictyon tropicale*, *Navicula radiosa* and *Puncticulata radiosa*. Whereas in Lake Soustons, they included *Scenedesmus opoliensis* Richter, *Audacoseira ambigua* (Grunow) Simonsen, *Staurisira construens* Ehrenberg, *Aphanizomenon gracile* Lemmermann, *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszyńska) Seenayya et Subba Raju, and Peridinales.

Cylindrospermopsis raciborskii (Woloszyńska) Seenayya et Subba Raju (Figs. 3a, b and 4a)

This cyanobacterium represented in Lake Soustons 1% of the biomass in summer 2006, whereas in spring 2007 an early developmental phase (young trichome) was observed (reaching 8% of the total phytoplankton biomass) (Fig. 7). In the first case, it presented heterocytes (Figs. 3a and 4a), whilst in the second case filaments did not clearly show differentiated cells neither heterocytes nor akinetes occurred (Fig. 3b).

The trichomes were solitary and straight or slightly curved, with vegetative cylindrical cells, length 6.4–9.4 µm, width 1.5–2.9 µm, mean trichome length 100 µm (range 35–180 µm). Gas vesicles were present. When heterocytes were observed, they were often present in at least one of the apices (5.1 × 2.3 µm),

Table 3 World distribution of the rare and exotic algae found in the Aquitaine lakes

Taxa	French Lakes (this study)		World distribution		References
	Hourtin	Lacana	Southern	Southern	
Rare in France					
<i>Anabaenopsis caenogrovi</i> Taylor		+		Belorussia, Germany, Slovakia, India, Tanzania, Senegal	(Hindák, 1988; Berger et al., 2005; Komárek, 2005)
<i>Anabaenopsis elenkai</i> Milker		+		Central Asia, Turkmenistan, Czech republic, Hungary, Russia, Ukraine, Slovakia, USA, France	(Hindák, 1988; Komárek, 1999; Leitão & Couté, 2005)
<i>Cyanosphaera stylosa</i> Hechel		+		Finland, Germany, Sweden, Zimbabwe, The Netherlands	(Komárek & Anagnostidis, 1999)
<i>Radocynis apokathocoides</i> Hindák	+		+	Danube river (section from Austria to Hungary), Slovakia	(Komárek & Anagnostidis, 1999; (Hindák, 2006)
<i>Radocynis geminata</i> Skuja	+		+	The Netherlands, Poland, Slovakia, Finland, Greece, France	(Komárek & Anagnostidis, 1999; Leitão & Léglizs, 2000; Hindák, 2006; Joosten, 2006; Lepistö et al., 2006; Pelecheta et al., 2006) (Krammer, 2000)
<i>Pinnularia transvena</i> (A. Schmidt) Mayer			+	New Zealand	(Senna et al., 1999)
Tropical origin					
<i>Cyanodictyon tropicale</i> Senna, Delizaci & Sant'Anna		+		Brazil	
<i>Cylindrocapsa raciborskii</i> (Woloszynska) Seenayya & Subba Raju		+	+	In France: 'Francis-Pêcheurs' pond (S Paris) La Claise river (centre of France), Léchir and Malauzy ponds (E of France) Lake Chameralhes (N Paris) Seine à Ivry (SE Paris)	(Couté et al., 1997; Briand et al., 2002) (Leitão & Couté, 2005) (Briand et al., 2004) (Denari & Briand, 2002)
<i>Phaeodactylophyta circumcrista</i> (G. S. West) Anagnostidis & Komárek		+	+	Worldwide distribution: every continent, except the Antarctica; pantropical with expansion to all temperate zones	(Padisák, 1997; Vidal & Kráň, 2008)
<i>Phaeodactylophyta microspira</i> Komárek & Cronberg		+	+	Lake Victoria (Kenya, Uganda, Tanzania), Lake Chad (Chad, Cameroon, Niger and Nigeria), Congo, Zambia, Zimbabwe, Malawi, Mexico	(Compté, 1974; Komárek & Komárková-Legnerová, 2002; Komárková & Tavera, 2003; Komárek & Anagnostidis, 2005)
<i>Phaeodactylophyta miaoer</i> (Geitler) Komárek & Cronberg		+	+	Large tropical African lakes, Mexico	(Komárek & Cronberg, 2001; Komárek & Komárková-Legnerová, 2002; Komárek & Anagnostidis, 2005)
<i>Pseudanabaena recta</i> Komárek & Cronberg		+	+	Indonesia, Central and Southern Africa, Brazil	(Komárek & Anagnostidis, 2005; Komárek & Komárková-Legnerová, 2007)
			+	Africa	(Komárek & Anagnostidis, 2005)

Table 3 continued

Taxa	French Lakes (this study)		World distribution	References
	Hourtin	Lacanau		
<i>Staurastrum excavatum</i> var. <i>planctonicum</i> Krieger	+	+	Indonesia, Asia, Africa (Nigeria, Tchad), South America, France	(Compière, 1977; Grousselle et al., 1984; Capdevielle, 1985a; Bisson & Nwaeze, 1990; Lonzarweger, 1997)
<i>Capsosiphonia craticulata</i> (Granow ex Cleve) Ross		+	Africa, Seychelles, North and South America	(Coste & Ector, 2000)
<i>Denticula confervacea</i> Kützting		+	Africa, Asia, Tahiti, Caribbean Islands, Australia, Hungary (thermal waters)	(Coste, 1975; Coste & Ector, 2000)
<i>Ecyozonema difforme</i> Kraemer & Lange-Bertalot		+	New Caledonia	(Kraemer, 1997)
<i>Metzschia diasporoides</i> Archibald		+	Africa (Mauritius Island)	(Coste & Ector, 1984)

with attenuated and pointed ends (drop-like). Akinetes have never been observed. This genus was rarely observed in Lake Lacanau.

Although akinetes were not observed, all the morphological features correspond to *Cylindrospermopsis raciborskii*, which has become widely distributed in France in recent years (Couté et al., 1997; Leitão and Couté, 2003). *C. sinuosa* (Couté et al., 2004), identified from another Aquitaine lake, is narrower, has sinusoidal filaments and very pointed heterocysts, which is not the case in the lakes in our study.

In Lake Soustons, the species associated to *C. raciborskii* were very common taxa in France, such as *Aulacoseira ambigua*, *Fragilaria nanana* Lange-Bertalot, *Staurastrum construens* and *Scenedesmus opoliensis*.

Cyanodictyon tropicale Senna, Delazari et Sant'Anna (Figs. 3c and 4b)

This species was present in Lake Lacanau during almost the whole study period, reaching 23% of the phytoplanktonic biomass and 86% of the cell abundance in spring 2007 (Fig. 6). *C. tropicale* was also present in Lake Hourtin but to a lesser extent, reaching its highest biomass (6%) also in spring 2007 (Fig. 5).

Its morphology shows cells arranged in pairs, which are distant from each other and thus forming a pseudofilament. The cells were 1.5–2 µm long × 0.7–0.8 µm wide. The maximum measured length of pseudofilaments was 100 µm. The morphological characteristics of individuals found in our lakes correspond well to the description of *C. tropicale* (Senna et al., 1999). This species together with *C. filiforme* are similar to the genus *Wolskyella*, but *Cyanodictyon* cells are smaller (Mareš et al., 2008).

The species associated with *C. tropicale* in these two lakes were *Planktoisngbya limnetica*, *Chroococcus minutus*, *Punctidata radiosa*, *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum*, *Staurodesmus cuspidatus*.

Staurastrum excavatum var. *planctonicum* Krieger (Figs. 3m and 4h)

This desmid was present at all the seasons in Lakes Lacanau and Hourtin (Figs. 5 and 6). It reached 43%

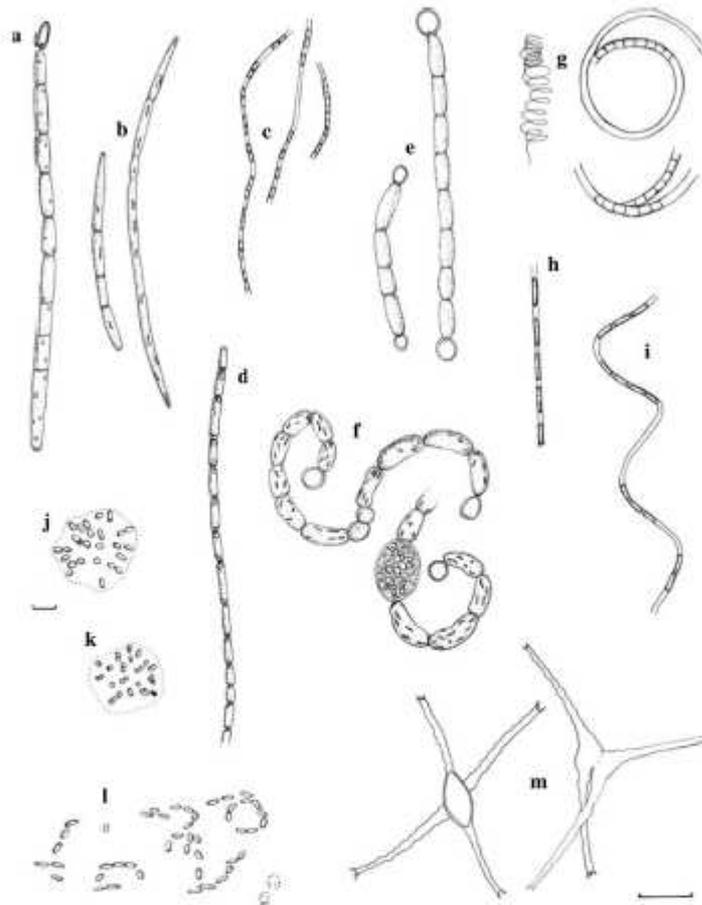


Fig. 3 Exotic species found in Lakes Hourtin, Lacanau and Soustons over the period Spring 2006–Autumn 2007. **a** *Cylindrospermopsis raciborskii* **(b)** young trichome of *Cylindrospermopsis* **(c)** *Cyanodictyon tropicale*, **(d)** *Pseudanabaena recta*, **(e)** *Anabaenopsis cunningtonii*, **(f)** *A. elenkini*, **(g)**

Planktolyngbya circumcreta, **(h)** *P. minor*, **(i)** *P. microspira*, **(j)** *Radiocystis aphanothecoidea* **(k)** *R. geminata*, **(l)** *Cyanonephron styloides*, **(m)** *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum* (Scale bars = 10 µm). Only the illustrations of *Radiocystis aphanothecoidea* and *R. geminata* have a reduced scale

of the total planktonic biomass in autumn 2006 for Lacanau and 45% in autumn 2007 for Hourtin.

This variety differs from *Staurastrum excavatum* because of its larger size (12–20 × 40–66 µm), sub-horizontal arms and a less concave apex (Compère, 1977). Dimensions of our specimens were: without processes: 9 × 10 µm, with processes: 53 × 53 µm, isthmus: 5.3 µm wide, thickness: 6 µm.

The associated species in both lakes were *Planktolyngbya limnetica*, *Aphanothece nidulans*, *Planktolyngbya microspira*, *Chroococcus minutus*, *Navicula radiosa*, *Puncticulata radiosa*, *Staurodesmus cuspidatus*, *Cyanodictyon tropicale*, *Aulacoseira ambigua*.

Apart from the taxa mentioned above, other exotic species were found occasionally, but they never dominated. This is particularly the case in the

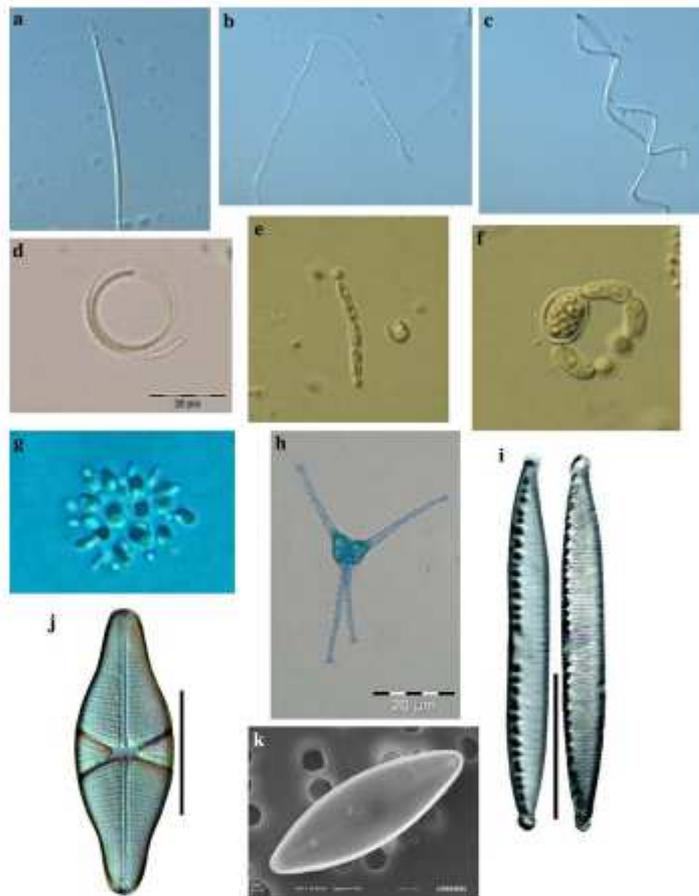


Fig. 4 Exotic species found in Lakes Hourtin, Lacanau and Soustons over the period Spring 2006–Autumn 2007. **a** young trichome of *Cylindrospermopsis*, **(b)** *Cyanodictyon tropicale*, **(c)** *Planktolyngbya microspira*, **(d)** *P. circumcreta*, **(e)** *Anabaenopsis cunningtonii*, **(f)** *A. elenkinii*, **(g)** *Radiocystis*

aphanorhocoidea, **(h)** *Staurostrum excavatum* var. *planktonicum*, **(i)** *Nitzschia dissipatoides*, **(j)** *Capartogramma crucicula*, **(k)** *Diadesmis confervacea*. All the pictures are in optical microscope except **k**, made with SEM

shallow and hypereutrophic Lake Soustons, where the greatest richness of tropical taxa was observed. All the species illustrated in Fig. 7 were present at all the sampling seasons, except winter, and the most remarkable were *Planktolyngbya minor* (Geitler) Komárek et Cronberg (Fig. 3h), *Pseudanabaena recta* Komárek et Cronberg (Fig. 3d), *Cyanonephron*

styloides Hickel (Fig. 3l). Some tropical diatoms were also concerned like *Diadesmis confervacea* Kützing (Fig. 4k) and *Capartogramma crucicula* (Grunow ex Cleve) Ross (Fig. 4j). In Lake Lacanau, *Nitzschia dissipatoides* Archibald (Fig. 4i) and *Encyonema directiforme* Krammer et Lange-Bertalot were also present.

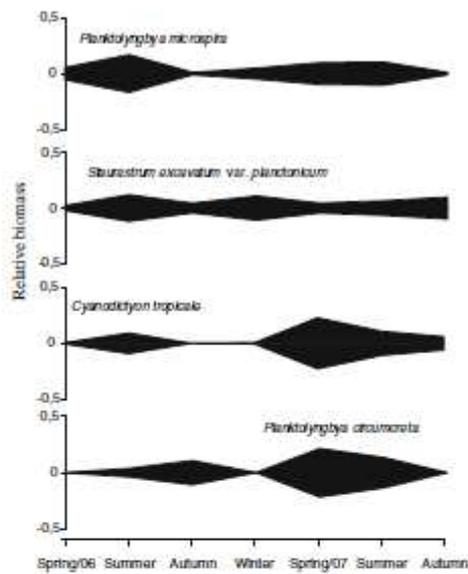


Fig. 5 Relative share of tropical species in the total biomass observed in Lake Hourtin over the period Spring 2006–Autumn 2007

In addition, some unusual species in France were also found in Lake Soustons (Fig. 7), particularly the cyanobacteria *Anabaenopsis cunningtonii* Taylor (Figs. 3c and 4e) and *A. elenkinii* Miller (Figs. 3f and 4f). Our two *Anabaenopsis*, together with the less common *Radiocystis geminata* Skuja (Fig. 3k) and *R. aphanothecoidea* Hindák (Figs. 3j and 4g) found in Lakes Lacanau and Hourtin, have a Central European and Eastern distribution (Hindák, 1988; Komárek and Anagnostidis, 1999; Komárek, 2005) (Table 3).

As shown in Fig. 8, the similarity index highlighted that the three lakes behave quite differently with Lake Soustons standing out particularly. The most homogeneous was Lake Hourtin, whose phytoplankton composition was fairly stable along the sampling seasons. In this lake, the tropical *Planktolyngbya microspira* and *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum* were generally the dominant taxa, whilst *Cyanodictyon tropicale* characterized the community in Lake Lacanau. In Lake Soustons, *Planktolyngbya circumcreta* and *Cylindrospermopsis raciborskii* were the most relevant tropical taxa.

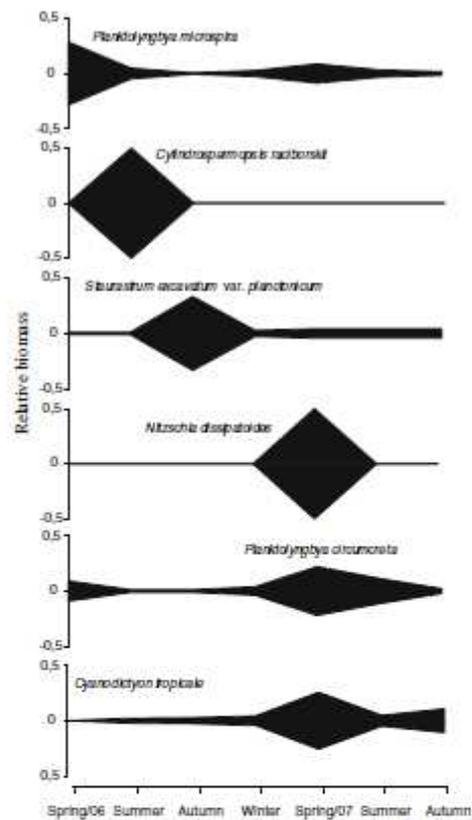


Fig. 6 Relative share of tropical and rare species in the total biomass observed in Lake Lacanau over the period Spring 2006–Autumn 2007

Discussion

In this study, we found several exotic algal taxa, usually recorded from tropical freshwater bodies, in three lakes of the French Aquitaine region. The presence of exotic algae in these systems is not recent. In papers concerning these lakes, published between 1978 and 1985 (Capdevielle, 1978, 1982, 1985a), P. Capdevielle already recorded the presence of several species for the first time in France. He reported that some of these algae were until then known from northern countries and mostly from tropical and subtropical regions. In these floristic studies, he indicated that amongst the 99 identified

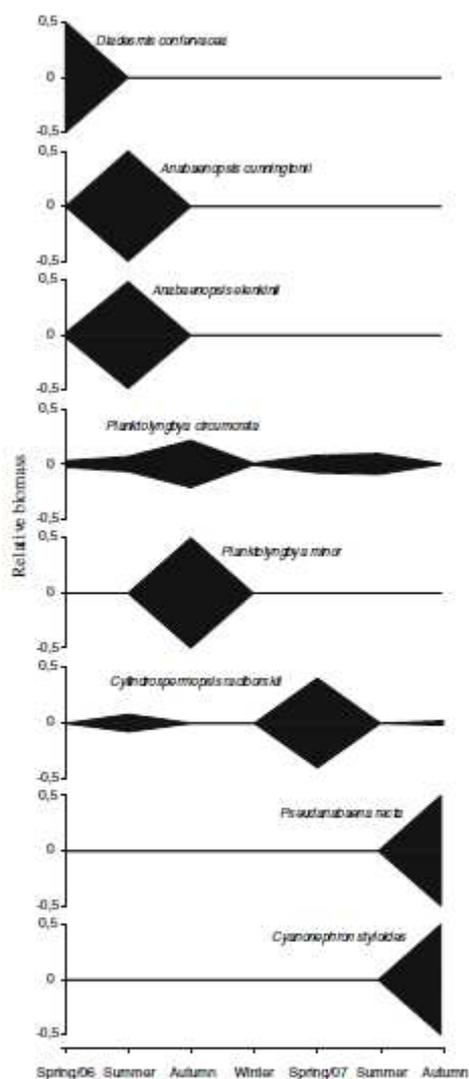


Fig. 7 Relative share of tropical and rare species in the total biomass observed in Lake Soustons over the period Spring 2006–Autumn 2007

taxa, 38 were typical of warm regions (Capdevielle, 1985a).

Several phytoplankton taxa found in this study were reported previously in Africa and other tropical

regions such as the desmid *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum* (Compère, 1977; Croasdale et al., 1984; Capdevielle, 1985a), the filamentous cyanobacteria *Planktolyngbya microspira*, *P. circumcreta*, *P. minor*, *Pseudanabaena recta* and the pseudo-filamentous *Cyanodictyon tropicale* (Senna et al., 1999; Komárek and Cronberg, 2001; Komárek and Anagnostidis, 2005) (Table 3). These species showed a clearly seasonal occurrence, being present especially in the warmer season. This suggests that temperature is presumably a key factor favouring maintenance and development of these species in temperate lakes. This preference for the warm season has been observed in *Cylindrospermopsis raciborskii*, which occurs only in the summer period in temperate areas, whereas it maintains populations all year round in tropical areas (Pačisák, 1997; Briand et al., 2004).

Most of the exotic species found in this study had not been reported in France before. However, we had the opportunity to analyse some preserved samples taken in Lake Lacanau by Capdevielle in 1981, and we identified *Planktolyngbya microspira*, *P. circumcreta* and *Cyanodictyon tropicale*. This shows that these taxa were present in Lake Lacanau more than 25 years ago. However, Capdevielle could not report them because they were not yet described in the literature.

One hypothesis to explain the presence of tropical algae in the French lakes is that they were transported by migratory birds. Actually, waterfowl are considered as a major disperser, because more than any other organism, they can migrate over long distances, transporting plant and invertebrate propagules in their digestive system or attached to their bodies (feet, feathers) (Kristiansen, 1996; Clausen et al., 2002; Figuerola and Green, 2002).

Moreover, the Aquitaine Region is one of the most important corridors and staging posts for bird migration in Europe. This region located on the Atlantic coastline is characterized by natural habitats such as forests, reed beds, meadows, marshes and stretches of water, as well as by a temperate oceanic climate. All these features attract a large range of different bird species that either inhabit these areas permanently (resident species) or visit them temporarily (migratory species) (www.parc-ornithologique-du-teich.com).

Several species of ducks belonging to the Anatidae family are considered as potential vectors of tropical algae in the Aquitaine lakes (Claude Feigné, pers.

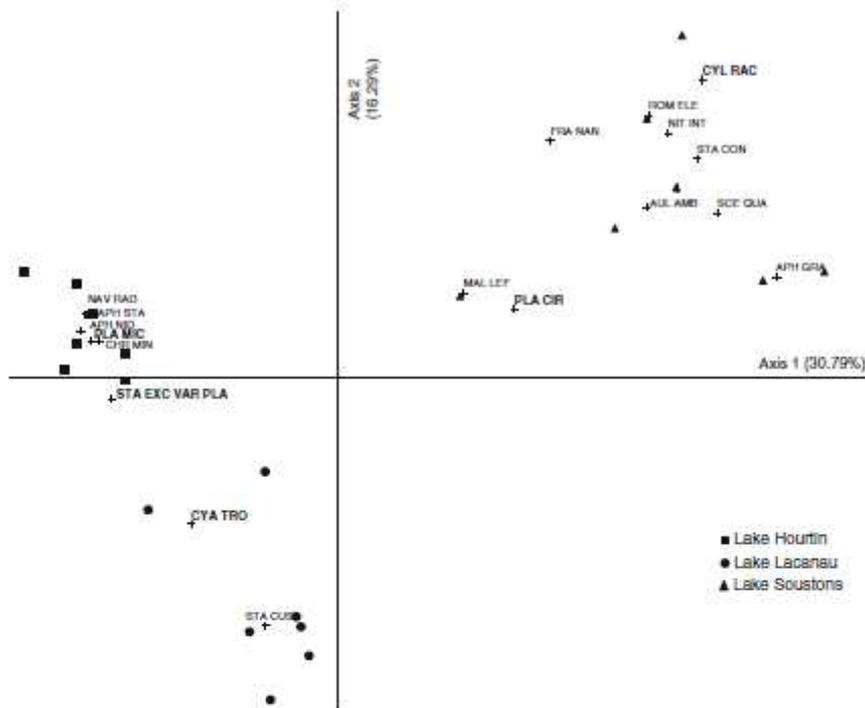


Fig. 8 Similarity Index (Bray-Curtis) of phytoplankton biomass in Lakes Hourtin, Lacanau and Soustons over the period Spring 2006–Autumn 2007. APH GRA: *Aphanizomenon gracile*, APH NID: *Aphanothece nidulans*, APH STA: *Aphanothece stagnina*, AUL AMB: *Aulacoseira ambigua*, CHR MIN: *Chroococcus minutus*, CYA TRO: *Cyanodictyon tropicale*, CYL RAC: *Cylindrospermopsis raciborskii*, FRA

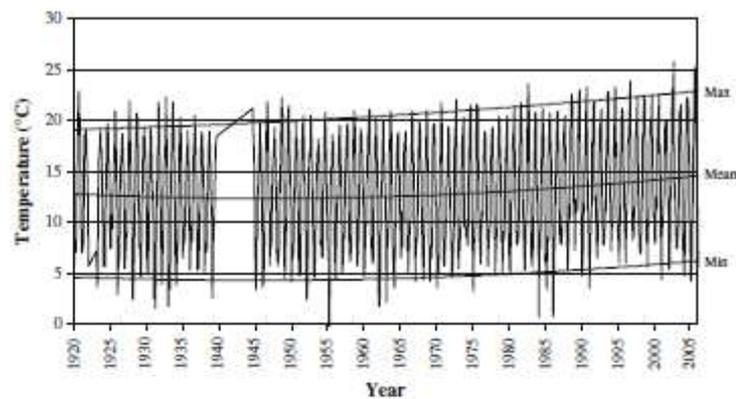
NAN: *Fragilaria nanana*, MAL LEF: *Mallomonas lefevriana*, NAV RAD: *Navicula radiosa*, NIT INT: *Nitzschia intermedia*, PLA CIR: *Planktolyngbya circumcreta*, PLA MIC: *Planktolyngbya microspira*, ROM ELE: *Romeria elegans*, SCE QUA: *Scenedesmus quadricauda*, STA CON: *Staurastrum constrictum*, STA CUS: *Staurastrum cupidatus*, STA EXC VAR PLA: *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum*

comm.). Amongst others, we can mention the Northern Pintail (*Anas acuta*), the Northern Shoveler (*Anas clypeata*) and the Garganey (*A. querquedula*). These species overwinter in tropical African lakes (Senegal, Niger, Tchad). Then, they migrate to the north of Europe during spring, staging in the Aquitaine littoral to rest and feed. Afterwards, they continue their journey to Scandinavia, Russia and to other Northern European countries for breeding. Finally, at the end of autumn they return to Africa, following the same route. These ducks migrate the longest distances to breed in northern Europe. They can carry out migrations with a mean speed of 70 km h⁻¹ and a maximum distance without refuelling stops of 2000–5000 km (Clausen et al., 2002). Therefore, as the

distance between Ivory Coast and Lake Hourtin is of the order of 3800 km, the non-stop transport of algae from Africa to the French lakes is certainly possible.

The hypothesis that algae can be transported by birds from foreign countries to the French lakes was confirmed by Capdevielle (1985b), who found exotic algae in ducks' feathers. Interestingly, he identified a different algal composition between the pre- and post-reproduction migrations. This confirms that birds can transport algae from their wintering (Africa) and from their reproduction zones (Northern Europe) to the littoral Aquitaine lakes. In fact, several species common in Central and Eastern Europe and rarely reported in France, such as *Radiocystis aphanotecoides*, *Anabaenopsis cunningtonii* and *A. elenkinii*

Fig. 9 Evolution of the surface temperature from 1920 until today in the Aquitaine Region (Source: Météo France). *Dark lines* represent the trends of minimal, mean and maximal temperatures



(Hindák, 1988; Komárek and Anagnostidis, 1999; Komárek, 2005), were also found in this study. They were most likely introduced by those birds on their post-reproduction migration.

Another hypothesis to explain the occurrence of tropical algae in the Aquitaine lakes could also be the introduction of exotic macrophytes. In fact, several exotic vascular plants such as *Lagarosiphon major* (South Africa), *Myriophyllum aquaticum*, *Egeria densa* and *Ludwigia grandiflora* (South America) were detected 25 years ago in these lakes, and some of them have spread rapidly. Their presence in France and other European countries is probably due to their use for ornamental purposes (aquaria and ponds) but also by migratory aquatic birds (Dutartre and Capdevielle, 1982; Dutartre, 1986; Dutartre et al., 1989). However, we favour the hypothesis of bird migration because tropical algae were present in the lakes studied here before the first observation of exotic macrophytes.

If we consider the idea that birds are the transport vector, questions arise about algal resistance to the migratory travel and especially to desiccation. As reported by Kristiansen (2008), dispersal from one water body to another involves drastic changes of environment. If the transportation time is short, desiccation may not occur. If the transportation time is long, then resistance to desiccation is possible, involving diverse mechanisms (Coesel et al., 1988) such as resting stages, spores, cysts and cells embedded in jelly (Kristiansen, 1996). In fact, the most abundant tropical species found in the Aquitaine

lakes mainly belong to the morphotypes of the genus *Planktolynghya* and *Cyanodictyon*.

They are characterized by sheath investments generally composed of polysaccharides (Robbins et al., 1998; Stal, 2000), which regulate the loss and uptake of water from cells (Potts, 1999). This feature may play an important role in the desiccation tolerance of algae after many hours of transport (Kristiansen, 1996). Even if the sheaths are thicker, the viability of dried vegetative filaments for several days was clearly shown on *Lynghya martensiana* (Agrawal and Singh, 2002; Gupta and Agrawal, 2006). Other resting forms such as the akinetes are also highly resistant to desiccation (Sutherland et al., 1979) and are more likely to survive long travels in the gut of birds than common filaments (Padisák, 1997). Yamamoto (1975) demonstrated that *Anabaena cylindrica* had different levels of tolerance to desiccation: desiccated akinetes kept germination ability after storage in darkness for more than 5 years, whilst vegetative cells failed to grow after only 15 days of storage.

In the case of diatoms, subaerial or aerophytic forms can survive desiccation for a long time. They do not appear to produce morphologically distinct resting stages in response to environmental stress, as the vegetative cells themselves become dormant (Round et al., 1990). This author also mentioned that only a few species of diatoms are known to produce resting spores and in some of them (e.g. *Craticula cuspidata*) this mechanism is produced in response to desiccation. In an experiment carried out by Atkinson

(1980), several species of diatoms were fed to ducks and only *Asterionella formosa* was viable after digestion. It was found in faeces from 2 to 20 h after feeding, 2 h corresponding to a 110–220 km flight depending on the bird and wind conditions. In the case of desmids, vegetative cells remain viable longer when carried inside the digestive tract of the birds, than when carried externally (Kristiansen, 1996).

Birds are likely responsible of the introduction of exotic algae in temperate lakes, but their rapid expansion in northern latitudes is probably a consequence of the global temperature increase observed in the last decades. This distribution trend also concerns other organisms, such an example, southern and warm-water species have gradually come to dominate the fish and invertebrate communities of the upper Rhône River (France) over the last 20 years (Daufresne et al., 2004). Regarding the phytoplankton, one of the best examples is the pantropical *Cylindrospermopsis raciborskii*, for which data are accumulating from temperate regions of North America and in several countries of Europe in the last years (Padisák, 1997).

Recent climate change may create an environment suitable to tropical and subtropical species, which can now persist even in French lakes. In fact, air temperatures in the Aquitaine Region from 1920 until today (Fig. 9) have increased by a mean +1.7°C, with +0.7°C in the last 30 years (Météo France). This feature is widely observed around the globe and is more relevant at higher northern latitudes (IPCC, 2007). However, even more important than the mean temperatures is the increase of the minimal temperatures (+0.6°C from 1975 to now), and this may be the main explanation for the success of tropical algae in our lakes. If the newly arrived algae die each winter, annual recruitment is not sufficient to develop large populations. However, if the algae resist the milder winter conditions, the populations can develop through the years from increasing inocula after winter, and finally reach significant numbers in the newly colonized environment, and in some cases become dominant.

These phenomena indicate that wherever a biotope suitable for a certain organism exists, that organism will appear there as soon as sufficient time has elapsed to allow it to be transported through the air and to settle in that locality (Gislén, 1948). Evidently, the climate warming observed in the last decades had accelerated this process in northern latitudes.

Conclusion

Exotic algae have probably been repeatedly introduced in the three Aquitaine lakes studied by birds during their regular migrations. In fact, algae can resist transport conditions for hours through several mechanisms such as resting stages, cysts or sheath investments. Progressive warming of these temperate lakes probably stimulated the accelerated and successful proliferation of the introduced tropical algae. Increases in the minimal temperatures in the last decades may have played a key role in the persistence of these species in winter and their consequent success in warmer seasons. The tropical species identified, particularly the Cyanobacteria, are morphologically identical to the populations found in African lakes. However, proving that both populations are genotypically identical will require their isolation and molecular analysis (Komárek, pers. comm.).

Acknowledgements We are grateful to Professor J. Komárek for taxonomic verification of exotic cyanobacteria. We acknowledge C. Feigné (Teich Bird Reserve, France) and H. Morin (Groupe Grimaud) for the valuable ornithological information provided. Thanks to staff members of Cemagref: C. Laplace-Treytore, V. Bertrin, C. Madigou, M. Torre, J. Grange, J. Huppert and S. Moreira for technical support. Thanks to M. Bomet, M. Boudigues, B. Delest and B. Méchin for chemical analyses. Thanks to S. Morin for the statistical analysis. We also acknowledge B. Dubos (Research Scientific Center of Sanguinet-CRESS) for providing historical samples and references. Thanks to E. Sellier (CREMEM, Talence) for SEM pictures. We are grateful to Professors J. P. Descy and L. Naselli-Flores, whose comments improved significantly this manuscript. We also acknowledge the useful comments of three anonymous reviewers and T. Zohary. This study was partially supported by the Regional Council of Aquitaine. This study was presented as a contributed article at the Bat Sheva de Rothschild seminar on Phytoplankton in the Physical Environment—the 15th workshop of the International Association of Phytoplankton Taxonomy and Ecology (IAP).

References

- Agrawal, S. C. & V. Singh, 2002. Viability of dried filaments, survivability and reproduction under water stress, and survivability following heat and UV exposure in *Lyngbya maritimensis*, *Oscillatoria agardhii*, *Noctoe calcicola*, *Hormidium filiforme*, *Spirogyra* sp. and *Vaucheria geminata*. *Folia Microbiologica (Praha)* 47: 61–67.
- Atkinson, K. M., 1980. Experiments in dispersal of phytoplankton by ducks. *British Phycological Journal* 15: 49–58.

- Berger, C., A. Couité, N. Ba & M. Gugger, 2005. Cyanobacterial taxa of the Senegal river hydrosystem (northern Senegal, West Africa). *Algalological Studies* 117: 147–176.
- Biswas, S. & N. O. Nweze, 1990. Phytoplankton of Ogelube Lake, Opi, Anambra State, Nigeria. *Hydrobiologia* 199: 81–86.
- Briand, J. F., C. Robillot, C. Quilhier-Llobéras, J. F. Lambert, A. Couité & C. Bernard, 2002. Environmental context of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) blooms in a shallow pond in France. *Water Research* 36: 3183–3192.
- Briand, J. F., C. Lehoullanger, J. F. Lambert, C. Bernard & P. Dufour, 2004. *Cylindrospermopsis raciborskii* invasion at mid-latitudes: Selection, wide physiological tolerance or global warming? *Journal of Phycology* 40: 231–238.
- Capdevielle, P., 1978. Recherches écologiques et systématiques sur le phytoplancton du Lac de Cazaux-Sanguinet-Biscarosse. PhD Thesis, Université de Bordeaux I, Bordeaux.
- Capdevielle, P., 1982. Algues d'eau douce rares ou nouvelles pour la flore de France. *Cryptogamie, Algologie* 3: 211–225.
- Capdevielle, P., 1985a. Observations dans la région des Landes d'algues d'eau douce rares ou nouvelles pour la flore de France. *Cryptogamie, Algologie* 6: 141–170.
- Capdevielle, P., 1985b. Etude de la microflore planctonique: inventaire systématique-écologie de la Réserve Naturelle de l'Étang Noir. Centre de Recherches et d'Études Scientifiques de Sanguinet (CRESS), Commune de Seignosse (Landes).
- Chausen, P., B. A. Nole, A. D. Fox & M. Klaassen, 2002. Long-distance endozoochorous dispersal of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe – a critical review of possibilities and limitations. *Acta Oecologica* 23: 191–203.
- Cosset, P. F. M., S. H. Duque & G. Arango, 1988. Distributional patterns in some neotropical desmid species (Algae, Chlorophyta) in relation to migratory bird routes. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 21: 197–205.
- Compère, P., 1974. Algues de la région du lac Tchad. II. Cyanophycées. *Cahier-O.R.S.T.O.M: Série Hydrobiologie* 7: 165–198.
- Compère, P., 1977. Algues de la région du lac Tchad VII Chlorophycophytes 3ème partie. *Cahier-O.R.S.T.O.M: Série Hydrobiologie* 11: 77–177.
- Cosie, M., 1975. Sur la prolifération dans La Seine d'une diatomée benthique tropicale: *Navicula confervacea* (Kütz.) Grunow. *Annales de Limnologie* 11: 111–123.
- Cosie, M. & M. Ricard, 1984. A systematic approach to the freshwater diatoms of Seychelles and Mauritius Islands. In Mann, N. G. (ed.), 7th International Diatom Symposium, Philadelphia, USA: 307–326.
- Cosie, M. & L. Ector, 2000. Diatomées invasives exotiques ou rares en France: principales observations effectuées au cours des dernières décennies. *Systematics and Geography of Plants* 70: 373–400.
- Couité, A., M. Leitão & C. Martín, 1997. Première observation du genre *Cylindrospermopsis* (Cyanophyceae, Nostocales) en France. *Cryptogamie, Algologie* 18: 57–70.
- Couité, A., M. Leitão & H. Sarmento, 2004. *Cylindrospermopsis sinuosa* spec. nova (Cyanophyceae, Nostocales), une nouvelle espèce du sud-ouest de la France. *Algalological Studies* 111: 1–15.
- Crossdale, H., E. A. Flint & E. A. Racine, 1984. *Flora of New Zealand – Desmids*. Manaaki Whenua Press, New Zealand.
- Daufresne, M., M. C. Roger, H. Capra & N. Lamouroux, 2004. Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhône River: effects of climatic factors. *Global Change Biology* 10: 124–140.
- Druart, J. C. & J. F. Briand, 2002. First occurrence of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszyńska) Seenayya et Subba Raju (Cyanobacteria) in a lotic system in France. *Annales de Limnologie* 38: 339–342.
- Dutartre, A., 1986. Aquatic plants introduced in freshwater lakes and ponds of Aquitaine (France): dispersion and ecology of *Lagarosiphon major* and *Ludwigia peploides*. In European Weed Research Society (ed.), *Proceedings EWRS-AAB, 7th Symposium on Aquatic Weeds*, Loughborough, Leicestershire: 93–98.
- Dutartre, A. & P. Capdevielle, 1982. Répartition actuelle de quelques végétaux vasculaires aquatiques introduits dans le sud-ouest de la France. In Symoens, J. J., S. S. Hooper & P. Compère (eds), *Studies on Aquatic Vascular Plants*. Royal Botanical Society of Belgium, Brussels: 390–393.
- Dutartre, A., A. Delarche & J. Dulong, 1989. Plan de gestion de la végétation aquatique des lacs et étangs landais. Cemagref, Division Qualité des Eaux, Pêche et Pisciculture, GÉREA, Bordeaux.
- Figuerola, J. & A. J. Green, 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* 47: 483–494.
- Gislén, T., 1948. Aerial plankton and its conditions of life. *Biological Reviews* 23: 109–126.
- Gupta, S. & S. C. Agrawal, 2006. Survival of blue-green algae under stress conditions. *Folia Microbiologica (Praha)* 51: 121–128.
- Hillebrand, H., C.-D. Dürselen, D. Kirschel, U. Pollinger & T. Zohary, 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403–424.
- Hindák, F., 1988. Planktic species of two related genera *Cylindrospermopsis* and *Anabaenopsis* from Western Slovakia. *Archiv für Hydrobiologie – Supplement* 80, 1–4/ *Algalological Studies* 50–53: 283–302.
- Hindák, F., 2006. Three planktonic cyanophytes producing water blooms in Western Slovakia. *Czech Phycology* 6: 59–67.
- Huber Pestalozzi, G., 1941. *Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. Chrysophyceen farblose Flagellaten. Heterokonten. 2. Teil, 1. Hälfte*. In Thienemann, A. (ed.), *Die Binnengewässer, Band XVI.2.1*. Schweizerbart, Stuttgart: 365 pp.
- Huber Pestalozzi, G., 1961. *Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. Chlorophyceae (Grünalgen), Ordnung: Volvocales. 5. Teil*. In Thienemann, A. (ed.), *Die Binnengewässer, Band XVI, 5. E*. Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung, Stuttgart, 744 pp.
- Hughes, L., 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15: 56–61.

- IPCC, 2007. Climate change 2007: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland.
- Jostein, A. M. T., 2006. Flora of the blue-green algae of the Netherlands. I. The non filamentous species of inland waters. KNNV Publishing, Utrecht.
- Komárek, J. & B. Fott, 1983. Chlorophyceae (Grünalgen), Ordnung: Chlorococcales. In Huber-Pestalozzi, G. (ed.), Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. 7. Teil, 1. Hälfte. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung, Stuttgart, 1044 pp.
- Komárek, J., 2005. Phenotype diversity of the heterocystous cyanoprokaryotic genus *Anabaenopsis*. Czech Phycology 5: 1–35.
- Komárek, J. & K. Anagnostidis, 1999. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/1. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Komárek, J. & K. Anagnostidis, 2005. Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/2. Elsevier, München.
- Komárek, J. & G. Cronberg, 2001. Some chroococcalean and oscillatorialean cyanoprokaryotes from African lakes, ponds and pools. Nova Hedwigia 73: 129–160.
- Komárek, J. & J. Komárková-Legnerová, 2002. Contribution to the knowledge of planktic cyanoprokaryotes from central Mexico. Preslia 74: 207–233.
- Komárek, J. & J. Komárková-Legnerová, 2007. Several rare freshwater planktic Cyanobacteria (Cyanoprokaryotes) from reservoirs in South America. Hoehnea 34: 49–58.
- Komárková, J. & R. Tavera, 2003. Steady state of phytoplankton assemblage in the tropical Lake Catemaco (Mexico). Hydrobiologia 502: 187–196.
- Kouweis, F. A. C., 1991. Notes on the morphology and taxonomy of some rare or remarkable desmids (Chlorophyta, Zygnemaphyceae) from South-West France. Nova Hedwigia 53: 383–408.
- Kouweis, F. A. C., 1998. Southern elements in the desmid flora of France. Biologia, Bratislava 53: 445–455.
- Krammer, K. & H. Lange-Bertalot, 1986–1991. Bacillariophyceae 1. Teil: Naviculaceae, 876 p.; 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae, 596 p.; 3. Teil: Centrales, Fragillariaceae, Eunotiaceae, 576 p.; 4. Teil: Achmannthaceae. Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. 437 p. G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- Krammer, K., 1997. Die cymbelloiden Diatomeen. Eine Monographie der weltweit bekannten Taxa. Teil III. Allgemeines und *Encyonema*. J. Cramer, Stuttgart.
- Krammer, K., 2000. The genus *Pinnularia*. In Lange-Bertalot, H. (ed.), Diatoms of Europe. A.R.G. Gantner Verlag K.G.: 1–703.
- Kristiansen, J., 1996. Dispersal of freshwater algae – a review. Hydrobiologia 336: 151–157.
- Kristiansen, J., 2008. Dispersal and biogeography of silica-scaled chrysophytes. Biodiversity and Conservation 17: 419–426.
- Leitão, M. & A. Couré, 2003. Etat des connaissances sur le genre *Cylindrospermopsis* en France. Cryptogamie, Algologie 24: 167–187.
- Leitão, M. & A. Couré, 2005. Guide pratique des Cyanobactéries planctoniques du Grand Ouest de la France. Agence de l'Eau Seine-Normandie, Honfleur.
- Leitão, M. & L. Léglize, 2000. Long-term variations of epilimnetic phytoplankton in an artificial reservoir during a 10-year survey. Hydrobiologia 424: 39–49.
- Lenzenweger, R., 1997. Desmidiaceenflora von Österreich Teil 2. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin.
- Lepistö, L., A.-L. Holopainen, H. Vuoristo & S. Rekolainen, 2006. Phytoplankton assemblages as criterion in the ecological classification of lakes in Finland. Boreal Environment Research 11: 35–44.
- Mareš, J., J. Káitovský, G. McGregor & J. Komárek, 2008. The little known pseudofilamentous cyanobacterium *Wobleyella* (Synchococcales). Nova Hedwigia 87: 221–230.
- Olenin, L., S. Hajdu, I. Edler, A. Andersson, N. Wassmund, S. Busch, J. Göbel, S. Gromisz, S. Huseby, M. Huttunen, A. Jaanus, P. Kokkonen, I. Ledaine & E. Niemkiewicz, 2006. Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea. Baltic Sea Environment Proceedings: 1–144.
- Padisák, J., 1997. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszyńska) Seenayya et Subba Raju, an expanding, highly adaptive cyanobacterium: worldwide distribution and review of its ecology. Archiv für Hydrobiologie – Supplement 107: 563–593.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 37: 637–669.
- Pelechata, A., M. Pelechaty & A. Pakacz, 2006. Cyanoprokaryota of shallow lakes of Lubuskie Lakeland (mid-western Poland). Oceanological and Hydrobiological Studies 35: 3–14.
- Potts, M., 1999. Mechanisms of desiccation tolerance in cyanobacteria. European Journal of Phycology 34: 319–328.
- Robbins, R. A., J. Bauld & D. J. Chapman, 1998. Chemistry of the sheath of the cyanobacterium *Lynghya aestuarii* Lied. Cryptogamie, Algologie 19: 169–178.
- Round, F. E., R. M. Crawford & D. G. Mann, 1990. The Diatoms. Biology & Morphology of the Genera. Cambridge University Press, Cambridge.
- S.A.G.E., 2004. Lacs Médocains: Etat des lieux. Schéma d'Aménagement et de Gestion des Eaux, Hourin.
- Senna, P. A. C., A. Delazari & C. L. Sant' Anna, 1999. A new planktic cyanoprokaryotic species, *Cyanodictyon tropicalis* (Cyanophyceae) from Espírito Santo State (Southeastern), Brazil. Algological Studies 94: 293–303.
- Stal, L. J., 2000. Cyanobacterial mats and stromatolites. In Whitton, B. A. & M. Potts (eds), The ecology of cyanobacteria: their diversity in space and time. Kluwer Academic Publisher, The Netherlands: 61–120.
- Starmach, K., 1985. Chrysophyceae und Haptophyceae. In Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds), Süßwasserflora von Mitteleuropa 1. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 515.
- Sutherland, J. M., M. Herdman & W. D. P. Stewart, 1979. Akinetes of cyanobacterium *Nostoc* PCC 7524: macromolecular composition, structure and control of differentiation. Journal of General Microbiology 115: 273–287.

- Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie 9: 1–38.
- Vanden Berghen, C., 1964. La végétation des rives du lac de Hourtin (Gironde, France). Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles 34: 243–267.
- Vanden Berghen, C., 1968. Notes sur la végétation du sud-ouest de la France. VI. – La végétation de la rive orientale de l'étang de Lacanau (Gironde, France). Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique 38: 255–276.
- Vidal, L. & C. Kruk, 2008. *Cylindrospermopsis natchsonkii* (Cyanobacteria) extends its distribution to Latitude 34°53'S: taxonomical and ecological features in Uruguayan eutrophic lakes. Pan-American Journal of Aquatic Sciences 3: 142–151.
- Yamamoto, Y., 1975. Effect of desiccation on the germination of akinetes of *Anabaena cylindrica*. Plant and Cell Physiology 16: 749–752.

Dans le chapitre précédent (Chapitre 4 : section 4.3), nous avons expliqué que ces espèces tropicales ne colonisent pas tous les lacs, malgré leur proximité. En fait, plusieurs caractéristiques environnementales sont nécessaires pour que ces espèces puissent se développer (i.e. turbidité, mélange de la colonne d'eau, entre autres). Cet aspect est à prendre en considération dans la caractérisation écologique des plans d'eau établi par la Directive Cadre Européenne, puisque ces espèces exotiques peuvent altérer la structure et le fonctionnement des systèmes aquatiques. De plus, certaines de ces algues pourraient être responsables de la formation d'écumes observées dans les lacs aquitains dans les dernières années, particulièrement dans la rive Est des lacs de Lacanau et Hourtin. Une information plus détaillée de ce phénomène est décrite dans le chapitre suivant.

Chapitre 6.

Les écumes dans les lacs aquitains : une origine végétale ?

What's that along the shoreline?

(Schmitt, 2005)

6.1 Introduction

La formation d'écume à la surface des eaux existe au niveau global depuis longtemps. Ce phénomène peut avoir une origine naturelle ou anthropique. Dans les deux cas, l'écume est créée quand la tension de surface de l'eau (attraction des molécules en surface) se trouve réduite et que l'air s'y mélange en formant des bulles. Toutes les eaux (marines et douces) contiennent de la matière organique telle que des algues et des plantes et quand ces dernières se décomposent, elles libèrent dans l'eau des produits cellulaires (agents tensio-actifs, e.g. polysaccharides), réduisant la tension de surface de l'eau (New Hampshire Department of Environmental Services, 2001; Hamm et Rousseau, 2003). Des agents d'origine anthropique (e.g. détergents constitués principalement d'orthophosphates) peuvent également réduire cette tension de surface (New Hampshire Department of Environmental Services, 2001).

Au cours de cette étude nous avons observé d'importantes quantités d'écumes dans les lacs d'Hourtin et de Lacanau (Figure 42). Ces événements ont principalement eu lieu sur la rive Est des deux lacs, juste après de forts épisodes de vent provenant de l'Ouest. Ce phénomène n'est pas nouveau puisque des témoins qui fréquentent ces deux lacs (ornithologues, pêcheurs, riverains) affirment observer épisodiquement des écumes au moins depuis 30 ans. Il n'est pas non plus localisé seulement dans ces deux lacs puisque des observations ont également été faites dans les années passées sur les lacs de Cazaux (Capdevielle, 1978) et de Parentis (Dutartre, com. pers).

En plus d'avoir un impact sur l'aspect esthétique et en conséquence une influence négative sur le tourisme dans les zones affectées, les effets directs de ce phénomène sur l'écosystème sont inconnus. L'objectif de cette étude n'est pas d'identifier ces effets mais de déterminer quelle est l'origine de cette écume, et éventuellement de préciser s'il s'agit d'un élément nuisant au fonctionnement des systèmes lacustres étudiés. De ce fait, des analyses de détergents ont été réalisées afin de définir si cette écume avait une origine anthropique. Des analyses complémentaires de plusieurs molécules d'origine biologique (i.e. lipides, polysaccharides) ainsi que des observations microscopiques ont également été effectuées pour déterminer l'origine de ces écumes.

6.2 Méthodologie

Prélèvement

Des échantillons d'écume ont été prélevés à plusieurs reprises pendant la période 2006-2007 sur les rives du côté Est des lacs d'Hourtin et de Lacanau. Cette écume a été prélevée au ras de l'eau à l'aide d'une pelle, puis stockée dans des sacs en plastique et conservée au frais jusqu'à leur analyse ultérieure.

Analyses biologiques

Des observations qualitatives dans l'écume fraîche ont été réalisées au microscope droit, afin de déterminer si le matériel prélevé dans les deux lacs contenait des microorganismes et, le cas échéant, réaliser leur identification.

Analyses chimiques

Une première série d'analyses chimiques de l'écume provenant du lac d'Hourtin (en raison de sa quantité suffisante sur les rives) a été réalisée au laboratoire de chimie (Cemagref, Bordeaux). Les échantillons d'écume ont été centrifugés, puis ont subi une filtration grossière (env. 0,1 mm) afin de retirer la plupart des débris (branches, feuilles, etc.) susceptibles de fausser les résultats analytiques. Les analyses physico-chimiques sur ces extraits bruts non purifiés ont révélé une fraction minérale représentant près de 49% de la matière sèche. Un dosage global des tensio-actifs anioniques s'est révélé négatif. La recherche de tels détergents a été complétée avec l'analyse de composés neutres (alkylphénols) par chromatographie gazeuse couplée à spectrométrie de masse. Ces analyses n'ont pas donné de résultats significatifs, excluant dans un premier temps une origine principalement anthropique. Enfin, il a été constaté une très grande stabilité de l'écume avant sa centrifugation (aucun déphasage n'a été observé après plusieurs jours de conservation).

Plusieurs molécules d'origine biologique comme les lipides, les polysaccharides et les protéines peuvent également former des émulsions (Madrangé et al., 1993). De plus, certains acides humiques et fulviques provenant de la décomposition des végétaux ont des propriétés amphiphiles et, par conséquent, un pouvoir moussant (Chenu et Bruand, 1998). Toutefois, la caractérisation fine des substances humiques est assez complexe à cause de la diversité des structures présentes. Leur analyse n'a donc pas été réalisée. La complexité et la spécificité des techniques analytiques à mettre en œuvre pour l'identification et le dosage des composés

d'origine biologique, et surtout la diversité de ces derniers, nous a limités et orientés vers la recherche de lipides et de polysaccharides. Les analyses des acides gras issus de lipides neutres (glycolipides et phospholipides) après saponification (données non présentées) n'ont révélé que des traces. Concernant les polysaccharides, des aliquotes prélevés à partir des extraits bruts ont donc été transmis à un laboratoire spécialisé dans l'analyse de ces composés (Polymaris Biotechnology, Morlaix). Des analyses qualitatives (composition) et quantitatives (teneur en polysaccharides dans la matière sèche) ont été réalisées (voir Annexe 5). Les dosages de l'écume (composé brut) ont été réalisés après une purification des extraits bruts.

6.3 Résultats

Composition algale

Dans les analyses microscopiques de l'écume provenant des lacs d'Hourtin et de Lacanau, il a été observé une densité importante de cyanobactéries, dont les espèces exotiques tropicales *Planktolyngbya microspira* et *P. circumcreta*, et les taxons non-exotiques *P. limnetica* et *Chroococcus minutus*, ainsi que des diatomées pennées, principalement *Navicula radiosa*, *Tabellaria flocculosa* et *Cymbella helvetica* (Figure 43). La plupart des taxons identifiés dans l'écume étaient aussi présents dans les échantillons d'eau prélevés pendant toute la période d'étude dans les deux lacs. Certains d'entre eux étaient aussi dominants en termes d'abondance. C'est le cas de *Planktolyngbya microspira*, laquelle a représenté jusqu'à 58% de l'abondance totale ($723.562 \text{ cells}\cdot\text{mL}^{-1}$) en été 2006 dans le Lac d'Hourtin (Figure 35).

De manière anecdotique, pendant la filtration de l'eau destinée à l'analyse de pigments de ces deux lacs, il s'est avéré difficile de filtrer plus de 100 ml car une substance visqueuse colmatait rapidement le filtre. En étudiant cette substance mucilagineuse au microscope, d'importantes densités de microalgues principalement constituées par les cyanobactéries et diatomées dominantes dans l'écume ont été observées.

Composition chimique

Les analyses de l'écume ont permis de montrer que 56% de la matière sèche, soit la quasi-totalité de la fraction organique de la matière sèche après purification, était constituée d'exopolysaccharides de haute masse moléculaire (2000000 Da), dont la composition osidique est indiquée dans le Tableau 9.

Tableau 9. Composition osidique après purification des exopolysaccharides identifiés dans l'écume prélevée à la surface de l'eau du lac d'Hourtin le 19/05/2008 (analyse réalisée par le laboratoire Polymar Biotechnology, Morlaix).

	Rhamnose	Xylose	Glucose	Galactose	Mannose	Fucose
Ratio molaire*	1	3	3	5	2	2

(*) Proportion des différents oses dans la composition finale des polysaccharides analysés.

6.4 Discussion

L'écume observée au cours de cette étude sur les rives des lacs de Lacanau et d'Hourtin semble être d'origine végétale comme le montrent les résultats des analyses microscopiques (dans les deux lacs) et chimiques (dans le lac d'Hourtin). Plusieurs études réalisées sur des communautés benthiques ont montré que différentes espèces de cyanobactéries et de diatomées produisent des substances mucilagineuses constituées d'exopolysaccharides (De Philippis et al., 2005). Bruckner et al. (2008) indiquent que les polysaccharides extracellulaires des diatomées benthiques sont généralement composés de rhamnose, fucose, xylose, mannose, galactose et glucose, tous étant identifiés dans les écumes étudiées (Tableau 9). La plupart de ces polysaccharides ont été également identifiés par De Philippis et al. (2005) dans des mucilages prélevés sur des organismes benthiques et des cailloux dans un archipel localisé dans la mer Tyrrhénienne. Ces auteurs signalent que le mucilage est principalement constitué par des diatomées du genre *Synedra*, *Licmophora* et *Navicula*, ainsi que des cyanobactéries du genre *Leptolyngbya*, *Lyngbya* et *Rivularia*.

Dans cette étude, les cyanobactéries dominantes identifiées dans l'écume, comprenant les taxons exotiques, appartiennent principalement au genre *Planktolyngbya*, lequel est caractérisé par la présence d'une gaine mucilagineuse, généralement constituée de polysaccharides servant de barrière protectrice entre la cellule et l'environnement immédiat (De Philippis et Vincenzini, 1998). Concernant les diatomées, les espèces les plus représentatives sont les pennées *Navicula radiosa* et *Tabellaria flocculosa*, qui secrètent un mucilage composé de polysaccharides probablement afin de maintenir le lien entre les cellules formatrices de colonies ainsi que comme moyen passif de locomotion (Round et al., 1990). Selon De Philippis et al. (2005), le mucilage produit par certaines diatomées benthiques joue également un rôle dans leur attachement aux macroalgues benthiques, tandis que chez les cyanobactéries l'enveloppe gélatineuse leur sert dans la formation des biofilms, pour adhérer aux surfaces ou aux agrégats benthiques.

L'un des exemples les plus spectaculaires de formation naturelle d'écume à la surface de l'eau est celui qu'on rencontre sur les côtes de la Mer du Nord dont celles d'Angleterre et de France (Kesaulya et al., 2008) (Figure 41). Dans la plupart des cas ce phénomène est dû au développement excessif et presque mono-spécifique d'une microalgue appelée *Phaeocystis globosa* appartenant à la classe Prasinophyceae. Les blooms de *Phaeocystis* sont dominés par sa forme coloniale, qui peut atteindre jusqu'à 10 mm alors que la taille d'une cellule individuelle est de seulement 6 μm (Hamm et Rousseau, 2003). *Phaeocystis* est considérée comme une algue nuisible qui produit des toxines, provoque de l'anoxie, entraîne une mortalité massive chez les poissons (Kesaulya et al., 2008) et constitue également une gêne pour les humains.



Figure 41. Formation d'écume dans la zone de turbulences et sur les plages de la côte française à Le Portel (a–b) et à Audresselles (c–d) (Kesaulya et al., 2008).

Cependant, à la différence de *P. globosa*, dont les grosses colonies sont aussi constituées par des mucopolysaccharides (Kesaulya et al., 2008), les algues dominantes dans l'écume prélevée dans les deux lacs aquitains étudiés ne produisent pas de toxines, ou du moins leur toxicité n'a pas été prouvée jusqu'à ce jour. La formation d'écume dans les lacs de Lacanau et surtout d'Hourtin est si importante car des algues sécrétant des polysaccharides se trouvent à des densités assez élevées dans l'eau, entre autres, les cyanobactéries exotiques. De plus, ces deux lacs ont des concentrations assez élevées en substances humiques qui sont des macromolécules tensio-actives (Chenu et Bruand, 1998). Les formations d'écume blanche et savonneuse, principalement sur la rive Est des deux lacs (Figure 42) sont probablement provoquées par les vents d'Ouest qui forment des vagues et agitent ces agents présents dans

l'eau et/ou dans les algues. De plus, l'écume naturelle a parfois une odeur de poisson, de terre et possède une couleur blanche qui tire sur le grisâtre, le beige ou le marron. Au contraire, l'écume de détergents a une odeur nettement parfumée et est souvent de couleur blanche. On attribue fréquemment l'écume présente le long des rives aux détergents, mais ceux-ci ne provoquent pas d'écumes stables car ils perdent rapidement leur propriété savonneuse (New Hampshire Department of Environmental Services, 2001), ce qui n'était pas le cas de l'écume objet de cette étude.

Nous ne pouvons pas affirmer que les espèces exotiques riches en polysaccharides, particulièrement les cyanobactéries du genre *Planktolyngbya*, soient à l'origine de la formation d'écume dans les lacs d'Hourtin et Lacanau. Cependant, ces espèces sont toujours dominantes en termes de densité dans l'eau ainsi que dans l'écume. De plus, nous avons examiné des échantillons d'eau prélevés dans ces deux lacs en 1978 par Paul Capdevielle et ces espèces étaient déjà présentes avec une densité importante. Selon des riverains, à cette époque l'écume était déjà observée sur ces deux lacs, ce qui tendrait à soutenir l'hypothèse de son origine biologique.



Figure 42. Ecume présente sur la rive Est des lacs d'Hourtin (a-c) et Lacanau (d).

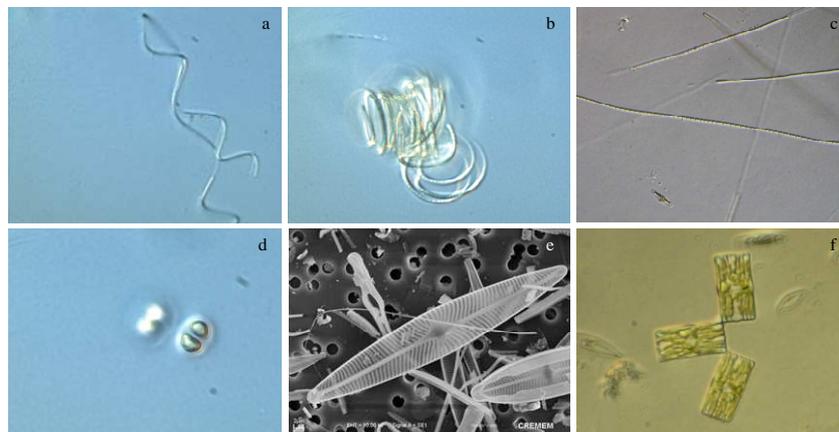


Figure 43. Microalgues identifiées dans l'écume prélevée dans les lacs d'Hourtin et Lacanau. a) *Planktolyngbya microspira*, b) *P. circumcreta*, c) *P. limnetica*, d) *Chroococcus minutus*, e) *Navicula radiosa*, f) *Tabellaria flocculosa*. Toutes les photos ont été prises sous microscope inversé, à l'exception de e) qui a été prise sous MEB.

Chapitre 7.

Les macrophytes aquatiques des lacs aquitains : Une approche à l'échelle locale

« Water chemistry appears to be the most important single factor influencing the general distribution of aquatic plants, but the type of bottom soil and the physical nature of the body of water greatly influence the local distribution of a species within its range of chemical tolerance »

(Moyle, 1945)

7.1 Etat des connaissances

Les macrophytes aquatiques ont été étudiées dans les lacs aquitains depuis plusieurs décennies. Les premières études ont été menées par Vanden Berghen (1964, 1968, 1969a, b, 1971) qui a principalement travaillé sur la végétation des rives d'un point de vue phytosociologique. Depuis les années 80, plusieurs études principalement focalisées sur les espèces introduites et envahissantes ont été conduites dans ces lacs (Dutartre, 1980; Dutartre et Capdevielle, 1982; Dutartre, 1986b; Dutartre et al., 1989; Dutartre et al., 1997a; Dutartre et al., 1997b; Castagnos et Dutartre, 2001).

Dans ce chapitre consacré au compartiment des macrophytes, il s'agit dans un premier temps d'analyser de façon descriptive les informations apportées à une échelle locale par les assemblages d'espèces, plus précisément du point de vue spatial et trophique. Dans ce but sont considérées les macrophytes aquatiques distribuées dans les profils des stations localisées sur les rives Ouest et Est de chaque lac, à partir de la détermination des taux de points-contacts colonisés dans les profils, sur deux années d'étude (2006-2007). Pour rappel, ces deux rives présentent des différences importantes de pente (Figure 4), et d'influence des vents. Sur les quatre plus grands lacs, la rive Ouest a une pente prononcée et est protégée du vent par les dunes, tandis que la rive Est a une pente faible et est exposée aux vents provenant principalement de l'Ouest. Ce n'est pas le cas du lac de Soustons où la rive Ouest est très peu pentue. En outre, des aspects concernant la valeur écologique des macrophytes, représentée par la rareté et l'originalité de leur habitat, ainsi que la présence de taxons exotiques sont discutés. Dans la deuxième partie du chapitre (section 7.5) on tente d'expliquer quelles variables environnementales gouvernent la distribution des macrophytes, en se fondant sur les données de taux de recouvrement dans les deux stations étudiées sur chacun des 5 lacs aquitains (Hourtin, Lacanau, Cazaux, Parentis et Soutons).

7.2 Les assemblages des rives Ouest et Est

A l'exception du lac de Soustons, les macrophytes aquatiques étaient présentes dans les profils de toutes les stations étudiées des autres lacs. De manière globale, les assemblages des rives Ouest et Est se distinguent nettement et semblent être structurés selon leur morphologie (amphibies, hélrophytes, hydrophytes) (Figures 44-47). Dans le Tableau 10 est présentée la liste des taxons de macrophytes inventoriés et les codes leur correspondant.

Tableau 10. Liste des macrophytes aquatiques identifiées dans les relevés des rives et des profils des cinq lacs. C: Cazaux; P: Parentis; H: Hourtin; L: Lacanau; S: Soustons.

Type	Abreviation	Taxons	Rives	Profils	
Hydrophyte	AZO FIL	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	S		
	CAR VER	<i>Caropsis verticillatundata</i> (Thore) Rauschert*	H	H	
	CER DEM	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	S		
	CHA BRA	<i>Chara braunii</i> Gmelin	P	P	
	CHA FRA	<i>Chara fragifera</i> Durieu	C, H, L	C, H, L	
	EGE DEN	<i>Egeria densa</i> Planch	L	L	
	ELA HEX	<i>Elatine hexandra</i> (Lapierre) DC	C, P, H	C, P	
	LAG MAJ	<i>Lagarosiphon major</i> (Ridley) Moss	C, P, L, S	P, L	
	LIT UNI	<i>Littorella uniflora</i> (L.) Asch.*	C, P, H, L	C, P, H, L	
	LOB DOR	<i>Lobelia dortmanna</i> L.*	C, H	C, H, L	
	MYR ALT	<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	C, L	C, L, H	
	MYR AQU	<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdc.	S		
	NAJ MAR	<i>Najas marina</i> L.	S		
	NIT cf. SYN	<i>Nitella cf. syncarpa</i> Kützing	P		
	NIT CON	<i>Nitella confervacea</i> (Breb.) A. Braun ex Leonh.	C, P, H, L	C, P, H, L	
	NIT GRA	<i>Nitella gracilis</i> (Smith) Agardh	P		
	NUP LUT	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sibth. & Sm.	P		
	POT SP	<i>Potamogeton</i> sp.	L		
	POTNAT	<i>Potamogeton natans</i> L.	P, L	P, L	
	POTPOL	<i>Potamogeton polygonifolius</i> Pourr.	C, L	C	
	SCI FLU	<i>Scirpus fluitans</i> L.	L		
	Hélophyte	ELE ACI	<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. & Schult.	L	
		ELE SP	<i>Eleocharis</i> sp.	C, P, H	C, H
		HYD VUL	<i>Hydrocotyle vulgaris</i> L.	C, P, H, L, S	C
		IRI PSE	<i>Iris pseudacorus</i> L.	C, P, H, L, S	
		ISN PAL	<i>Isnardia palustris</i> L.	C, P, S	
		JUN BUF	<i>Juncus bufonius</i> L.	H	
		JUN BUL	<i>Juncus bulbosus</i> L.	C, H, L	C, H, L
		MEN AQU	<i>Mentha aquatica</i> L.	H, S	
		MYO SCOR	<i>Myosotis scorpioides</i> L.	S	
		PHR AUS	<i>Phragmites australis</i> Cav. Trin. Ex Steud	C, P, H, L, S	C, P, H, L
		SCI LAC	<i>Scirpus lacustris</i> L.	P, L	P
SCI PUN		<i>Scirpus pungens</i> Vahl	C, P, H, L, S	C, P, H, L	
SPA ERE		<i>Sparganium erectum</i> L.	S		
TYP LAT		<i>Typha latifolia</i> L.	S		
Algues filamenteuses			<i>Spirogyra</i> sp.	L	P, L
		ALG FIL	<i>Spirogyra</i> sp. / <i>Oedogonium</i> sp.	P	P
			<i>Zygnema</i> sp. / <i>Spirogyra</i> sp.		C
Amphiphytes	ALI RAN	<i>Alisma ranunculoides</i> (L.) Parl.	C, H	C	
	ALI REP	<i>Alisma repens</i> Lam.	C, P, H	P	
	HYP ELO	<i>Hypericum elodes</i> L.	C, P, L, S	C	
	ISO BOR	<i>Isoetes boryana</i> Durieu	P		
	LUD GRA	<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet.	C, P, S	C	
	POL AMP	<i>Polygonum amphibium</i> L.	C		
	RAN FLA	<i>Ranunculus flammula</i> L.	C, H		

* Typiquement amphibies mais généralement submergées dans cette étude.

7.2.1 Rive Ouest

Les stations protégées du vent et avec une pente bien prononcée (Figure 4) sont représentées dans les quatre lacs par les plantes héliophytes *Phragmites australis* (roseau commun) et *Scirpus pungens* (Scirpe piquant) qui, bien que présentes également sur la rive Est, se développent abondamment à l'Ouest (Figures 44-47). Cette association est fréquente dans les eaux calmes méso-eutrophes des rives sableuses des étangs landais à niveau d'eau relativement stable (Eigle et Blanchard, 1998; Castagnos et Dutartre, 2001). Elle joue un rôle protecteur des rives en absorbant une partie de l'énergie des courants et du batillage et fixent les substrats (S.A.G.E, 2004). Ces stations sont aussi caractérisées par des hydrophytes, dont les espèces rares et protégées au niveau national *Littorella uniflora* et *Lobelia dortmanna*. Dans le cas de *L. uniflora*, elle était assez fréquente dans les zones exondées des quatre lacs, mais disparaissait avec la profondeur, confirmant son statut de plante de bordure de rive (Dutartre et al., 1997b). La distribution de *L. dortmanna* était plus élargie, se maintenant à des profondeurs plus élevées (0,7 m). Cette espèce était assez fréquente dans les profils du lac de Cazaux (jusqu'à 61%) (Figure 47), un peu moins à Hourtin (22%) (Figure 44) et Lacanau (3%) (Figure 45), et absente à Parentis. Entre les deux années d'étude, peu de différences notables ont été observées en ce qui concerne la fréquence des espèces, sauf en 2007 où des algues filamenteuses associées aux tiges de *Phragmites australis* étaient très abondantes dans les lacs de Cazaux, Parentis et Lacanau. Les causes de cette prolifération ne sont pas claires mais certains auteurs font référence à la préférence des algues filamenteuses pour les eaux chaudes et calmes (Breugnot et al., 2008), assez caractéristiques du côté Ouest des lacs.

7.2.2 Rive Est

A la différence des stations localisées sur la rive Ouest, la rive Est présente une pente très douce (Figure 4) et est constamment soumise à l'influence des vents et des vagues. Bien qu'exposée à des conditions physiques plus difficiles, la richesse floristique y était plus importante, notamment dans le lac de Cazaux (21 taxons). La pente plus douce et la largeur plus importante de la zone favorable aux macrophytes pourraient expliquer cette colonisation plus importante. En général, sur la rive Est prédominaient des espèces caractérisées par leur forme allongée ou une apparente plasticité, favorisant l'adaptation à des milieux soumis à des conditions de stress physique (vent, vagues). Les taxons les plus fréquents étaient *Juncus bulbosus* et *Chara fragifera* dans les lacs d'Hourtin, Lacanau et Cazaux, *Potamogeton natans*

ainsi que l'exotique *Lagarosiphon major* à Parentis. Sur cette rive, les formes amphibies étaient également bien représentées, notamment dans le lac de Cazaux (Figure 46). Cela peut être expliqué par la présence sur la rive Est de zones constamment exposées aux variations du niveau de l'eau et susceptibles d'être exondées à certaines périodes de l'année.

Dans le lac de Lacanau, l'occurrence des plantes aquatiques sur la rive Est (Figure 45) était assez faible par rapport aux autres lacs. Cette différence peut être due à une turbidité de l'eau plus importante dans cette zone et à la présence d'aliots (agrégats de sable et de composés humo ferriques plus ou moins consolidés, friables) inhibant le développement des plantes. De plus, l'anthropisation (e.g. présence de tonnes de chasse) peut contribuer à la disparition d'espèces (Bonnin, 2007).

7.3 L'importance écologique des macrophytes aquatiques

La valeur écologique des lacs aquitains a été mise en évidence une nouvelle fois dans cette étude par la rareté et l'originalité de son habitat, où prédominent des espèces végétales rares à forte valeur écologique et biologique, notamment à Cazaux, Hourtin et de manière moins évidente à Lacanau et Parentis. Dans ces lacs, prédomine le type d'habitat 3110, décrit dans le Cahier d'Habitat des zones humides en France (Gaudillat et Haury, 2002). Cet habitat est distribué dans l'Ouest et le Sud-Ouest, jusque dans le Centre. L'habitat élémentaire est celui des eaux stagnantes à végétation vivace oligotrophique planitiaire à collinéenne des régions atlantiques, des *Littorelletea uniflorae* (de Foucault, 2002). Il a aussi été identifié dans les régions nordiques (Arts, 2002).

Cet habitat est caractéristique d'eaux oligotrophes très peu minéralisées des plaines sablonneuses. Du point de vue stationnel, les lacs aquitains peuvent être classifiés dans ce type d'habitat par leur substrat oligotrophe, légèrement acide (pH : 6-7), principalement constitué de sable grossier et moyen (Figure 25) et au niveau d'eau variable, où la durée d'exondation contribue à la variabilité de l'habitat amphibie. L'habitat 3110 caractérisé par une végétation de type *Littorelletalia uniflorae* est représenté dans nos lacs par *Littorella uniflora*, *Lobelia dortmanna*, *Juncus bulbosus*, *Caropsis verticillatinundata*, *Hypericum elodes* et *Potamogeton polygonifolius* (Figures 44-47). Cependant, l'habitat est très sensible à l'envasement qui favorise l'arrivée d'espèces moins spécialisées, au piétinement trop intense consécutif aux activités au bord de l'eau, à la stabilisation du plan d'eau, à la régularisation

des rives et à l'altération de la qualité des eaux (eutrophisation, rejets d'effluents et de biocides) (de Foucault, 2002). D'ailleurs, avec l'augmentation de l'eutrophisation dans certains des lacs considérés dans cette étude, notamment à Parentis, suivi d'Hourtin et Lacanau, ces communautés végétales ont tendance à être remplacées par des espèces exotiques à croissance rapide (Vestergaard et Sand-Jensen, 2000) comme *Lagarosiphon major*, *Egeria densa*, *Myriophyllum aquaticum* ou *Ludwigia grandiflora* observées dans ces lacs depuis quelques décennies.

En ce qui concerne la gestion de cet habitat, les potentialités économiques sont nulles ; par contre il est susceptible de s'installer dans des milieux d'intérêt économique ou de loisirs. Les principes de base nécessaires à sa conservation sont : le maintien du fonctionnement hydrique favorisant les variations du plan d'eau, condition liée au caractère amphibie et héliophile des plantes, et absence de toute forme d'eutrophisation, maintenant un degré de trophie au plus mésotrophe. Une mise en assec des pièces d'eau espacée dans le temps pourrait être extrêmement propice au maintien des végétations amphibies de bas-niveau topographique (de Foucault, 2002).

La valeur patrimoniale de cet habitat est très élevée, de par la présence d'espèces (de Foucault, 2002) :

- protégées et/ou menacées (prioritaires ou à surveiller) au niveau national : *Isoetes boryana*, *Littorella uniflora*, *Lobelia dortmanna*, *Caropsis verticillatinundata*.
- protégées dans diverses régions : *Potamogeton polygonifolius*, *Juncus bulbosus*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Hypericum elodes*.
- trois des formes recensées sont inscrites au livre rouge des phytocénoses littorales : communautés à Littorelle, communautés à Scirpe piquant et Lobélie de Dortmann, communautés à Isoète de Bory.

De manière générale, l'habitat 3110 est rare et hautement spécialisé à ces conditions de milieu.

Un autre habitat associé aux lacs aquitains est le 3140-2, caractérisé par des communautés à characées des eaux oligo-mésotrophes faiblement acides à faiblement alcalines (Lambert, 2002). Les eaux de ce type d'habitat sont douces, claires, légèrement acides à calcaires (pH de

6,3 à 8,1). Dans les lacs étudiés, il est représenté par *Chara fragifera*, *C. braunii* et *Nitella confervacea*. Ces espèces sont particulièrement fréquentes à Cazaux et Hourtin, un peu moins à Lacanau et Parentis. Les caractéristiques favorisant la répartition des characées dans ces lacs sont le substrat sablonneux, une zone de bordure peu profonde, avec une forte luminosité et une température élevée.

Tout comme l'habitat *Littorelletae uniflorae*, l'habitat associé aux communautés de characées a une grande valeur écologique et biologique. Les characées jouent un rôle important dans la chaîne alimentaire des espèces herbivores des milieux aquatiques. De plus, elles favorisent la diminution de la turbidité et sont utilisées dans des travaux de remise en état de certains lacs. Leur présence est généralement indicatrice d'une bonne qualité de l'eau ; elles sont très vulnérables et de plus en plus rares, disparaissant de multiples stations citées auparavant dans la littérature. L'habitat est sensible à divers facteurs tels que la variation du niveau d'eau, l'assèchement, le piétinement, la modification du pH, la pollution par les déjections, la présence d'hydrocarbures en surface, la manque de luminosité et l'eutrophisation (Lambert, 2002). Tous ces paramètres sont à prendre en considération pour la gestion des lacs aquitains, notamment par rapport à l'eutrophisation en augmentation dans certains de ces lacs.

Concernant le lac de Soustons, nous n'avons pas observé de macrophytes dans les profils prospectés. Cependant, nous avons pu constater la présence de plantes à feuilles flottantes comme *Trapa natans* et *Nuphar lutea* dans d'autres zones plus éloignées de notre site d'étude. Ce type de végétation, caractéristique de l'habitat 3150-1, correspond aux plans d'eau eutrophes avec végétation enracinée avec ou sans feuilles flottantes (Haury, 2002a). En plus de la végétation, d'autres caractéristiques typiques de cet habitat tels que l'hypertrophie, la profondeur faible, le pH neutre à basique, la teneur élevée en orthophosphates ainsi qu'en matière organique dans le sédiment sablo-vaseux (Figure 25), permettent de classer Soustons dans cet habitat. Dans ce lac, on trouve également des habitats associés correspondant aux communautés eutrophes de macrophytes libres submergées (habitat 3150-2) et flottant à la surface de l'eau (habitat 3150-3). Ces deux habitats sont respectivement représentés par *Ceratophyllum demersum* et *Azolla filiculoides* (Haury, 2002b, c). Cependant ces espèces n'ont été observées qu'une seule fois près des berges, et en très petite quantité. Sur les berges également, ont été identifiées les macrophytes exotiques amphibies *Myriophyllum aquaticum* et *Ludwigia grandiflora*, qui avec *C. demersum* s'installent de préférence sur des substrats

vaseux dans des eaux riches en éléments nutritifs (Castagnos et Dutartre, 2001). Ce lac peu profond présente une turbidité tellement importante, due à la concentration élevée en phytoplancton, que le développement de macrophytes submergées se limite à des taxons bien adaptés aux très faibles conditions de lumière, comme la plante exotique *Lagarosiphon major* (Fare et al., 2001), observée dans certains sites du lac non considérés dans cette étude.

Les principales menaces pesant sur le lac de Soustons sont : la réduction de la diversité macrophytique, voire même la disparition totale à la suite de l'envasement des biotopes (les macrophytes ne peuvent survivre à de trop fortes sédimentations) ; la réduction de la diversité suivie de la disparition de l'habitat due à l'hypercotrophisation, qui entraîne à la fois des nuisances comme les efflorescences de cyanobactéries potentiellement toxiques (*Aphanizomenon gracile*) ; la régression due à l'envahissement par des macrophytes introduites telles que la Jussie (*Ludwigia grandiflora*), le grand lagarosiphon (*Lagarosiphon major*) et le Myriophylle du Brésil (*Myriophyllum aquaticum*) ; les envahissements par les héliophytes peuvent aussi faire régresser les communautés macrophytiques immergées (Haury, 2002a).

Les modes de gestion recommandés pour améliorer la qualité de cet habitat sont selon Haury (2002a) :

- une protection rapprochée du plan d'eau,
- un traitement préalable des rejets polluants (collecte des eaux usées en ceinture),
- une protection minimale des berges,
- un zonage des activités sont à préconiser sur l'ensemble du plan d'eau où se trouve l'habitat,
- la limitation de l'eutrophisation et de l'apport sédimentaire,
- la gestion du niveau de l'eau pour limiter l'envasement ainsi que la progression des héliophytes.

7.4 Les espèces exotiques

Des espèces exotiques de macrophytes sont présentes dans la plupart des lacs, parfois avec une fréquence importante. Leur utilisation en aquariophilie ou en bassins extérieurs est probablement la principale cause de leur large dispersion en France. Une autre hypothèse non vérifiée est l'introduction par les oiseaux migrateurs (S.A.G.E., 2004). Sur la rive Est du lac

de Cazaux a été recensée l'espèce envahissante *Ludwigia grandiflora*, qui possède une grande amplitude écologique lui permettant de s'adapter à de multiples conditions (transparence, vent, nutriments, substrat) (Eigle et Blanchard, 1998). Son évolution sur ce secteur de rive est très rapide : de 2006 à 2007 sa fréquence sur les profils a doublé (9 à 25%) (Figure 46). Grâce à sa grande capacité d'adaptation (elle se développe sur sable ou sur sol vaseux) et sa résistance aux vents et aux vagues, *L. grandiflora* colonise actuellement différents secteurs répartis sur tout le pourtour du lac de Cazaux (Castagnos & Dutartre, 2001). Des études précédentes (Tableau 11) indiquent également la présence de cette espèce dans les autres lacs étudiés.

Tableau 11. Origine des espèces exotiques et date des premières observations dans les lacs aquitains considérés dans cette étude.

Espèce	Origine	Hourtin	Lacanau	Cazaux	Parentis	Soustons	Références
<i>Egeria densa</i>	Argentine, Paraguay, Brésil	1996	1996	-	2005	1996	(S.A.G.E., 2004)
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	Brazil, Argentine, Uruguay, Pérou, Chili Indonésie			2003	1996	1988	(Dutartre et al., 1989)
<i>Ludwigia grandiflora</i>	Amérique du Sud	1998	1985	1979	1976	1985	(Dutartre, 1986b) (S.A.G.E., 2004)
<i>Lagarosiphon major</i>	Afrique du Sud	2000	1985	1965	1976	1983	(Dutartre, 1986b) (S.A.G.E., 2004)

Dans les lacs aquitains, *Lagarosiphon major* est également observé. Cette espèce, provenant d'Afrique du Sud (Fare et al., 2001), a été observée depuis 1965 dans le lac de Cazaux, avec une rapide propagation aux autres lacs aquitains (Tableau 11). Cependant, dans cette étude nous ne l'avons observée que dans les lacs de Lacanau et Parentis, représentant respectivement jusqu'à 26 et 47% des plantes notées dans les profils, où elle colonise tout particulièrement les zones les plus profondes (jusqu'à 3 m). En effet, les besoins en lumière de *L. major* sont réduits, ce qui lui permet de coloniser les eaux des lacs jusqu'à 6 mètres de profondeur (Fare et al., 2001). Cette espèce s'acclimate facilement aux variations de conditions telles que le vent, la lumière ou la qualité de l'eau. Cependant sa résistance aux vagues est faible. C'est pourquoi, elle ne se retrouve qu'à partir de 2 mètres de profondeur dans certains lacs (Dutartre et al., 1989; Castagnos et Dutartre, 2001). De même, *Egeria densa* (signalée auparavant à 7 m de profondeur par Carrillo et al. (2006)) se retrouve dans le lac de Lacanau à 3 m de profondeur, là où les autres hydrophytes sont absentes. En fait,

l'augmentation de la profondeur, la diminution de la lumière et l'augmentation des nutriments dans les sédiments (McCreary, 1991) contribuent à donner aux plantes exotiques un avantage compétitif sur les plantes autochtones, leurs besoins en lumière étant faibles, et leur capacité à utiliser les nutriments élevée (Tanner et al., 1993; Feijoó et al., 2002; Mazzeo et al., 2003). Enfin, les espèces exotiques *Myriophyllum aquaticum* (myriophylle du Brésil, synonyme de *Myriophyllum brasiliense*) et *Ludwigia grandiflora* ont été observées sur le bord du lac de Soustons dans leur forme amphibie. *M. aquaticum* est caractéristique des substrats vaseux (Dutartre et al., 1989; Castagnos et Dutartre, 2001) et a aussi été repérée depuis 1996 dans le lac de Parentis et 2003 dans le lac de Cazaux (Tableau 11).

L'un des problèmes de la colonisation par les plantes exotiques est la compétition avec des espèces autochtones pouvant conduire à leur disparition dans les cas extrêmes et provoquer une réduction de la diversité floristique du lac. Par exemple, la présence de *L. major* représentant respectivement 18 et 40 % des rives des lacs de Cazaux et Parentis dans des études précédentes, peut empêcher le développement d'autres espèces telles que *Myriophyllum alterniflorum* (Dutartre, 1980; Dutartre et al., 1989).

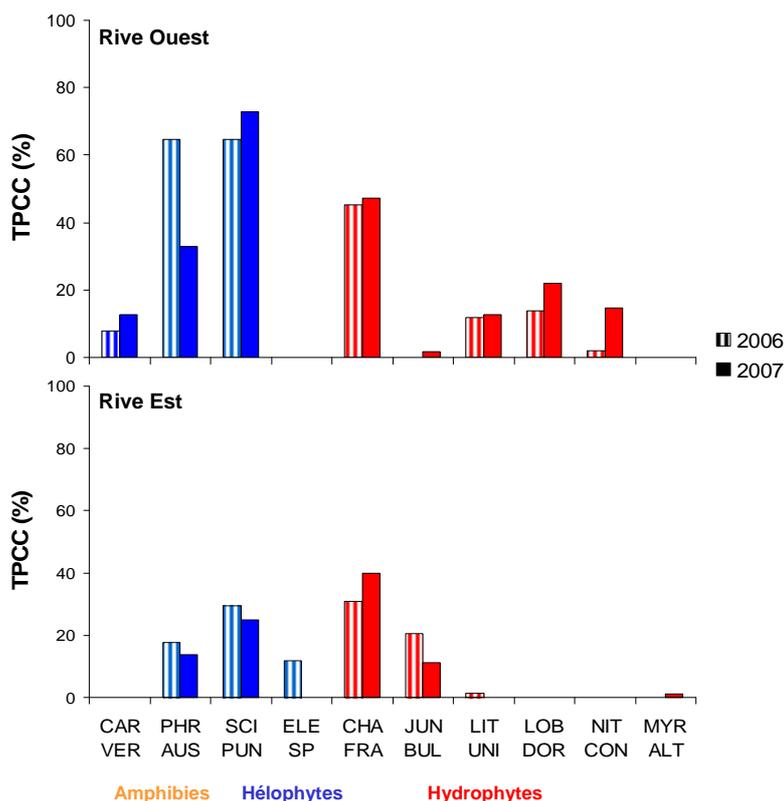


Figure 44. Taux de points-contacts colonisés des rives Ouest et Est du lac d’Hourtin pendant la période estivale 2006-2007.

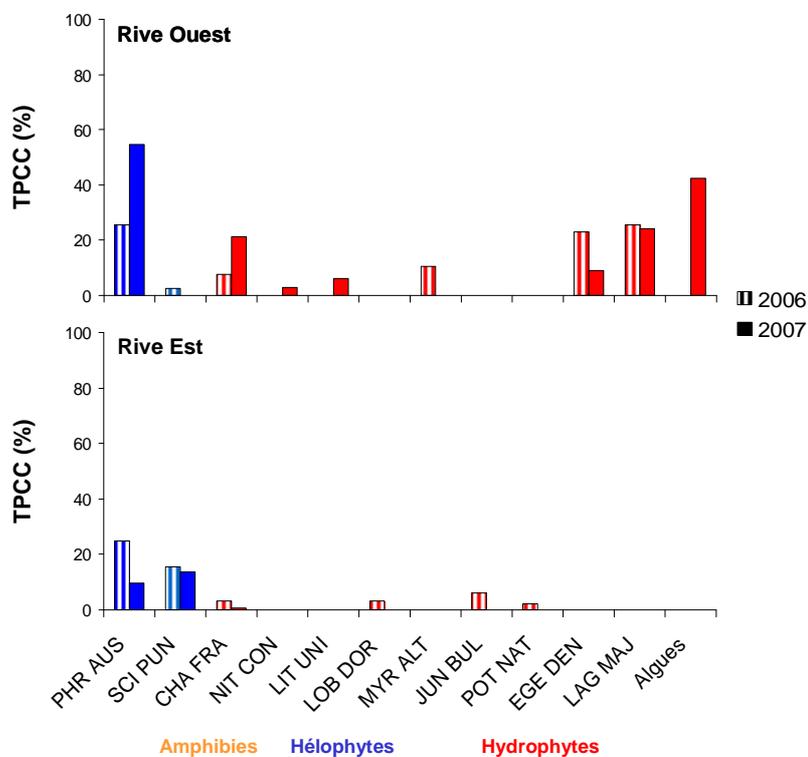


Figure 45. Taux de points-contacts colonisés des rives Ouest et Est du lac de Lacanau pendant la période estivale 2006-2007.

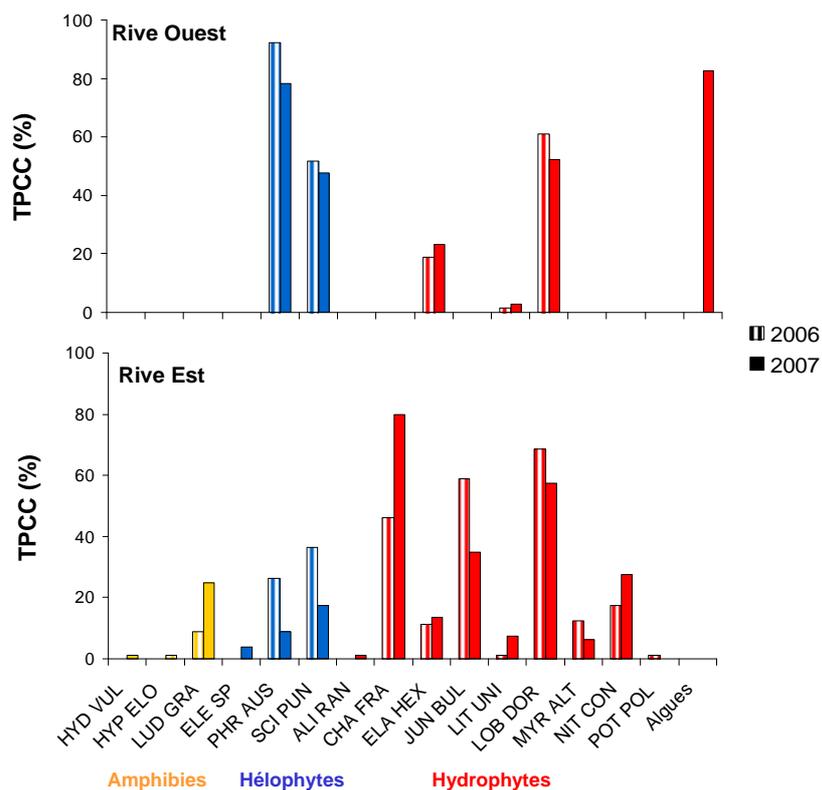


Figure 46. Taux de points-contacts colonisés des rives Ouest et Est du lac de Cazaux pendant la période estivale 2006-2007.

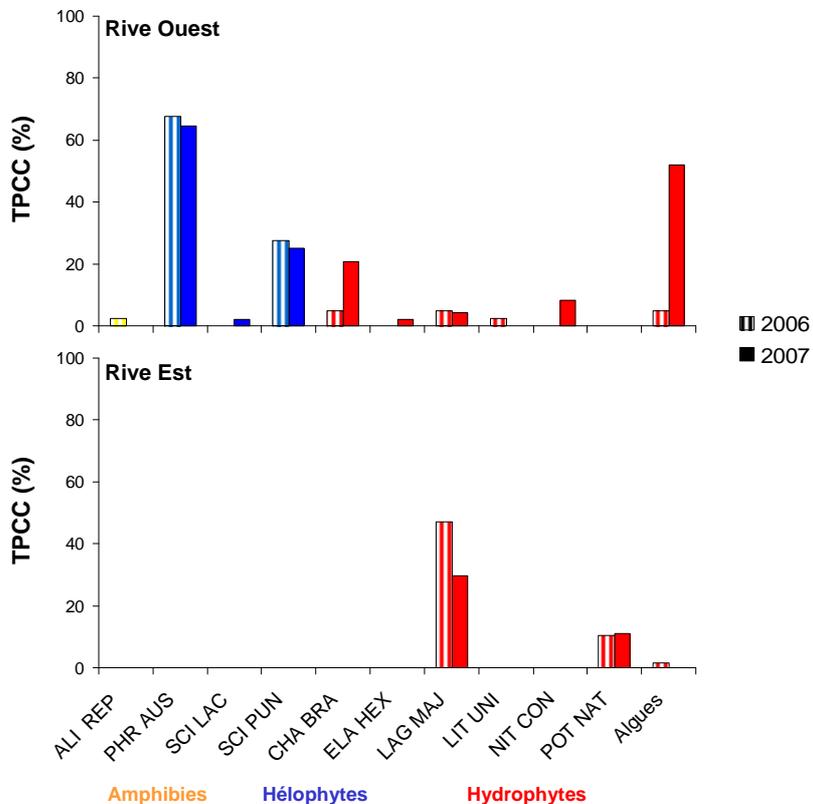


Figure 47. Taux de points-contacts colonisés des rives Ouest et Est du lac de Parentis pendant la période estivale 2006-2007.

Cette étude montre que les plantes présentes dans les zones étudiées apportent des informations concernant l'habitat physique, la valeur écologique et la qualité d'eau des lacs. Une distinction entre les espèces de la rive Ouest et de la rive Est a été mise en évidence : les hélrophytes (Phragmites australis, Scirpus pungens), plus sensibles aux vents, sont plus épanouis côté Ouest tandis que les hydrophytes possédant une certaine plasticité (Myriophyllum alterniflorum, Juncus bulbosus) ainsi que les amphibies, ont un développement optimal côté Est qui est exposé au vent. Des espèces protégées comme Littorella uniflora ou Lobelia dortmanna sont présentes des deux côtés des lacs et bien représentées dans les eaux claires, à fond sableux non polluées alors que Ceratophyllum demersum est plus spécifique aux eaux riches en nutriments, turbides et à fond vaseux. Ces observations comportent un intérêt pour le suivi de l'évolution globale des systèmes et permettent de mettre en évidence la présence de plantes envahissantes, dans certaines des stations, particulièrement dans les zones de profondeur importante. Même si les profils étudiés ne fournissent pas une représentativité effective de l'ensemble du périmètre des lacs ou ne considèrent pas la végétation maximale comme à Soustons (Bonnin, 2007), compte-tenu du temps nécessaire à l'observation sur site, ils apportent des informations précieuses quant à l'intérêt écologique et la qualité de l'eau des lacs aquitains étudiés.

7.5 Les macrophytes et l'environnement

7.5.1 L'article central

Les résultats obtenus dans ce chapitre sont détaillés dans l'article « Macrophytes aquatiques dans cinq lacs de la côte Atlantique (France) présentant des conditions de stress et trophie différents » qui sera soumis dans le journal *Limnologica*. Les mots clés utilisés pour décrire ce travail sont : macrophytes aquatiques, lac, état trophique, stress, morphologie.

7.5.1.1 Résumé de l'article en français

Les macrophytes aquatiques ont été étudiées comme indicateurs écologiques au cours des étés 2006 et 2007 dans cinq lacs localisés dans le Sud-Ouest de France. Les lacs ont plusieurs caractéristiques en commun (localisation géographique, altitude et alcalinité faibles, substrat sableux) mais un état trophique différent. Quatre des cinq systèmes présentent une configuration et une influence du vent différentes entre rives Est et Ouest. L'objectif de ce travail est d'abord d'analyser les différences dans les assemblages de macrophytes entre les rives Est et Ouest des lacs, puis de déterminer l'influence des teneurs en nutriments sur la composition de macrophytes de ces lacs, assez proches géographiquement, certains étant inter-connectés. Dans ce but, la composition, les abondances et les taux de recouvrement des macrophytes des sites sélectionnés ont été déterminés en utilisant la méthode des points-contacts, le long de profils perpendiculaires à la rive des lacs. Plusieurs variables physico-chimiques ont été mesurées dans l'eau, permettant d'établir une stabilité des conditions environnementales entre les profils et les années à chaque station. Les résultats montrent une différence marquée de la composition de macrophytes entre les deux côtés des lacs. Les formes submergées (*Chara fragifera*, *Juncus bulbosus*, *Lobelia dortmanna*) et amphibies (*Ludwigia grandiflora*) prédominent dans la rive Est tandis que les formes émergées (*Scirpus pungens*, *Phragmites australis*) sont plus abondantes sur la rive Ouest. La géomorphologie du site (i.e. pente, profondeur) et le stress physique (i.e. le vent et les vagues qui en résultent) semblent influencer cette distribution intra-lac plus que la qualité de l'eau. Cependant, ce dernier paramètre conditionne les variations inter-lacs des communautés macrophytiques, même pour les lacs connectés. Des taxons typiques de systèmes pauvres en nutriments ont toutefois été observés dans les systèmes eutrophes ce qui est probablement dû à leur forte tolérance au phosphore. Dans la zone de profondeurs plus importantes des profils étudiés, se trouvent uniquement des espèces exotiques à croissance rapide (*Egeria densa*, *Lagarosiphon*

major). Dans les zones échantillonnées du lac hypereutrophe, aucune macrophyte submergée n'a été observée.

7.5.1.2 Article: *Aquatic macrophytes in five coastal Atlantic French lakes with different physical disturbances and trophic status*

Maria Cellamare^{a*}, Sébastien Boutry^a, Vincent Bertrin^a, Alain Dutartre^a, Didier Alard^b and Jacques Haury^c

a. Cemagref, UR REBX, F-33612 Cestas Cedex, France.

b. Université Bordeaux 1, UMR 1202 BIOGECO, Equipe Ecologie des Communautés, Avenue des Facultés 33405 Talence, France

c. Agrocampus Ouest/INRA Rennes, Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65, rue de Saint-Brieuc, CS 84215, F 35042 Rennes cedex, France.

*Corresponding author.

E-mail address: maria_cellamare@yahoo.com (M. Cellamare)

Abstract

Aquatic macrophytes were studied as ecological indicators in summer 2006 and 2007 in five lakes located in southwest France. These lakes have several common characteristics (same region, low altitude, low alkalinity, sandy substrate) but different trophic status. Four of the hydrosystems are characterized by differences in morphology and wind influence between the eastern and western sides. The aims of this work were firstly to determine if there are differences in the macrophyte assemblages within the lakes, especially between the eastern and western sides and secondly, to determine if there is a distinction in the floristic composition between the lakes (some of them connected) located in the same region but with different nutrient loads. To reach these objectives, macrophyte assemblages, abundances and percentages plant cover were determined using a contact point method across perpendicular profiles. Several physico-chemical analyses were performed in the water of the study sites. The results showed a marked difference between the macrophyte assemblages on both sides of the lakes. Submerged (*Chara fragifera*, *Juncus bulbosus*, *Lobelia dortmanna*) and amphibious (*Ludwigia grandiflora*) forms predominated on the eastern side while emergent forms (*Scirpus pungens*, *Phragmites australis*) characterized the western side. On each site, no differences were found between the profiles or between the years. Habitat geomorphology (i.e. slope, depth) and physical stress (i.e. wind-waves) seem to influence macrophyte distribution within the lakes more than water quality. However, water quality (transparency, chlorophyll *a*, phosphorus and nitrogen forms) appeared to influence the macrophyte composition between lakes, even in connected ones. Nevertheless, low-nutrient taxa were found in eutrophic systems likely due to their ability to tolerate a wide range of total-P. In the maximal depth zone surveyed in two of the lakes, only exotic and deepest growing macrophytes (*Egeria densa*, *Lagarosiphon major*) were found. In the hypereutrophic system no submerged macrophytes were observed in the studied area.

Keywords: aquatic macrophytes, lake, trophic status, physical disturbances, morphology

1. Introduction

Aquatic macrophytes have been used for a long time as limnological indicators in lakes (Seddon 1972). Macrophytes respond slowly and progressively to changes in nutrient conditions over several years. They average out the environmental conditions to which they are exposed and thus can be used as long-term water quality indicators with high spatial resolution (Melzer 1999). Additionally, macrophyte composition and growth forms change due to several factors such as littoral geomorphology, exposure to wind and associated wave turbulence, water level fluctuations, lake margin topography, depth, sediment and water properties, and trophic state (Thomaz *et al.* 2003; Mäkelä *et al.* 2004; Feldmann & Nöges 2007). Moreover, the abundance and species diversity of littoral vegetation may vary considerably among neighbouring lakes (Mäkelä *et al.* 2004). These changes in the distribution patterns of macrophytes can be observed not only among lakes but also within lakes, where the influence of disturbances upon the macrophyte distribution and composition play a determinant role (Szmeja & Gałka 2008). However, this aspect has received limited attention in the different distribution studies in aquatic macrophytes.

Considering the aspects mentioned above, we assessed the macrophyte species composition and abundance in five hydrosystems located in the same region but with different nutrient loads. Some of the lakes are connected by a channel and are characterised by different morphology between the eastern and western sides. Taking into account these characteristics, the aims of this paper are: first, to determine if there is a difference in the macrophyte species composition within the lakes, especially between the eastern and western sides areas submitted to different physical stress regime and shore topography. Second, determine if there are also differences in the macrophyte species composition between the lakes which present a trophic gradient from oligo-mesotrophic to hypereutrophic status. At last determine if the connectivity between the lakes has an effect in the macrophyte assemblages.

2. Site description

Five natural lakes (Hourtin, Lacanau, Cazaux, Parentis and Soustons) located along the Atlantic coastline of southwest France were studied (Figure 1). Like the other Aquitaine lakes, they were formed approximately 18,000 years ago, following the creation of the littoral dune cord where the mesh of streams and waterways formed a string of large freshwater ponds and lakes. Two pairs of lakes are connected by a channel: Hourtin joins Lacanau and

Cazaux joins Parentis. The eastern sides of these four lakes have a shallow shore slope, are wave exposed and are constantly impacted by dominant west winds, which can reach 16 m per second, while the western sides have a steep shore slope and are sheltered from the wind by a cord of dunes (Vanden Berghen 1969a) (Figure 1). The five lakes have several common features such as low altitude (≤ 20 m a.s.l.), low alkalinity (< 1 meq l^{-1}), sandy acidic substrate, bank vegetation mainly made up of pines, willows and oaks, and 4 of them are classified as *Lobelia* lakes (Rørslett & Brettum 1989; Arts 2002). But they differ in area, depth, nutrient loading, trophic status and human activities. The water level of all the lakes is artificially regulated. Several phytosociological studies carried out on the shore banks (Vanden Berghen 1964, 1968, 1969a, b, 1971) highlighted the oligotrophic character of Lakes Hourtin, Lacanau and Cazaux. In the lake catchment areas human activities mainly include agriculture, tourism and forestry. Thus, nutrient loads from agriculture, industry and sewage effluent have caused problems of eutrophication in some of them. In Lake Parentis some water quality problems have been detected such as bottom anoxia during summer stratification and cyanobacteria blooms. The shallow Lake Soustons is highly turbid and its quality has declined in the last decades becoming hypereutrophic (Beuffe *et al.* 1994). Water colour in Lakes Lacanau and Hourtin is brown due to humic acids reducing transparency (Vanden Berghen 1968; Rodriguez & Pizarro 2007). Finally, owing to its oligo-mesotrophic status, clear-water Lake Cazaux is used as a source of drinking water. Table 1 summarizes the main characteristics of the lakes (Vanden Berghen 1964, 1968; Capdevielle 1978; Dutartre *et al.* 1989; S.A.G.E. 2004).

3. Materials and Methods

3.1. Macrophyte sampling

Aquatic macrophytes were sampled twice in the 5 lakes in summers 2006 and 2007, at maximum vegetation cover. Sites were selected based in their vegetation diversity on western and eastern sides of the lakes. Following the method of Dutartre and Bertrin (2007), an observation unit (100 m of bank sector connected to three perpendicular transects of 50-80 m length spaced out 50 m apart) was surveyed. Geographical coordinates at transect extremities were recorded using a differential global positioning system (GPS Garmin 60 CSX). Submerged, floating-leaved and emerged forms were considered. Aquatic vegetation was assessed on walking along the shore or by boat/wading. Taxon abundances in the perpendicular transects were obtained using a contact point method (Dutartre *et al.* 1999).

Vegetation samples were taken from the boat with a rake (4 m handle, 35 cm wide, 9 prongs 45 mm long) and identification was also made from direct observations through the water using an aquascope. Every 2 m along the perpendicular transect, depth, distance from the bank and macrophyte abundances were recorded. The latter was determined using a degree scale from 1 to 5, where 1 corresponded to a few stems and 5 to a rake entirely covered. In the bank sector, samples were taken to obtain a more complete list of the aquatic plants present. Representative samples were taken to the laboratory if identification was uncertain in the field.

3.2. Water and sediment sampling

In the area surrounding the 10 observation units, water temperature, pH, dissolved oxygen and conductivity were measured *in situ* using WTW probes (pH340, Oxi340 and LF340). Transparency was measured with a Secchi disk. Water samples were collected in both years at a depth of 0.5 m for chemical analysis of major nutrients (nitrogen and phosphorus forms, dissolved organic carbon (DOC), silicates) and chlorophyll *a*. To determine the granulometry of the sediment, samples were taken in summer 2007 using a Van Veen Grab Sampler. Particle size distribution was determined by wet-sieving sediment sample through 6 nets with different mesh sizes (0.063-1.0 mm) and the different fractions were then dried to separate the silt and clay fraction (<0.063 mm) from the sand fraction. All parameters were determined according to French standards methods (Table 2).

3.3. Physical and geomorphologic parameters

To determine the effect of geomorphologic features and stress variables on macrophytes distribution, the transect slope and the mean depth from the studied area in both sides of the lakes were calculated. Also, the terrestrial bank slope was determined using IGN maps. Mean values of the regional wind records from 1981 to 2000 (Météo France) were also included.

3.4. Calculation of plant abundances

The percentage plant cover (C) of the three perpendicular profiles was empirically estimated for each species and was calculated using the following equation based in the Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR) (AFNOR 2003):

$$C(\%) = \frac{100 \times [N(5) \times 1 + N(4) \times 0.75 + N(3) \times 0.5 + N(2) \times 0.25 + N(1) \times 0.05]}{NT}$$

Where:

C (%) = Percentage cover of each macrophyte taxon

NT = Total number of points in the bank and perpendicular transects

N_i = Number of points with an abundance of i

i = Scale abundance (1 to 5)

An abundance of 5 corresponded to 75 - 100% cover; 4 to 50 - 75%, 3 to 25 - 50 %; 2 to 5 - 25 % and 1 to less than 5 percent cover (Braun-Blanquet 1951).

3.5. Data Analysis

Statistical analyses were carried out with R software version 2.7.0 (2008-04-22) using two packages (ade4, labdsv) (R Development Core Team 2008). A hierarchical ascendant classification (Ward method) (Gordon 1999) was performed to group the stations. These groups were defined using a Jaccard Index table based on the floristic composition. To determine the macrophyte taxon structure according to the hierarchical classification, the Ind Val method was applied (Dufrêne & Legendre 1997). Principal Components Analysis (PCA) was employed to assess the environmental parameters of the lakes. To elucidate macrophyte composition-environment relationships Canonical Correspondence Analysis (CCA) was applied.

4. Results

A total of 1194 points were recorded in the 60 profiles surveyed during 2006 and 2007 on the five lakes. Forty-five aquatic macrophyte taxa were identified in the surveyed areas of the five lakes. The species richness was higher on the banks with 44 taxa, while only 25 taxa were identified in the profiles (Table 3). Taxon richness in the profiles was similar on both eastern and western sides of the lakes (18 taxa), but the floristic composition was different. The highest species number was found in the profiles of Lake Cazaux (21 taxa), while in Lake Soustons, macrophytes were absent, at least in the surveyed area. Thus, data from this lake are not considered in the statistical analysis (similarity index and CCA).

4.1. Classification according to station and vegetation type

The classification based on similarity index presented in Figure 2 showed a marked difference between the eastern and western sides of the lakes regarding the macrophyte species composition. No differences were found between the profiles and years. The dendrogram also revealed 6 vegetation groups at level 2. Group A was represented by the eastern side of Parentis and was constituted by *Lagarosiphon major* and *Potamogeton natans*. Group B included all the profiles surveyed on the eastern side of Cazaux. Compared with the other lakes, this station contained the highest species richness represented by *Chara fragifera*, *Lobelia dortmanna*, *Nitella confervacea*, *Juncus bulbosus*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Ludwigia grandiflora*, *Elatine hexandra*, *Hydrocotyle vulgaris* and *Potamogeton polygonifolius*. Group C was represented by the eastern side of Lakes Hourtin and Lacanau and did not include any characteristic taxa. However, both stations were characterized by species included in group B such as *Chara fragifera* and *Juncus bulbosus* (Figure 3). Figure 2 shows that group D was principally made up of the western side of Lake Hourtin and dominant species were *Scirpus pungens*, *Littorella uniflora* and *Caropsis verticillatinundata*. Group E was composed of the western side of Lake Lacanau and dominant taxa were *Egeria densa* and the filamentous algae *Spirogyra* sp. Finally, Group F included the western sides of Lakes Cazaux and Parentis and featured *Phragmites australis*, filamentous algae (*Zygnema* sp., *Spirogyra* sp., *Oedogonium* sp.) and *Chara braunii*, which was only present in Parentis.

4.2. Percentage cover of macrophytes

As shown in Figure 3, submerged and amphibious macrophytes were predominant on the eastern side of Lakes Hourtin, Lacanau, Parentis and Cazaux. In contrast, emergent forms represented by the helophytes *Scirpus pungens* and *Phragmites australis*, were dominant in terms of relative abundance on the western side, reaching in some cases 46 and 57%, respectively. In Lakes Lacanau and Hourtin, the macrophyte percentage cover was very low on the eastern side, involving mainly *C. fragifera* and *S. pungens*. For most of the stations studied in the lakes, the community structure was similar for both years. However, in 2007, large amounts of filamentous algae were found attached to the *Phragmites* stems on the western side of Lakes Lacanau (*Spirogyra* sp.), Cazaux (*Zygnema* sp. and *Spirogyra* sp.) and Parentis (*Spirogyra* sp. and *Oedogonium* sp.). Those filamentous algae represented in some cases 47% of relative abundance. Their occurrence is likely due to the calmer water conditions in these shallow areas.

Protected species such as *Lobelia dortmanna* were well represented on both eastern and western sides of Lake Cazaux (24-30%) and to a lower extent in Lakes Lacanau and Hourtin (reaching 12%). The amphibious *Littorella uniflora* was present in all the lakes (except Soustons), being particularly abundant in the moist zone of the shore banks. *Chara fragifera* was present in Lakes Hourtin, Lacanau and Cazaux, reaching 38% of the average abundance on the eastern side of Lake Cazaux.

Exotic macrophytes were found in the studied areas of three of the lakes: *Egeria densa* represented up to 9% of the relative abundance on the western side of Lake Lacanau while *Ludwigia grandiflora* increased its abundance from 2% in 2006 to 15% in 2007 on the eastern side of Lake Cazaux. *Lagarosiphon major* was present on the western side of Lakes Lacanau and Parentis (~13%).

4.3. Macrophyte colonization depth

Macrophytes colonized the shallow areas of the lakes in the strip at depths between 0.1 and 1 m (Figure 4). Indeed, more than 60% of the vegetation grew in this area. This depth-dependent distribution was particularly evident on the eastern side where a gentle slope covers several kilometres (depth increases from 1.5 to 2.5 m at 750 m distance from the shore bank). In contrast, macrophytes on the western side, characterized by steep shore slope, were found to greater depths (3 m). On the western side, depth changes abruptly in some areas from 1.5 to 7 m, at 16 to 54 m from the bank. Moreover, invasive species such as *Egeria densa* and *Lagarosiphon major* (in Lacanau and Parentis) were surveyed at 3 m which was the maximum colonization depth observed in this study. Only in Lake Parentis, macrophytes were observed to 3 m on the eastern side, represented also by *L. major*, probably due to the particular site configuration, exceptionally steep compared to the rest of the eastern sides.

The most representative helophytes in the majority of the lakes were *Scirpus pungens* and *Phragmites australis*. They reached a maximum colonization depth of 1.1 and 1.4 m, respectively. Most abundant submerged forms such as *J. bulbosus*, *L. dortmanna* and *C. fragifera* reached 0.6, 0.8 and 1.1 m, respectively. Amphibious plants like *L. grandiflora* and *L. uniflora* were observed to 0.4 and 0.6 m, respectively.

4.4. Environmental parameters and lakes

Based on the Secchi transparency, total phosphorus and chlorophyll *a* concentrations, the trophic status of these lakes was: Cazaux oligo-mesotrophic, Lacanau and Parentis meso-eutrophic, Hourtin eutrophic, and Soustons hypereutrophic. Lowest total phosphorus and chlorophyll *a* concentrations were registered in Lake Cazaux (17 and 2.9 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, respectively) and the highest in Lake Soustons (171 and 85 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). Dissolved organic carbon (DOC) was high in the coloured Lakes Hourtin and Lacanau, (mean= 25 and 18 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$, respectively); concentrations in all other lakes were at least two times lower (mean range= 6-10 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$). Conductivity in all lakes was low, ranging from 152 to 333 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$; the highest values occurred in the coloured Lakes Hourtin and Lacanau. The highest concentrations of dissolved inorganic nitrogen (DIN=ammonia, nitrite and nitrate) happened in Lakes Hourtin and Soustons. In each sampling date, temperature was similar in all the lakes and oscillates between 20 and 26 °C in summer. Likewise, pH was about 8 both among and within lakes. Sediments were mainly constituted of coarse and medium sand (>93%) in all the lakes, except in Soustons. In this lake, sediment was also constituted by fine sand and silt and clay, both substrate types representing 46% in the western side. Table 2 shows the main physico-chemical characteristics of the lakes.

The PCA analysis including the information about 12 environmental water parameters in the five lakes (Figure 5) shows that the first two axes explained 58% of the variance (axis 1= 34%; axis 2= 24%). The first axis was related to nitrite (NO_2^-), ammonium (NH_4^+), orthophosphate (PO_4^{3-}), DOC and conductivity, representing a gradient of nutrient availability and organic content. Basically, this analysis shows that the second axis is related to chlorophyll *a*, total phosphorus (TP), pH and silicates (SiO_2) and is defined as a trophic gradient, which is strongly related to Lake Soustons.

4.5. Relationships between macrophytes and the environment

The results of CCA of macrophytes with respect to the water environment, including physical and chemical variables (Figure 6), shows that the first two axes represent 58% of the variance as shown in the species-environmental variables biplot (axis 1: 33%; axis 2: 25%). This analysis shows that first axis is positively correlated to pH (0.32) and Secchi (0.27), and negatively to mean depth (-0.48) and the lake slope (-0.32). Axis 2 is positively correlated with the regional wind (0.88) and negatively with the terrestrial slope (-0.74).

Macrophyte taxa were distributed in the plot according to a physical gradient. Submerged and amphibious forms were related with the axis 2 corresponding to the wind impacted area (*Potamogeton polygonifolius*= 0.94, *Chara fragifera*= 0.86, *Nitella confervacea*= 0.78). Helophytes (*Phragmites australis*) as well as filamentous algae were negatively related with the regional wind (-0.56 and -0.96, respectively). Finally, *Egeria densa* was negatively related to axis 1 (0.79) and ordered with the mean depth and the lake slope.

5. Discussion

This study demonstrates that macrophyte composition among lakes, including the connected ones, seems mainly influenced by the trophic status whereas within lakes its composition and distribution depend principally on the physical habitat (geomorphology, wind-wave action).

5.1. Horizontal zonation

As revealed from the similarity index, the distribution of macrophytes in the selected areas of the studied lakes is highly influenced by an east-west effect. This distribution pattern is also demonstrated from the CCA. This analysis shows that submerged and amphibious taxa dominate the eastern side exposed to the constant influence of westerly winds whereas helophytes and filamentous algae tend to be distributed in wind protected areas or calmer conditions typical on the western side. Indeed, several authors (Spence 1982; Reynolds 2006; Szymeja & Gałka 2008) indicated that the stress caused by wind-wave action determines the types of community (including macrophyte species and life forms) that can occur on any lake shore.

In the eastern side of the lakes, species with adaptive strategies predominated. Flexible and stretchy growth forms (*Juncus bulbosus*, *Chara fragifera*) which absorb wave attack or 'stiff and strong' plants (*Lobelia dortmanna*) to avoid the adverse effects of water movement (Farmer & Spence 1986) predominate in this exposed shore. Another fact observed in the eastern side is the presence of *Chara fragifera* growing horizontally and with the thalli without chlorophyll adhered to the substrate. Szymeja and Galka (2008) indicated that this is an attachment mechanism developed by several species of *Chara* in areas subjected to wave action. These results show that the persistence of natural species on

exposed shores may be possible thanks to adaptive strategies such as phenotypic responses to resist adverse conditions (Coops *et al.* 1994; Szmeja & Gałka 2008).

In contrast, the wind protected western side is dominated by helophytes such as *Phragmites australis* and *Scirpus pungens*, besides other submerged taxa. This pattern of distribution of *P. australis* is also observed in other lakes with the same wind regime (Schiemer & Prosser 1976). In agreement with our observations, Coops (1996) mentioned that the helophyte *Scirpus lacustris* can grow in waterside fringes when wave exposure is moderate or absent, but cannot survive on highly wave-exposed shores. The same author revealed that stands of *P. australis* resist the exposure to waves better than *Scirpus lacustris* stands as the result of a greater flexibility of the stems and a lower susceptibility to breakage under mechanical stress. However, in our study, both emergent plants *P. australis* and *S. pungens* were damaged with broken stems or in the case of *P. australis* with leaf loss, when they were present on the breezy eastern side, which proves their low resistance to the wind.

5.2. Vertical zonation

From the analysis of the vertical zonation in the lakes, the most heavily colonized area is between 0.5 and 1 m, represented by the shallow water, where simultaneously the sediments are sufficiently fine and light penetration good (Reynolds 2006). In this zone we find mainly life forms encountered in oligotrophic and clear-water lakes such as *Juncus bulbosus* (Brandrud 2002), *Lobelia*, *Littorella* (Seddon 1972) and *Chara* (van den Berg *et al.* 1998).

In the zone of maximum depth surveyed during this study, only the exotic and deepest-growing macrophytes *Egeria densa* and *Lagarosiphon major* are identified. Indeed, the wide relation of *E. densa* with the depth and the lake slope is statistically corroborated in this study. Both species are found down to 3 m while the Secchi transparency is consistently around 1 m. This is not surprising because several authors pointed out that *L. major* is able to colonize waters to 5 m where the Secchi limit was 1.8 m (Vant *et al.* 1987; Coffey & Wah 1988). *E. densa* has been found down to 7 m (Carrillo *et al.* 2006). Indeed, with increasing depth, the light declines while sediment nutrients increase (McCreary 1991). These conditions give a competitive advantage to these exotic plants because their needs for light are low and for the nutrients are high (Tanner *et al.* 1993; Feijoó *et al.* 2002; Mazzeo *et al.* 2003). In extreme cases it can also allow them to out-compete or eliminate native aquatic

plants, leading to severe reductions of the natural plant diversity within the lake (Hager 2004).

5.3. *Macrophytes and trophic status*

Both horizontal and vertical distribution patterns are noticeable in all the lakes, except for the small and shallow Lake Soustons, where submerged macrophytes are absent from the studied area. Reynolds (2006) indicated that the loss of submerged macrophytes, as a consequence of progressive eutrophication of shallow lakes has often been found to be quite abrupt. This author assumed that it was the result of near-simultaneous light inadequacy across the relatively flat bottom. Several authors (Schiemer & Prosser 1976; Scheffer 2004; Schutten *et al.* 2005; Reynolds 2006) pointed out that macrophytes are nearly absent from a water column that is turbid due to phytoplankton, which is the case of Lake Soustons. In this hypereutrophic lake, macrophytes are observed only on the shore banks, where eutrophic water indicators (*Ceratophyllum demersum*, *Najas marina*) (Seddon 1972; Cheng & Li 2006) or exotic taxa (*Myriophyllum aquaticum*, *Lagarosiphon major*, *Ludwigia grandiflora*, *Azolla filiculoides*) (Muller 2004) are present. In eutrophic shallow lakes in Europe, the change from macrophyte to phytoplankton dominance occurs anywhere within a wide range of total phosphorus concentrations (50-650 $\mu\text{g P}\cdot\text{L}^{-1}$), which corresponds well to those found on both sides of Lake Soustons (151 and 171 $\mu\text{g P}\cdot\text{L}^{-1}$). At these levels, phytoplankton and/or epiphytic algae chlorophyll *a* concentrations are sufficiently high to prevent submerged macrophytes from receiving enough light (Reynolds 2006). Regarding Lake Parentis, it is principally represented by nutrient-rich species such as *Lagarosiphon major* or species tolerant to a very wide range of water chemistry as *Potamogeton natans* (Preston & Croft 2001). Although, Parentis is connected to Cazaux, the dominance of nutrient-rich taxa as well as the absence of *Lobelia dortmanna*, demonstrated that trophic state plays a more important role in the distribution of macrophytes among lakes than the connectivity between them.

The presence of nutrient-poor species in relatively nutrient-rich systems is observed here. For instance, *Lobelia dortmanna*, *Chara fragifera* and *Littorella uniflora* are present in Lakes Hourtin and Lacanau whereas in Lake Parentis *L. uniflora* is also found. Szymeja *et al.* (1997) showed that *Littorella* tolerates the widest range of total-P (27-620 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) whereas the tolerance of *Lobelia* is limited to 100 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$. In the three lakes, the total phosphorus concentration is in the range tolerated by those species and it is likely one of the reasons of their presence in these eutrophic systems. Szymeja *et al.* (1997) also highlighted that in lakes

with *Littorella* the limits of maximum total-P concentrations are outside the range tolerated by *Lobelia*. *Littorella* is more resistant to increased total-P concentrations, and tolerates the effects of lake eutrophication better. In contrast, *L. dortmanna* is less tolerant to high nutrient concentrations and its occurrence in extremely low nutrient concentrations is possibly due to its ability to take carbon dioxide directly from sediments, and on the presence of mycorrhizal vesicles on the roots. The mycorrhizal vesicles facilitate the uptake of certain nutrients from the sediments which may to some extent compensate their deficit in the water, strengthening the association of this plant with the substrate (Szmeja 1987).

Concerning the abundance of *Chara fragifera* in the nutrient-rich Lakes Hourtin and Lacanau, several explanations have been proposed. Forsberg (1965 in Blindow 1988) suggested that most charophytes are eliminated when total phosphorus concentrations exceed $20 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ but this is not the case for Hourtin and Lacanau where total phosphorus concentrations were above this limit. Furthermore, previous laboratory studies demonstrated that the addition of $6 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ of $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ to the medium was toxic for *Chara hispida*, but recent experiments have not reported the same results for other *Chara* species (Blindow 1988). Blindow (1988) suggested that the conclusion that characeans disappear in eutrophic waters because of phosphorus toxicity is too general, and supports the explanation that in lakes with total phosphorus concentrations greater than $20 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, transparency is lower owing to increased phytoplankton biomass and it is for this reason that characeans do not occur. The indirect effects of eutrophication on characeans are probably more important than the direct effects of high nutrient concentration (van den Berg *et al.* 1998). Probably, the presence of *Chara fragifera* in Lakes Hourtin and Lacanau is primarily determined by the high transparency of the shallow littoral zone, which contrasts with the deep area characterized by turbid humic-brown waters caused by high dissolved organic carbon concentrations (Rodriguez & Pizarro 2007). As demonstrated, total-P concentrations in both lakes are not sufficiently high to inhibit characean growth. Furthermore, Henricsson (1976 in Blindow 1988) suggested that the preference of *Chara* spp. for low phosphorus concentrations in nature is not caused by phosphorus toxicity but by competition with other primary producers.

5.4. Macrophytes and ecological value

In Lake Cazaux, the occurring macrophytes are mainly clear-water species which correspond well to the high water quality of this system, characterized as oligo-mesotrophic

according to O.C.D.E. (1982) criteria. In accordance with the phytosociological system established in the “Cahier d’Habitat Natura 2000”, several dominant species in Lake Cazaux are included in the vegetation associated to habitat 3110 (*Littorelletalia uniflorae*). It corresponds to oligotrophic and low mineralized waters from sandy plains, being also represented in Lakes Hourtin and Lacanau and to a lower extent in Lake Parentis, in spite of their higher trophic status. The *Littorelletalia uniflorae* habitat present in the four lakes mentioned above, has a high ecological value since it is home to species protected and/or threatened on a national (*Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora*, *Caropsis verticillatinundata*) or international level (*Juncus bulbosus*, *Myriophyllum alterniflorum*) (de Foucault 2002). Another habitat associated to these lakes is the 3140-2, corresponds to characean from oligo-mesotrophic acid to alkaline waters (Lambert 2002). This habitat is represented by *Chara fragifera*, *Nitella confervacea*, *C. braunii* in all the lakes, except in Soustons.

Except for Soustons, the other four systems studied are classified as *Lobelia*- or isoetid lakes, defined as oligotrophic lakes in which the macroflora is dominated by isoetids (Arts 2002) such as *L. dortmanna* and *L. uniflora*. However, with increasing eutrophication in some of them, plant communities are prone to being replaced by fast-growing and exotic species of elodeids (Vestergaard & Sand-Jensen 2000) such as *Lagarosiphon major* or *Egeria densa*.

Several measures must be taken to protect these fragile and unique habitats, globally in good status though the floristic quality is tending to decrease. This ecosystem remains endangered due to human activities inducing several nuisances such as trampling, eutrophication, silting, as well as the stabilization of the water level and the regularization of the banks. In addition, the southern European forms could be threatened by the invasion of exotic aquatic plants (de Foucault 2002), which is the case of the Aquitaine lakes where several exotic introduced species (*Lagarosiphon major*, *Egeria densa*, *Ludwigia grandiflora*, *Myriophyllum aquaticum*) have been observed in the last 40 years (Capdevielle 1978; Dutartre & Capdevielle 1982; Dutartre 1986; Dutartre *et al.* 1989; Dutartre *et al.* 1997).

Regarding the heavily eutrophicated systems, as is the case of Lake Soustons, several authors suggested that many upward transitions occur in a range 120-180 $\mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$, in which the phosphate sequestering power of macrophytes is saturated. However, it does not mean

that a downward shift in phosphorus availability will release a return of macrophyte dominance. Indeed, it seems that phosphorus concentrations need to be rather lower than $120 \mu\text{gP}\cdot\text{L}^{-1}$ for such changes to occur (Reynolds 2006).

Conclusions

Even with only two sampling sites per lake, many results lead us to replace these five lakes within a general typology. But with Lake Soustons, as no submerged macrophyte has been found, it is possible to define a maximum threshold of degradation determining macrophyte disappearance.

Our results suggest that habitat variability within lakes, represented by an east-west gradient, will determine the species composition to a greater extent than within lake nutrient status variability. Between lakes, it is water quality that has a more important effect on the macrophyte composition. The presence of oligotrophic-clear water taxa in nutrient-rich systems seems to be related to the sufficient transparency observed in the littoral area and the wider tolerance range of the species to relatively high nutrient concentrations. However, in extremely eutrophic and turbid conditions such as in Lake Soustons, submerged macrophyte regression has taken place, the plants being absent in the surveyed area. In agreement with Moyle (1945) in this study was confirmed the fact that the water chemistry appears to be the most important factor influencing the general distribution of aquatic plants, but the type of bottom soil and the physical nature of the water body greatly influence the local distribution of a species within its range of chemical tolerance.

Most of the lakes studied here have an important ecological value from the floristic point of view and this is one of the main reasons why it is necessary to take measures for their conservation. In the case of heavily eutrophicated lakes, efforts have to be made to restore them. The first step is to reduce the level of dissolved inorganic phosphorus, which is often the main nutrient limiting phytoplankton growth, by restraining wastewater discharge and enforcing its treatment. Furthermore, it will be of great interest to study the whole string of lakes and carry out a long-term monitoring programme for better approach of the plant community evolution, affected by eutrophication and other processes. In addition, the study of macrophyte morphology (e.g. growth form, mass for anchoring, leaves size) will be useful for the understanding of the local distribution of plants in these lakes.

Acknowledgements

Thanks to Fleur Bonnin for helping in the macrophyte survey. We are grateful to C. Laplace-Treyture, M. Torre, J. Huppert and S. Moreira for their help in water and sediment sampling. Thanks to C. Laplace-Treyture and E. Lambert for characean identification. S. Moreira is also acknowledged for the sediment particle distribution analysis. M. Bonnet, M. Boudigues, B. Delest and B. Méchin are acknowledged for the water chemical analyses. The present study was partially supported by the Regional Council of Aquitaine.

References

- AFNOR. 2003. Qualité de l'eau : Détermination de l'indice biologique macrophytique en rivière (IBMR) - Norme NF T 90-395. In: *Association Française de Normalisation (AFNOR)*, p. 28. Association Française de Normalisation
- Arts, G.H.P. 2002. Deterioration of Atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalisation. *Aquatic Botany*, 73: 373-393
- Beuffe, H., Laplana, R. & Gaillard, B. 1994. Bilan trophique des plans d'eau landais et quantification des apports nutritifs aux étangs d'Aureilhan et de Soustons. Cemagref, Bordeaux.
- Blindow, I. 1988. Phosphorus toxicity in *Chara*. *Aquatic Botany*, 32: 393-395
- Brandrud, T.E. 2002. Effects of liming on aquatic macrophytes, with emphasis on Scandinavia. *Aquatic Botany*, 73: 395-404
- Braun-Blanquet, J. 1951. *Pflanzensoziologie*. 2nd. edn. Springer, Wien.
- Capdevielle, P. 1978. Recherches écologiques et systématiques sur le phytoplancton du Lac de Cazaux-Sanguinet-Biscarosse. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux 1, Bordeaux.
- Carrillo, Y., Guarín, A. & Guillot, G. 2006. Biomass distribution, growth and decay of *Egeria densa* in a tropical high-mountain reservoir (NEUSA, Colombia). *Aquatic Botany*, 85: 7-15
- Cheng, X. & Li, S. 2006. An analysis on the evolvement processes of lake eutrophication and their characteristics of the typical lakes in the middle and lower reaches of Yangtze River. *Chinese Science Bulletin*, 51: 1603-1613
- Coffey, B.T. & Wah, C.K. 1988. Pressure inhibition of anchorage-root production in *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss: A possible determinant of its depth range. *Aquatic Botany*, 29: 289-301
- Coops, H., Geilen, N. & van der Velde, G. 1994. Distribution and growth of the helophyte species *Phragmites australis* and *Scirpus lacustris* in water depth gradients in relation to wave exposure. *Aquatic Botany*, 48: 273-284
- Coops, H. & Van der Velde, G. 1996. Effects of waves on helophyte stands: mechanical characteristics of stems of *Phragmites australis* and *Scirpus lacustris*. *Aquatic Botany*, 53: 175-185
- de Foucault, B. 2002. Habitats humides: Eaux oligotrophes très peu minéralisées des plaines sablonneuses (Littorelletalia uniflorae). In: *Cahiers d'habitats Natura 2000* (eds. Gaudillat, V & Hauray, J), pp. 59-63. La documentation française
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366
- Dutartre, A. 1986. Aquatic plants introduced in freshwater lakes and ponds of Aquitaine (France): dispersion and ecology of *Lagarosiphon major* and *Ludwigia peploides*. In: *Proceedings EWRS-AAB, 7th Symposium on Aquatic Weeds* (ed. European Weed Research Society), pp. 93-98, Loughborough, Leicestershire
- Dutartre, A. & Bertrin, V. 2007. Méthodologie d'étude des macrophytes en plans d'eau. Mise en œuvre de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau. Cemagref-Unité de Recherche Réseaux, Epuration et Qualité des Eaux, Bordeaux.
- Dutartre, A. & Capdevielle, P. 1982. Répartition actuelle de quelques végétaux vasculaires aquatiques introduits dans le sud-ouest de la France. In: *Studies on Aquatic Vascular Plants* (eds. Symoens, JJ, Hooper, SS & Compère, P), pp. 390-393. Royal Botanical Society of Belgium, Brussels
- Dutartre, A., Delarche, A. & Dulong, J. 1989. Plan de gestion de la végétation aquatique des lacs et étangs landais. Cemagref, Division Qualité des Eaux, Pêche et Pisciculture, GERE, Bordeaux.

- Dutartre, A., Haury, J. & Jigorel, A. 1999. Integrated management of *Egeria densa* in a drinking water reservoir in Morbihan (France). *Hydrobiologia*, 415: 243-247
- Dutartre, A., Haury, J. & Planti-Tabacchi, A.M. 1997. Introductions de macrophytes aquatiques et riverains dans les hydrosystèmes français métropolitains : essai de bilan. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture* 407-426
- Farmer, A.M. & Spence, D.H.N. 1986. The growth strategies and distribution of isoetids in Scottish freshwater lochs. *Aquatic Botany*, 26: 247-258
- Feijoó, C., E., G.M., Momo, F. & Toja, J. 2002. Nutrient absorption by the submerged macrophyte *Egeria densa* Planch.: Effect of ammonium and phosphorus availability in the water column on growth and nutrient uptake. *Limnetica*, 21: 93-104
- Feldmann, T. & Nöges, P. 2007. Factors controlling macrophyte distribution in large shallow Lake Vörtsjärv. *Aquatic Botany*, 87: 15-21
- Gordon, A.D. 1999. *Classification*. Chapman and Hall, London.
- Hager, H.A. 2004. Competitive effect versus competitive response of invasive and native wetland plant species. *Oecologia*, 139: 140-149
- Lambert, E. 2002. Habitats humides: Communautés à characées des eaux oligo-mésotrophes faiblement acides à faiblement alcalines. In: *Cahiers d'habitats Natura 2000* (eds. Gaudillat, V & Haury, J), pp. 107-111. La documentation française
- Mäkelä, S., Huitu, E. & Arvola, L. 2004. Spatial patterns in aquatic vegetation composition and environmental covariates along chains of lakes in the Kokemäenjoki watershed (S. Finland). *Aquatic Botany*, 80: 253-269
- Mazzeo, N., Rodríguez-Gallego, L., Kruk, C., Meerhoff, M., Gorga, J., Lacerot, G., Quintans, F., Loureiro, M., Larrea, D. & García-Rodríguez, F. 2003. Effects of *Egeria densa* Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. *Hydrobiologia*, 506-509: 591-602
- McCreary, N.J. 1991. Competition as a mechanism of submersed macrophyte community structure. *Aquatic Botany*, 41: 177-193
- Melzer, A. 1999. Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiologia*, 395/396: 181-190
- Moyle, J.B. 1945. Some chemical factors influencing the distribution of aquatic plants in Minnesota. *The American Midland Naturalist* 34: 402-420
- Muller, S. 2004. *Plantes invasives en France*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- O.C.D.E. 1982. Eutrophisation des eaux: méthode de surveillance, d'évaluation et de lutte. Organisation de Coopération et de Développement Economiques, Paris.
- Preston, C.D. & Croft, J.M. 2001. *Aquatic plants in Britain and Ireland*. Harley Books, Colchester, England.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. URL <http://www.R-project.org>
- Reynolds, C.S. 2006. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rodriguez, P. & Pizarro, H. 2007. Phytoplankton productivity in a highly colored shallow lake of a South American floodplain. *Wetlands*, 27: 1153-1160
- Rørslett, B. & Brettum, P. 1989. The genus *Isoëtes* in Scandinavia: An ecological review and perspectives. *Aquatic Botany*, 35: 223-261
- S.A.G.E. 2004. Lacs Médocains: Etat des lieux. Schéma d'Aménagement et de Gestion des Eaux, Hourtin.
- Scheffer, M. 2004. *Ecology of shallow lakes*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Schiemer, F. & Prosser, M. 1976. Distribution and biomass of submerged macrophytes in Neusiedlersee. *Aquatic Botany*, 2: 289-307

- Schutten, J., Dainty, J. & Davy, A.J. 2005. Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. *Journal of Ecology*, 93: 556-571
- Seddon, B. 1972. Aquatic macrophytes as limnological indicators. *Freshwater Biology*, 2: 107-130
- Spence, D.H.N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Advances in Ecological Research*, 12: 37-125
- Szmeja, J. 1987. The ecology of *Lobelia dortmanna* L. I. The plasticity of individuals within a constant depth interval in oligotrophic lakes. *Ekologia Polska*, 35: 497-522
- Szmeja, J., Banas, K. & Bociag, K. 1997. Ecological conditions and tolerance limits of isoetids along the outhern Baltic coast. *Ekologia Polska* 45: 343-359
- Szmeja, J. & Gałka, A. 2008. Phenotypic responses to water flow and wave exposure in aquatic plants. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 77: 59-65
- Tanner, C.C., Clayton, J.S. & Wells, R.D.S. 1993. Effects of suspended solids on the establishment and growth of *Egeria densa*. *Aquatic Botany*, 45: 299-310
- Thomaz, S.M., Souza, D.C. & Bini, L.M. 2003. Species richness and beta diversity of aquatic macrophytes in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil): the influence of limnology and morphometry. *Hydrobiologia*, 505: 119-128
- van den Berg, M.S., Scheffer, M., Coops, H. & Simons, J. 1998. The role of characean algae in the management of eutrophic shallow lakes. *Journal of Phycology*, 34: 750-756
- Vanden Berghen, C. 1964. La végétation des rives du lac de Hourtin (Gironde, France). *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles*, 34: 243-267
- Vanden Berghen, C. 1968. Notes sur la végétation du sud-ouest de la France. VI. - La végétation de la rive orientale de l'étang de Lacanau (Gironde, France). *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*, 38: 255-276
- Vanden Berghen, C. 1969a. La végétation amphibie des rives des étangs de la Gascogne. *Bulletin du Centre d'Etude et de Recherches Scientifiques de Biarritz*, 7: 893-963
- Vanden Berghen, C. 1969b. Notes sur la végétation du sud-ouest de la France. VII. Observations sur la végétation des landes tourbeuses et tourbières du département des Landes. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*, 39: 383-400
- Vanden Berghen, C. 1971. Notes sur la végétation du sud-ouest de la France. VIII. -Les fourrés et les bois fangeux. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*, 41: 383-395
- Vant, W.N., Davies-Colley, R.J., Clayton, J.S. & Coffey, B.T. 1987. Macrophyte depth limits in North Island (New Zealand) lakes of differing clarity. *Hydrobiologia*, 135: 55-60
- Vestergaard, O. & Sand-Jensen, K. 2000. Alkalinity and trophic state regulate aquatic plant distribution in Danish lakes. *Aquatic Botany*, 67: 85-107

Table 1. General characteristics of the studied lakes.

Characteristics	Lake Hourtin	Lake Lacanau	Lake Cazaux	Lake Parentis	Lake Soustons
Department	Gironde (33)	Gironde(33)	Gironde (33) and Landes (40)	Landes (40)	Landes (40)
Latitude	N 45° 11' 14"	N 44°58'33"	N 44°29'30"	N 44°20'41"	N 43°46'36"
Longitude	W 01° 03' 23"	W 01°07'31"	W 01°09'00"	W 01°10'49"	W 01°18'55"
Altitude (m)	15	14	21	20	3
Surface (km ²)	62	20	58	36	3.8
Catchment area (km ²)	300	285	200	252	350
Mixing	polymictic	polymictic	monomictic	monomictic	polymictic
Maximum width (km)	4	3	10	8.4	2
Lenght (km)	16.5	7.7	11	9	4.6
Max depth (m)	11	8	23	20.5	1.9
Mean depth (m)	3.4	2.6	8.6	6.7	0.6
Residence time (years)	1.8	0.4	4	1	0.02
Volume (millions of m ³)	210	53	500	240	2.5
Substrate	sandy	sandy	sandy	sandy	muddy-sandy

Table 2. Main physico-chemical characteristics of the study sites in the Aquitaine lakes.

Standard methods	Side	Lake Hourtin		Lake Lacanau		Lake Cazaux		Lake Parentis		Lake Soustons	
		West	East	West	East	West	East	West	East	West	East
	Terrestrial slope (%)	58	20	43	18	79	29	54	36	31	15
	Water										
	Trophic status	Eutrophic		Meso-eutrophic		Oligo-mesotrophic		Meso-eutrophic		Hypereutrophic	
	Mean depth (m)	0.96±0.95	0.4±0.2	1.6±1.3	0.5±0.2	0.4±0.2	0.4±0.2	0.98±1	0.93±0.9	0.8±0.2	0.7±0.2
	Slope (%)	11±1	1±0.3	18±3	0.8±0.2	2±0.3	1±0.2	13±1	6±2	1	1
	Maximum depth (m)	4	0.7	4	0.9	1	0.7	4	4	1.1	1.2
	Temperature (°C)	25.3	23.3	26.2	25.1	23.4	19.9	24.6	23	24.7	26
	Transparency (m)	0.7	0.6	1.0	1.0	4.0	3.9	1.8	1.6	0.5	0.5
	Dissolved oxygen (mg·L ⁻¹)	10	9.3	9.2	9.1	9.5	9.8	9.5	9.2	8.3	9.7
	pH	8.1	8.1	7.4	7.5	8.3	8.0	8.1	7.8	7.6	9.1
	Conductivity (µS·cm ⁻¹)	326	332.5	249.5	249	193	192.9	159.2	160	151.8	154
NF EN ISO 13395	N-NO ₂ ⁻ + N-NO ₃ ⁻ (mg N·L ⁻¹)	0.002	0.008	0.001	0	0	0	0.001	0	0.005	0.008
NF EN ISO 11732	N-NH ₄ ⁺ (mg N·L ⁻¹)	0.059	0.054	0.042	0.030	0.012	0.028	0.012	0.006	0.027	0.032
NF EN ISO 25663	N Kjeldahl (mg N·L ⁻¹)	1.8	2.0	1.6	0.9	1.1	1.1	1.6	1.3	1.5	1.9
NF T 90-023	P-PO ₄ ³⁻ (mg P·L ⁻¹)	0.026	0.028	0.005	0.004	0.006	0.011	0.006	0.008	0.023	0.025
NF T 90-023	Total P (mg P·L ⁻¹)	0.049	0.034	0.025	0.025	0.017	0.025	0.020	0.026	0.151	0.171
NF T 90-007	SiO ₂ (mg·L ⁻¹)	0.5	0.5	2.8	2.5	1.3	1.3	0.4	0.4	4.3	5.5
NF EN 1484	DOC (mg·L ⁻¹)	24.1	25.2	19.0	18.3	7.7	9.7	6.4	6.5	7.3	7.3
NF T 90-117	Chlorophyll <i>a</i> (mg·L ⁻¹)	13.3	15.4	7.2	6.5	3.7	2.9	10.5	9.9	74.7	85.0
	Sediment										
	<i>Particle size distribution</i>										
	Silt + Clay (%)	0	0.1	0	0	0	0	0	0	14.9	0
NF EN ISO 14688-1	Fine Sand (%)	0.2	1.3	0.3	0.2	0.2	1.1	0.6	6.9	30.7	6.9
	Medium Sand (%)	66.5	64.8	66.4	65.9	66.5	64.2	66.2	61.9	36.0	61.9
	Coarse Sand (%)	33.3	33.8	33.3	33.9	33.3	34.7	33.2	31.2	18.4	31.2

Water data showed in this table represent the mean values between 2006 and 2007. Depth is represented by the mean depth on the profiles and the standard deviation. Sediments data were obtained only in 2007.

Table 3. List of aquatic macrophytes surveyed on the shore banks and profiles of the 5 lakes.

C: Cazaux; P: Parentis; H: Hourtin; L: Lacanau; S: Soustons.

Plant type	Abbreviation	Taxa	Shore banks	Profiles	
Hydrophyte	AZO FIL	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	S		
	CAR VER	<i>Caropsis verticillatimundata</i> (Thore) Rauschert*	H	H	
	CER DEM	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	S		
	CHA BRA	<i>Chara braunii</i> Gmelin	P	P	
	CHA FRA	<i>Chara fragifera</i> Durieu	C, H, L	C, H, L	
	EGE DEN	<i>Egeria densa</i> Planch	L	L	
	ELA HEX	<i>Elatine hexandra</i> (Lapierre) DC	C, P, H	C, P	
	LAG MAJ	<i>Lagarosiphon major</i> (Ridley) Moss	C, P, L, S	P, L	
	LIT UNI	<i>Littorella uniflora</i> (L.) Asch.*	C, P, H, L	C, P, H, L	
	LOB DOR	<i>Lobelia dortmanna</i> L.*	C, H	C, H, L	
	MYR ALT	<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	C, L	C, L, H	
	MYR AQU	<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdc.	S		
	NAJ MAR	<i>Najas marina</i> L.	S		
	NIT cf. SYN	<i>Nitella cf. syncarpa</i> Kützing	P		
	NIT CON	<i>Nitella confervacea</i> (Breb.) A. Braun ex Leonh.	C, P, H, L	C, P, H, L	
	NIT GRA	<i>Nitella gracilis</i> (Smith) Agardh	P		
	NUP LUT	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sibth. & Sm.	P		
	POT SP	<i>Potamogeton</i> sp.	L		
	POTNAT	<i>Potamogeton natans</i> L.	P, L	P, L	
	POTPOL	<i>Potamogeton polygonifolius</i> Pourr.	C, L	C	
	SCI FLU	<i>Scirpus fluitans</i> L.	L		
	Helophyte	ELE ACI	<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. & Schult.	L	
		ELE SP	<i>Eleocharis</i> sp.	C, P, H	C, H
		HYD VUL	<i>Hydrocotyle vulgaris</i> L.	C, P, H, L, S	C
		IRI PSE	<i>Iris pseudacorus</i> L.	C, P, H, L, S	
		ISN PAL	<i>Isnardia palustris</i> L.	C, P, S	
		JUN BUF	<i>Juncus bufonius</i> L.	H	
		JUN BUL	<i>Juncus bulbosus</i> L.	C, H, L	C, H, L
		MEN AQU	<i>Mentha aquatica</i> L.	H, S	
		MYO SCOR	<i>Myosotis scorpioides</i> L.	S	
		PHR AUS	<i>Phragmites australis</i> Cav. Trin. Ex Steud	C, P, H, L, S	C, P, H, L
		SCI LAC	<i>Scirpus lacustris</i> L.	P, L	P
SCI PUN		<i>Scirpus pungens</i> Vahl	C, P, H, L, S	C, P, H, L	
SPA ERE		<i>Sparganium erectum</i> L.	S		
TYP LAT		<i>Typha latifolia</i> L.	S		
Filamentous algae			<i>Spirogyra</i> sp.	L	P, L
		FIL ALG	<i>Spirogyra</i> sp. / <i>Oedogonium</i> sp.	P	P
		<i>Zygnema</i> sp. / <i>Spirogyra</i> sp.		C	
Amphibian	ALI RAN	<i>Alisma ranunculoides</i> (L.) Parl.	C, H	C	
	ALI REP	<i>Alisma repens</i> Lam.	C, P, H	P	
	HYP ELO	<i>Hypericum elodes</i> L.	C, P, L, S	C	
	ISO BOR	<i>Isoetes boryana</i> Durieu	P		
	LUD GRA	<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet.	C, P, S	C	
	POL AMP	<i>Polygonum amphibium</i> L.	C		
	RAN FLA	<i>Ranunculus flammula</i> L.	C, H		

* Typically amphibian but generally submerged in this study.

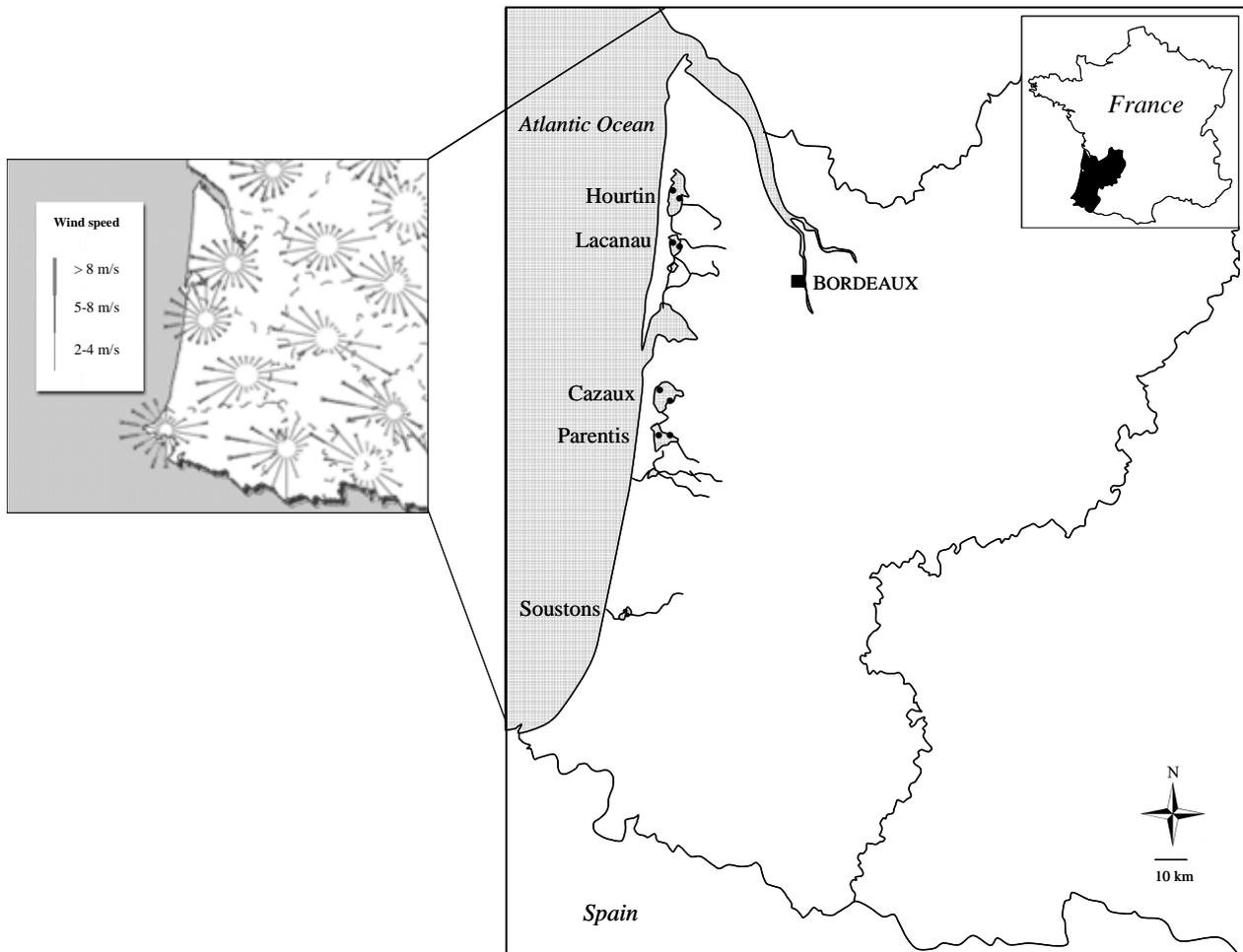


Figure 1. Wind influence and location of the areas studied (black points) in the eastern and western sides of the Aquitaine lakes. Rose of the winds (modified from Météo France) illustrates of wind direction (from where the wind comes) and wind speeds based on 20 years average.

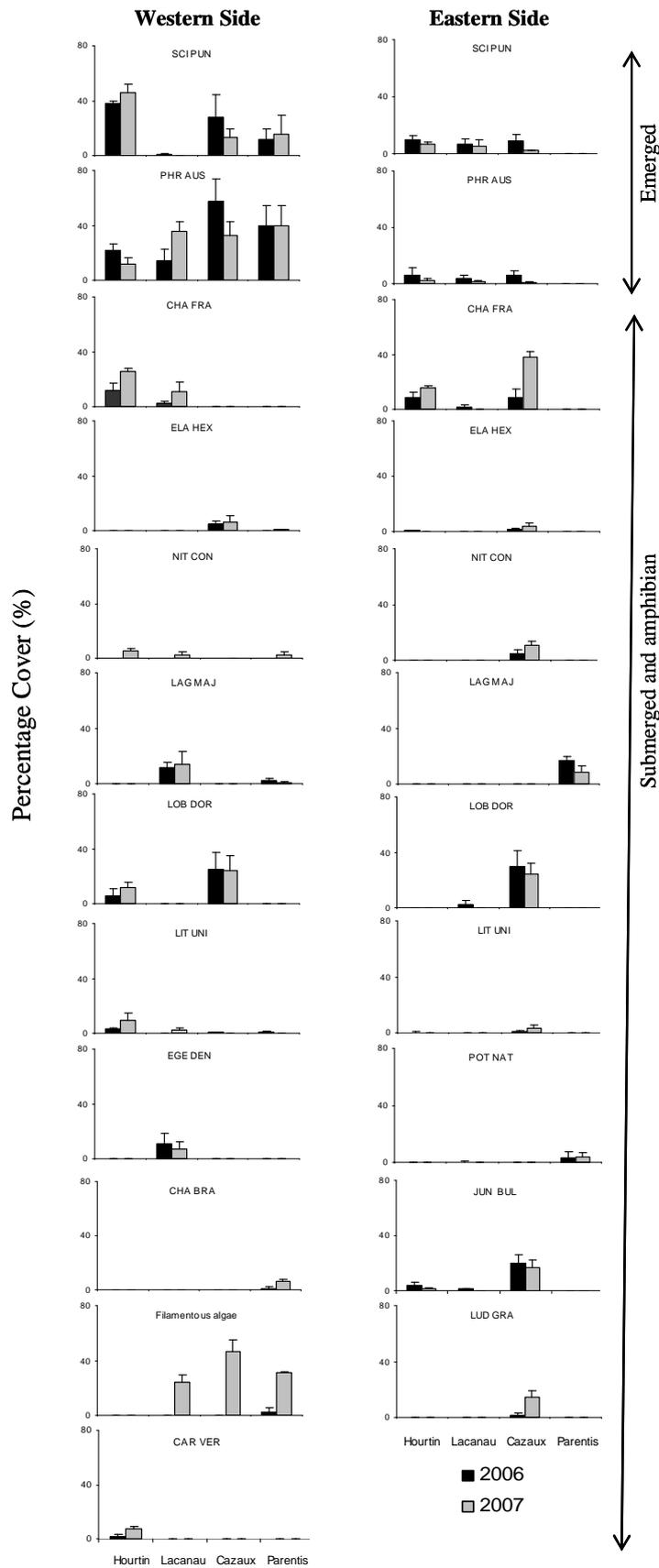


Figure 3. Macrophytes percentage cover (%) on the Western and Eastern sides of the Aquitaine lakes during 2006-2007. Bars represent the mean percentage cover with the standard errors. For plant abbreviations see table 3.

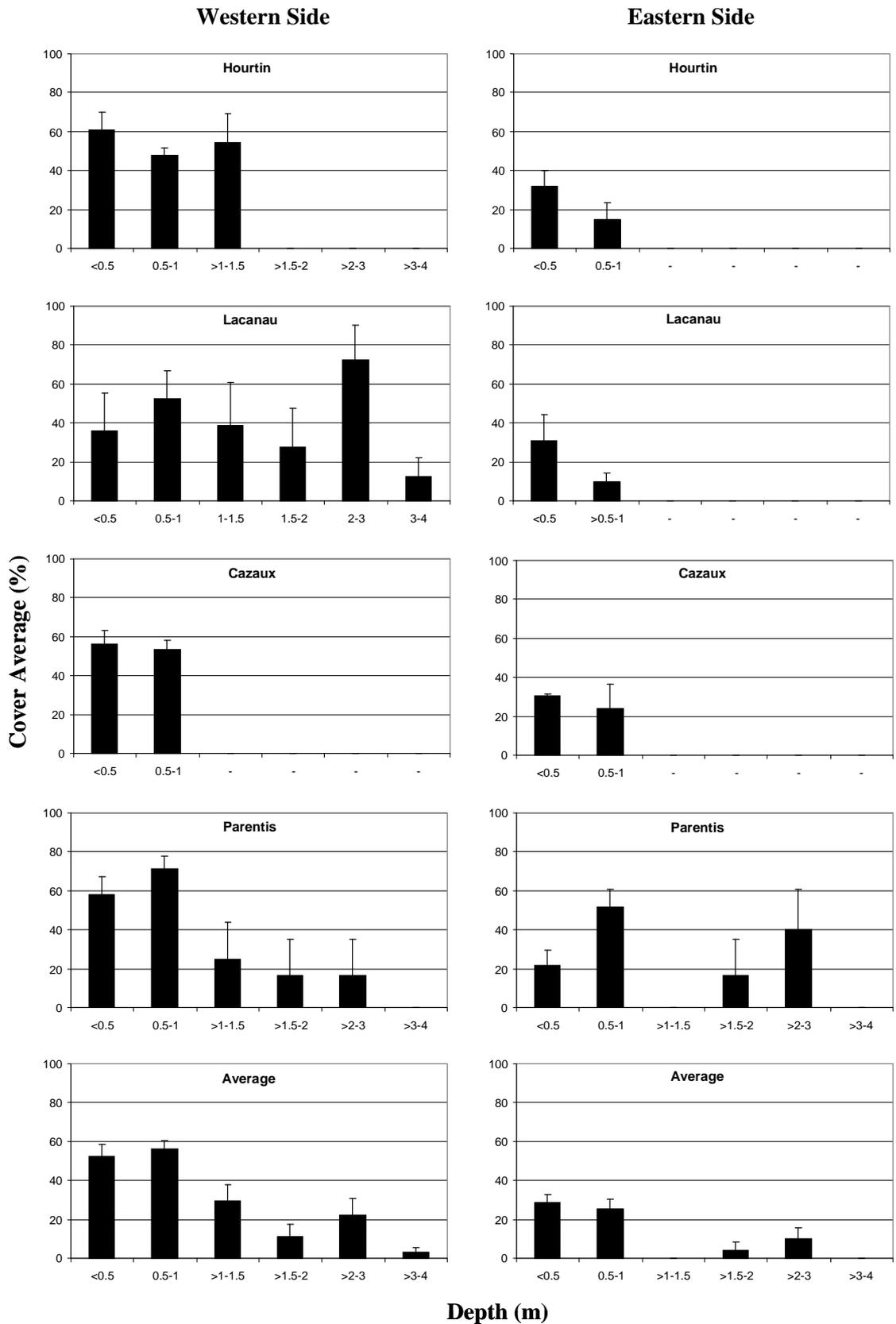


Figure 4. Occurrence of colonized points in perpendicular transects at each depth class of the Aquitaine lakes. Bars represent the mean percentage cover of both years, with the standard errors. The average was obtained considering the mean percentage cover of the 4 lakes.

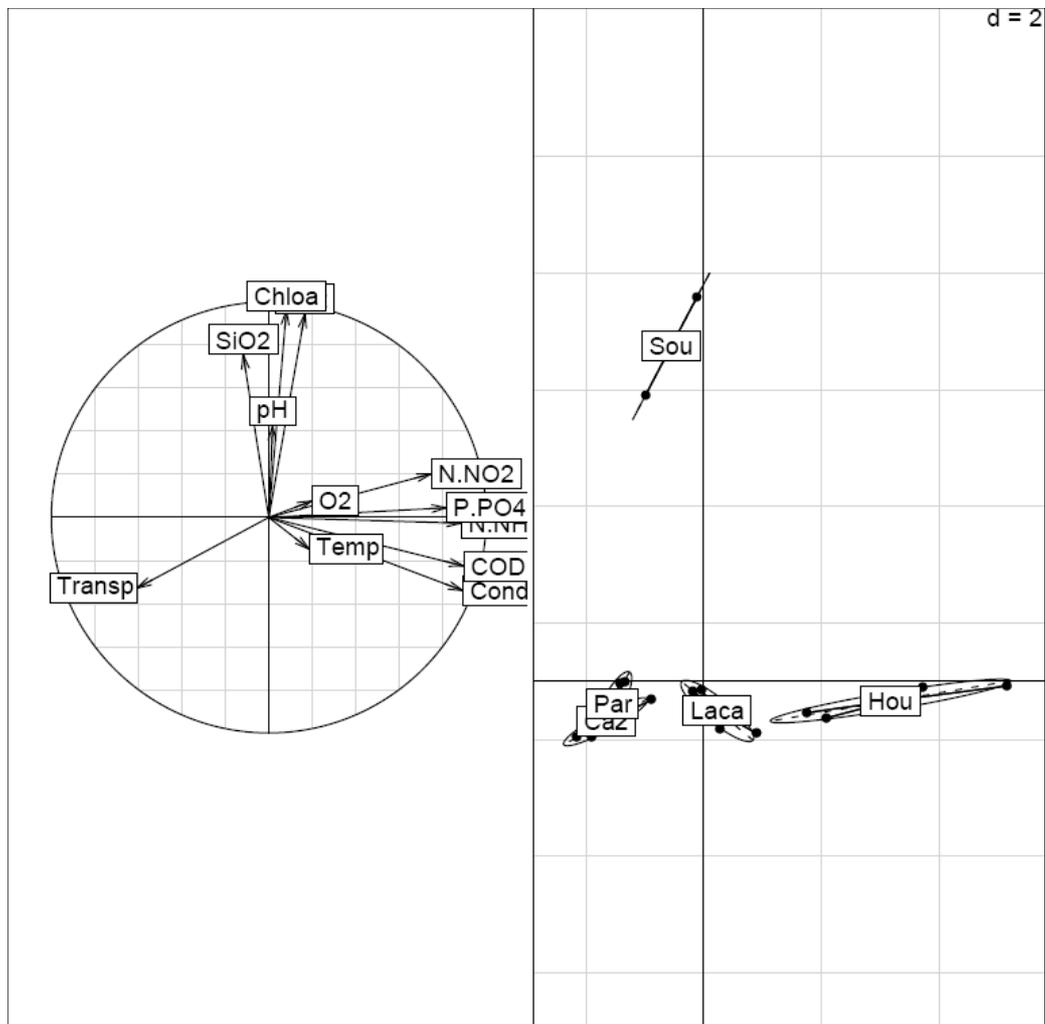


Figure 5. PCA showing the correlation of the water environmental parameters in the five lakes (eigenvalues: axis 1: 0.33, axis 2: 0.25). (Hou: Hourtin; Lac: Lacanau; Caz: Cazaux; Par: Parentis; Sou: Soustons).

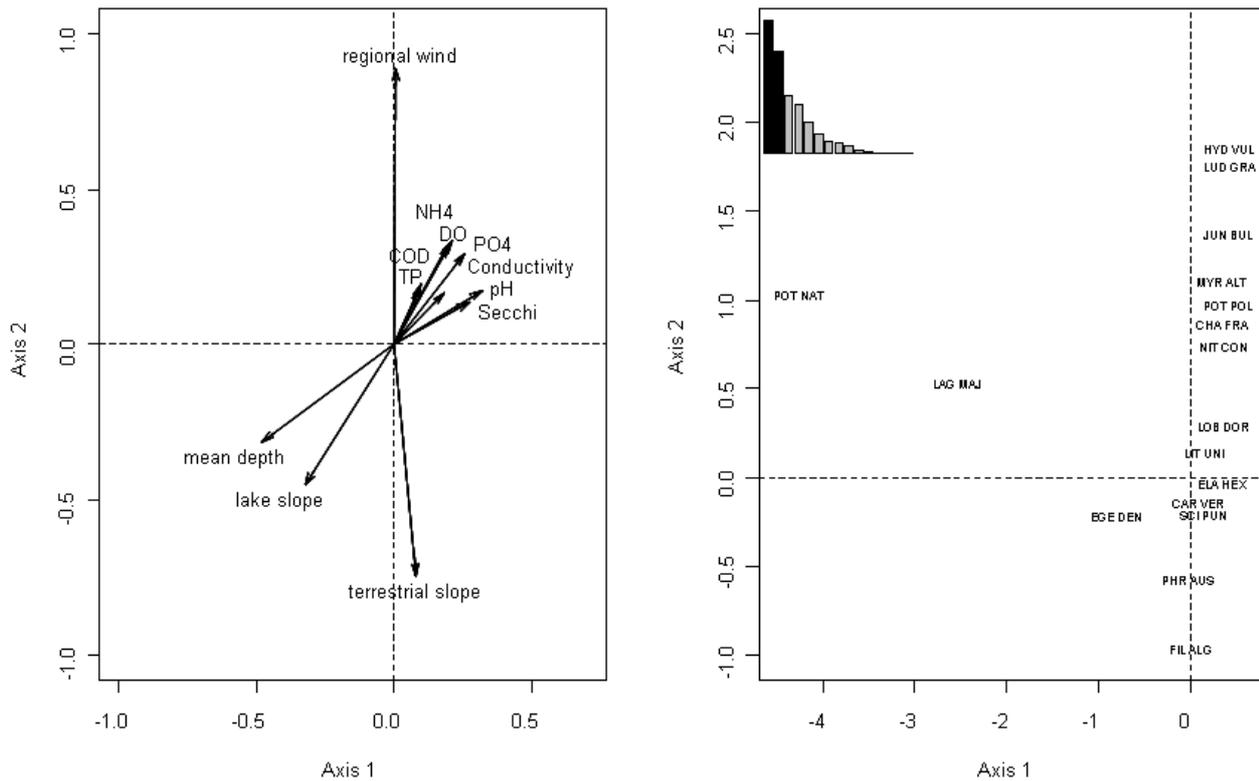


Figure 6. CCA ordination diagram showing the variance between the macrophytes of the study lakes (excepted Soustons) and the environmental parameters (eigenvalues: axis 1: 0.33; axis 2: 0.25). For plant abbreviations see table 3.

Chapitre 8.

Les producteurs primaires comme indicateurs de l'état trophique et écologique des lacs aquitains

« Plante dis-moi qui tu es, et je te dirai la qualité de ton eau »

Chantal Gardes, 2006

Visage des Sciences

8.1 Préambule

Selon la Directive Cadre Européenne sur l'Eau (DCE-2000) les Etats membres de l'Union Européenne ont l'obligation d'évaluer l'état écologique de tous les plans d'eau d'une surface supérieure à 0,5 km². Cet état doit être déterminé en utilisant des éléments de qualité biologiques représentés par le phytoplancton, le phytobenthos, les macrophytes, les invertébrés benthiques et les poissons. Comme éléments de support, les caractéristiques physico-chimiques et hydro-morphologiques des plans d'eau doivent être utilisées. Pour chaque élément biologique d'évaluation de la qualité, la composition taxonomique et l'abondance de chaque taxon sont déterminées, permettant d'évaluer l'état écologique en cinq classes (très bon, bon, moyen, médiocre, mauvais) définies selon les normes établies par la Directive. Ces états sont évalués par un écart aux conditions de référence qui sont les conditions représentatives d'une masse d'eau peu ou pas influencée par l'activité anthropique.

Dans ce contexte, ce chapitre est consacré à l'utilisation de l'ensemble des compartiments biologiques analysés dans les chapitres précédents, c'est-à-dire le phytoplancton et les macrophytes, auxquels s'ajoute dans cette partie le phytobenthos (diatomées). Ces trois compartiments biologiques autotrophes pris en compte dans la DCE sont utilisés afin de déterminer l'état écologique des lacs aquitains. Dans ce but, plusieurs indices préconisés par d'autres pays Européens (Schaumburg et al., 2004a; Stelzer et al., 2005; Stenger-Kovács et al., 2007) et d'autres sans limitation géographique (Cemagref, 1982; O.C.D.E., 1982; Padišák et al., 2006; Coste et al., 2009) sont utilisés (Tableau 12).

Tableau 12. Indices d'évaluation de l'état trophique et écologique utilisant les différents compartiments biologiques pris en compte dans cette étude.

Compartiment	Méthode/ Indicateur	Elément utilisé	Référence
Eau	Paramètres environnementaux et biologiques	Phosphore total Transparence Secchi Chlorophylle <i>a</i>	(O.C.D.E., 1982)
Phytoplancton	Phytoplankton Assemblage Index	Biomasse Groupes fonctionnels	Padišák et al. (2006) Reynolds et al. (2002) Padišák et al. (2009)
Phytobenthos (diatomées)	IBD, IPS, TDI, TI, TDIL	Abondances relatives	Coste et al. (2009) Cemagref (1982) Kelly (1996) Hofmann (1999) Stenger-Kovács et al. (2007)
Macrophytes	Macrophytes assessment system	Composition spécifique Abondance	Schaumburg et al. (2004a) Stelzer et al. (2005)

8.2 L'article central

Les résultats obtenus dans ce chapitre sont détaillés dans l'article « Evaluation de l'état écologique des lacs atlantiques français basée sur le phytoplancton, le phytobenthos et les macrophytes » qui a été soumis dans le journal *Ecological Indicators*. Les mots clés utilisés pour décrire ce travail sont : phytoplancton, phytobenthos, macrophytes, état écologique, lacs français, Directive Cadre Européenne.

8.2.1 Résumé de l'article en français

Les éléments biologiques sont utilisés par la Directive Cadre Européenne (DCE) 2000/60/EC comme indicateurs écologiques pour l'évaluation de la qualité des eaux de surface. Dans cette étude, les producteurs primaires (phytoplancton, phytobenthos et macrophytes) ont été utilisés pour déterminer l'état écologique de cinq lacs naturels localisés dans la région Aquitaine (France). Plusieurs méthodes actuellement à l'essai ou utilisées dans d'autres pays européens ont été employées. Les paramètres physico-chimiques ont été utilisés comme éléments de support. Chacun des producteurs primaires a apporté des informations complémentaires sur l'état écologique des lacs. Le phytoplancton apparaît comme un indicateur important de la qualité des eaux ouvertes ainsi que des lacs où les macrophytes submergées sont absentes. Le phytobenthos et les macrophytes constituent de bons indicateurs dans la zone littorale et dans les lacs où le phytoplancton est davantage influencé par des filtres environnementaux (e.g. disponibilité de lumière, mélange) que par les nutriments, sous-estimant parfois le niveau de qualité de l'eau. Le fait de considérer les trois compartiments autotrophes, en incluant l'invasion des taxa exotiques observés dans ces lacs tempérés, donne une vision holistique de l'état écologique des systèmes. Cet aspect doit être pris en considération lors de l'évaluation écologique définie par la DCE, car le changement climatique crée un environnement plus approprié pour les espèces tropicales en Europe. Certaines de ces dernières ont la capacité d'altérer la structure et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques, en incluant une perte de diversité biologique. Enfin, certaines des méthodes appliquées ici représentent un outil potentiel pour l'évaluation de l'état écologique des eaux de surface *sensu* DCE, mais elles ont besoin d'être affinées pour évaluer plus correctement l'état écologique des lacs français.

8.2.2 Article: Ecological assessment of French Atlantic lakes based on phytoplankton, phytobenthos and macrophytes

Maria Cellamare^a, Soizic Morin^{a*}, Michel Coste^a and Jacques Haury^b

a. Cemagref, UR REBX, 50 avenue de Verdun, F-33612 Cestas Cedex, France.

b. AGROCAMPUS OUEST/INRA Rennes, Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65, rue de Saint-Brieuc, CS 84215, F 35042 Rennes cedex, France.

*Corresponding author.

E-mail address: soizic.morin@cemagref.fr

Cemagref, UR REBX, 50 avenue de Verdun, F-33612 Cestas Cedex, France.

Tel.: +33(0)5 57 89 08 00; Fax: +33(0)5 57 89 08 01

Abstract

Biological elements are employed by the EU Water Framework Directive (WFD) 2000/60/EC as ecological indicators for the assessment of surface waters. In this study, primary producers (phytoplankton, phytobenthos and macrophytes) were used to assess the ecological status in five natural lakes located in the Aquitaine region of France. Several methods presently under test or used in other European countries were employed. Each primary producer brought complementary information about the ecological status of the lakes. Phytoplankton was an important quality indicator in open-water areas as well as in those lakes where submerged plants were absent. Phytobenthos and macrophytes were good indicators in the littoral areas and in lakes where phytoplankton was shaped by environmental filters (*e.g.* light climate, mixing) rather than by nutrient load, underestimating their quality status. Considering the three autotrophic compartments gave an integral vision of the ecological status of the system, also including the invasiveness of exotic taxa observed in these temperate lakes. This aspect must be taken into consideration in the ecological assessment defined by the WFD, since climate changes have created an environment more suitable to tropical species in Europe. Some of them have the ability to alter the structure of aquatic ecosystems and the way they function, which includes loss of diversity. Finally, some of the methods applied here represent a potential tool for the assessment of the ecological status in the context of WFD, but they need to be refined to assess the ecological status of French lakes more accurately.

Keywords: phytoplankton, phytobenthos, macrophytes, ecological status, French lakes, Water Framework Directive.

1. Introduction

Primary producers (phytoplankton, phytobenthos, macrophytes) are widely used as biological indicators in aquatic ecosystems. Because of their short generation time, phytoplankton and phytobenthos respond quickly to changes in the environment (Schaumburg et al. 2004b). Therefore, the occurrence of blooms (e.g. harmful cyanobacteria) or the dominance of low water quality taxa provides early warning of abnormal conditions for users and water agency managers. Aquatic macrophytes, on the other hand, react slowly and progressively to changes in nutrient conditions (both in the water column and in sediments) over several years, which is why they can be used as long-term indicators with high spatial resolution (Melzer 1999). Briefly, the presence, absence or abundance of species or species assemblages in these three groups readily reflects the characteristics of the environment within which they are found (Dokulil 2003; Melzer 1999).

The three biological compartments have a great importance in the way the lake ecosystem functions. Phytoplankton is responsible for the total primary production in the limnetic zone whereas phytobenthos and macrophytes are an important component of the littoral system (Schaumburg et al. 2004b). Indeed, primary production of benthic algae in littoral regions of shallow lakes can exceed that of the plankton (Vörös et al. 2004 in Ács et al. 2005). Regarding macrophytes, when they are dominant in the littoral zone, phytoplankton production is reduced for extended periods, but the macrophyte crop may also be reduced in years with persistent large phytoplankton crops (Mitchell 1989). Macrophytes can also function as biological engineers by stabilising sediments and providing habitat and food for microorganisms, invertebrates and fish (Sand-Jensen 1998). Since these three compartments have a primary role in the food web, small variations in their composition or biomass will influence higher levels. This is one of the reasons why there is an urgent need to include these groups into studies on the ecological state and water quality of lakes.

Phytoplankton and macrophytes have been widely used as limnological indicators in lakes. Phytoplankton has received special attention as a trophic status bioindicator and is involved in several indices based on presence/absence by relating the abundance, biovolume or biomass (Hörnström 1981, Rosén 1981, Rott 1984, Brettum 1989, Willén 2000 in Dokulil 2003), indicator species (Lepistö et al. 2004) and assemblage species through functional groups (Padisák et al. 2006; Reynolds 1984; Reynolds 2006; Reynolds et al. 2002). Aquatic

macrophyte studies also reflect their efficiency as biological indicators and several indexes have been developed recently to determine the degree of nutrient pollution (Melzer 1999). One of the advantages of using macrophytes is that they are visible by the naked eye, less time consuming for the taxonomic identification, quantity can be expressed as cover and in some cases remote sensing brings information about their abundance (Brabec and Szoszkiewicz 2006).

Phytobenthos (specifically diatoms) has been principally used as water quality indicator in running waters where several methods have been developed (Prygiel et al. 1999; Prygiel and Haury 2006). However, littoral diatoms studies in lakes have been mainly focused on paleolimnological or limnological approaches (Tremblay et al. 2001); applications as bioindicators of trophic status in lakes are limited and few works have been developed, and only recently (Ács et al. 2005; Blanco et al. 2004; Hofmann 1999; Stenger-Kovács et al. 2007).

Phytoplankton, phytobenthos and macrophytes, together with the benthic invertebrate fauna and fish are currently being employed by the European Water Framework Directive (EU-WFD, 2000) as quality elements to assess the ecological status of lakes with a surface area of more than 0.5 km². Physical and chemical parameters, as well as the hydro-morphological characteristics are used as supporting elements (Schaumburg et al. 2004b). The WFD gives general guidance on the determination of the ecological states with the specific aim of attaining 'good ecological status' for all surface waters by 2015. But the question is more how to define a good ecological status rather than determining if the water bodies have a good one or not. To reach this objective, several assessment methods are presently under test (Carvalho et al. 2008; Carvalho et al. 2009; Coops et al. 2007; Lepistö et al. 2004; Lepistö et al. 2006; Mischke et al. 2008; Nixdorf et al. 2008; Padisák et al. 2006; Schaumburg et al. 2004b; Solheim et al. 2008; Sondergaard et al. 2005; Stelzer et al. 2005; Stenger-Kovács et al. 2007; Szilágyi et al. 2008) to determine which parameters and thresholds will be used for each quality element. In France, no accepted method to assess the ecological status of lakes as yet exists, at least for the Aquitaine region. In this context, the aim of the present study was to apply several criteria and methods, some of which are already applied in other European countries, to assess the ecological status of five natural French lakes located in the same ecoregion but with different trophic status, using phytoplankton, phytobenthos and macrophytes as quality elements. Our aim is to answer the following questions: what is the

diagnosis with each of these primary producers? Which method(s) is (are) best for each compartment? Is the diagnosis given by each method in general agreement?

2. Material and methods

2.1. Study area

Five natural lakes (Hourtin, Lacanau, Cazaux, Parentis and Soustons) located along the Atlantic coastline of the southwest of France (Aquitaine region) were studied (Figure 1). Two pairs of lakes are connected by a channel: Hourtin with Lacanau and Cazaux with Parentis. These 4 lakes were included, by the Lake Geographical Intercalibration Group (GIG), into a single ecoregion, defined as Central Baltic lake types (L-CB3). This GIG typology includes lowland (<200 m a.s.l.) and shallow lakes (mean depth: <15 m), siliceous with a low alkalinity (0.2-1 meq·L⁻¹) (Carvalho et al. 2008). The five lakes studied have a surface area of more than 0.5 km² (3.8 to 62 km²), low altitude (≤20 m a.s.l.) and low alkalinity (<1 meq·L⁻¹), with estimated mean depth from 0.6 to 8.6 m. The climate is oceanic and temperate (air temperatures between 5 and 25 °C); the cold season extends from November to April and the warm season from May to October. The rainy season is between October and December and the dry season from June to September; mean annual precipitation is 950 mm. (S.A.G.E. 2004). Table 1 shows the main morphological and physical characteristics of the lakes.

2.2. Lake sampling

A total of 35 samples for phytoplankton, pigments and chemical analyses were collected over 7 seasons (spring, summer, autumn, winter) between May 2006 and November 2007. Water samples were collected in the euphotic zone in the deepest open-water area on the 5 lakes. Simultaneously, water temperature, pH and conductivity were measured at one-meter intervals over a depth profile using WTW probes (pH340, Oxi340 and LF340). Transparency was measured with a Secchi disk. Phytoplankton samples were fixed with Lugol solution immediately after sampling.

Thirty-three samples of phytobenthos (periphytic diatoms) were collected in July and November 2007 in the littoral zone of the five lakes from emerged and submerged macrophytes, as recommended by many authors (Blanco et al. 2004; Schaumburg et al. 2004b; Stenger-Kovács et al. 2007). Occasionally, diatoms from the central zone of Lakes

Cazaux and Parentis were sampled by scraping hard substrates (buoys, oil derrick). Diatom samples were preserved in a formalin solution.

Aquatic macrophytes were surveyed during a maximum abundance period in July 2007 following the method of Dutartre and Bertrin (2007). Macrophyte abundances were recorded in the profiles using a degree scale from 1 to 5, where 5 corresponds to 75 - 100% cover; 4 to 50 - 75%, 3 to 25 - 50 %; 2 to 5 - 25 % and 1 to less than 5%..

2.3. Laboratory analysis

Phytoplankton samples were analysed in the laboratory according to the Utermöhl method (1958), after sedimentation in settling chambers (10, 25 and 50 ml), using an inverted microscope Olympus IX70 at $\times 600-900$ magnifications. The taxonomic composition was carried out using several identification keys (Bourrelly 1966; Bourrelly 1968; Bourrelly 1970; Fott and Huber Pestalozzi 1972; Komárek and Anagnostidis 1999; Komárek and Anagnostidis 2005; Komárek and Fott 1983). At least 400 specimens (settling units) were enumerated. Cell counts were converted into biovolumes calculated by approximations of the geometric shapes of cells (Hillebrand et al. 1999; Olenina et al. 2006). Algal biomass was determined by multiplying phytoplankton density and specific biovolume, assuming a phytoplankton specific gravity of $1 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ (Padisák and Adrian 1999).

Diatom samples were prepared according to ANSP (Academy of Natural Sciences of Philadelphia) protocols (Charles et al. 2002), *i.e.* digestion in boiling hydrogen peroxide (30% H_2O_2) and hydrochloric acid (35%) followed by three cycles of centrifugation of the sample (3000 rpm) and pellet rinsing with distilled water. After the last treatment, the pellet was again resuspended in distilled water, and this solution was pipetted onto coverslips mounted onto slides after air drying, using the high refractive index (1.74) medium Naphrax© (Brunel Microscopes Ltd, UK). Diatom counts were conducted using light microscopy at a magnification of $\times 1,000$. Individual fields were scanned until at least 400 valves were counted and diatoms were identified using taxonomic literature from central Europe (Krammer and Lange-Bertalot 1986 - 1991) and recent nomenclature updates. Periphytic diatom counts were converted to relative abundance.

Chemical analyses including total phosphorus (TP), dissolved organic carbon (DOC) and chlorophyll *a* (chl *a*) were performed following French and European standards (NF T 90-023, 90-117; NF EN 1484).

2.4. Metrics to determine the ecological status

2.4.1. Phytoplankton

To assess the ecological status of the five lakes using the phytoplankton, the Phytoplankton Assemblage Index (Q) (Padisák et al. 2006) was applied. It takes into account the relative weight of functional groups (Reynolds et al. 2002; Padisák et al. 2009) in the total biomass and a factor number (F) attributed to each assemblage which might be related to the type of water body. Factor F was determined for each functional group on the basis of expert knowledge (Table 3), taking into account what would be the pristine status of the corresponding natural ecosystem and possible algal assemblage occurring in it. Thus, higher F values (5) were assigned to assemblages typical of pristine conditions and lower values (0) to assemblages considered not desirable in pristine conditions (Becker et al. 2009; Padisák et al. 2006). The Q index provides five levels of classification: 0-1: Bad; 1-2: Poor; 2-3: Moderate, 3-4: Good and 4-5: High. For this analysis we considered the species contributing >2% to the total biomass (Table 4).

2.4.2. Phytobenthos

Based on the specific occurrence of the species identified and ecological values (indicator value and sensitivity), we calculated common diatom indices used in running water: Biological Diatom Index (BDI-2006 Coste et al. 2009), Specific Polluosensitivity Index (SPI, Coste in Cemagref 1982), Trophic Diatom Index (TDI, Kelly 1996); and others recently developed in shallow lakes: Trophic Index (TI, Hofmann 1999), Trophic Diatoms Index for Lakes (TDIL, Stenger-Kovács et al. 2007) (Table 5). With the exception of the TDI, which combines identifications at the genus and at the species levels, the other indices are calculated from data at the species (in some cases, subspecies) level, using formulae derived from the weighted average equation of Zelinka and Marvan (1961). Increasing water quality corresponds to SPI and BDI values between 0 and 20, TDI and TDIL values from 0 to 5 and TI from 5 down to 0.

2.4.3. Macrophytes

An assessment system developed for macrophytes in German lakes was applied (Schaumburg et al. 2004b; Stelzer et al. 2005). For data analyses, the macrophyte abundance data were transformed into “plant quantity” (Melzer 1999). Based on the vegetation tables (Schaumburg et al. 2004a; Schaumburg et al. 2004b; Stelzer et al. 2005), for each lake site three species groups were identified: Species of group A are abundant under reference conditions and uncommon under non-reference conditions. Species of group C are taxa rarely found under reference conditions, but that usually occur at sites with very few or no group A taxa. Species of group B are represented by taxa showing no preference for reference or non-reference conditions. Following the lake typology established for German systems, the five Aquitaine lakes were classified in the MTS group, corresponding to sites within siliceous lakes of the Central mountains and the lowlands of northern Germany. It is characterised by $\text{Ca}^{2+} < 15 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ and the presence of *Myriophyllum alterniflorum* and isoëtides (*Isoëtes lacustris*, *Lobelia dortmanna*, *Littorella uniflora*) at reference conditions. A reference index (RI) was calculated on the basis of lake type according to Stelzer et al. (2005). Five levels of ecological status are provided: High (RI = 100), Good ($100 > \text{RI} \geq 40$), Moderate ($40 > \text{RI} \geq -40$), Poor ($-40 > \text{RI} \geq -100$) and Bad (depopulation of submerged macrophytes). We also included some indicator taxa, abundant in some of the lakes studied but absent in the MTS type, e.g. *Nitella confervacea* and *Caropsis verticillatinundata* placed in group A and *Chara fragifera* placed in group B, according to their ecological features (De Foucault 2002; Lambert-Servien et al. 2006). In addition, exotic species were placed in group C following the classification given by Stelzer et al. (2005) for other exotic taxa in the MTS type.

2.5. Data analysis

Principal Component Analyses (PCA) were performed using PC-ORD (McCune and Mefford 1999) on data concerning the phytoplankton functional groups (biomass) and periphytic diatoms (relative abundances), to reveal distribution patterns among lakes.

3. Results

3.1. Water quality

Based on O.C.D.E. (1982) criteria, the trophic status of the lakes was: Cazaux: oligo-mesotrophic, Lacanau and Parentis: meso-eutrophic, Hourtin: eutrophic, and Soustons: hypereutrophic (Table 2). Cazaux presented high transparency (>3 m), low chlo *a* ($<5 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) and TP ($<18 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). Lakes Hourtin and Lacanau were very turbid (Secchi <1.2 m) in the open-water area, due particularly to humic substances (DOC $>15 \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$). Lake Parentis presented some water quality problems such as bottom anoxia during summer stratification and cyanobacteria blooms. The water was nutrient-rich with high annual mean of TP ($32 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) and chlo *a* ($15 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). In Lake Soustons we recorded the lowest water quality (annual mean TP: $88 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$; chlo *a*: $60 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$; Secchi: 0.9 m).

3.2. Ecological status

3.2.1. Phytoplankton

3.2.1.1. Functional groups

A total of 20 out of 38 functional groups corresponding to 78 taxa were identified in the five lakes (Table 4). The PCA based on the relative weight of functional groups (Figure 2a) shows that axis 1 (accounting for 18% of the total variability) discriminated the samples of Lakes Hourtin and Lacanau (left half plane, negative values) from those of Parentis and Soustons (right half plane, positive values), whereas axis 2 (accounting for 15%) separated Cazaux (upper half plane, positive values) (Figure 2b). The same Figure shows that in Lakes Hourtin and Lacanau, the phytoplankton assemblages were dominated by codons **S1** (filamentous non-fixing cyanobacteria), **K** (small-celled colonial cyanobacteria) and **N** (mesotrophic diatoms and desmids) whereas in Cazaux they were represented by **A** (clear-water diatoms), **B** (mesotrophic diatoms), **Lo** (colonial cyanobacteria and dinoflagellates) and **MP** (meroplanktonic diatoms). The codon **MP** was also characteristic of Lake Soustons. In this lake, also codons **E** (chrysophytes), **Y** (cryptophytes), **M** (*Microcystis*), **S_N** (*Cylindrospermopsis*) and **J** (coenobium chlorophytes) predominated. Lake Parentis was mainly typified by codons **D** (diatoms in turbid systems), **P** (nutrient-rich diatoms and desmids), **H1** (filamentous di-nitrogen fixing cyanobacteria) and **X1** (small chlorococcales).

3.2.1.2. *Q* index

The five lakes clearly showed a different *Q* index with a gradient from good to tolerable ecological status (Figure 3): Cazaux showed the highest ecological status (good: 3.3-3.7) in all the seasons, Lacanau was medium to good (2-3.2), Hourtin was medium (2.1-2.9), Parentis presented a medium to tolerable status (1.2-2.7) and Soustons presented the lowest *Q* of the five systems (bad to medium: 0.96-3).

Phytoplankton in Cazaux was mainly represented by *Radiocystis aphanothecoidea* (**Lo**) (average contribution to the total biomass 17%), together with other good water quality taxa belonging to functional groups **A** (*Cyclotella comensis*, *C. cyclopuncta*) and **MP** (*Cymbella helvetica*) (Hofmann 1994; Sládeček 1973). In Lakes Hourtin and Lacanau, lower values of the *Q* index were mainly due to the high biomass of filamentous cyanobacteria, some of them with exotic origin, belonging to codon **S1** (*Planktolyngbya limnetica*, *P. microspira*, *P. circumcreta*) and **K** (*Cyanodictyon tropicale*). However, good water quality species belonging to codons **A** (*Urosolenia longiseta*) and **B** (*Puncticulata radiosa*) (Reynolds 2006) were identified in Lake Lacanau.

The most relevant characteristic of Parentis was the predominance the whole year round (including winter) of N₂-fixing filamentous cyanobacteria (**H1**). This group was represented by *Anabaena circinalis*, *A. flos-aquae* and *Aphanizomenon flos-aquae*. The lowest quality (tolerable) in this lake was registered from winter to autumn 2007 and was due to the dominance of codons **H1** (36% of the total biomass in winter), **S1** (*Planktolyngbya limnetica*) and **D** (*Actinocyclus normanii*), the last two accounting together more than 80% in autumn 2007. Several taxa with low *F* weights also predominated in this lake such as *Pediastrum boryanum* (**J**) and *Monoraphidium contortum* (**X1**).

The lowest *Q* index was obtained in Lake Soustons where N₂-fixing filamentous cyanobacteria predominated. In summer and autumn 2006, *Aphanizomenon gracile* (**H1**) represented up to 48% of the total biomass, whereas *Cylindrospermopsis raciborskii* (**S_N**) was present to a lower extent at some dates in 2007 (until 7%). In this lake showed the highest diversity of functional groups but each one contributed with low *F* weights. Predominant functional groups were **J** (*Scenedesmus magnus*, *S. opoliensis*, *S. quadricauda*), **D** (*Nitzschia gessneri*, *N. intermedia*, *N. palea*, *Staurosira berolinensis*), **P** (*Staurastrum chaetoceras*,

Fragilaria nanana), **S1** (*Romeria elegans*) and high biomass of *Mallomonas lefevriana* (**E**) was observed in winter, when the status changed from bad to medium.

3.2.2. Phytobenthos

A total of 264 species of benthic diatoms were identified but only 27 species (representing at least 5% of the relative abundance in one of the samples) (Table 5) were used for the PCA (Figure 4). Axis 1 (accounting for 25% of the total variability) discriminated the samples of Lakes Hourtin, Lacanau and Cazaux (left half plane, negative values) from those of Parentis and Soustons (right half plane, positive values), whereas axis 2 (accounting for 18%) separated Soustons (upper half plane) and Parentis (lower half plane). In Hourtin, Lacanau and Cazaux, the epiphytic communities were dominated by an association of *Achnantheidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki (ADMI), *Brachysira neoexilis* Lange-Bertalot (BNEO), *Encyonopsis subminuta* Krammer & Reichardt (ESUM) and *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing (TFLO) (accounting for more than 50% relative abundances). In Parentis, where *A. minutissimum* and *T. flocculosa* were also present, *Fragilaria* species were found in high numbers; *F. gracilis* Østrup (FGRA) represented 22.8% average relative abundances and *F. crotonensis* Kitton (FCRO) 5.4%. A certain number (up to 3% in one sample) of the species *Nitzschia dissipatoides* Archibald of tropical origin (Coste and Ector 2000) were also recorded in Parentis. Soustons was characterized by a dominance of *Staurosira berolinensis* (Lemmermann) Lange-Bertalot (STSB), *Staurosira construens* Ehrenberg (SCON) and *Fragilaria capucina* Desmazières var. *capucina* (FCAP), together representing more than 40% relative abundance.

Diatom indices and the number of species used for calculations are given in Table 6. With the exception of TDIL, the other indices clearly expressed the trophic gradient with values of SPI, TDI and BDI decreasing, and TI values increasing, from Hourtin, Lacanau and Cazaux to Parentis and Soustons. According to the boundaries established for the French natural biotype including the Aquitaine area (Tison et al. 2005), water quality inferred from SPI values was excellent in Lakes Hourtin and Lacanau, good / excellent in Lake Cazaux, moderate / good in Lake Parentis and poor / moderate in the small Lake Soustons. BDI indicated higher water quality than SPI for Lakes Cazaux (excellent) and Soustons (moderate).

3.2.3. Macrophytes

Few sites from the five lakes met the criteria required to classify the ecological status based on aquatic macrophyte species (Stelzer et al. 2005). Including some additional species absent from the list provided by Stelzer et al. (2005) allowed us to determine the ecological status of the lakes: Cazaux can be estimated as High (west) - Good (east), Hourtin as Good (west) - Moderate (east) and the western side of Lacanau as Poor (Table 7). Conversely, it was impossible to apply this method in one station of Lake Lacanau and both stations of Lakes Parentis and Soustons. In the first two lakes, submerged macrophytes taken into account in the index were in insufficient abundance, whereas in Lake Soustons, the study area was depopulated of submerged plants. In both cases the ecological status can be considered as “bad” or “inconclusive”.

4. Discussion

4.1. Phytoplankton

This compartment revealed the ecological status of the five lakes using the Q index and the results obtained were, with rare exceptions, in agreement with the trophic gradient based on O.C.D.E. (1982) criteria. Phytoplankton assemblages in turbid, polymictic and connected Lakes Hourtin and Lacanau were similar and composed of groups more suited to limited light and mixed conditions, also including tropical taxa. These dominant species were mainly characterized by thin filaments (*Planktolyngbya limnetica* and the exotics *P. microspira*, *P. circumcreta* and *Cyanodictyon tropicale*) or cells with long and thin protuberances such as the exotic desmid *Staurastrum excavatum* var. *planctonicum*. These morphological traits enhance light harvesting capabilities (Kirk 1994) and may maximise the surface area exposed per unit volume, thus enhancing light capture in turbid waters. Results demonstrate that turbidity and mixing determine the phytoplankton assemblage in both lakes. In agreement with Naselli-Flores (1998), the structure of the phytoplankton functional groups in these lakes was driven by both physical and chemical features, but physical factors become more important in promoting the development of a specific algal group, also explaining the success of tropical species. Q index also pointed out that although Lakes Hourtin and Lacanau shared several common species, dominant taxa in one lake could be absent from the other and indicated a different water quality status, which was better in Lacanau.

In the Lakes Cazaux and Parentis, which are also connected, the ecological status was very different. This was also confirmed by the phytoplankton biomass, PT and chlo *a* concentrations, which can be three times higher in Parentis. In Lake Cazaux many “good” functional groups predominated, and their representative taxa were already present 30 years ago (Capdevielle 1978), demonstrating the water quality stability of this system. Conversely, Lake Parentis presented an entirely different assemblage mainly composed of nutrient-rich indicators, including N₂-fixing cyanobacteria. Together with this last group, the most frequent and dominant taxa were the large centric diatom *Actinocyclus normanii* which has been reported in highly polluted and eutrophic waters (Leitão and Léglize 2000). Finally, the hypereutrophic Lake Soustons presented the worst status of the five lakes, dominated by functional groups mainly present in eutrophic systems as well as alien species *Cylindrospermopsis raciborskii* (Padisák et al. 2009; Reynolds et al. 2002). However, the status of this lake changed drastically to “medium” in winter, due to the dominance of *Mallomonas lefevriana*, which have a high factor *F* weight and preference for cold environments (Siver and Chock 1986).

As was also observed by Crossetti and Bicudo (2008), *Q* index in all these lakes was inversely proportional to the dominance of **S1**, **S_N**, and **H1** functional groups. High densities of heterocystous and potentially toxic cyanobacteria were only found in Lakes Parentis and Soustons which might be related with their low N:P ratio (Levine and Schindler 1999). According to Smith et al. (1995), N:P ratios below 22 favour dominance by N₂-fixing cyanobacteria: this was the value observed in these lakes. Conversely, in the other three lakes (*i.e.* Hourtin, Lacanau and Cazaux) with N:P ratios higher than 30, N₂-fixing cyanobacteria were observed only sporadically and never in high densities. Havens et al. (2003) indicated that poor light, high N:P ratio and low water column stability, as observed in Lakes Hourtin and Lacanau, prevent the development of N₂-fixing cyanobacteria. In these conditions very thin trichomes (**S1**) are favoured, which improve light capture and minimize cell self shading (Oliver and Ganf 2000).

According to Padisák et al. (2006) there is no geographic limitations for the application of the *Q* index. Moreover, it has been applied successfully in tropical and subtropical lakes (Becker et al. 2009; Crossetti and Bicudo 2008). However, the most difficult part of the index is the determination of the factor number (*F*), that cannot be described in general terms and must be determined according to the existing typology and expert

knowledge (Padisák et al. 2006). Considering that two pairs of lakes are connected and have the same morphology and origin, we used the same F (for each pair). The connected systems have different trophic states (one lake was better than the other) and this allowed us to imagine their “pristine” status, on the basis of expert knowledge, because no historical references exist about them.

This study revealed that the Q index has a wide application. Beside the assessment of the ecological status, functional groups highlighted complementary information about phytoplankton strategies, sensitivities and tolerances in lakes presenting different trophic states as well as physical features. In addition, the index gives a more realistic status of the lakes, because in some cases the O.C.D.E. (1982) criteria can overestimate the trophic status, in particular in humic systems. A good example of this was observed in Lakes Lacanau and Hourtin, classified according to TP as mesotrophic, to chlorophyll a as eutrophic and to transparency as hypereutrophic. However, according to the Q index, the ecological status of Lacanau is medium to good and Hourtin is medium. In these lakes where phytoplankton are more suited to low light availability, it is possible that cells produce more chlorophyll per unit biomass as suggested by Reynolds (2006), overestimating their trophic status. Another reason to consider these lakes to have a better status than those indicated by the O.C.D.E. (1982) criteria, is the phytoplankton composition. In fact, the phytoplankton is mainly represented by taxa more suited to limited light than to nutrient-rich conditions. As the index can be used without geographic limitations and can be adapted to habitat requirements, it is a potential monitoring tool of ecological status assessment in the context of WFD.

4.2. *Phytobenthos*

The diatom species composition proved to be a valid proxy of the trophic status for the entire phytobenthos assemblage present in the littoral zone of lakes, using existing indices (Ács et al. 2005; Blanco et al. 2004) or developing new specific ones (Hofmann 1999; Stenger-Kovács et al. 2007). As stones and pebbles are often absent from lakes, collection of samples from emergent macrophytes has been recommended by many authors (Blanco et al. 2004; King et al. 2006; Schaumburg et al. 2004b; Stenger-Kovács et al. 2007). Epiphytic assemblages on different macrophyte species have been shown to differ in taxonomy, but to be better related to the lake water quality than to the type of substrate (Cattaneo et al. 1998). Here we show that within-waterbody variability in phytobenthos composition is less than

between-waterbody variability (Figure 4), confirming the observations already made for phytoplankton in these lakes (Cellamare et al. submitted).

The values of most of the indices were in accordance with the physico-chemical gradient. Although not developed for lentic environments, attempts at lake classification using SPI, BDI and TDI proved to provide satisfactory results, and BDI took into account a number of species corresponding to much larger relative abundances of individuals than the taxon lists used for TDIL and TI calculations. Indeed, the French index provides ecological values for all the dominant species, whereas the species *Brachysira neoexilis*, *Encyonopsis subminuta*, *Fragilaria crotonensis*, *Staurosira construens*, *S. berolinensis*, *Tabellaria flocculosa* are not considered for TDIL calculations, and nor are *Achnanthydium minutissimum*, *E. subminuta*, *F. gracilis*, *F. crotonensis*, *S. construens*, *S. berolinensis*, *T. flocculosa* for TI determination. In their implementation of the TDIL, Stenger-Kovács et al. (2007) stress the fact that the applicability of a diatom index is highly dependent on the “phycogeographical region”. The fact that the species in our material are quite different (in terms of specific composition and dominance) confirms that not all the indices can be used all over Europe. According to Schaumburg et al. (2004b), at least ten indicative species are a prerequisite for TI calculations. For most of the samples considered, sufficient indicative species were recorded to consider the TI as reliable. TI values for each lake are in accordance with SPI, BDI or TDI values but, as the dominant species of each waterbody are not used for calculations, the conclusions could be considered doubtful.

TDI, SPI and BDI, even though devoted to the assessment of running waters, gave satisfactory results and proved their applicability for biomonitoring purposes in shallow lakes, as previously demonstrated in Spain (Blanco et al. 2004) and Hungary (Ács et al. 2005). However, the discrimination power of TDI is reduced due to the fact that taxa typical of South-West France are not taken into account in the calculation of the index. Water quality inferred from the indices implemented in mainland France (SPI and BDI) seem to adequately estimate species distribution and environmental optima, even for lacustrine ecosystems. BDI values tend to overestimate the trophic status of lakes and the indicator values of some species would probably need to be refined to assess the ecological status of French lakes more properly. BDI was constructed from ecological profiles determined for taxa collected from hard river substrates (according to the standard NF EN 13946), taxa that are mostly fixed. This results in unsuitable ecological profiles of some planktonic species poorly represented in

running water. Indeed, the ecological value of *Staurosira berolinensis* (that dominated Soustons samples) is overestimated in the BDI and should be substantially decreased, according to its hypereutraphentic preferences (Van Dam and Mertens 1993, Van Dam et al. 1994). Moreover, many taxa that are well-represented in the lacustrine phytobenthos are not included in BDI calculations. Taxa like *Mastogloia elliptica* and var. *dansei* were often found in Hourtin, Cazaux and Lacanau, so it would be valuable to add them if the BDI is to be adapted to lakes, as indicative of quite good ecological quality. In addition, it would be useful to add the tropical taxon *Nitzschia dissipatoides*, which is not considered in the BDI as an indicator of decreasing water quality.

4.3. Macrophytes

Unlike phytoplankton and phytobenthos, the application of the only macrophyte index tested for the assessment of the ecological status of the five lakes was inadequate. Firstly, not all the submerged macrophytes present in the studied lakes were taken into account in the list provided by Stelzer et al. (2005) for German lakes. Although we include those species in the analysis, taking into account their ecological features, their abundances were not enough to perform the analysis in some of the lakes. One of the reasons was probably because the station number per lake was insufficient or the selection of the site inappropriate for the application of the method. However, this index seems to be an interesting tool to evaluate the ecological status of the Aquitaine lakes. Indeed, our lakes correspond well to one of the biocoenotic lake types in Germany (MTS), also included in the Central Baltic lakes types (L-CB3). The example from Lakes Hourtin and Cazaux shows that appropriate selection of sites and the inclusion of some “new” species (i.e. *Chara fragifera*, *Caropsis verticillatinundata* and *Nitella confervacea*) to the list allow the assessment of ecological quality.

Although the macrophyte index was inconclusive for some of the lakes, in the case of Lake Lacanau, the specific composition of macrophytes highlighted its high ecological value, also observed in Cazaux and Hourtin. In accordance with the phytosociological system established in the “Cahier d’Habitat Natura 2000”, habitats 3110 (*Littorelletalia uniflorae*) (De Foucault 2002) and 3140-2 (Characean communities) (Lambert 2002) are well represented in these lakes and less so in Parentis. In Parentis, with increasing eutrophication, plant communities are prone to being replaced by fast-growing and exotic species (Vestergaard and Sand-Jensen 2000) whereas in the shallow hypereutrophic Lake Soustons,

submerged macrophytes were absent from the studied area. The loss of submerged macrophytes in this lake is a consequence of progressive eutrophication, because the growth of phytoplankton restricts light penetration, limiting macrophyte distribution and ultimately causing their disappearance (Blindow 1992; Reynolds 2006). Thus, an appropriate index could be built considering the ecological requirements of each species done for example with IBMR in rivers (Haury et al. 2006)

Several measures must be taken to protect these fragile and unique habitats, globally in good status though the floristic quality is tending to decrease. This ecosystem remains endangered due to human activities inducing several nuisances such as trampling, eutrophication, silting, as well as the stabilization of the water level and the regularization of the banks. In addition, the southern European forms could be threatened by the invasion of exotic aquatic plants (De Foucault 2002), which is the case in the Aquitaine lakes where several exotic introduced species (*Lagarosiphon major*, *Egeria densa*, *Ludwigia grandiflora*, *Myriophyllum aquaticum*) have been observed in the last 40 years (Capdevielle 1978; Dutartre 1986; Dutartre and Capdevielle 1982; Dutartre et al. 1989; Dutartre et al. 1997).

5. Conclusions

This study demonstrated that the three primary producers considered bring complementary information about the ecological status of the lakes (Table 8). Phytoplankton was an essential indicator of the status in open-water areas as well as in those lakes where submerged plants were absent. This autotrophic group was also useful as an early warning indicator of the dominance of potentially toxic cyanobacteria in highly eutrophic lakes. Nevertheless, the study of the three compartments contributed to identifying some discrepancies. In open waters of humic lakes (e.g. Hourtin and Lacanau), high trophic status may be due to low transparency rather than high nutrient loads. In this case, phytoplankton is dominated by taxa well adapted to environmental filters (e.g. light, mixing), whereas near the shore in the same lake, phytobenthos and macrophytes are indicators of good quality. This local increase of quality could be due to reduced turbidity in these areas, as well as nutrient consumption by macrophytes (Van Donk et al. 1989). Considering the three autotrophic compartments gave a holistic vision of the system, also including the invasiveness of exotic taxa observed in the Aquitaine lakes. Their rapid expansion towards northern latitudes is probably a consequence of the global temperature increase observed over the last decades.

This aspect must be taken into consideration in ecological assessment as defined by the WFD, since climate changes have created an environment more suitable to tropical species in Europe. These exotic taxa have the ability to alter the way aquatic ecosystems function and their structure, including the loss of diversity.

Acknowledgements

We are grateful to C. Laplace-Treytore, A. Dutartre, V. Bertrin, F. Bonnin, C. Madigou, M. Torre, J. Grange, J. Huppert and S. Moreira for technical support (water sampling, diatom preparation, macrophyte surveys). C. Laplace-Treytore and E. Lambert are acknowledged for characean identifications. Thanks to M. Bonnet, M. Boudigues, B. Delest and B. Méchin for chemical analyses. The present study was partially supported by the Regional Council of Aquitaine.

References

- Ács, É., Reskóné, N. M., Szabó, K., Taba, G., Kiss, K. T., 2005. Application of epiphytic diatoms in water quality monitoring of Lake Velence - Recommendations and assignments. *Acta Bot. Hung.* 47, 211-223.
- Becker, V., Huszar, V., Crossetti, L., 2009. Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir. *Hydrobiologia* 628, 137-151.
- Blanco, S., Ector, L., Bécars, E., 2004. Epiphytic diatoms as water quality indicators in Spanish shallow lakes. *Vie Milieu* 54, 71-79.
- Blindow, I., 1992. Long- and short-term dynamics of submerged macrophytes in two shallow eutrophic lakes. *Freshwat. Biol.* 28, 15-27.
- Bourrelly, P., 1966. Les algues vertes, N. Boubée & Cie (Eds).
- Bourrelly, P., 1968. Tome II : Les algues jaunes et brunes. Chrysophycées, Phéophycées, Xanthophycées et Diatomées, N. Boubée & Cie (Eds).
- Bourrelly, P., 1970. Tome III : Les algues bleues et rouges. Les Eugléniens, Péridiniens et Cryptomonadines, N. Boubée & Cie (Eds).
- Brabec, K., Szoszkiewicz, K., 2006. Macrophytes and diatoms – major results and conclusions from the STAR project. *Hydrobiologia* 566, 175-178.
- Capdevielle, P., 1978. Recherches écologiques et systématiques sur le phytoplancton du Lac de Cazaux-Sanguinet-Biscarosse. PhD Thesis. Université de Bordeaux 1, Bordeaux.
- Carvalho, L., Solimini, A., Phillips, G., Van Den Berg, M., Pietiläinen, O.-P., Lyche Solheim, A., Poikane, S., Mischke, U., 2008. Chlorophyll reference conditions for European lake types used for intercalibration of ecological status. *Aquat. Ecol.* 42, 203-211.
- Carvalho, L., Solimini, A. G., Phillips, G., Pietiläinen, O.-P., Moe, J., Cardoso, A. C., Solheim, A. L., Ott, I., Søndergaard, M., Tartari, G., Rekolainen, S. 2009. Site-specific chlorophyll reference conditions for lakes in Northern and Western Europe. *Hydrobiologia* 633, 59-66.
- Cattaneo, A., Galanti, G., Gentinetta, S., Romo, S., 1998. Epiphytic algae and macroinvertebrates on submerged and floating-leaved macrophytes in an Italian lake. *Freshwat. Biol.* 39, 725-740.
- Cellamare, M., Leitão, M., de Tezanos Pinto, P., Coste, M., Boutry, S., Haury, J. Phytoplankton functional groups within and among five lakes with different trophic status and exotic algae distribution (submitted).
- Cemagref, 1982. Etude des méthodes biologiques d'appréciation quantitative de la qualité des eaux. Rapport Q.E. Lyon A.F. - Bassin Rhône-Méditerranée-Corse.
- Charles, D. F., Knowles, C., Davies, R. S., 2002. Protocols for the analysis of algal samples collected as part of the U.S. Geological Survey National Water-Quality Assessment Program. Patrick Center for Environmental Research, The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA.
- Coops, H., Kerkum, F., Van Den Berg, M., Van Splunder, I., 2007. Submerged macrophyte vegetation and the European Water Framework Directive: assessment of status and trends in shallow, alkaline lakes in the Netherlands. *Hydrobiologia* 584, 395-402.
- Coste, M., Boutry, S., Tison-Rosebery, J., Delmas, F., 2009. Improvements of the Biological Diatom Index (BDI): Description and efficiency of the new version (BDI-2006). *Ecol. Indicators* 9, 621-650.
- Coste, M., Ector, L., 2000. Diatomées invasives exotiques ou rares en France: principales observations effectuées au cours des dernières décennies. *Syst. Geogr. Pl.* 70, 373-400.

- Crossetti, L., Bicudo, C. D. M., 2008. Phytoplankton as a monitoring tool in a tropical urban shallow reservoir (Garças Pond): the assemblage index application. *Hydrobiologia* 610, 161-173.
- De Foucault, B., 2002. Habitats humides: Eaux oligotrophes très peu minéralisées des plaines sablonneuses (*Littorelletalia uniflorae*), in: Gaudillat, V., Haury, J. (Eds.), *Cahiers d'habitats Natura 2000. La documentation française*, pp. 59-63.
- Dokulil, M. T., 2003. Algae as ecological bio-indicators, in: Markert, B. A., Breure, A. M., Zeichmeister, H. G. (Eds.), *Bioindicators and biomonitors - principles, concepts and applications, Trace metals and other contaminants in the environment*, Vol. 6. Elsevier, pp. 285-327.
- Dutartre, A., 1986. Aquatic plants introduced in freshwater lakes and ponds of Aquitaine (France): dispersion and ecology of *Lagarosiphon major* and *Ludwigia peploides*, in: European Weed Research Society (Ed.), *Proceedings EWRS-AAB, 7th Symposium on Aquatic Weeds*, pp. 93-98.
- Dutartre, A., Bertrin, V., 2007. *Méthodologie d'étude des macrophytes en plans d'eau. Mise en œuvre de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau. Cemagref-Unité de Recherche Réseaux, Epuration et Qualité des Eaux, Bordeaux.*
- Dutartre, A., Capdevielle, P., 1982. Répartition actuelle de quelques végétaux vasculaires aquatiques introduits dans le sud-ouest de la France, in: Symoens, J. J., Hooper, S. S., Compère, P. (Eds.), *Studies on Aquatic Vascular Plants*. Royal Botanical Society of Belgium, pp. 390-393.
- Dutartre, A., Delarche, A., Dulong, J., 1989. Plan de gestion de la végétation aquatique des lacs et étangs landais. Cemagref, Division Qualité des Eaux, Pêche et Pisciculture, GERE, Bordeaux.
- Dutartre, A., Haury, J., Planti-Tabacchi, A. M., 1997. Introductions de macrophytes aquatiques et riverains dans les hydrosystèmes français métropolitains : essai de bilan. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 344-345, 407-426.
- Fott, B., Huber Pestalozzi, G., 1972. *Das Phytoplankton des Süßwassers: Teil. 6, Chlorophyceae (Grünalgen) Ordnung: Tetrasporales*, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Ed.)
- Haury, J., Peltre, M.-C., Tremolières, M., Barbe, J., Thiebaut, G., Bernez, I., Daniel, H., Chatenet, P., Haan-Archipof, G., Muller, S., Dutartre, A., Laplace-Treyture, C., Cazaubon A., Lambert-Servien, E., 2006. A new method to assess water trophy and organic pollution - the Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR): its application to different types of river and pollution. *Hydrobiologia* 570, 153-158.
- Havens, K. E., James, R. T., East, T. L., Smith, V. H., 2003. N:P ratios, light limitation, and cyanobacterial dominance in a subtropical lake impacted by non-point source nutrient pollution. *Environ. Pollut.* 122, 379-390.
- Hillebrand, H., Dürselen, C.-D., Kirschtel, D., Pollinger U., Zohary, T., 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *J. Phycol.* 35, 403-424.
- Hofmann, G., 1994. *Aufwuchs-Diatomeen in Seen und ihre Eignung als Indikatoren der Trophie*. Cramer, J.(Ed.).
- Hofmann, G., 1999. Trophiebewertung von Seen anhand von Aufwuchsdiatomeen, in: Tümpling, W., Friedrich, G. (Eds.), *Methoden der Biologischen Wasseruntersuchung. Band 2. Biologische Gewässeruntersuchung*. Gustav Fischer Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm., pp. 319-333.
- Kelly, M. G., 1996. Discussion on diatom-based methods, in: Whitton, B. A., Rott, E. (Eds.), *Use of Algae for monitoring rivers II*. Studia Student. G.m.b.H., pp. 79-86.

- King, L., Clarke, G., Bennion, H., Kelly, M., Yallop, M., 2006. Recommendations for sampling littoral diatoms in lakes for ecological status assessments. *J. Appl. Phycol.* 18, 15-25.
- Kirk, J. T. O., 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press.
- Komárek, J., Anagnostidis, K., 1999. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/1, Gustav Fischer (Ed.).
- Komárek, J., Anagnostidis, K., 2005. Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/2, Elsevier Spektrum Akademischer Verlag (Ed.) Elsevier.
- Komárek, J., Fott, B., 1983. Chlorophyceae (Grünalgen), Ordnung: Chlorococcales. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Ed.).
- Krammer, K., Lange-Bertalot, H., 1986 - 1991. Bacillariophyceae 1. Teil: Naviculaceae; 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae; 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae; 4. Teil: Achnanthaceae. Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. G. Fischer Verlag (Ed.).
- Lambert, E. 2002. Habitats humides: Communautés à characées des eaux oligo-mésotrophes faiblement acides à faiblement alcalines, in: Gaudillat, V., Haury, J. (Eds.), Cahiers d'habitats Natura 2000. La documentation française, pp. 107-111.
- Lambert-Servien, E., Clemenceau, G., Gabory, O., Douillard, E., Haury, J., 2006. Stoneworts (Characeae) and associated macrophyte species as indicators of water quality and human activities in the Pays-de-la-Loire region, France. *Hydrobiologia* 570, 107-115.
- Leitão, M., Léglize, L., 2000. Long-term variations of epilimnetic phytoplankton in an artificial reservoir during a 10-year survey. *Hydrobiologia* 424, 39-49.
- Lepistö, L., Holopainen, A.-L., Vuoristo, H., 2004. Type-specific and indicator taxa of phytoplankton as a quality criterion for assessing the ecological status of Finnish boreal lakes. *Limnologia* 34, 236-248.
- Lepistö, L., Holopainen, A.-L., Vuoristo, H., Rekolainen, S., 2006. Phytoplankton assemblages as criterion in the ecological classification of lakes in Finland. *Boreal Environ. Res.* 11, 35-44.
- Levine, S. N., Schindler, D. W., 1999. Influence of nitrogen to phosphorus supply ratios and physicochemical conditions on cyanobacteria and phytoplankton species composition in the Experimental Lakes Area, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 451-466.
- McCune, B., Mefford, M.J., 1999. PC-ORD: Multivariate analysis of ecological data, version 4. MJM Software Design, Oregon.
- Melzer, A., 1999. Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiologia* 395/396, 181-190.
- Mischke, U., Riedmüller, U., Hoehn, E., Schönfelder, I., Nixdorf, B., 2008. Description of the German system for phytoplankton-based assessment of lakes for implementation of the EU Water Framework Directive (WFD), in: Mischke, U., Nixdorf, B. (Eds.), Eigenverlag BTU Cottbus, pp. 117-146.
- Mitchell, S. F., 1989. Primary production in a shallow eutrophic lake dominated alternately by phytoplankton and by submerged macrophytes. *Aquat. Bot.* 33, 101-110.
- Naselli-Flores, L., 1998. Phytoplankton assemblages in reservoirs: is it chemical or physical constraints which regulate their structure? *Int. Rev. Hydrobiol.* 83, 351-360.
- Nixdorf, B., Rektins, A., Mischke, U., 2008. Framework Directive (WFD) - Phytoplankton and Lakes Standards and Thresholds for Impact Assessment, in: Schmidt, M., Glasson, J., Emmelin, L., Helbron, H. (Eds.), Standards and Thresholds of the EU Water, Springer-Verlag.

- O.C.D.E., 1982. Eutrophisation des eaux: méthode de surveillance, d'évaluation et de lutte. Organisation de Coopération et de Développement Economiques, Paris.
- Olenina, I., Hajdu, S., Edler, I., Andersson, A., Wasmund, N., Busch, S., Göbel, J., Gromisz, S., Huseby, S., Huttunen, M., Jaanus, A., Kokkonen, P., Ledaine, I., Niemkiewicz, E., 2006. Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea. *Balt. Sea Environ. Proc.* 106, 1-144.
- Oliver, R. L., Ganf, G. G., 2000. Freshwater blooms, in: Whitton, B. A., Potts, M. (Eds.), *The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space*. Kluwer Academic Publisher, pp. 149-194.
- Padisák, J., Adrian, R., 1999. Biovolumen, in: Tümpling, W., Friedrich, G. (Eds.), *Methoden der Biologischen Wasseruntersuchung 2. Biologische Gewässeruntersuchung*. Gustav Fischer Verlag, Jena, pp. 334-367.
- Padisák, J., Borics, G., Grigorszky, I., Soroczki-Pinter, E., 2006. Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive: the assemblage index. *Hydrobiologia* 553, 1-14.
- Padisák, J., Crossetti, L., Naselli-Flores, L., 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621, 1-19.
- Prygiel, J., Coste, M., Bukowska, J., 1999. Review of the major diatom-based techniques for the quality assessment of rivers - State of the art in Europe, in: Prygiel, J., Whitton, B. A., Bukowska, J., (Eds.), *Use of algae for monitoring rivers III*. Agence de l'Eau Artois Picardie, pp. 224-238.
- Prygiel, J., Haury, J., 2006. Monitoring methods based on algae and macrophytes, in: Ziglio, G., Siligardi, M., Flaim, G. (Eds.), *Biological Monitoring of Rivers*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 155-170.
- Reynolds, C. S., 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Reynolds, C. S., 2006. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Reynolds, C. S., Huszar, V. L. M., Kruk, C., Naselli-Flores, L., Melo, S., 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J. Plankton Res.* 24, 417-428.
- S.A.G.E., 2004. Lacs Médocains: Etat des lieux. Schéma d'Aménagement et de Gestion des Eaux, Hourtin.
- Sand-Jensen, K., 1998. Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams. *Freshwat. Biol.* 39, 663-679.
- Schaumburg, J., Schmedtje, U., Schranz, C., Köpf, B., Schneider, S., Stelzer, D., Hofmann, G., 2004a. Instruction protocol for the ecological assessment of lakes for implementation of the EU Water Framework Directive: macrophytes and phytobenthos. Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft,
- Schaumburg, J., Schranz, C., Hofmann, G., Stelzer, D., Schneider, S., Schmedtje, U., 2004b. Macrophytes and phytobenthos as indicators of ecological status in German lakes - a contribution to the implementation of the Water Framework Directive. *Limnologica* 34, 302-314.
- Siver, P. A., Chock, J. S., 1986. Phytoplankton dynamics in a chrysophycean lake, in: Kristiansen, J., Andersen, R. A. (Eds.), *Chrysophytes: aspects and problems*. Cambridge University Press, pp. 165-183.
- Sládeček, V., 1973. System of water quality from the biological point of view. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 7, 218.

- Smith, V. H., Bierman, V. J., Jones, B. L., Havens, K. E., 1995. Historical trends in the Lake Okeechobee ecosystem IV. Nitrogen:phosphorus ratios, cyanobacterial dominance, and nitrogen fixation potential. *Arch. Hydrobiol. Suppl. (Monogr. Beitr.)* 107, 71-88.
- Solheim, L. A., Rekolainen, S., Moe, S., Carvalho, L., Phillips, G., Ptacnik, R., Penning, W., Toth, L., O'toole, C., Schartau, A.-K., Hesthagen, T., 2008. Ecological threshold responses in European lakes and their applicability for the Water Framework Directive (WFD) implementation: synthesis of lakes results from the REBECCA project. *Aquat. Ecol.* 42, 317-334.
- Sondergaard, M., Jeppesen, E., Jensen, J. P., Amsinck, S. L., 2005. Water Framework Directive: ecological classification of Danish lakes. *J. Appl. Ecol.* 42, 616-629.
- Stelzer, D., Schneider, S., Melzer, A., 2005. Macrophyte-based assessment of lakes - a contribution to the implementation of the European Water Framework Directive in Germany. *Int. Rev. Hydrobiol.* 90, 223-237.
- Stenger-Kovács, C., Buczkó, K., Hajnal, É., Padisák, J. 2007. Epiphytic, littoral diatoms as bioindicators of shallow lake trophic status: Trophic Diatom Index for Lakes (TDIL) developed in Hungary. *Hydrobiologia* 589, 141-154.
- Szilágyi, F., Ács, É., Borics, G., Halasi-Kovács, B., Juhász, P., Kiss, B., Kovács, T., Müller, Z., Lakatos, G., Padisák, J., Pomogyi, P., Stenger-Kovács, C., Szabó, K. É., Szalma, E., Tóthmérész, B., 2008. Application of water framework directive in Hungary: development of biological classification systems. *Wat. Sci. Tech.* 58, 2117-2125.
- Tison, J., Park, Y. S., Coste, M., Wasson, J. G., Ector, L., Rimet, F., Delmas, F., 2005. Typology of diatom communities and the influence of hydro-ecoregions: A study on the French hydrosystem scale. *Wat. Res.* 39, 3177-3188.
- Tremblay, R., Legare, S., Pienitz, R., Vincent, W. F., Hall, R. I., 2001. Étude paléolimnologique de l'histoire trophique du lac Saint-Charles, réservoir d'eau potable de la communauté urbaine de Québec. *Rev. Sci. Eau* 14, 489-510.
- Vestergaard, O., Sand-Jensen, K., 2000. Alkalinity and trophic state regulate aquatic plant distribution in Danish lakes. *Aquat. Bot.* 67, 85-107.
- Van Dam, H., Mertens, A., 1993. Diatoms on herbarium macrophytes as indicators for water quality. *Hydrobiologia* 269-70, 437-450.
- Van Dam, H., Mertens, A., Sinkeldam, J., 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Neth. J. Aquat. Ecol.* 28, 117-133.
- Van Donk, E., Gulati, R.D., Grimm, M. P., 1989. Food web manipulation in Lake Zwemlust: Positive and negative effects during the first two years. *Hydrobiol. Bull.* 23, 19-34.
- Zelinka, M., Marvan, P., 1961. Zur Präzisierung der biologischen Klassifikation der Reinheit fließender Gewässer. *Arch. Hydrobiol. - Suppl. / Algological Studies* 57, 389-407.

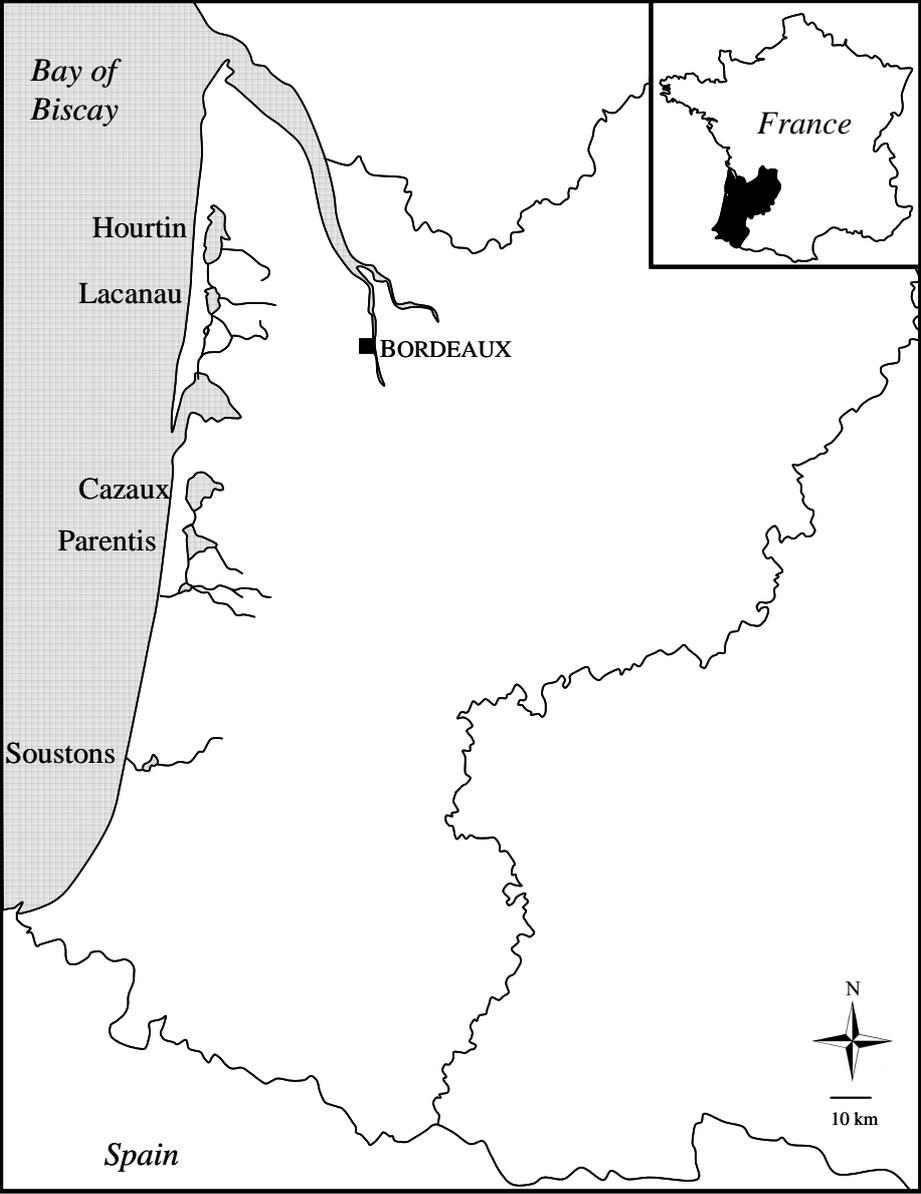


Figure 1. Location of the lakes studied.

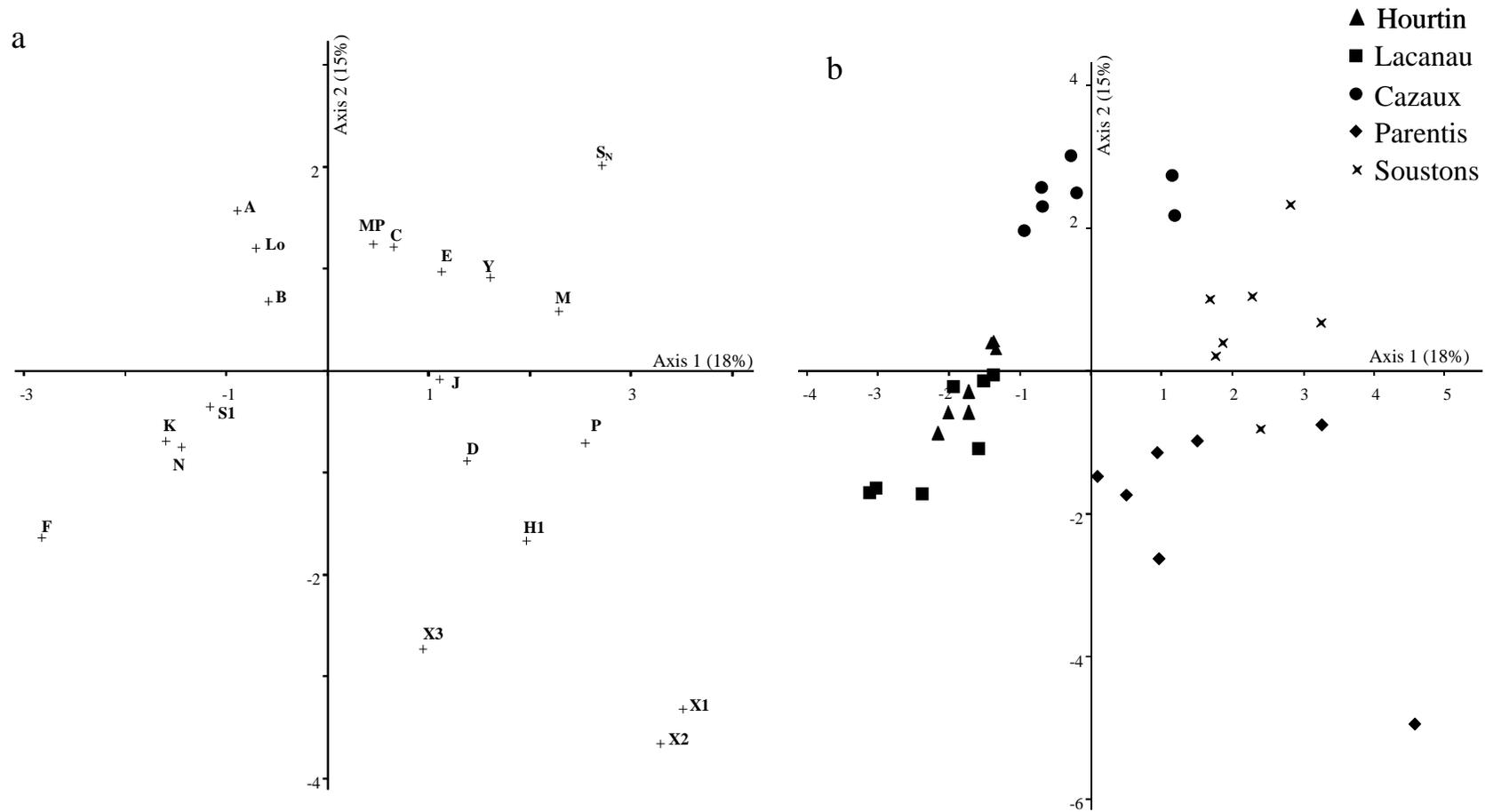


Figure 2. Principal Components Analysis (PCA) based in the phytoplankton functional groups (a) in the five Aquitaine lakes (b). Functional groups are listed in Table 3. Only taxa whose relative biomass represents $\geq 2\%$ in at least one sample were considered.

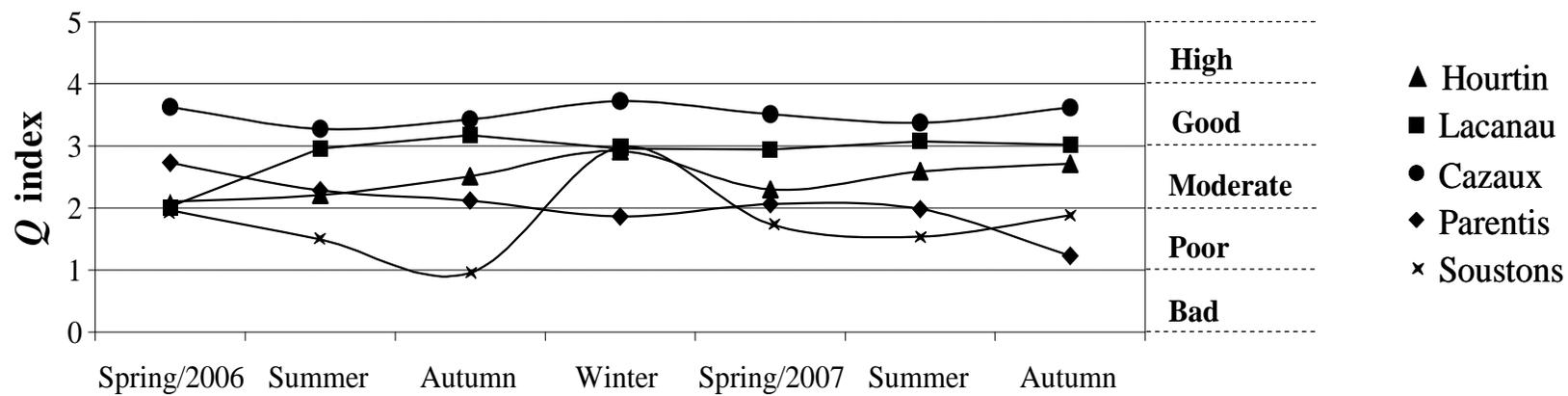


Figure 3. Ecological status assessment by *Q* Index (Padisák et al. 2006) in the five Aquitaine lakes between Spring/2006 and Autumn/2007.

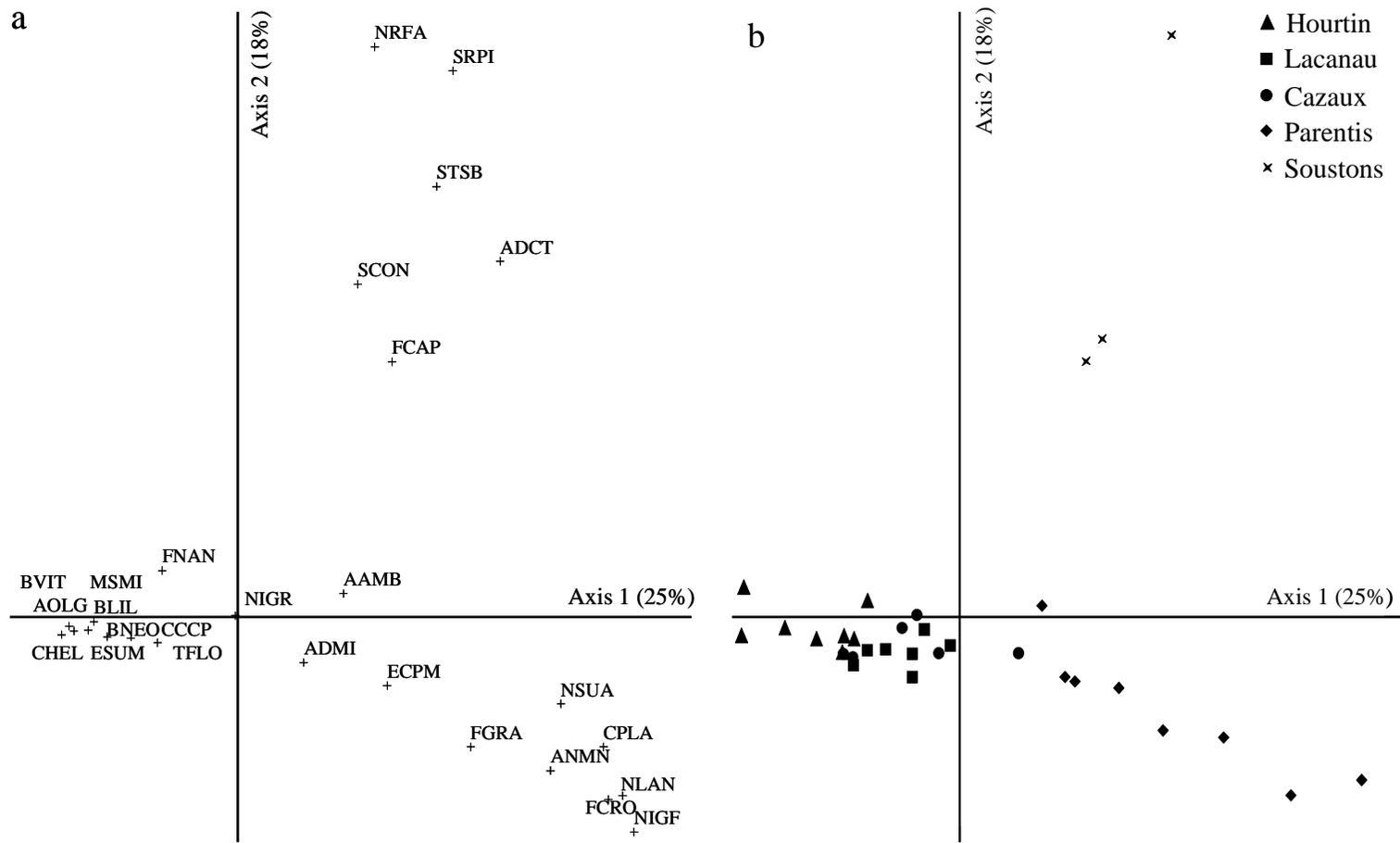


Figure 4. Principal Component Analysis (PCA) based on the abundance of benthic diatoms (a) in the five Aquitaine lakes (b). For species abbreviations see Table 5. Taxa whose relative abundance represents $\geq 5\%$ in at least one sample were considered.

Table 1. Main morphological characteristics of the studied Aquitaine lakes.

Characteristics	Lake Hourtin	Lake Lacanau	Lake Cazaux	Lake Parentis	Lake Soustons
Latitude	N 45° 11' 14"	N 44°58'33"	N 44°29'30"	N 44°20'41"	N 43°46'36"
Longitude	W 01° 03' 23"	W 01°07'31"	W 01°09'00"	W 01°10'49"	W 01°18'55"
Altitude (m)	15	14	21	20	3
Surface area (km ²)	62	20	58	36	3.8
Catchment area (km ²)	360	285	200	252	350
Mixing	polymictic	polymictic	monomictic	monomictic	polymictic
Maximum width (km)	4	3	10	8.4	2
Length (km)	18	7.7	11	9	4.6
Z _{max} (m)	11	8	23	20.5	1.9
Z _{mean} (m)	3.4	2.6	8.6	6.7	0.6
Residence time (years)	1.8	0.4	4	1	0.02
Volume (millions of m ³)	210	53	500	240	2.5
Substrate	sandy	sandy	sandy	sandy	muddy-sandy

Table 2. Main physico-chemical features of the studied Aquitaine lakes between May 2006 and November 2007.

Parameters	Lake Hourtin	Lake Lacanau	Lake Cazaux	Lake Parentis	Lake Soustons
Water temperature (°C)	6-28	6-28	6-25	7-26	3-28
Mixing regime	polymictic	polymictic	monomictic	monomictic	polymictic
pH	8.2 ± 0.3	7.6 ± 0.1	7.6 ± 0.1	7.7 ± 0.3	8.8 ± 0.6
Secchi transparency (m)	0.7 ± 0.1	1.2 ± 0.1	4.2 ± 0.4	2.3 ± 0.3	0.7 ± 0.2
Conductivity (µS·cm ⁻¹)	320 ± 10	249 ± 12	171 ± 11	161 ± 6.8	159 ± 5.1
Total P (µg·L ⁻¹)	33.6 ± 2.5	25.9 ± 2.5	13.3 ± 1.5	31.9 ± 2.7	119.2 ± 21.9
N:P	51 ± 7	37 ± 10	48 ± 6	20 ± 4	13 ± 0.4
SiO ₂ (mg·L ⁻¹)	0.9 ± 0.3	2.9 ± 0.4	1.1 ± 0.2	0.6 ± 0.1	4.5 ± 0.9
DOC (mg·L ⁻¹)	23.9 ± 0.8	16.8 ± 0.7	6.3 ± 0.6	5.8 ± 0.3	5 ± 0.5
Chlorophyll <i>a</i> (µg·L ⁻¹)	19.6 ± 2.7	9.6 ± 1.7	3.8 ± 0.4	12.2 ± 2.3	73.9 ± 14.7
Algal biomass (mg·L ⁻¹)	6.2 ± 0.9	4.2 ± 0.9	0.8 ± 0.2	2.7 ± 0.7	19.1 ± 4.5
Trophic status (O.C.D.E. 1982)	Eutrophic	Meso-eutrophic	Oligo-mesotrophic	Meso-eutrophic	Hypereutrophic

Values represent the mean and standard error, except the temperature which reports minimum and maximum values.

Table 3. Factor F of the phytoplankton functional groups in the five Aquitaine lakes

Functional group	Hourtin	Lacanau	Cazaux	Parentis	Soustons
A		5	5		
B	3.5	3.5	4	4	3
C		3	3	3	2
D				2	2
E		4	4	4	4
F		3			
H1				0	0
J	3	3	3	3	2
K	3	3		3	3
Lo	3	3	4		3
M					2
MP	3.5		5		2.5
N	3.5	3.5	3.5	3.5	
P			3	3	2
S1	0	0	0	0	0
SN					0
X1				2	
X2				3	
X3				3	
Y			3	3	3

Codons (first row) of algal assemblages are described in Padisák et al. (2009) and Reynolds et al. (2002).

Table 4. Phytoplankton species and corresponding functional groups (FG) recorded in the 5 Aquitaine lakes.

FG	Taxa	Hourtin	Lacanau	Cazaux	Parentis	Soustons
A	<i>Cyclotella comensis</i> Grun. in Van Heurck			X		
A	<i>Cyclotella cyclopuncta</i> Håk. & Carter			X		
A	<i>Urosolenia longiseta</i> (Zach.) M. B. Edlund & Stoermer		X			
B	<i>Aulacoseira italica</i> (Ehr.) Sim.			X	X	X
B	<i>Puncticulata radiosa</i> (Lemm.) Håk.	X	X	X		
C	<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grun.) Sim.		X	X	X	X
C	<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kütz.					X
D	<i>Actinocyclus normanii</i> (Greg. ex Grev.) Hust.				X	
D	<i>Nitzschia gessneri</i> Hust.					X
D	<i>Nitzschia intermedia</i> Hantz. ex Cl. & Grun.					X
D	<i>Nitzschia palea</i> (Kütz.) W. Smith					X
D	<i>Staurosira berlinensis</i> (Lem.) Lange-Bert.					X
E	cf. <i>Erkenia</i>			X		
E	Chrysophyte non identified			X		
E	<i>Dinobryon bavaricum</i> Imh.		X	X		X
E	Flagellates non identified				X	
E	<i>Mallomonas lefevriana</i> Bour.					X
F	<i>Oocystis lacustris</i> Chod.		X			
H1	<i>Anabaena circinalis</i> Rabenh. ex Born. & Flah.				X	
H1	<i>Anabaena flos-aquae</i> (Lyng.) Bréb. ex Born. & Flah.				X	
H1	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ralfs ex Born. & Flah.				X	
H1	<i>Aphanizomenon gracile</i> Lemm.					X
J	<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh.				X	
J	<i>Pediastrum tetras</i> (Ehr.) Ralfs		X			
J	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerh.) Chod.					X
J	<i>Scenedesmus longispina</i> Chod.					X
J	<i>Scenedesmus magnus</i> Meyen					X
J	<i>Scenedesmus opoliensis</i> Richt.					X
J	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Bréb.					X
J	<i>Tetraedron caudatum</i> (Cord.) Hansg.	X	X	X		
K	<i>Aphanothece clathrata</i> West & West				X	
K	<i>Aphanothece nidulans</i> Richt.	X	X			
K	<i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) A. Braun	X				
K	<i>Cyanodictyon tropicale</i> Senna, Delazari & Sant'Anna	X	X			
K	<i>Cyanonephron styloides</i> Hickel					X
K	<i>Synechocystis</i> sp.	X				
Lo	<i>Chroococcus minutus</i> (Kütz.) Näg.	X	X			
Lo	Peridinales 1					X
Lo	Peridinales 2			X		
Lo	<i>Peridinium</i> sp.			X		
Lo	<i>Peridinium umbonatum</i> Stein			X		
Lo	<i>Radiocystis aphanotheceoides</i> Hind.		X	X		
M	<i>Microcystis wessenbergii</i> (Kom.) Kom.					X
MP	<i>Brachysira neoexilis</i> Lange-Bert.	X				
MP	<i>Cymbella helvetica</i> Kütz.			X		
MP	<i>Encyonopsis cesatii</i> (Rabenh.) Kram.			X		
MP	<i>Fragilaria virescens</i> Ralfs			X		
MP	<i>Navicula radiosa</i> Kütz.	X		X		
MP	<i>Staurosira construens</i> Ehr.					X
MP	<i>Ulnaria biceps</i> (Kütz.) Comp.					X
MP	<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch.) Comp.					X
N	<i>Spondylosium papillosum</i> West & West	X	X	X		
N	<i>Spondylosium planum</i> (Wolle) West & West		X	X		
N	<i>Spondylosium tetragonum</i> West & West	X				
N	<i>Staurastrum</i> cf. <i>longipes</i>		X			

N	<i>Staurastrum excavatum</i> var. <i>planctonicum</i> Krieg.	x	x			
N	<i>Staurastrum tetracerum</i> Ralfs		x			
N	<i>Stauroidesmus cuspidatus</i> (Bréb. ex Ralfs) Teiling		x			
N	<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kütz.	x	x	x	x	
N	<i>Teilingia excavata</i> (Ralfs) Bour.	x				
P	<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton				x	
P	<i>Fragilaria nanana</i> Lange-Bertalot			x		x
P	<i>Staurastrum chaetoceras</i> (Schr.) Smith					x
P	<i>Staurastrum pingue</i> Teil.				x	
P	<i>Xanthidium antilopaeum</i> (Bréb.) Kütz.				x	
S1	<i>Planktolyngbya circumcreta</i> (West) Anag. & Kom.	x	x			
S1	<i>Planktolyngbya limnetica</i> (Lemm.) Kom.-Legn. & Cron.	x	x	x	x	
S1	<i>Planktolyngbya microspira</i> Kom. & Cron.	x	x			
S1	<i>Pseudanabaena recta</i> Kom. & Cron.					x
S1	<i>Pseudanabaena</i> sp.					x
S1	<i>Romeria elegans</i> (Wolosz.) Kocz.					x
S _N	<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> (Wolosz.) Seen. & Sub. Raju					x
X1	<i>Monoraphidium contortum</i> (Thur. in Bréb.) Kom.-Legn. <i>Plagioselmis nannoplantica</i> (Skuja) Novar., Lucas &				x	x
X2	Morr.				x	
X3	<i>Chromulina</i> cf. <i>magnifica</i>				x	
Y	<i>Cryptomonas</i> sp.			x		
Y	<i>Cryptomonas</i> spp.				x	x

Taxa whose relative biomass represents $\geq 2\%$ in at least one sample were considered.

Table 5. Dominant diatom species recorded in the phytobenthos samples of the 5 lakes.

Species code	Taxa	Hourtin	Lacantau	Cazaux	Parentis	Soustons
ADCT	<i>Achnantheidium catenatum</i> (Bily & Marvan) Lange-Bertalot		X		X	X
ADEG	<i>Achnantheidium exiguum</i> (Grunow) Czarnecki	X	X		X	X
ADMI	<i>Achnantheidium minutissimum</i> (Kützing) Czarnecki	X	X	X	X	X
ADSA	<i>Achnantheidium saprophilum</i> (Kobayasi & Mayama) Round & Bukhtiyarova			X	X	X
ANMN	<i>Actinocyclus normanii</i> (Gregory ex Greville) Hustedt morphotype <i>normanii</i>				X	
AOLG	<i>Amphora oligotraphenta</i> Lange-Bertalot	X	X	X	X	
ANTU	<i>Aneumastus tusculus</i> (Ehrenberg) D.G. Mann & Stickle	X	X	X	X	
AAMB	<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grunow) Simonsen	X	X	X	X	X
AUIT	<i>Aulacoseira italica</i> (Ehrenberg) Simonsen		X	X	X	X
BBRE	<i>Brachysira brebissonii</i> Ross in Hartley ssp. <i>brebissonii</i>	X	X		X	
BLIL	<i>Brachysira liliana</i> Lange-Bertalot	X	X	X	X	
BNEO	<i>Brachysira neoexilis</i> Lange-Bertalot	X	X	X	X	X
BVIT	<i>Brachysira vitrea</i> (Grunow) Ross in Hartley	X	X	X		
CPSE	<i>Cavinula pseudoscutiformis</i> (Hustedt) Mann & Stickle		X	X	X	
CPLA	<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg var. <i>placentula</i>	X		X	X	X
CGRA	<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg var. <i>lineata</i> (Ehrenberg) Van Heurck			X		
COPS	<i>Cocconeis pseudothumensis</i> Reichardt	X	X	X	X	X
CCMS	<i>Cyclotella comensis</i> Grunow in Van Heurck	X	X	X	X	
CCCP	<i>Cyclotella cyclopuncta</i> Hakansson & Carter	X	X	X	X	X
CCYM	<i>Cymbella cymbiformis</i> Agardh		X	X	X	X
CPLI	<i>Cymbella gracilis</i> (Ehrenberg) Kützing	X		X	X	
CHEL	<i>Cymbella helvetica</i> Kützing	X	X	X	X	X
DSTE	<i>Discostella stelligera</i> (Cleve & Grunow) Houk & Klee				X	X
DSTO	<i>Discostella stelligeroides</i> (Hustedt) Houk et Klee	X				X
ECAE	<i>Encyonema caespitosum</i> Kützing		X		X	X
ENMI	<i>Encyonema minutum</i> (Hilse in Rabhenhorst) D.G. Mann	X	X	X	X	X
ENNG	<i>Encyonema neogracile</i> Krammer	X	X	X	X	X
ECPM	<i>Encyonopsis minuta</i> Krammer & Reichardt	X	X	X	X	
ESUM	<i>Encyonopsis subminuta</i> Krammer & Reichardt	X	X	X	X	X
EUAL	<i>Eucoconeis alpestris</i> (Brun) Lange-Bertalot	X	X	X		
EINC	<i>Eunotia incisa</i> Gregory var. <i>incisa</i>		X	X	X	X
FCPL	<i>Fragilaria capitellata</i> (Grunow in Van Heurck) J.B. Petersen	X	X	X	X	

FCAP	<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières var. <i>capucina</i>	X	X	X	X	X
FCDI	<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières var. <i>distans</i> (Grunow) Lange-Bertalot	X	X	X	X	X
FCVA	<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières var. <i>vaucheriae</i> (Kützing) Lange-Bertalot	X	X	X	X	X
FCRO	<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton		X	X	X	
FDAN	<i>Fragilaria danica</i> (Kützing) Lange-Bertalot		X	X		
FFAM	<i>Fragilaria famelica</i> (Kützing) Lange-Bertalot var. <i>famelica</i>		X			X
FGRA	<i>Fragilaria gracilis</i> Østrup	X	X	X	X	X
FNAN	<i>Fragilaria nanana</i> Lange-Bertalot	X	X	X	X	X
FTEN	<i>Fragilaria tenera</i> (W.Smith) Lange-Bertalot	X	X	X	X	X
FCRS	<i>Frustulia crassinervia</i> (Brébisson) Lange-Bertalot & Krammer	X	X	X	X	
FSAX	<i>Frustulia saxonica</i> Rabenhorst	X	X	X	X	
GACU	<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenberg	X	X	X	X	X
GAUG	<i>Gomphonema augur</i> Ehrenberg					X
GDIC	<i>Gomphonema dichotomum</i> Kützing	X	X	X		X
GGRA	<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg	X	X	X	X	X
GPAR	<i>Gomphonema parvulum</i> (Kützing) Kützing var. <i>parvulum</i> f. <i>parvulum</i>	X	X	X	X	X
GPUM	<i>Gomphonema pumilum</i> (Grunow) Reichardt & Lange-Bertalot	X	X	X		X
GVIB	<i>Gomphonema vibrio</i> Ehrenberg		X	X		
KOBG	<i>Karayevia oblongella</i> (Østrup) M. Aboal	X	X	X	X	
MEDA	<i>Mastogloia elliptica</i> (Agardh) Cleve var. <i>dansei</i> (Thwaites) Cleve	X		X		
MSMI	<i>Mastogloia smithii</i> Thwaites	X	X	X	X	
NABO	<i>Navicula aboensis</i> (Cleve) Hustedt			X	X	
NCRY	<i>Navicula cryptocephala</i> Kützing		X	X	X	X
NCTE	<i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot	X	X	X	X	X
NCTO	<i>Navicula cryptotenelloides</i> Lange-Bertalot	X			X	
NLAN	<i>Navicula lanceolata</i> (Agardh) Ehrenberg	X			X	
NNOT	<i>Navicula notha</i> Wallace		X	X	X	X
NRAD	<i>Navicula radiosa</i> Kützing	X	X	X	X	X
NRFA	<i>Navicula radiosafallax</i> Lange-Bertalot	X				X
NVDS	<i>Navicula(dicta) seminulum</i> (Grunow) Lange-Bertalot		X	X	X	X
NACD	<i>Nitzschia acidoclinata</i> Lange-Bertalot	X	X	X	X	
NIAR	<i>Nitzschia archibaldii</i> Lange-Bertalot			X		
NDIP	<i>Nitzschia dissipatoides</i> Archibald	X	X		X	
NGES	<i>Nitzschia gessneri</i> Hustedt					X
NIGF	<i>Nitzschia graciliformis</i> Lange-Bertalot & Simonsen				X	

NIGR	<i>Nitzschia gracilis</i> Hantzsch	x	x	x	x	x
NINT	<i>Nitzschia intermedia</i> Hantzsch ex Cleve & Grunow		x			x
NNAN	<i>Nitzschia nana</i> Grunow in Van Heurck	x	x	x	x	
NPAL	<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W. Smith	x	x	x	x	x
NIRO	<i>Nitzschia rostellata</i> Hustedt			x	x	x
NSUA	<i>Nitzschia subacicularis</i> Hustedt in A.Schmidt et al.				x	x
PRST	<i>Planothidium rostratum</i> (Østrup) Lange-Bertalot				x	x
PSBR	<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grunow in Van Heurck) Williams & Round		x	x	x	x
PSSE	<i>Pseudostaurosira elliptica</i> (Schumann) Edlund, Morales & Spaulding		x		x	x
PRAD	<i>Puncticulata radiosa</i> (Lemmermann) Håkansson	x	x	x	x	x
RPUS	<i>Rossthidium pusillum</i> (Grunow) Round & Bukhtiyarova	x	x	x	x	
SEMN	<i>Sellaphora minima</i> (Grunow) Mann	x		x	x	x
SEXG	<i>Stauroforma exiguiformis</i> (Lange-Bertalot) Flower Jones et Round	x	x	x	x	x
STSB	<i>Staurosira berolinensis</i> (Lemmermann) Lange-Bertalot				x	x
SCON	<i>Staurosira construens</i> Ehrenberg	x	x	x	x	x
SRPI	<i>Staurosira pinnata</i> Ehrenberg	x			x	x
SSVE	<i>Staurosira venter</i> (Ehrenberg) Cleve & Moeller	x	x	x	x	x
SPLT	<i>Staurosirella pinnata</i> (Ehrenberg) Williams & Round var. <i>lancettula</i> (Schumann) Siver				x	x
TFEN	<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing	x	x	x		
TFLO	<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kützing	x	x	x	x	x
TANG	<i>Tryblionella angustata</i> W. Smith	x	x	x		
UULN	<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	x	x	x	x	x
UUAC	<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère var. <i>acus</i> (Kützing) Lange-Bertalot					x

Taxa whose relative abundance represents $\geq 1\%$ in at least one sample were considered.

Table 6. Biological indices using benthic diatoms to assess the ecological status of the five Aquitaine lakes. Values are mean \pm standard error; average number of taxa used for index calculation (Sp) and the cumulative abundances they account for (%RA).

Indices	SPI	TDI	BDI-2006		TDIL		TI Hofmann 1999	
Lake	Value	Value	Value	Sp (%RA)	Value	Sp (%RA)	Value	Sp (%RA)
Hourtin	18.6 \pm 0.3	4.0 \pm 0.2	20.0 \pm 0.0	14.9 (89.9%)	3.5 \pm 0.1	14.6 (20.6%)	1.8 \pm 0.1	9.3 (38.5%)
Lacanau	18.5 \pm 0.2	3.9 \pm 0.1	19.9 \pm 0.1	18.0 (86.5%)	3.7 \pm 0.1	17.5 (28.4%)	1.9 \pm 0.1	16.8 (24.7%)
Cazaux	18.0 \pm 0.5	3.6 \pm 0.1	19.9 \pm 0.1	16.2 (84.4%)	3.6 \pm 0.1	17.5 (42.4%)	2.2 \pm 0.1	15.0 (16.3%)
Parentis	15.9 \pm 0.5	3.4 \pm 0.1	18.9 \pm 0.5	16.9 (85.5%)	2.9 \pm 0.1	20.4 (60.8%)	3.9 \pm 0.1	13.5 (13.2%)
Soustons	13.3 \pm 0.4	2.6 \pm 1.1	15.2 \pm 0.4	22.0 (85.6%)	3.4 \pm 0.1	28.3 (46.1%)	4.1 \pm 0.3	21.3 (30.6%)

Table 7. Ecological assessment of the five Aquitaine lakes using the Macrophyte Reference Index. Taxa included in this study but not listed in the original method (Stelzer et al. 2005) are in bold.

Lake	Site	Species Group A					Species Group B		Species Group C		Reference Index	Ecological Status
		<i>Caropsis verticillatunundata</i>	<i>Elatina hexandra</i>	<i>Lobelia dortmanna</i>	<i>Littorella uniflora</i>	<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	<i>Nitella confervacea</i>	<i>Chara fragifera</i>	<i>Juncus bulbosus</i>	<i>Egeria densa</i>		
Cazaux	East	8*	64	8	8	27	125	27			44	Good
	West	8	64	1							100	High
Lacanau	East											Inconclusive
	West			8	1	27			64	133	-76	Poor
Hourtin	East				1	125	27				1	Moderate
	West	27	27	27	27	65	1				62	Good
Parentis	East											Inconclusive
	West											Inconclusive
Soustons	East											Inconclusive
	West											Inconclusive

*Values represent the macrophyte abundances on the profiles transformed into “plant quantity” using the function $y = x^3$

Table 8. Attributes of the three biological compartments as ecological indicators of lakes.

Attributes	Phytoplankton	Phytobenthos	Macrophytes
Time consuming for sampling	-	-	+
Time consuming for taxonomic identification	+	+	-
Standard methods established for sampling and analysis	+	+	+/-
Performing material required for analysis	+	+	-
Trophic indexes established	+	+	+
Existing WFD compliant methods in all European countries	-	-	-
Good indicator in oligotrophic systems	+	+	+
Good indicator in hypereutrophic systems	+	+	-
Early warning indicator	+	+	-
Seasonal variation	+	+/-	-
Influenced by habitat morphology	-	-	+
Good indicator in littoral areas	+/-	+	+
Good indicator in open-water areas	+	-	-
Long term stability	-	-	+

Chapitre 9.

Discussion générale et Conclusions - Perspectives

9.1 Discussion et Conclusions

Les résultats de ce travail ont permis d'une part, de montrer comment les producteurs primaires répondent aux conditions environnementales des lacs aquitains et, d'autre part, d'utiliser ces réponses pour caractériser le système qu'ils colonisent. Dans ce dernier chapitre nous allons répondre aux questions posées dans le premier chapitre. Cependant, au lieu de répondre linéairement à chacune de ces questions, l'intention est d'avoir une vue d'ensemble, en mettant en relation tous les aspects traités dans cette thèse.

L'un des premiers aspects mis en évidence dans ce travail, est le fait que l'évolution temporelle du phytoplancton des lacs aquitains, au niveau spécifique, ne suit pas un cycle saisonnier classique comme celui du modèle PEG décrit par Sommer et al. (1986). La faible variation intra- et interannuelle dans la structure des assemblages phytoplanctoniques pourrait être liée aux caractéristiques climatiques de la région Aquitaine, qui présente un climat océanique tempéré avec des températures des eaux assez clémentes, comprises entre 6 et 28°C (Dutartre et Capdevielle, 1982). Un comportement similaire dans la dynamique du phytoplancton est observé vers des latitudes inférieures, plus particulièrement dans les régions équatoriales, où les faibles variations intra-annuelles de lumière et de température permettent une stabilité environnementale élevée. Cela peut permettre à un assemblage phytoplanctonique donné de se maintenir sur des périodes plus longues qu'une année. De plus, des patrons de successions saisonnières répétitives sont fréquemment observés sous les tropiques, conséquence des variations régulières dans les déversements des rivières et de la cyclicité des périodes physiquement stables et instables (Padisák, 2005). Ces successions répétitives ont été observées dans la plupart des lacs étudiés ici sur les 7 saisons de suivi. Allorge (1925 dans Capdevielle, 1978) évoquait la possibilité de l'existence, dans les étangs et lacs du Sud-Ouest de la France, d'un type limnologique intermédiaire entre les lacs de l'Europe nord-occidentale (Ecosse, Irlande, Norvège) et les lacs subtropicaux.

Cette hypothèse a été confirmée dans cette étude, avec la présence de taxons exotiques de microalgues et de macrophytes, observés dans les lacs depuis quelques dizaines d'années (Capdevielle, 1982; Dutartre et Capdevielle, 1982; Capdevielle, 1985b). Le climat océanique, avec un hiver plus doux associé à l'augmentation de la température au niveau global (également observée dans la région Aquitaine), ont pu créer un environnement plus favorable à l'installation de ces espèces. Certaines d'entre elles se sont répandues dans ces lacs, comme

les macrophytes *Ludwigia grandiflora*, *Egeria densa*, *Myriophyllum aquaticum* et *Lagarosiphon major*, cette dernière étant très appréciée en aquariophilie et recensée dans les lacs aquitains pour la première fois il y a plus de 40 ans (Dutartre et Capdevielle, 1982). Des espèces de microalgues exotiques ont aussi été observées et certaines d'entre elles sont même devenues des taxons dominants. Ces algues ont été probablement transportées dans les lacs aquitains par des oiseaux lors de leur migration, comme l'avait déjà suggéré Capdevielle (1978; 1985b). La région Aquitaine est en effet l'une de plus importantes voies de migration des oiseaux en Europe. Sa localisation stratégique et sa diversité d'habitats permet l'accueil d'un grand nombre d'espèces d'oiseaux, qui utilisent les lieux de manière permanente (oiseaux sédentaires) ou temporaire (migrateurs) (<http://www.parc-ornithologique-du-teich.com>).

Cependant, ces espèces ne colonisent pas tous les lacs étudiés, malgré leur proximité. Ce fait indique que certaines caractéristiques environnementales conditionnent l'installation et le développement de ces taxons allochtones. A l'aide de l'approche fonctionnelle *sensu* Reynolds (Reynolds et al., 2002), nous avons pu déterminer quelles étaient les variables environnementales potentiellement favorables à l'établissement de ces taxons tropicaux dans ces lacs dits « tempérés ». Les espèces exotiques ne dominaient que dans les lacs bruns-humiques non-stratifiés (*i.e.* Hourtin et Lacanau). Dans ces conditions, seuls des taxons bien adaptés à la faible lumière et au mélange constant peuvent être favorisés. D'ailleurs, l'une des caractéristiques communes aux taxons exotiques dominants étaient des formes élancées et fines pour les cyanobactéries filamenteuses (*Planktolyngbya microspira*, *P. circumcreta*, *P. minor*) ou pseudo-filamenteuses (*Cyanodictyon tropicale*) ou encore la présence de longs bras chez les desmidiées (*Staurastrum excavatum* var. *planctonicum*). Ces traits morphologiques (diamètre faible, rapport surface: volume élevé) augmentent leurs capacités de capture de la lumière (Kirk, 1994) dans les milieux turbides.

Les impacts de ces espèces tropicales sur l'état écologique des lacs sont inconnus. Néanmoins nos résultats ont montré que dans les systèmes où ces taxons dominaient en termes de biomasse, la richesse spécifique et la variabilité des groupes fonctionnels étaient plus faibles que dans les autres lacs. Cela indique que ces taxons exotiques sont de bons compétiteurs, surtout pour la lumière puisque dans des conditions d'éclairement plus importantes, ils ne montrent que de faibles performances indépendamment de l'état trophique et du régime de mélange. Il est possible que ces algues aient trouvé dans ces lacs humiques un environnement similaire à celui des lacs Africains (*i.e.* eaux marrons, mélangées,

températures douces) où elles ont été signalées précédemment (e.g. Lac Tchad, Lac Victoria) (Compère, 1974; Komárek et Komárková-Legnerová, 2002; Komárková et Tavera, 2003; Komárek et Anagnostidis, 2005).

Dans ces lacs humiques, l'implication de plusieurs de ces espèces exotiques tropicales (notamment les cyanobactéries) a également été montrée dans la formation d'écume sur les rives localisées sur le côté Est. Ce phénomène a également été constaté dans les lacs de Cazaux et Parentis, mais en moindre importance. De plus, l'écume collectée dans le lac d'Hourtin présentait une consistance et une viscosité plus importante que celle de deux autres systèmes. Il est probable que cette écume soit d'origine végétale. Des analyses chimiques ont permis de déterminer qu'elle était principalement constituée de polysaccharides, dont les types identifiés (rhamnose, fucose, xylose, mannose, galactose et glucose) sont caractéristiques des mucilages prélevés sur les organismes benthiques et sur les cailloux, à la fois constitués par des diatomées et des cyanobactéries du genre *Leptolyngbya*, *Lyngbya* et *Rivularia* (De Philippis et al., 2005). Les taxons identifiés dans l'écume des lacs aquitains, comprenant les taxons exotiques, appartiennent principalement au genre *Planktolyngbya*, qui est caractérisé par la présence d'une gaine mucilagineuse, généralement constituée de polysaccharides, servant de barrière protectrice entre la cellule et l'environnement immédiat (De Philippis et Vincenzini, 1998). Dans l'écume étaient aussi présentes des diatomées pennées, lesquelles secrètent un mucilage composé de polysaccharides servant à maintenir le lien entre les cellules coloniales ainsi que de moyen de locomotion (Round et al., 1990). Nous ne pouvons pas affirmer que les espèces exotiques soient à l'origine de ce phénomène. Cependant, la dominance de ces espèces en termes de densité dans l'eau et dans l'écume semble indiquer leur implication dans la formation de celle-ci.

Les phénomènes communs observés dans les lacs d'Hourtin et Lacanau, tels que la présence de taxons exotiques ou d'écume, pourraient être liés à la connectivité entre ses deux systèmes. Cependant, la connectivité seule ne joue pas un rôle déterminant sur la dynamique et la structure des producteurs primaires dans ces lacs. Cela a été constaté pour le phytoplancton comme pour les diatomées benthiques. En fait, les similitudes entre les lacs d'Hourtin et Lacanau n'étaient pas observées dans les lacs de Cazaux et Parentis qui sont aussi connectés. La différence dans la structure du peuplement des producteurs primaires de ces deux systèmes était due principalement à leur état trophique distinct. Alors que dans les lacs d'Hourtin et Lacanau le phytoplancton répondait plus à un effet de turbidité et mélange

de la colonne d'eau, dans les lacs de Cazaux et Parentis, les producteurs primaires répondaient davantage à une concentration en nutriments différente, notamment en phosphore total. Le phytoplancton du lac de Cazaux est constitué par des espèces plutôt caractéristiques de systèmes de bonne qualité (*Cyclotella comensis*, *Puncticulata radiosa*, *Cymbella helvetica* ou *Radiocystis aphanothecoidea*), certaines d'entre elles déjà observées il y a plus de 30 ans (Capdevielle, 1978). Cette stabilité dans la bonne qualité de l'eau est aussi confirmée par le peu de changements dans les concentrations moyennes annuelles en chlorophylle et phosphore total ainsi que par la transparence élevée observée dans ce lac.

Dans le lac de Parentis prédominent au contraire, des espèces typiques de milieux riches en nutriments ou pollués (*Actinocyclus normanii*) ou bien des cyanobactéries fixatrices d'azote et potentiellement toxiques (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*, *A. circinalis*). Ce résultat démontre comment des apports excessifs en nutriments d'origine anthropique peuvent changer complètement la structure de deux systèmes qui étaient probablement très similaires à l'origine. En fait, l'influence anthropogénique est très différente dans ces deux systèmes. Alors que le lac de Cazaux a été à l'abri des rejets industriels, le lac de Parentis a été soumis pendant plusieurs décades à des pressions anthropiques importantes, principalement à des apports en effluents chargés en orthophosphates. Ces apports ont provoqué l'enrichissement en nutriments des eaux du lac et des déficits estivaux en oxygène dans les couches profondes. Ces déficits sont dus à l'accumulation progressive de phosphore dans le fond dont le relargage, pendant la phase de déstratification de la colonne d'eau, crée des conditions propices à la prolifération de cyanobactéries. Le seul facteur commun à ces deux lacs est la stratification estivale, qui semble moduler les assemblages phytoplanctoniques au niveau spécifique et fonctionnel dans la zone limnétique. Ces assemblages sont dominés par des espèces dont les traits morphologiques permettent de limiter la sédimentation (e.g. flagelles, formes cylindriques). Cette variation spatiale n'a pas été observée dans les lacs polymictiques (Hourtin, Lacanau et Soustons) où les assemblages étaient très similaires entre les stations localisées près de la zone littorale et dans la zone limnétique. Cela est probablement dû au mélange continu de la masse d'eau dans ces trois systèmes sous influence du vent et des courants induits.

Même si l'évolution saisonnière n'était pas particulièrement marquée dans les successions d'espèces phytoplanctoniques (à l'exception de Soustons en hiver), des variations ont été constatées du point de vue fonctionnel. Les paramètres prépondérants conditionnant

cette évolution sont la disponibilité en lumière, le régime de mélange pour certains des lacs, et la température dans tous les lacs. Cette dernière variable a fortement influencé le phytoplancton dans le lac de Soustons en hiver, tant au niveau spécifique que fonctionnel, avec une dominance de la Chrysophycée *Mallomonas*, genre assez typique des eaux froides et transparentes. Pendant tout le reste de la période d'étude, ce lac était caractérisé par une composition phytoplanctonique et par des groupes fonctionnels bien représentatifs de systèmes peu profonds excessivement riches en nutriments. Comme à Parentis, des proliférations de cyanobactéries fixatrices d'azote et potentiellement toxiques, représentées principalement par *Aphanizomenon gracile* ont été observées dans le lac de Soustons. La dominance quasi permanente de ces cyanobactéries dans ces deux lacs caractérisés par un niveau trophique élevé est considérée au niveau global comme la dernière phase d'eutrophisation (Cabecinha et al., 2009).

Cependant, les variables chimiques jouent un rôle faible dans l'évolution intra-lac des groupes fonctionnels phytoplanctoniques. Ceux-ci semblent répondre essentiellement aux variables physiques particulières de chaque système. Ce constat a été aussi mis en évidence dans la distribution intra-lac des macrophytes, dont les assemblages se distinguent selon un gradient Est-Ouest. Les résultats montrent que les zones protégées du vent (rive Ouest) accueillent principalement des plantes érigées comme les héliophytes, lesquelles sont plus sensibles aux vents. Dans la zone exposée aux vents (côté Est), en revanche, prédominent des plantes submergées et amphibies possédant une certaine plasticité morphologique et capables de supporter les impacts liés aux vents.

Au niveau inter-lac, c'est l'état trophique qui détermine la spécificité de la structure des producteurs primaires. Cela a été mis en évidence du point de vue spécifique selon les trois compartiments de producteurs primaires, mais aussi à partir des groupes fonctionnels phytoplanctoniques. Chacun de ces compartiments apporte des informations complémentaires permettant de constater plusieurs aspects qui ne seraient pas forcément observables en n'analysant qu'un seul d'entre eux.

La composition phytoplanctonique spécifique et la biomasse témoignent sans ambiguïté de l'état trophique de chacun des lacs. Mais l'approche fonctionnelle a contribué à éclaircir quelles étaient les variables environnementales favorisant la dominance des différents espèces dans ces systèmes, qu'elles soient autochtones ou exotiques.

L'identification taxonomique au niveau spécifique des microalgues présentes dans l'écume a permis également de déterminer leur origine végétale, confirmée postérieurement par les analyses chimiques. Pour des questions relatives aux usages de ces plans d'eau, il était important de déterminer quelle était l'origine de cette écume, et plus important encore de vérifier que les algues constituant celle-ci ne soient pas potentiellement toxiques - ou du moins que leur toxicité n'était pas prouvée jusqu'à ce jour. Cependant, l'abondance excessive de cyanobactéries potentiellement toxiques produisant des efflorescences dans les lacs de Parentis et de Soustons doit représenter une motivation directe pour la prise de mesures de restauration de la qualité des eaux, car leurs effets peuvent être négatifs aussi bien en termes d'intégrité structurelle des écosystèmes que pour les usages domestiques, industriels et de loisirs.

Malgré le fait que dans cette étude les macrophytes aient été étudiées à petite échelle, les informations obtenues ne sont pas négligeables. En effet, les résultats confirment l'importance écologique des grands lacs aquitains, la plupart d'entre eux accueillant des espèces protégées au niveau national. La régression de certaines d'entre elles dans le lac de Parentis est principalement liée à l'augmentation de l'eutrophisation. Ces conditions favorisent sans doute leur substitution par les taxons exotiques, plus adaptés aux milieux turbides et riches en nutriments.

L'évaluation de l'état écologique en utilisant le phytoplancton, le phytobenthos et les macrophytes, a permis de constater que le phytoplancton est un indicateur essentiel de la qualité de l'eau dans la zone limnétique, ainsi que dans les lacs où les plantes submergées sont absentes. Ce compartiment est aussi un élément de détection précoce de développements probables de cyanobactéries potentiellement toxiques. Cependant, l'étude des trois compartiments autotrophes a contribué à identifier certaines anomalies. Par exemple, dans les eaux ouvertes, un niveau trophique élevé peut se traduire par une transparence faible plutôt que par une teneur élevée en nutriments (e.g. Hourtin et Lacanau). Dans ce cas, le phytoplancton est dominé par des taxons bien adaptés aux « filtres environnementaux » (e.g. lumière, mélange), tandis que dans la zone littorale du même lac, le phytobenthos et les macrophytes sont plutôt indicateurs de bonne qualité. En considérant les trois compartiments, il est possible d'avoir une vision holistique du système, incluant l'invasion de taxons exotiques tropicaux. Leur rapide expansion dans les latitudes « nordiques » est probablement une conséquence de l'augmentation de la température globale observée ces dernières

décennies. Cet aspect devrait être pris en compte dans l'évaluation écologique définie par la DCE, car les changements climatiques ont créé un environnement plus approprié pour les espèces tropicales en Europe. Ces espèces ont la capacité d'altérer la structure et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques et peuvent entraîner une perte de diversité.

Enfin, ce travail a aussi montré que l'utilisation des variables abiotiques pour expliquer la présence d'un élément biologique peut compléter la réponse d'un bioindicateur mais ne peut pas la remplacer. Sans la compréhension de toutes les pressions exercées sur un plan d'eau et de ses effets biologiques consécutifs, les mesures directes des conditions à partir de critères biologiques resteront toujours nécessaires pour valider les impacts biologiques suggérés par les indicateurs non biologiques.

9.2 Perspectives

Cette étude sur l'utilisation des producteurs primaires comme indicateurs de l'état écologique dans les lacs soulève de nouvelles questions, en rapport avec l'écologie des espèces, ou avec leur utilisation comme indicateurs de l'état écologique des masses d'eau.

- Par rapport au phytoplancton, un suivi plus régulier de chacun des lacs devrait être envisagé. Un suivi mensuel permettrait de déterminer plus précisément si le phytoplancton, au niveau spécifique, répond à une évolution classique pour les lacs tempérés, ou si la dynamique est aussi régulière que celle observée dans cette étude lors du suivi saisonnier. Comme élément complémentaire de cette approche, il serait pertinent d'étudier le compartiment zooplanctonique, afin de déterminer l'impact du broutage sur les communautés phytoplanctoniques, y compris sur certaines espèces exotiques. Certaines d'entre elles ont en effet la capacité d'éviter le broutage par les organismes filtreurs grâce à leur morphologie (Reynolds, 1984b; Padisák et al., 2003a).
- Pour déterminer si les cyanobactéries exotiques sont à l'origine de l'écume observée dans les lacs d'Hourtin et Lacanau, il serait nécessaire d'isoler et de mettre en culture ces taxons, et d'analyser plus finement l'écume éventuellement produite. Une analyse de la toxicité de ces taxons serait également essentielle, afin de déterminer si cette écume représente un risque réel pour les usages des lacs, sachant qu'elle est déjà perçue comme une nuisance.
- Des analyses de toxicité seraient également nécessaires dans les lacs de Parentis et Soustons, où des blooms de cyanobactéries potentiellement toxiques (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Cylindrospermopsis*, *Microcystis*) se produisent assez régulièrement.
- Même si les cyanobactéries tropicales identifiées dans cette étude sont morphologiquement identiques à celles des lacs Africains, des études plus poussées seraient nécessaires afin de déterminer si ces deux populations sont génotypiquement identiques. Pour cela, leur isolement ainsi que des analyses moléculaires seraient indispensables.

- L'étude des macrophytes au niveau intra-lac a apporté des informations intéressantes par rapport à l'impact des variables physiques sur la distribution des macrophytes. Cependant, cette étude n'a été réalisée que dans deux stations pour chaque lac et en utilisant des variables moyennes (i.e. vent). Une étude plus approfondie en considérant tout le périmètre des lacs étudiés, des variables physiques mesurées *in situ* (vitesse du vent et hauteur des vagues, intensité de lumière) ainsi que des traits morphologiques des macrophytes permettrait de déterminer plus finement la relation entre les perturbations/stress climatiques, la lumière et la morphologie des macrophytes pour les différentes classes de profondeur.
- Il a été démontré dans ce travail que les producteurs primaires se révèlent particulièrement informatifs pour l'évaluation de l'état écologique des lacs aquitains. Cependant, certains des indices utilisés doivent être affinés pour une meilleure évaluation de ces systèmes :
 - En ce qui concerne la « Méthode d'Evaluation des Macrophytes » (Stelzer et al., 2005), la liste d'espèces indicatrices dans la catégorie MTS (i.e. lacs siliceux, $\text{Ca}^{2+} < 15 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ et présence de *Myriophyllum alterniflorum* et isoëtides dans des conditions de référence) pourrait prendre en considération d'autres taxons susceptibles d'être de bons indicateurs biologiques ; e.g. des macrophytes indicatrices de bonne qualité (*Chara fragifera*, *Caropsis verticillatunundata* and *Nitella confervacea*) (de Foucault, 2002; Lambert, 2002; Lambert-Servien et al., 2006) ou des espèces exotiques (*Egeria densa*, *Lagarosiphon major*, *Ludwigia grandiflora*, *Myriophyllum aquaticum*). En outre, augmenter le nombre de stations étudiées permettrait d'assurer une meilleure représentativité du compartiment macrophytique lors de l'application de cet indice. Il serait également possible de tester l'IBMR éventuellement en y rajoutant des valeurs issues des cahiers d'habitats (de Foucault, 2002; Lambert, 2002) pour avancer dans l'élaboration d'un indice complémentaire.
 - Par rapport au phytobenthos (diatomées), l'application de l'Indice Biologique des Diatomées (IBD) dans les lacs semble appropriée, même si cet indice a été développé pour les rivières. Cependant, les notes obtenues semblent parfois surestimer la qualité de l'eau. Ainsi, les valeurs indicatrices pour certaines espèces devraient éventuellement être ré-évaluées pour traduire plus correctement l'état écologique des lacs français.

Références Bibliographiques

- ABRANTES, N., S. C. ANTUNES, M. J. PEREIRA, F. GONÇALVES. 2006. Seasonal succession of cladocerans and phytoplankton and their interactions in a shallow eutrophic lake (Lake Vela, Portugal). *Acta Oecologica* 29: 54-64.
- ÁCS, É., N. M. RESKÓNE, K. SZABÓ, G. TABA, K. T. KISS. 2005. Application of epiphytic diatoms in water quality monitoring of Lake Velence - Recommendations and assignments. *Acta Botanica Hungarica* 47: 211-223.
- AFNOR. 2000. Qualité de l'Eau : Détermination de l'indice biologique diatomées (IBD) - Norme NF T90-354, Association Française de Normalisation (AFNOR), 63.
- _____. 2003a. Qualité de l'Eau : Guide pour l'échantillonnage en routine et le pré-traitement des diatomées benthiques de rivières - Norme NF EN 13946, Association Française de Normalisation (AFNOR), 16.
- _____. 2003b. Qualité de l'eau : Détermination de l'indice biologique macrophytique en rivière (IBMR) - Norme NF T 90-395, Association Française de Normalisation (AFNOR), 28.
- _____. 2004. Qualité de l'Eau. Guide pour l'identification et le dénombrement des échantillons de diatomées benthiques de rivières, et leur interprétation - Norme NF EN 14407, Association Française de Normalisation (AFNOR), 13.
- _____. 2006. Qualité de l'eau : Norme guide pour le dénombrement du phytoplancton par microscopie inversée (méthode Utermöhl) - Norme NF EN 15204, Association Française de Normalisation (AFNOR), 39.
- AGRAWAL, S. C., V. SINGH. 2002. Viability of dried filaments, survivability and reproduction under water stress, and survivability following heat and UV exposure in *Lyngbya martensiana*, *Oscillatoria agardhii*, *Nostoc calcicola*, *Hormidium fluitans*, *Spirogyra* sp. and *Vaucheria geminata*. *Folia Microbiologica (Praha)* 47: 61-67.
- ALLORGE, P., M. DENIS. 1923. Une excursion phytosociologique aux lacs de Biscarosse (Landes). *Bulletin de la Société Botanique Française* 70: 693-717.
- ALVES-DE-SOUZA, C., M. MENEZES, V. HUSZAR. 2006. Phytoplankton composition and functional groups in a tropical humic coastal lagoon, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 20: 701-708.
- ANIOTSBEHERE, J. C. 1999. Les plantes aquatiques et des milieux marécageux de Gironde. Société Linnéenne de Bordeaux, Bordeaux.
- ANNEVILLE, O., V. GINOT, J.-C. DRUART, N. ANGELI. 2002. Long-term study (1974–1998) of seasonal changes in the phytoplankton in Lake Geneva: a multi-table approach. *Journal of Plankton Research* 24: 993-1007.
- ANNEVILLE, O., S. SOUISSI, S. GAMMETER, D. STRAILE. 2004. Seasonal and inter-annual scales of variability in phytoplankton assemblages: comparison of phytoplankton dynamics in three peri-alpine lakes over a period of 28 years. *Freshwater Biology* 49: 98-115.
- ARTS, G. H. P. 2002. Deterioration of Atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalinisation. *Aquatic Botany* 73: 373-393.
- ATKINSON, K. M. 1980. Experiments in dispersal of phytoplankton by ducks. *British Phycological Journal* 15: 49-58.
- BARBOSA, F. A. R., J. PADISÁK. 2002. The forgotten lake stratification pattern: atelomixis, and its ecological importance. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie* 28: 1385-1395.
- BARRANGUET, C., E. CHARANTONI, M. PLANS, W. ADMIRAAL. 2000. Short term response of monospecific and natural algal biofilms to copper exposure. *European Journal of Phycology* 35: 397-406.

- BARTRAM, J., W. W. CARMICHAEL, I. CHORUS, J. JONES, O. M. SKULBERG. 1999. Introduction. In I. Chorus, J. Bartram [eds.], Toxic Cyanobacteria in Water: A guide to their public health consequences, monitoring and management. WHO, New York.
- BAUDRIMONT, R. 1965. Additions à l'inventaire de la flore algologique de l'étang de Lacanau (Médoc, Gironde). *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux* 102: 1-7.
- BECKER, V., V. HUSZAR, L. CROSSETTI. 2009. Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir. *Hydrobiologia* 628: 137-151.
- BELLOC, E. 1895. Explorations sous-lacustres. Les lacs littoraux du golfe de Gascogne. Association française pour l'avancement des sciences Bordeaux: 605-615.
- BERGER, C., A. COUTE, N. BA, M. GUGGER. 2005. Cyanobacterial taxa of the Senegal river hydrosystem (northern Senegal, West Africa). *Algological Studies* 117: 147-176.
- BEUFFE, H. 2002. Bilan trophique des lacs et étangs landais : diagnostic d'eutrophisation (campagne 2001). Cemagref, Bordeaux, 133.
- BEUFFE, H., R. LAPLANA, B. GAILLARD. 1994. Bilan trophique des plans d'eau landais et quantification des apports nutritifs aux étangs d'Aureilhan et de Soustons. Cemagref, Bordeaux, 67.
- BISWAS, S., N. O. NWEZE. 1990. Phytoplankton of Ogelube Lake, Opi, Anambra State, Nigeria. *Hydrobiologia* 199: 81-86.
- BLANCO, S., L. ECTOR, E. BÉCARES. 2004. Epiphytic diatoms as water quality indicators in Spanish shallow lakes. *Vie et Milieu (Life and Environment)* 54: 71-79.
- BLINDOW, I. 1988. Phosphorus toxicity in *Chara*. *Aquatic Botany* 32: 393-395.
- _____. 1992. Long- and short-term dynamics of submerged macrophytes in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biology* 28: 15-27.
- BODEMER, U. 2004. Variability of phycobiliproteins in cyanobacteria detected by delayed fluorescence excitation spectroscopy and its relevance for determination of phytoplankton composition of natural water samples. *Journal of Plankton Research* 26: 1147-1162.
- BONNIN, F. 2007. Analyse sur des sites de référence des peuplements de macrophytes de cinq plans d'eau du littoral aquitain. Rapport de stage - Master 1. Université Michel de Montaigne Bordeaux 3, Bordeaux.
- BOURRELLY, P. 1966. Les algues vertes. Boubée, Paris.
- _____. 1968. Tome II : Les algues jaunes et brunes. Chrysophycées, Phéophycées, Xanthophycées et Diatomées. Boubée, Paris.
- _____. 1970. Tome III : Les algues bleues et rouges. Les Eugléniens, Péridiniens et Cryptomonadines. Boubée, Paris.
- BRABEC, K., K. SZOSZKIEWICZ. 2006. Macrophytes and diatoms – major results and conclusions from the STAR project. *Hydrobiologia* 566: 175-178.
- BRANDRUD, T. E. 2002. Effects of liming on aquatic macrophytes, with emphasis on Scandinavia. *Aquatic Botany* 73: 395-404.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1951. Pflanzensoziologie. Springer, Wien.
- BREUGNOT, E., A. DUTARTRE, C. LAPLACE-TREYTURE, J. HAURY. 2008. Local distribution of macrophytes and consequences for sampling methods in large rivers. *Hydrobiologia* 610: 13-23.
- BRIAND, J. F., C. LÉBOULANGER, J. F. HUMBERT, C. BERNARD, P. DUFOUR. 2004. *Cylindrospermopsis raciborskii* invasion at mid-latitudes: Selection, wide physiological tolerance or global warming? *Journal of Phycology* 40: 231-238.
- BRIAND, J. F., C. ROBILLOT, C. QUIBLIER-LLOBÉRAS, J. F. HUMBERT, A. COUTÉ, C. BERNARD. 2002. Environmental context of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) blooms in a shallow pond in France. *Water Research* 36: 3183-3192.

- BROOK, A. J. 1982. Desmids of the *Staurastrum tetracerum*-group from a eutrophic lake in mid-wales. *European Journal of Phycology* 17: 259-274.
- BROSSE, S., J. L. GIRAUDEL, S. LEK. 2001. Utilisation of non-supervised neural networks and principal component analysis to study fish assemblages. *Ecological Modelling* 146: 159-166.
- BRUCKNER, C. G., R. BAHULIKAR, M. RAHALKAR, B. SCHINK, P. G. KROTH. 2008. Bacteria associated with benthic diatoms from Lake Constance: phylogeny and Influences on diatom growth and secretion of extracellular polymeric substances. *Applied and Environmental Microbiology* 74: 7740-7749.
- CABECINHA, E., R. CORTES, J. A. CABRAL, T. FERREIRA, M. LOURENÇO, M. Â. PARDAL. 2009. Multi-scale approach using phytoplankton as a first step towards the definition of the ecological status of reservoirs. *Ecological Indicators* 9: 240-255.
- CALIJURI, M., A. DOS SANTOS, S. JATI. 2002. Temporal changes in the phytoplankton community structure in a tropical and eutrophic reservoir (Barra Bonita, S.P., Brazil). *Journal of Plankton Research* 24: 617-634.
- CAPDEVIELLE, P. 1978. Recherches écologiques et systématiques sur le phytoplancton du Lac de Cazaux-Sanguinet-Biscarosse. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux 1, Bordeaux.
- _____. 1982. Algues d'eau douce rares ou nouvelles pour la flore de France. *Cryptogamie, Algologie* 3: 211-225.
- _____. 1985a. Etude de la microflore planctonique: inventaire systématique-écologie de la Réserve Naturelle de l'Etang Noir. Centre de Recherches et d'Etudes Scientifiques de Sanguinet (CRESS), Commune de Seignosse (Landes).
- _____. 1985b. Observations dans la région des Landes d'algues d'eau douce rares ou nouvelles pour la flore de France. *Cryptogamie, Algologie* 6: 141-170.
- CAPDEVIELLE, P., A. COUTE. 1980. Quelques *Staurastrum* Meyen (Chlorophycées, Desmidiacées) rares ou nouveaux pour la France. *Nova Hedwigia* 33: 859-872.
- CAPUTO, L., L. NASELLI-FLORES, J. ORDOÑEZ, J. ARMENGOL. 2008. Phytoplankton distribution along trophic gradients within and among reservoirs in Catalonia (Spain). *Freshwater Biology* 53: 2543-2556.
- CARDOSO, A., G. FREE. 2008. Incorporating invasive alien species into ecological assessment in the context of the Water Framework Directive. *Aquatic Invasions* 3: 361-366.
- CARRILLO, Y., A. GUARÍN, G. GUILLOT. 2006. Biomass distribution, growth and decay of *Egeria densa* in a tropical high-mountain reservoir (NEUSA, Colombia). *Aquatic Botany* 85: 7-15.
- CARVALHO, L., A. SOLIMINI, G. PHILLIPS, M. VAN DEN BERG, O. P. PIETILÄINEN, A. LYCHE SOLHEIM, S. POIKANE, U. MISCHKE. 2008. Chlorophyll reference conditions for European lake types used for intercalibration of ecological status. *Aquatic Ecology* 42: 203-211.
- CARVALHO, L., A. G. SOLIMINI, G. PHILLIPS, O.-P. PIETILÄINEN, J. MOE, A. C. CARDOSO, A. L. SOLHEIM, I. OTT, M. SØNDERGAARD, G. TARTARI, S. REKOLAINEN. 2009. Site-specific chlorophyll reference conditions for lakes in Northern and Western Europe. *Hydrobiologia* 633: 59-66.
- CARVALHO, L., L. LEPISTO, J. RISSANEN, O. P. PIETILÄINEN, S. REKOLAINEN, L. TOROK, A. L. SOLHEIM, T. SALORANTA, R. PTACNIK, G. TARTARI, A. C. CARDOSO, G. PREMAZZI, I. GUNN, E. PENNING, J. HANGANU, S. HELLSTEN, I. ORHAN, I. NAVODARU. 2006. Nutrients and eutrophication in lakes. In A. Solimini, A. C. Cardoso, A. S. Heiskanen [eds.], Indicateurs and methods for the ecological status assessment under the Water Framework Directive: Linkages between chemical and biological quality of surface waters, pp. 3-32. REBECCA, Italy.

- CASTAGNOS, E., A. DUTARTRE. 2001. Evolutions récentes des peuplements de plantes aquatiques exotiques dans les lacs et les étangs landais (Landes, France). Cemagref, Unité de Recherche Qualité des Eaux, Bordeaux.
- CASTELLA-MÜLLER, J. 2004. Végétation aquatique et gradients environnementaux en zone alluviale pré-lacustre (lac de Neuchâtel, Suisse). Thèse de Doctorat, Université de Genève, Genève.
- CATTANEO, A., G. GALANTI, S. GENTINETTA, S. ROMO. 1998. Epiphytic algae and macroinvertebrates on submerged and floating-leaved macrophytes in an Italian lake. *Freshwater Biology* 39: 725-740.
- CELLAMARE, M., M. LEITÃO, M. COSTE, A. DUTARTRE, J. HAURY. 2010. Tropical phytoplankton taxa in Aquitaine lakes (France). *Hydrobiologia* 639: 129-145.
- CELLAMARE, M., M. LEITÃO, P. DE TEZANOS PINTO, M. COSTE, S. BOUTRY, J. HAURY. Phytoplankton functional groups within and among five lakes with different trophic status and exotic algae distribution (submitted).
- CEMAGREF. 1982. Etude des méthodes biologiques d'appréciation quantitative de la qualité des eaux. Rapport Q.E. Lyon A.F. - Bassin Rhône-Méditerranée-Corse.
- CHAPMAN, D., V. KIMSTACH. 1996. Selection of water quality variables. In D. Chapman [ed.], *Water Quality Assessments - A Guide to Use of Biota, Sediments and Water in Environmental Monitoring*. UNESCO/WHO/UNEP, London.
- CHARLES, D. F., C. KNOWLES, R. S. DAVIES. 2002. Protocols for the analysis of algal samples collected as part of the U.S. Geological Survey National Water-Quality Assessment Program. Patrick Center for Environmental Research, The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA.
- CHENG, X., S. LI. 2006. An analysis on the evolution processes of lake eutrophication and their characteristics of the typical lakes in the middle and lower reaches of Yangtze River. *Chinese Science Bulletin* 51: 1603-1613.
- CHENU, C., A. BRUAND. 1998. Constituants et organisation du sol. In P. Stengel, S. Gélén [eds.], *Sol: interphase fragile*, pp. 3-17. Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Paris.
- CHISHOLM, S. W. 1995. The iron hypothesis: Basic research meets environmental policy. *Reviews of Geophysics* 33: 1277-1296.
- CLAUSEN, P., B. A. NOLET, A. D. FOX, M. KLAASSEN. 2002. Long-distance endozoochorous dispersal of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe - a critical review of possibilities and limitations. *Acta Oecologica* 23: 191-203.
- COESEL, P. F. M., K. J. MEESTERS. 2007. *Desmids of the Lowlands: Mesotaeniaceae and Desmidiaceae of the European Lowlands* KNNV Publishing, The Netherlands.
- COESEL, P. F. M., S. H. DUQUE, G. ARANGO. 1988. Distributional patterns in some neotropical desmid species (Algae, Chlorophyta) in relation to migratory bird routes. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 21: 197-205.
- COFFEY, B. T., C. K. WAH. 1988. Pressure inhibition of anchorage-root production in *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss: A possible determinant of its depth range. *Aquatic Botany* 29: 289-301.
- COMPERE, P. 1974. Algues de la région du lac Tchad. II. Cyanophycées. *Cahier-O.R.S.T.O.M.: Série Hydrobiologie* 7: 165-198.
- _____. 1977. Algues de la région du lac Tchad. VII. Chlorophycophytes. 3ème partie. *Cahier-O.R.S.T.O.M.: Série Hydrobiologie* 11: 77-177.
- COOPS, H., G. VAN DER VELDE. 1996. Effects of waves on helophyte stands: mechanical characteristics of stems of *Phragmites australis* and *Scirpus lacustris*. *Aquatic Botany* 53: 175-185.

- COOPS, H., N. GEILEN, G. VAN DER VELDE. 1994. Distribution and growth of the helophyte species *Phragmites australis* and *Scirpus lacustris* in water depth gradients in relation to wave exposure. *Aquatic Botany* 48: 273-284.
- COOPS, H., F. KERKUM, M. VAN DEN BERG, I. VAN SPLUNDER. 2007. Submerged macrophyte vegetation and the European Water Framework Directive: assessment of status and trends in shallow, alkaline lakes in the Netherlands. *Hydrobiologia* 584: 395-402.
- COSTE, M. 1975. Sur la prolifération dans La Seine d'une diatomée benthique tropicale: *Navicula confervacea* (Kütz.) Grunow. *Annales de Limnologie* 11: 111-123.
- COSTE, M., M. RICARD. 1984. A systematic approach to the freshwater diatoms of Seychelles and Mauritius Islands. 7th International Diatom Symposium, Philadelphia, USA: 307-326.
- COSTE, M., L. ECTOR. 2000. Diatomées invasives exotiques ou rares en France: principales observations effectuées au cours des dernières décennies. *Systematics and Geography of Plants* 70: 373-400.
- COSTE, M., S. BOUTRY, J. TISON-ROSEBERY, F. DELMAS. 2009. Improvements of the Biological Diatom Index (BDI): Description and efficiency of the new version (BDI-2006). *Ecological Indicators* 9: 621-650.
- COURDE, N., M. MOGA. 1995. Les lacs Nord-Aquitains. Rapport de stage - Master 1. Université de Bordeaux 1, Bordeaux.
- COUTE, A., M. LEITÃO, C. MARTIN. 1997. Première observation du genre *Cylindrospermopsis* (Cyanophyceae, Nostocales) en France. *Cryptogamie, Algologie* 18: 57-70.
- COUTE, A., M. LEITÃO, H. SARMENTO. 2004. *Cylindrospermopsis sinuosa* spec. nova (Cyanophyceae, Nostocales), une nouvelle espèce du sud-ouest de la France. *Algological Studies* 111: 1-15.
- CROASDALE, H., E. A. FLINT, E. A. RACINE. 1984. Flora of New Zealand - Desmids. Manaaki Whenua Press, New Zealand.
- CROSSETTI, L., C. D. M. BICUDO. 2008. Phytoplankton as a monitoring tool in a tropical urban shallow reservoir (Garças Pond): the assemblage index application. *Hydrobiologia* 610: 161-173.
- CTGREF. 1974. Rapport d'étude des grands étangs Aquitains, Gazinet.
- DAUFRESNE, M., M. C. ROGER, H. CAPRA, N. LAMOUREUX. 2004. Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhône River: effects of climatic factors. *Global Change Biology* 10: 124-140.
- DE FIGUEIREDO, D., A. REBOLEIRA, S. ANTUNES, N. ABRANTES, U. AZEITEIRO, F. GONÇALVES, M. PEREIRA. 2006. The effect of environmental parameters and cyanobacterial blooms on phytoplankton dynamics of a Portuguese temperate lake. *Hydrobiologia* 568: 145-157.
- DE FOUCAULT, B. 2002. Habitats humides: Eaux oligotrophes très peu minéralisées des plaines sablonneuses (*Littorelletalia uniflorae*). In V. Gaudillat, J. Haury [eds.], Cahiers d'habitats Natura 2000, pp. 59-63. La documentation française.
- DE PHILIPPIS, R., M. VINCENZINI. 1998. Exocellular polysaccharides from cyanobacteria and their possible applications. *FEMS Microbiology Reviews* 22: 151-175.
- DE PHILIPPIS, R., C. FARALONI, C. SILI, M. VINCENZINI. 2005. Populations of exopolysaccharide-producing cyanobacteria and diatoms in the mucilaginous benthic aggregates of the Tyrrhenian Sea (Tuscan Archipelago). *Science of the Total Environment* 353: 360-368.
- DE TEZANOS PINTO, P. 2008. Influencia de las macrófitas flotantes en la comunidad fitoplanctónica en un humedal del Bajo Paraná (Reserva Natural de Otamendi, Argentina), Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

- DE TEZANOS PINTO, P., L. ALLENDE, I. O'FARRELL. 2007. Influence of free-floating plants on the structure of a natural phytoplankton assemblage: an experimental approach. *Journal of Plankton Research* 29: 47-56.
- DEVERCELLI, M. 2006. Phytoplankton of the middle Paraná River during an anomalous hydrological period: a morphological and functional approach. *Hydrobiologia* 563: 465-478.
- DOKULIL, M. T. 2003. Algae as ecological bio-indicators. In B. A. Markert, A. M. Breure, H. G. Zeichmeister [eds.], *Bioindicators and biomonitoring - principles, concepts and applications, Trace metals and other contaminants in the environment*, 285-327. Elsevier.
- DOKULIL, M. T., K. TEUBNER. 2000. Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia* 438: 1-12.
- DRAKARE, S., P. BLOMQUIST, A.-K. BERGSTRÖM, M. JANSSON. 2002. Primary production and phytoplankton composition in relation to DOC input and bacterioplankton production in humic Lake Örträsket. *Freshwater Biology* 47: 41-52.
- DRUART, J. C., J. F. BRIAND. 2002. First occurrence of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszyńska) Seenayya et Subba Raju (Cyanobacteria) in a lotic system in France. *Annales de Limnologie* 38: 339-342.
- DUFRENE, M., P. LEGENDRE. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- DUTARTRE, A. 1980. Etudes préliminaires d'une plante aquatique adventice des lacs du littoral aquitain : *Lagarosiphon major* (Ridley) Moss. (Hydrocharidaceae). Sixième colloque international sur l'écologie, la biologie et la systématique des mauvaises herbes, Montpellier.
- _____. 1986a. Les plans d'eau du littoral Aquitain, Colloque sur les zones humides littorales en Aquitaine. Cemagref, Le Teich (Gironde).
- _____. 1986b. Aquatic plants introduced in freshwater lakes and ponds of Aquitaine (France): dispersion and ecology of *Lagarosiphon major* and *Ludwigia peploides*. Proceedings EWRS-AAB, 7th Symposium on Aquatic Weeds, Loughborough, Leicestershire: 93-98.
- DUTARTRE, A., P. CAPDEVIELLE. 1982. Répartition actuelle de quelques végétaux vasculaires aquatiques introduits dans le sud-ouest de la France. In J. J. Symoens, S. S. Hooper, P. Compère [eds.], *Studies on Aquatic Vascular Plants*, pp. 390-393. Royal Botanical Society of Belgium, Brussels.
- DUTARTRE, A., V. BERTRIN. 2007. Méthodologie d'étude des macrophytes en plans d'eau. Mise en œuvre de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau. Cemagref-Unité de Recherche Réseaux, Epuration et Qualité des Eaux, Bordeaux.
- DUTARTRE, A., A. DELARCHE, J. DULONG. 1989. Plan de gestion de la végétation aquatique des lacs et étangs landais. Cemagref, Division Qualité des Eaux, Pêche et Pisciculture, GERA, Bordeaux, Etude n°38.
- DUTARTRE, A., J. HAURY, A. M. PLANTI-TABACCHI. 1997a. Introductions de macrophytes aquatiques et riverains dans les hydrosystèmes français métropolitains : essai de bilan. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*: 407-426.
- DUTARTRE, A., D. LEVEAU, A. MOREAU. 1997b. Suivi du développement des plantes aquatiques exotiques : propositions d'interventions - lac de Cazaux-Sanguinet et de Parentis-Biscarrosse : campagne 1997. Cemagref Bordeaux QEBX.
- DUTARTRE, A., J. HAURY, A. JIGOREL. 1999. Integrated management of *Egeria densa* in a drinking water reservoir in Morbihan (France). *Hydrobiologia* 415: 243-247.
- DZIOCK, F., K. HENLE, F. FOECKLER, K. FOLLNER, M. SCHOLZ. 2006. Biological indicator systems in floodplains-a review. *International Review of Hydrobiology* 91: 271-291.

- ECOSTAT WORKING GROUP 2.A. 2004. A ecological status: Overview of common intercalibration types.
- EIGLE, D., F. BLANCHARD. 1998. Cartographie et diagnostic des habitats rivulaires des étangs landais. Conseil Général des Landes, Mont-de-Marsan.
- FALCONER, I. R. 2006. Cyanobacterial toxins of drinking water supplies: Cylindrospermopsins and microcystins. CRS Press, Boca Raton, Florida.
- FARE, A., A. DUTARTRE, J. P. REBILLARD. 2001. Les principaux végétaux aquatiques du Sud-Ouest de la France. Agence de l'Eau Adour-Garonne.
- FARMER, A. M., D. H. N. SPENCE. 1986. The growth strategies and distribution of isoetids in Scottish freshwater lochs. *Aquatic Botany* 26: 247-258.
- FEIJOÓ, C., G. M. E., F. MOMO, J. TOJA. 2002. Nutrient absorption by the submerged macrophyte *Egeria densa* Planch.: Effect of ammonium and phosphorus availability in the water column on growth and nutrient uptake. *Limnetica* 21: 93-104.
- FELDMANN, T., P. NÖGES. 2007. Factors controlling macrophyte distribution in large shallow Lake Vörtsjärv. *Aquatic Botany* 87: 15-21.
- FIGUEROLA, J., A. J. GREEN. 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* 47: 483-494.
- FOTT, B., G. HUBER PESTALOZZI. 1972. Das Phytoplankton des Süsswassers: Teil. 6, Chlorophyceae (Grünalgen) Ordnung: Tetrasporales, Stuttgart, DEU.
- FRANÇOIS, Y. 1948. Recherche sur l'hydrobiologie piscicole des étangs des Landes, L'étang de Lacanau. *Annales de la Station Centrale d'Hydrobiologie Appliquée* 2: 129-144.
- GAUDILLAT, V., J. HAURY. 2002. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 3 - Habitats humides, Cahiers d'habitats Natura 2000, La documentation française, Paris.
- GHOSAL, S., M. ROGERS, A. WRAY. 2000. The turbulent life of phytoplankton. Center for Turbulence Research Proceedings of the Summer Program: 31-45.
- GISLÉN, T. 1948. Aerial plankton and its conditions of life. *Biological Reviews* 23: 109-126.
- GOLTERMAN, H. L., R. S. CLYMO, M. A. M. OHNSTAD. 1978. Methods of physical and chemical analysis of fresh water. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- GORDON, A. D. 1999. Classification. Chapman and Hall.
- GUPTA, S., S. C. AGRAWAL. 2006. Survival of blue-green algae under stress conditions. *Folia Microbiologica (Praha)* 51: 121-128.
- HAGER, H. A. 2004. Competitive effect versus competitive response of invasive and native wetland plant species. *Oecologia* 139: 140-149.
- HAGERTHEY, S. E., W. C. KERFOOT. 2005. Spatial variation in groundwater-related resource supply influences freshwater benthic algal assemblage composition. *Journal of the North American Benthological Society* 24: 807-819.
- HAMM, C. E., V. ROUSSEAU. 2003. Composition, assimilation and degradation of *Phaeocystis globosa*-derived fatty acids in the North Sea. *Journal of Sea Research* 50: 271- 283.
- HAURY, J. 2002a. Habitats humides: Plans d'eau eutrophes avec végétation enracinée avec ou sans feuilles flottantes. In V. Gaudillat, J. Haury [eds.], Cahiers d'habitats Natura 2000, pp. 117-121. La documentation française.
- _____. 2002b. Habitats humides: Plans d'eau eutrophes avec dominance de macrophytes libres submergés. In V. Gaudillat, J. Haury [eds.], Cahiers d'habitats Natura 2000, pp. 122-125. La documentation française.
- _____. 2002c. Habitats humides: Plans d'eau eutrophes avec dominance de macrophytes libres flottant à la surface de l'eau. In V. Gaudillat, J. Haury [eds.], Cahiers d'habitats Natura 2000, pp. 126-128. La documentation française.

- HAURY, J., M.-C. PELTRE. 1993. Intérêts et limites des "indices macrophytes" pour qualifier la mésologie et la physico-chimie des cours d'eau : exemples armoricains, picard et lorrains. *Annales de Limnologie* 29: 239-253.
- HAURY, J., M.-C. PELTRE, M. TREMOLIERES, J. BARBE, G. THIEBAUT, I. BERNEZ, H. DANIEL, P. CHATENET, G. HAAN-ARCHIPOF, S. MULLER, A. DUTARTRE, C. LAPLACE-TREYTURE, A. CAZAUBON, E. LAMBERT-SERVIEN. 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.
- HAVENS, K. E., R. T. JAMES, T. L. EAST, V. H. SMITH. 2003. N:P ratios, light limitation, and cyanobacterial dominance in a subtropical lake impacted by non-point source nutrient pollution. *Environmental Pollution* 122: 379-390.
- HILLEBRAND, H., C.-D. DÜRSELEN, D. KIRSCHTEL, U. POLLINGER, T. ZOHARY. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403-424.
- HINDÁK, F. 1988. Planktic species of two related genera *Cylindrospermopsis* and *Anabaenopsis* from Western Slovakia. *Archiv für Hydrobiologie - Supplement 80, 1-4/ Algological Studies* 50-53: 283-302.
- _____. 2006. Three planktonic cyanophytes producing water blooms in Western Slovakia. *Czech Phycology* 6: 59-67.
- HINDÁK, F., A. HINDÁKOVÁ. 2002. Cyanophytes and algae of gravel pit lakes in Bratislava, Slovakia. International Conference on Limnology of Shallow Lakes, Balatonfüred, Hungary.
- HOFMANN, G. 1994. Aufwuchs-Diatomeen in Seen und ihre Eignung als Indikatoren der Trophie. J. Cramer, Stuttgart.
- _____. 1999. Trophiebewertung von Seen anhand von Aufwuchsdiatomeen. In W. Tümping, G. Friedrich [eds.], Methoden der Biologischen Wasseruntersuchung. Band 2. Biologische Gewässeruntersuchung., pp. 319-333. Gustav Fischer Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm.
- HOOPER, D. U., F. S. CHAPIN III, J. J. EWEL, A. HECTOR, P. INCHAUSTI, S. LAVOREL, J. H. LAWTON, D. M. LODGE, M. LOREAU, S. NAEEM, B. SCHMID, H. SETÄLÄ, A. J. SYMSTAD, J. VANDERMEER, D. A. WARDLE. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- HÖRNSTRÖM, E. 1981. Trophic characterisation of lakes by means of qualitative phytoplankton analysis. *Limnologica* 13: 249-361.
- HUBER PESTALOZZI, G. 1941. Das Phytoplankton des Süßwassers Systematik und Biologie. Chrysophyceen Farblose Flagellaten Heterokonten. 2. Teil, 1 Hälfte. Schweizerbart, Stuttgart.
- _____. 1961. Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. Chlorophyceae (Grünalgen), Ordnung: Volvocales, 5. Teil. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- HUGHES, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15: 56-61.
- HUSZAR, V., C. KRUK, N. CARACO. 2003. Steady-state assemblages of phytoplankton in four temperate lakes (NE U.S.A.). *Hydrobiologia* 502: 97-109.
- HUSZAR, V. L. M., N. F. CARACO. 1998. The relationships between phytoplankton composition and physical-chemical variables: a comparison of taxonomic and morphological-functional descriptors in six temperate lakes. *Freshwater Biology* 40: 679-696.

- INSTITUT DE GEODYNAMIQUE. 1987a. Synthèse des résultats Université de Bordeaux 3.
- _____. 1987b. Qualité des eaux du système lacustre, bilan de matières, hydrobiologie et évolution de l'état du lac Université de Bordeaux 3, Bordeaux, 3.
- IPCC. 2007. Climate change 2007: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland.
- IZAGUIRRE, I., G. MATALONI, L. ALLENDE. 2001. Summer fluctuations of microbial planktonic communities in a eutrophic lake—Cierva Point, Antarctica. *Journal of Plankton Research* 23: 1095-1109.
- JEFFREY, S. W., G. F. HUMPHREY. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1, c2 in higher plants, algae, and natural phytoplankton *Biochimie und Physiologie der Pflanzen* 167: 191-194.
- JOHN, D. M., B. A. WHITTON, A. J. BROOK. 2003. The freshwater algal flora of the British Isles: an identification guide to freshwater and terrestrial algae. Cambridge University Press, Cambridge.
- JOOSTEN, A. M. T. 2006. Flora of the blue-green algae of the Netherlands. I. The non filamentous species of inland waters. KNNV Publishing, Utrecht.
- JUN, S., L. DONGYAN. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331-1346.
- KELLY, M., G. 1996. Discussion on diatom-based methods. In B. A. Whitton, E. Rott [eds.], Use of Algae for monitoring rivers II, 79-86. Studia Student. G.m.b.H., Innsbruck Austria 17-19 Sept. 95.
- KESAULYA, I., S. C. LETERME, J. G. MITCHELL, L. SEURONT. 2008. The impact of turbulence and phytoplankton dynamics on foam formation, seawater viscosity and chlorophyll concentration in the eastern English Channel. *Oecologia* 50: 167-182.
- KING, L., G. CLARKE, H. BENNION, M. KELLY, M. YALLOP. 2006. Recommendations for sampling littoral diatoms in lakes for ecological status assessments. *Journal of Applied Phycology* 18: 15-25.
- KIRK, J. T. O. 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Melbourne.
- KOMÁREK, J. 2005. Phenotype diversity of the heterocytous cyanoprokaryotic genus *Anabaenopsis*. *Czech Phycology* 5: 1-35.
- KOMÁREK, J., B. FOTT. 1983. Chlorophyceae (Grünalgen), Ordnung: Chlorococcales. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- KOMÁREK, J., K. ANAGNOSTIDIS. 1999. Cyanoprokaryota 1.Teil: Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/1. Gustav Fischer, Stuttgart.
- KOMÁREK, J., G. CRONBERG. 2001. Some chroococcalean and oscillatorialean Cyanoprokaryotes from African lakes, ponds and pools. *Nova Hedwigia* 73: 129-160.
- KOMÁREK, J., J. KOMÁRKOVÁ-LEGNEROVÁ. 2002. Contribution to the knowledge of planktic cyanoprokaryotes from central Mexico. *Preslia* 74: 207-233.
- KOMÁREK, J., K. ANAGNOSTIDIS. 2005. Cyanoprokaryota 2.Teil: Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/2. Elsevier, München.
- KOMÁREK, J., J. KOMÁRKOVÁ-LEGNEROVÁ. 2007. Several rare freshwater planktic Cyanobacteria (Cyanoprokaryotes) from reservoirs in South America. *Hoehnea* 34: 49-58.
- KOMÁREK, J., H. KLING, J. KOMÁRKOVÁ. 2003. Filamentous cyanobacteria. In J. D. Wehr, R. G. Sheath [eds.], Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification, pp. 117-196. Academic Press, San Diego, CA.
- KOMÁRKOVÁ, J., R. TAVERA. 2003. Steady state of phytoplankton assemblage in the tropical Lake Catemaco (Mexico). *Hydrobiologia* 502: 187-196.

- KOUWETS, F. A. C. 1991. Notes on the morphology and taxonomy of some rare or remarkable desmids (Chlorophyta, Zygnemaphyceae) from South-West France. *Nova Hedwigia* 53: 383-408.
- _____. 1998. Southern elements in the desmid flora of France. *Biologia, Bratislava* 53: 445-455.
- KRAMMER, K. 1997. Die cymbelloiden Diatomeen. Eine Monographie der weltweit bekannten Taxa. Teil 1. Allgemeines und Encyonema. J. Cramer, Stuttgart.
- _____. 2000. The genus *Pinnularia*. In H. Lange-Bertalot [ed.], *Diatoms of Europe*, 1-703. A.R.G. Gantner Verlag K.G.
- KRAMMER, K., H. LANGE-BERTALOT. 1986 - 1991. Bacillariophyceae 1. Teil: Naviculaceae ; 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae ; 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae ; 4. Teil: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. G. Fischer Verlag., Stuttgart.
- KRISTIANSEN, J. 1996. Dispersal of freshwater algae - a review. *Hydrobiologia* 336: 151-157.
- _____. 2008. Dispersal and biogeography of silica-scaled chrysophytes. *Biodiversity and Conservation* 17: 419-426.
- KRUK, C., N. MAZZEO, G. LACEROT, C. S. REYNOLDS. 2002. Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement *Journal of Plankton Research* 24: 901-912.
- LACHAVANNE, J. B. 1985. The influence of accelerated eutrophication on the macrophytes of Swiss lakes: abundance and distribution. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 22: 2950-2955.
- LAMBERT-SERVIEN, E., G. CLEMENCEAU, O. GABORY, E. DOUILLARD, J. HAURY. 2006. Stoneworts (Characeae) and associated macrophyte species as indicators of water quality and human activities in the Pays-de-la-Loire region, France. *Hydrobiologia* 570: 107-115.
- LAMBERT, E. 2002. Habitats humides: Communautés à characées des eaux oligo-mésotrophes faiblement acides à faiblement alcalines. In V. Gaudillat, J. Haury [eds.], *Cahiers d'habitats Natura 2000*, pp. 107-111. La documentation française.
- LECOINTE, C., M. COSTE, J. PRYGIEL. 1993. Omnidia - Software for taxonomy, calculation of diatom indices and inventories management. *Hydrobiologia* 269/270: 509-513.
- LEHMANN, A., J.-B. LACHAVANNE. 1999. Changes in the water quality of Lake Geneva indicated by submerged macrophytes. *Freshwater Biology* 42: 457-466.
- LEITÃO, M., L. LÉGLIZE. 2000. Long-term variations of epilimnetic phytoplankton in an artificial reservoir during a 10-year survey. *Hydrobiologia* 424: 39-49.
- LEITÃO, M., A. COUTE. 2003. Etat des connaissances sur le genre *Cylindrospermopsis* en France. *Cryptogamie, Algologie* 24: 167-187.
- _____. 2005. Guide pratique des Cyanobactéries planctoniques du Grand Ouest de la France. Agence de l'Eau Seine-Normandie, Honfleur.
- LEITÃO, M., S. M. MORATA, S. RODRIGUEZ, J. P. VERGON. 2003. The effect of perturbations on phytoplankton assemblages in a deep reservoir (Vouglans, France). *Hydrobiologia* 502: 73-83.
- LENZENWEGER, R. 1997. Desmidiaceenflora von Österreich Teil 2. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin.
- LEPISTÖ, L., A.-L. HOLOPAINEN, H. VUORISTO. 2004. Type-specific and indicator taxa of phytoplankton as a quality criterion for assessing the ecological status of Finnish boreal lakes. *Limnologia* 34: 236-248.
- LEPISTÖ, L., A.-L. HOLOPAINEN, H. VUORISTO, S. REKOLAINEN. 2006. Phytoplankton assemblages as criterion in the ecological classification of lakes in Finland. *Boreal Environment Research* 11: 35-44.

- LEVINE, S. N., D. W. SCHINDLER. 1999. Influence of nitrogen to phosphorus supply ratios and physicochemical conditions on cyanobacteria and phytoplankton species composition in the Experimental Lakes Area, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 451-466.
- LITCHMAN, E., C. A. KLAUSMEIER. 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 615-639.
- MADRANGE, L., P. CHABOURY, O. FERRANDON, M. MAZET, J. RODEAUD. 1993. Etude de la formation et de la stabilité des mousses chimiques de surface de la Vienne. *Revue des sciences de l'eau* 6: 315-333.
- MAGURRAN, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton.
- MÄKELÄ, S., E. HUITU, L. ARVOLA. 2004. Spatial patterns in aquatic vegetation composition and environmental covariates along chains of lakes in the Kokemäenjoki watershed (S. Finland). *Aquatic Botany* 80 253-269.
- MAREŠ, J., J. KAŠTOVSKÝ, G. MCGREGOR, J. KOMÁREK. 2008. The little known pseudofilamentous cyanobacterium *Wolskyella* (Synechococcales). *Nova Hedwigia* 87: 221-230.
- MAZUR, H., J. LEWANDOWSKA, A. BŁASZCZYKA, A. KOT, M. PLIŃSKI. 2003. Cyanobacterial toxins in fresh and brackish waters of Pomorskie province (Northern Poland). *Oceanological and Hydrobiological Studies* 32: 15-26.
- MAZZEO, N., L. RODRÍGUEZ-GALLEGO, C. KRUK, M. MEERHOFF, J. GORGA, G. LACEROT, F. QUINTANS, M. LOUREIRO, D. LARREA, F. GARCÍA-RODRÍGUEZ. 2003. Effects of *Egeria densa* Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. *Hydrobiologia* 506-509: 591-602.
- MCCARTHY, J. J. 1980. Nitrogen. In I. Morris [ed.], *The physiological ecology of phytoplankton*, 191-233. Blackwell, Oxford.
- MCCREARY, N. J. 1991. Competition as a mechanism of submersed macrophyte community structure. *Aquatic Botany* 41: 177-193.
- MCCUNE, B., M. J. MEFFORD. 1999. PC-ORD: Multivariate analysis of ecological data, version 4. MjM Software Design, Oregon.
- MELZER, A. 1999. Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiologia* 395/396: 181-190.
- MISCHKE, U., U. RIEDMÜLLER, E. HOEHN, I. SCHÖNFELDER, B. NIXDORF. 2008. Description of the German system for phytoplankton-based assessment of lakes for implementation of the EU Water Framework Directive (WFD). In U. Mischke, B. Nixdorf [eds.], 117-146. Eigenverlag BTU Cottbus.
- MITCHELL, S. F. 1989. Primary production in a shallow eutrophic lake dominated alternately by phytoplankton and by submerged macrophytes. *Aquatic Botany* 33: 101-110.
- MOSS, B., D. STEPHEN, C. ALVAREZ, E. BECARES, W. V. D. BUND, S. E. COLLINGS, E. V. DONK, E. D. EYTO, T. FELDMANN, C. FERNÁNDEZ-ALÁEZ, M. FERNÁNDEZ-ALÁEZ, R. J. M. FRANKEN, F. GARCÍA-CRIADO, E. M. GROSS, M. GYLLSTRÖM, L.-A. HANSSON, K. IRVINE, A. JÄRVALT, J.-P. JENSEN, E. JEPPESEN, T. KAIRESAALO, R. KORNIJÓW, T. KRAUSE, H. KÜNNAP, A. LAAS, E. LILL, B. LORENS, H. LUUP, M. R. MIRACLE, P. NÖGES, T. NÖGES, M. NYKÄNEN, I. OTT, W. PECZULA, E. T. H. M. PEETERS, G. PHILLIPS, S. ROMO, V. RUSSELL, J. SALUJÕE, M. SCHEFFER, K. SIEWERTSEN, H. SMAL, C. TESCH, H. TIMM, L. TUVIKENE, I. TONNO, T. VIRRO, E. VICENTE, D. WILSON. 2003. The determination of ecological status in shallow lakes - a tested system (ECOFRAME) for implementation of the European Water Framework Directive. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: 507-549.

- MOUSTAKA-GOUNI, M., K. A. KORMAS, E. VARDAKAC, M. KATSIPIA, S. GKELISA. 2009. *Raphidiopsis mediterranea* Skuja represents non-heterocytous life-cycle stages of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju in Lake Kastoria (Greece), its type locality: evidence by morphological and phylogenetic analysis. *Harmful Algae* 8: 864-872.
- MOYLE, J. B. 1945. Some chemical factors influencing the distribution of aquatic plants in Minnesota. *The American Midland Naturalist* 34: 402-420.
- MULLER, S. 2004. Plantes invasives en France. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- MUR, L. R., O. M. SKULBERG, H. UTKILEN. 1999. Cyanobacteria in the environment. In I. Chorus, J. Bartram [eds.], *Toxic Cyanobacteria in Water: A guide to their public health consequences, monitoring and management*. WHO, New York.
- NASELLI-FLORES, L. 1998. Phytoplankton assemblages in reservoirs: is it chemical or physical constraints which regulate their structure? *International Review of Hydrobiology* 83: 351-360.
- _____. 2000. Phytoplankton assemblages in twenty-one Sicilian reservoirs: relationships between species composition and environmental factors. *Hydrobiologia* 424: 1-11.
- NASELLI-FLORES, L., R. BARONE. 2003. Steady-state assemblages in a Mediterranean hypertrophic reservoir. The role of *Microcystis* ecomorphological variability in maintaining an apparent equilibrium. *Hydrobiologia* 502: 133-143.
- _____. 2007. Pluriannual morphological variability of phytoplankton in a highly productive Mediterranean reservoir (Lake Arancio, Southwestern Sicily). *Hydrobiologia* 578: 87-95.
- NASELLI-FLORES, L., J. PADISÁK, M. ALBAY. 2007. Shape and size in phytoplankton ecology: do they matter? *Hydrobiologia* 578: 157-161.
- NEW HAMPSHIRE DEPARTMENT OF ENVIRONMENTAL SERVICES. 2001. Lake foam, Environmental Fact Sheet, 1.
- NIXDORF, B., U. MISCHKE, J. RÜCKER. 2003. Phytoplankton assemblages and steady state in deep and shallow eutrophic lakes – an approach to differentiate the habitat properties of Oscillatoriales. *Hydrobiologia* 502: 111-121.
- NIXDORF, B., A. REKTINS, U. MISCHKE. 2008. Framework Directive (WFD) - Phytoplankton and Lakes Standards and Thresholds for Impact Assessment. In M. Schmidt, J. Glasson, L. Emmelin, H. Helbron [eds.], *Standards and Thresholds of the EU Water*. Springer-Verlag.
- O.C.D.E. 1982. Eutrophisation des eaux: méthode de surveillance, d'évaluation et de lutte. Organisation de Coopération et de Développement Economiques, Paris.
- O'FARRELL, I., P. DE TEZANOS PINTO, I. IZAGUIRRE. 2007. Phytoplankton morphological response to the underwater light conditions in a vegetated wetland. *Hydrobiologia* 578: 65-77.
- OBSERVATOIRE NATIONAL DE LA FAUNE SAUVAGE ET DE SES HABITATS. 2005. Grippe aviaire. Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, Paris.
- OLENINA, I., S. HAJDU, I. EDLER, A. ANDERSSON, N. WASMUND, S. BUSCH, J. GÖBEL, S. GROMISZ, S. HUSEBY, M. HUTTUNEN, A. JAANUS, P. KOKKONEN, I. LEDAINE, E. NIEMKIEWICZ. 2006. Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea. *Baltic Sea Environment Proceedings* 106: 1-144.
- OLIVER, R. L., G. G. GANF. 2000. Freshwater blooms. In B. A. Whitton, M. Potts [eds.], *The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space*, pp. 149-194. Kluwer Academic Publisher, The Netherlands.
- OLRIK, K., P. BLOMQUIST, P. BRETTUM, G. CRONBERG, P. ELORANTA. 1998. Methods for quantitative assessment of phytoplankton in freshwaters. Naturvårdsverket Förlag, Stockholm.

- PADISÁK, J. 1992. Seasonal succession of phytoplankton in a large shallow lake (Balaton, Hungary): a dynamic approach to ecological memory, its possible role and mechanisms. *Journal of Ecology* 80: 217-230.
- _____. 1997. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszyńska) Seenayya et Subba Raju, an expanding, highly adaptive cyanobacterium: worldwide distribution and review of its ecology. *Archiv für Hydrobiologie - Supplement* 107: 563-593.
- _____. 2005. Phytoplankton. In P. E. Sullivan, C. S. Reynolds [eds.], *The Lakes Handbook: Limnology and limnetic ecology*, pp. 251-308. Blackwell Publishing, United Kingdom.
- PADISÁK, J., R. ADRIAN. 1999. Biovolumen. In W. Tümping, G. Friedrich [eds.], *Methoden der Biologischen Wasseruntersuchung 2. Biologische Gewässeruntersuchung*, pp. 334-367. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- PADISÁK, J., C. S. REYNOLDS. 2003. Shallow lakes: the absolute, the relative, the functional and the pragmatic. *Hydrobiologia* 506-509: 1-11.
- PADISÁK, J., É. SORÓCZKI-PINTÉR, Z. REZNER. 2003a. Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton – an experimental study. *Hydrobiologia* 500: 243-257.
- PADISÁK, J., L. CROSSETTI, L. NASELLI-FLORES. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621: 1-19.
- PADISÁK, J., G. BORICS, I. GRIGORSZKY, E. SORÓCZKI-PINTER. 2006. Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive: the assemblage index. *Hydrobiologia* 553: 1-14.
- PADISÁK, J., L. KRIENITZ, W. SCHEFFLER, R. KOSCHEL, J. KRISTIANSEN, I. GRIGORSZKY. 1998. Phytoplankton succession in the oligotrophic Lake Stechlin (Germany) in 1994 and 1995. *Hydrobiologia* 369-370: 179-197.
- PADISÁK, J., G. BORICS, G. FEHÉR, I. GRIGORSZKY, I. OLDAL, A. SCHMIDT, Z. ZÁMBÓNÉ-DOMA. 2003b. Dominant species, functional assemblages and frequency of equilibrium phases in late summer phytoplankton assemblages in Hungarian small shallow lakes. *Hydrobiologia* 502: 157-168.
- PALMER, C. M. 1969. A composite rating of algae tolerating organic pollution. *Journal of Phycology* 5: 78-82.
- _____. 1980. *Algae and water pollution: the identification, significance, and control of algae in water supplies and in polluted water*. Castle House Publications Ltd, London.
- PARMESAN, C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 637-669.
- PEŁECHATA, A., M. PEŁECHATY, A. PUKACZ. 2006. Cyanoprokaryota of shallow lakes of Lubuskie Lakeland (mid-western Poland). *Oceanological and Hydrobiological Studies* 35: 3-14.
- PELLOUIN-GROUHEL, A., A. ROMANA. 2006. Mise en oeuvre de la DCE dans les zones littorales : préconisations pour le contrôle de surveillance et éléments pour le contrôle opérationnel. *La houille blanche*: 68-74.
- PETCHEY, O. L., A. HECTOR, K. J. GASTON. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85: 847-857.
- PHILLIPS, G. L. 2005. Eutrophication of shallow temperate lakes. In P. E. Sullivan, C. S. Reynolds [eds.], *The Lakes Handbook: Lake restoration and rehabilitation*, pp. 261-278. Blackwell Publishing, United Kingdom.
- PIELOU, E. C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley-Interscience, New York.
- POTTS, M. 1999. Mechanisms of desiccation tolerance in cyanobacteria. *European Journal of Phycology* 34: 319-328.

- PRESTON, C. D., J. M. CROFT. 2001. Aquatic plants in Britain and Ireland. Harley Books, Colchester, England.
- PRYGIEL, J., J. HAURY. 2006. Monitoring methods based on algae and macrophytes *In* G. Ziglio, M. Siligardi, G. Flaim [eds.], Biological Monitoring of Rivers, pp.155-170. John Wiley & Sons, Ltd.
- PRYGIEL, J., M. COSTE, J. BUKOWSKA. 1999. Review of the major diatom-based techniques for the quality assessment of rivers - State of the art in Europe. *In* J. Prygiel, B. A. Whitton, J. Bukowska [eds.], Use of algae for monitoring rivers III, pp. 224-238. Agence de l'Eau Artois Picardie, Douai.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- REYNOLDS, C. S. 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Ecography* 3: 141-159.
- _____. 1984a. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. *Freshwater Biology* 14: 111-142.
- _____. 1984b. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge.
- _____. 2006. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge.
- REYNOLDS, C. S., V. L. M. HUSZAR, C. KRUK, L. NASSELI-FLORES, S. MELO. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24: 417- 428.
- ROBBINS, R. A., J. BAULD, D. J. CHAPMAN. 1998. Chemistry of the sheath of the cyanobacterium *Lyngbya aestuarii* Lied. *Cryptogamie, Algologie* 19: 169-178.
- RODRIGUEZ, P., H. PIZARRO. 2007. Phytoplankton productivity in a highly colored shallow lake of a South American floodplain. *Wetlands* 27: 1153-1160
- RODRÍGUEZ, P. L. 2008. Estructura y producción primaria del fitoplancton y perifiton en un humedal del bajo Paraná. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- ROLLAND, A. 2009. Dynamique et diversité du phytoplancton dans le Réservoir Marne (bassin versant de la Seine). Thèse de Doctorat, Université de Savoie, Chambéry.
- ROLLAND, A., F. BERTRAND, M. MAUMY, S. JACQUET. 2009. Assessing phytoplankton structure and spatio-temporal dynamics in a freshwater ecosystem using a powerful multiway statistical analysis. *Water Research* 43: 3155-3168.
- RØRSLETT, B., P. BRETTUM. 1989. The genus *Isoëtes* in Scandinavia: An ecological review and perspectives. *Aquatic Botany* 35: 223-261.
- ROSÉN, G. 1981. Phytoplankton indicators and their relations to certain chemical and physical factors. *Limnologica (Berlin)* 13: 263-290.
- ROTT, E. 1981. Some results from phytoplankton counting intercalibrations. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 43: 34-62.
- _____. 1984. Phytoplankton as biological parameter for the trophic characterization of lakes. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie* 22: 1078-1085.
- ROUND, F. E., R. M. CRAWFORD, D. G. MANN. 1990. The Diatoms. Biology & morphology of the genera. Cambridge University Press, Cambridge.
- S.A.G.E. 2004. Lacs Médocains: Etat des lieux. Schéma d'Aménagement et de Gestion des Eaux, Hourtin.
- _____. 2005a. Territoire du SAGE des Lacs Médocains : Etude de la qualité des eaux superficielles - Année 2004. Schéma d'Aménagement et de Gestion des Eaux, Hourtin.
- _____. 2005b. Lacs Médocains: Etat des lieux. Schéma d'Aménagement et de Gestion des Eaux, Hourtin.

- SABATER, S., E. Y. HAWORTH. 1995. An assessment of recent trophic changes in Windermere South Basin (England) based on diatom remains and fossil pigments. *Journal of Palaeolimnology* 14: 151-163.
- SALMASO, N. 1996. Seasonal variation in the composition and rate of change of the phytoplankton community in a deep subalpine lake (Lake Garda, Northern Italy). An application of nonmetric multidimensional scaling and cluster analysis. *Hydrobiologia* 337: 49-68.
- SAND-JENSEN, K. 1998. Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams. *Freshwater Biology* 39: 663-679.
- SAND-JENSEN, K., J. BORUM. 1991. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany* 41: 137-175.
- SARTHOU, G., K. R. TIMMERMANS, S. BLAIN, P. TREGUER. 2005. Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *Journal of Sea Research* 53: 25-42.
- SCHAUMBURG, J., C. SCHRANZ, G. HOFMANN, D. STELZER, S. SCHNEIDER, U. SCHMEDTJE. 2004a. Macrophytes and phytobenthos as indicators of ecological status in German lakes- a contribution to the implementation of the Water Framework Directive. *Limnologica* 34: 302-314.
- SCHAUMBURG, J., U. SCHMEDTJE, C. SCHRANZ, B. KÖPF, S. SCHNEIDER, D. STELZER, G. HOFMANN. 2004b. Instruction protocol for the ecological assessment of lakes for implementation of the EU Water Framework Directive: macrophytes and phytobenthos., Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft.
- SCHAUMBURG, J., C. SCHRANZ, J. FOERSTER, A. GUTOWSKI, G. HOFMANN, P. MEILINGER, S. SCHNEIDER, U. SCHMEDTJE. 2004c. Ecological classification of macrophytes and phytobenthos for rivers in Germany according to the Water Framework Directive. *Limnologica* 34: 283-231.
- SCHEFFER, M. 2001. Alternative attractors of shallow lakes. *The Scientific World* 1: 254-263.
- _____. 2004. Ecology of shallow lakes. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- SCHEFFER, M., M. R. DE REDELIJKHEID, F. NOPPERT. 1992. Distribution and dynamics of submerged vegetation in a chain of shallow eutrophic lakes. *Aquatic Botany* 42: 199-216.
- SCHEFFER, M., S. RINALDI, A. GRAGNANI, L. R. MUR, E. G. VAN NES. 1997. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology* 78: 272-282.
- SCHIEMER, F., M. PROSSER. 1976. Distribution and biomass of submerged macrophytes in Neusiedlersee. *Aquatic Botany* 2: 289-307.
- SCHMIEDER, K. 1997. Littoral zone - GIS of Lake Constance: a useful tool in lake monitoring and autecological studies with submersed macrophytes. *Aquatic Botany* 58: 333-346.
- SCHMITT, C. 2005. A field guide to aquatic phenomena, www.umaine.edu/WaterResearch/FieldGuide. Mitchell Center at the University of Maine, the U.S. Geological Survey Water Resources Research Institutes Program, Maine.
- SCHUTTEN, J., J. DAINY, A. J. DAVY. 2005. Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. *Journal of Ecology* 93: 556-571.
- SCHWARTZ, M. W., C. A. BRIGHAM, J. D. HOEKSEMA, K. G. LYONS, M. H. MILLS, P. J. VAN MANTGEM. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* 122: 297-305.
- SEDDON, B. 1972. Aquatic macrophytes as limnological indicators. *Freshwater Biology* 2: 107-130.

- SENNA, P. A. C., A. DELAZARI, C. L. SANT' ANNA. 1999. A new planktic cyanoprokaryotic species, *Cyanodictyon tropicalis* (Cyanophyceae) from Espirito Santo State (Southeastern), Brazil. *Algological Studies* 94: 293-303.
- SILVA, P. C., P. W. BASSON, R. L. MOE. 1996. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean *University of California Publications in Botany* 79: 1-1259.
- SIMBERLOFF, D., T. DAYAN. 1991. The Guild Concept and the Structure of Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115-143.
- SIVER, P. A., J. S. CHOCK. 1986. Phytoplankton dynamics in a chrysophycean lake. In J. Kristiansen, R. A. Andersen [eds.], *Chrysophytes: aspects and problems*, pp. 165-183. Cambridge University Press.
- SIVONEN, K., G. JONES. 1999. Cyanobacterial toxins. In I. Chorus, J. Bartram [eds.], *Toxic Cyanobacteria in Water: A guide to their public health consequences, monitoring and management*. WHO, New York.
- SLÁDEČEK, V. 1973. System of water quality from the biological point of view. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft – Ergebnisse der Limnologie* 7: 218.
- SMAYDA, T. J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 8: 353-414.
- _____. 1974. Some experiments on the sinking characteristics of two freshwater diatoms. *Limnology and Oceanography* 19: 628-635.
- SMITH, V. H., V. J. BIERMAN, B. L. JONES, K. E. HAVENS. 1995. Historical trends in the Lake Okeechobee ecosystem IV. Nitrogen:phosphorus ratios, cyanobacterial dominance, and nitrogen fixation potential. *Archiv für Hydrobiologie. Supplementband. Monographische Beiträge* 107: 71-88.
- SOLHEIM, L. A., S. REKOLAINEN, S. MOE, L. CARVALHO, G. PHILLIPS, R. PTACNIK, W. PENNING, L. TOTH, C. O'TOOLE, A.-K. SCHARTAU, T. HESTHAGEN. 2008. Ecological threshold responses in European lakes and their applicability for the Water Framework Directive (WFD) implementation: synthesis of lakes results from the REBECCA project. *Aquatic Ecology* 42: 317-334.
- SOMMER, U., Z. M. GLIWICZ, W. LAMPERT, A. DUNCAN. 1986. PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archives of Hydrobiology* 106: 433-471.
- SONDERGAARD, M., E. JEPPESEN, J. P. JENSEN, S. L. AMSINCK. 2005. Water Framework Directive: ecological classification of Danish lakes. *Journal of Applied Ecology* 42: 616-629.
- SOUZA, M., C. BARROS, F. BARBOSA, É. HAJNAL, J. PADISÁK. 2008. Role of atelomixis in replacement of phytoplankton assemblages in Dom Helvécio Lake, South-East Brazil. *Hydrobiologia* 607: 211-224.
- SPENCE, D. H. N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Advances in Ecological Research* 12: 37-125.
- SPIJKERMAN, E., P. COESEL. 1998. Ecophysiological characteristics of two planktonic desmid species originating from trophically different lakes. *Hydrobiologia* 369-370: 109-116.
- STAL, L. J. 2000. Cyanobacterial mats and stromatolites. In B. A. Whitton, M. Potts [eds.], *The ecology of cyanobacteria: Their diversity in space and time*, 61-120. Kluwer Academic Publisher, The Netherlands.
- STARMARCH, K. 1985. *Chrysophyceae und Haptophyceae*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- STELZER, D., S. SCHNEIDER, A. MELZER. 2005. Macrophyte-based assessment of lakes—a contribution to the implementation of the European Water Framework Directive in Germany. *International Review of Hydrobiology* 90: 223-237.

- STENGER-KOVÁCS, C., K. BUCZKÓ, É. HAJNAL, J. PADISÁK. 2007. Epiphytic, littoral diatoms as bioindicators of shallow lake trophic status: Trophic Diatom Index for Lakes (TDIL) developed in Hungary. *Hydrobiologia* 589: 141-154.
- SUN, J., D. LIU. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331-1346.
- SUTHERLAND, J. M., M. HERDMAN, W. D. P. STEWART. 1979. Akinetes of cyanobacterium *Nostoc* PCC 7524: macromolecular composition, structure and control of differentiation. *Journal of General Microbiology* 115: 273-287.
- SZCZEPOCKA, E., B. SZULC. 2009. The use of benthic diatoms in estimating water quality of variously polluted rivers. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 38: 17-26.
- SZILÁGYI, F., É. ÁCS, G. BORICS, B. HALASI-KOVÁCS, P. JUHÁSZ, B. KISS, T. KOVÁCS, Z. MÜLLER, G. LAKATOS, J. PADISÁK, P. POMOGYI, C. STENGER-KOVÁCS, K. É. SZABÓ, E. SZALMA, B. TÓTHMÉRÉSZ. 2008. Application of water framework directive in Hungary: development of biological classification systems. *Water Science and Technology* 58: 2117-2125.
- SZMEJA, J. 1987. The ecology of *Lobelia dortmanna* L. I. The plasticity of individuals within a constant depth interval in oligotrophic lakes. *Ekologia Polska* 35: 497-522.
- SZMEJA, J., A. GAŁKA. 2008. Phenotypic responses to water flow and wave exposure in aquatic plants. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 77: 59-65.
- SZMEJA, J., K. BANAS, K. BOCIAG. 1997. Ecological conditions and tolerance limits of isoetids along the outhern Baltic coast. *Ekologia Polska* 45: 343-359.
- TAKAMURA, N., Y. KADONO, M. FUKUSHIMA, M. NAKAGAWA, B.-H. O. KIM. 2003. Effects of aquatic macrophytes on water quality and phytoplankton communities in shallow lakes. *Ecological Research* 18: 381-395.
- TANNER, C. C., J. S. CLAYTON, R. D. S. WELLS. 1993. Effects of suspended solids on the establishment and growth of *Egeria densa*. *Aquatic Botany* 45: 299-310.
- TEIXERA, M. G. L. C., M. C. N. COSTA, V. L. P. CARVALHO, M. S. PEREIRA, E. HAGE. 1993. Gastroenteritis epidemic in the area of the Itaparica Dam, Bahia, Brazil. *Bulletin of the Pan American Health Organization* 27: 244-253.
- THIEBAUT, G., F. GUÉROLD, S. MULLER. 2002. Are trophic and diversity indices based on macrophyte communities pertinent tools to monitor water quality? *Water Research* 36: 3602-3610.
- THOMAS, R., M. MEYBECK, A. BEIM. 1996. Lakes. In D. Chapman [ed.], *Water Quality Assessments - A Guide to Use of Biota, Sediments and Water in Environmental Monitoring*. UNESCO/WHO/UNEP, London.
- THOMAZ, S. M., D. C. SOUZA, L. M. BINI. 2003. Species richness and beta diversity of aquatic macrophytes in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil): the influence of limnology and morphometry. *Hydrobiologia* 505: 119-128.
- TISON, J., Y. S. PARK, M. COSTE, J. G. WASSON, L. ECTOR, F. RIMET, F. DELMAS. 2005. Typology of diatom communities and the influence of hydro-ecoregions: A study on the French hydrosystem scale. *Water Research* 39: 3177-3188.
- TOWNSEND, C. R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 36-50.
- TREMBLAY, R., S. LEGARE, R. PIENITZ, W. F. VINCENT, R. I. HALL. 2001. Étude paléolimnologique de l'histoire trophique du lac Saint-Charles, réservoir d'eau potable de la communauté urbaine de Québec = Paleolimnological analysis of changes in the trophic status of Lake Saint-Charles, a drinking water reservoir for the Québec urban community. *Revue des sciences de l'eau* 14: 489-510.
- UTERMÖHL, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* 9: 1-38.

- VAN DAM, H., A. MERTENS. 1993. Diatoms on herbarium macrophytes as indicators for water quality. *Hydrobiologia* 269-70: 437-450.
- VAN DAM, H., A. MERTENS, J. SINKELDAM. 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 28: 117-133.
- VAN DEN BERG, M. S., M. SCHEFFER, H. COOPS, J. SIMONS. 1998. The role of characean algae in the management of eutrophic shallow lakes. *Journal of Phycology* 34: 750-756.
- VAN DEN HOEK, C., D. G. MANN, H. M. JAHNS. 1995a. Heterokontophyta: class Bacillariophyceae, Algae - An introduction to phycology, 133-159. Cambridge University Press.
- _____. 1995b. Algae - An introduction to phycology. Cambridge University Press.
- VANDEN BERGHEM, C. 1964. La végétation des rives du lac de Hourtin (Gironde, France). *Bulletin du Jardin Botanique de l'Etat à Bruxelles* 34: 243-267.
- _____. 1968. Notes sur la végétation du sud-ouest de la France. VI. - La végétation de la rive orientale de l'étang de Lacanau (Gironde, France). *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 38: 255-276.
- _____. 1969a. La végétation amphibie des rives des étangs de la Gascogne. *Bulletin du Centre d'Etude et de Recherches Scientifiques de Biarritz* 7: 893-963.
- _____. 1969b. Notes sur la végétation du sud-ouest de la France. VII. Observations sur la végétation des landes tourbeuses et tourbières du département des Landes. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 39: 383-400.
- _____. 1971. Notes sur la végétation du sud-ouest de la France. VIII. -Les fourrés et les bois fangeux. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 41: 383-395.
- VAN DONK, E., R.D. GULATI, M. P. GRIMM. 1989. Food web manipulation in Lake Zwemlust: Positive and negative effects during the first two years. *Hydrobiological Bulletin* 23: 19-34.
- VANT, W. N., R. J. DAVIES-COLLEY, J. S. CLAYTON, B. T. COFFEY. 1987. Macrophyte depth limits in North Island (New Zealand) lakes of differing clarity. *Hydrobiologia* 135: 55-60.
- VESTERGAARD, O., K. SAND-JENSEN. 2000. Alkalinity and trophic state regulate aquatic plant distribution in Danish lakes. *Aquatic Botany* 67: 85-107.
- VIDAL, L., C. KRUK. 2008. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) extends its distribution to Latitude 34°53'S: taxonomical and ecological features in Uruguayan eutrophic lakes. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 3: 142-151.
- WALSBY, A. E., C. S. REYNOLDS. 1980. Sinking and floating. In I. Morris [ed.], *The physiological ecology of phytoplankton*, 371-412. Blackwell, Oxford.
- WETZEL, R. G., G. E. LIKENS. 1991. *Limnological Analyses*. Springer-Verlag, New-York.
- WILLÉN, E. 2000. Phytoplankton in water quality assessment - an indicator concept. In P. Heinonen, G. Ziglio, A. Van der Beken [eds.], *Hydrological and limnological aspects of lake monitoring*, pp. 58-80. John Wiley & Sons, New York.
- YAMAMOTO, Y. 1975. Effect of desiccation on the germination of akinetes of *Anabaena cylindrica*. *Plant and Cell Physiology* 16: 749-752.
- YOUNG, J., A. WATT, P. NOWICKI. 2005. Towards sustainable land use: identifying and managing the conflicts between human activities and biodiversity conservation in Europe. *Conservation Biology* 14: 1641-1661.
- ZELINKA, M., P. MARVAN. 1961. Zur Präzisierung der biologischen Klassifikation der Reinheit fließender Gewässer. *Archiv für Hydrobiologie - Supplement / Algological Studies* 57: 389-407.

ANNEXE 1

Définition des états écologiques « très bon », « bon » et « moyen » selon la Directive Cadre Européenne sur l'Eau en ce qui concerne les compartiments biologiques dans les lacs.

Élément	Très bon état	Bon état	État moyen
Phytoplancton	<p>La composition taxinomique et l'abondance du phytoplancton correspondent totalement ou presque totalement aux conditions non perturbées.</p> <p>La biomasse moyenne de phytoplancton correspond aux conditions physico-chimiques caractéristiques et n'est pas de nature à altérer sensiblement les conditions de transparence caractéristiques.</p> <p>L'efflorescence planctonique est d'une fréquence et d'une intensité qui correspondent aux conditions physico-chimiques caractéristiques.</p>	<p>Légères modifications dans la composition et l'abondance des taxa planctoniques par comparaison avec les communautés caractéristiques. Ces changements n'indiquent pas de croissance accélérée des algues entraînant des perturbations indésirables de l'équilibre des organismes présents dans la masse d'eau ou de la qualité physico-chimique de l'eau ou du sédiment.</p> <p>La fréquence et l'intensité de l'efflorescence planctonique caractéristique peuvent augmenter légèrement.</p>	<p>La composition et l'abondance des taxa planctoniques diffèrent modérément de celles des communautés caractéristiques.</p> <p>L'abondance est modérément perturbée et peut être de nature à produire une forte perturbation indésirable des valeurs d'autres éléments de qualité biologique et de la qualité physico-chimique de l'eau ou du sédiment.</p> <p>La fréquence et l'intensité de l'efflorescence planctonique peuvent augmenter modérément. Une efflorescence persistante peut se produire durant les mois d'été.</p>
Macrophytes et phytobenthos	<p>La composition taxinomique correspond totalement ou presque totalement aux conditions non perturbées.</p> <p>Pas de modifications détectables dans l'abondance moyenne macrophytique et phytobenthique.</p>	<p>Légères modifications dans la composition et l'abondance des taxa macrophytiques et phytobenthiques par rapport aux communautés caractéristiques. Ces changements n'indiquent pas de croissance accélérée du phytobenthos ou de formes supérieures de vie végétale entraînant des perturbations indésirables de l'équilibre des organismes présents dans la masse d'eau ou de la qualité physico-chimique de l'eau.</p> <p>La communauté phytobenthique n'est pas perturbée par des touffes et couches bactériennes dues à des activités anthropogéniques.</p>	<p>La composition des taxa macrophytiques et phytobenthiques diffère modérément de celle de la communauté caractéristique et est sensiblement plus perturbée que dans le bon état.</p> <p>Des modifications modérées de l'abondance moyenne macrophytique et phytobenthique sont perceptibles.</p> <p>La communauté phytobenthique peut être perturbée et, dans certains cas, déplacée par des touffes et couches bactériennes dues à des activités anthropogéniques.</p>
Faune benthique invertébrée	<p>La composition et l'abondance taxinomique correspondent totalement ou presque totalement aux conditions non perturbées.</p> <p>Le ratio des taxa sensibles aux perturbations par rapport aux taxa insensibles n'indique aucune détérioration par rapport aux niveaux non perturbés.</p> <p>Le niveau de diversité des taxa d'invertébrés n'indique aucune détérioration par rapport aux niveaux non perturbés.</p>	<p>Légères modifications dans la composition et l'abondance des taxa d'invertébrés par rapport à celles des communautés caractéristiques.</p> <p>Le ratio des taxa sensibles aux perturbations par rapport aux taxa insensibles indique une légère détérioration par rapport aux niveaux non perturbés.</p> <p>Le niveau de diversité des taxa d'invertébrés indique de légères détériorations par rapport aux niveaux non perturbés.</p>	<p>La composition et l'abondance des taxa d'invertébrés diffèrent modérément de celles des communautés caractéristiques.</p> <p>D'importants groupes taxinomiques de la communauté caractéristique font défaut.</p> <p>Le ratio des taxa sensibles aux perturbations par rapport aux taxa insensibles et le niveau de diversité sont sensiblement inférieurs au niveau caractéristique et nettement inférieurs à ceux du bon état.</p>
Ichtyofaune	<p>La composition et l'abondance des espèces correspondent totalement ou presque totalement aux conditions non perturbées.</p> <p>Toutes les espèces caractéristiques sensibles aux perturbations sont présentes.</p> <p>Les structures d'âge des communautés n'indiquent guère de perturbation anthropogénique et ne révèlent pas de troubles dans la reproduction ou dans le développement d'une espèce particulière.</p>	<p>Légères modifications dans la composition et l'abondance des espèces par rapport aux communautés caractéristiques, en raison d'effets anthropogéniques sur les éléments de qualité physico-chimiques ou hydromorphologiques.</p> <p>Les structures d'âge des communautés indiquent des signes de perturbation dus aux effets anthropogéniques sur les éléments de qualité physico-chimique et hydromorphologique et, dans certains cas, révèlent des troubles dans la reproduction ou dans le développement d'une espèce particulière, en ce sens que certaines classes d'âge peuvent faire défaut.</p>	<p>La composition et l'abondance des espèces diffèrent modérément de celles des communautés caractéristiques, en raison d'effets anthropogéniques sur les éléments de qualité physico-chimique ou hydromorphologique.</p> <p>Les structures d'âge des communautés indiquent des signes importants de perturbations anthropogéniques, en ce sens qu'une proportion modérée de l'espèce caractéristique est absente ou très peu abondante.</p>

Source : <http://www.ineris.fr>

ANNEXE 2

Données sur les sédiments prélevés dans les trois stations correspondant à la zone centrale (C), rive Est (E) et Ouest (RO) des cinq lacs aquitains étudiés.

Lac	Station	Phase solide							Eau interstitielle									
		Hum. (g/100g)	MS (g/100g)	MO (g/100g sec)	MM (g/100g sec)	N (mg/kg sec)	PT (mg/kg sec)	COT (g/kg sec)	pH	N (mg/L)	NH4 (mg/L)	Cond. (μ S/cm)	PO ₄ -P (mg/L)	PT (mg/L)	K (mg/L)	Ca (mg/L)	Fe (mg/L)	Mn (mg/L)
Cazaux	C	39,9	60,1	2,4	97,6	885	114	22,5	6,25	35,7	2,7	178	<0,04	1,25	4,5	9,4	373	2,9
	E	22,5	77,5	0,3	99,7	1830	13	1	7,1	25	0,68	199	0,05	0,65	4,7	16,6	56	1,9
	O	23,2	76,8	0,2	99,8	152	30	0,5	7,15	22,1	1,15	210	0,03	0,75	4,45	9,05	13	0,32
Hourtin	C	90,7	9,3	20,5	79,5	9020	329	9,8	6,55	20,6	10,8	2990	0,26	0,75	4,55	11,8	5,9	0,25
	E	24	76	0,3	99,7	126	5,6	0,1	6,95	40,4	1,41	3570	<0,04	0,15	6	23,2	44	2,7
	O	25,8	74,2	0,3	99,7	156	18	0,1	6,8	40,8	0,35	3340	0,37	0,7	39,5	53,5	25	0,84
Lacanaud	C	92,9	7,1	35,6	64,4	13800	786	192	6,7	95,7	10,6	262	0,01	0,1	3,7	7,5	42	0,44
	E	22,5	77,5	0,4	99,6	140	11	1,5	6,45	3,8	0,35	253	0,01	0,35	4,85	1,5	48	2,7
	O	22,8	77,2	0,3	99,7	95	24	1	6,45	38,9	0,35	253	0,01	0,35	4,05	12,25	31	1,4
Parentis	C	74,2	25,8	14,4	85,6	4330	995	59,5	6,5	16,3	5,1	182	1,4	2,35	4,2	18,25	1230	17
	E	24,4	75,6	0,4	99,6	261	23	1,5	6,8	45,8	1,85	206	0,01	0,3	3,6	16,6	23	1,9
	O	23	77	0,2	99,8	109	67	0,5	6,8	8,05	0,45	179	0,01	0,45	3,2	9,05	9,9	0,36
Soustons	C	84,2	15,8	20,9	79,1	8520	746	10,2	6,6	173	12,5	6820	0,28	0,5	6,35	24,9	634	5,2
	E	23,4	76,6	0,5	99,5	264	54	0,15	6,65	81,4	2,46	2040	<0,04	1,55	5,05	17,3	94	2,5
	O	90,9	9,1	31	69	14400	980	14,8	6,05	153	12,7	3620	0,41	0,45	4,8	12,5	322	2,4

MS : matière sèche ; MO : matière organique ; MM : matière minérale ; N : azote Kjeldahl ; PT : phosphore total ; COT : carbone organique total ; NH₄-N : Ammonium ;
Cond. : Conductivité ; PO₄ : Orthophosphates ; K : Potassium ; Ca : Calcium ; Fe : Fer ; Mn : Manganèse.

ANNEXE 3

Liste d'espèces de phytoplancton identifiées dans les cinq lacs aquitains pendant toute la période d'étude.

Taxa	Hourtin	Lacanau	Cazaux	Parentis	Soustons
Chlorophycées					
<i>Acanthosphaera</i> sp.					x
<i>Ankistrodesmus bernardii</i> Komárek	x	x	x	x	x
<i>Ankistrodesmus bibrainus</i> (Reinsch) Korshikov		x			
<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs	x				
<i>Ankistrodesmus fusiformis</i> Corda ex Korshikov	x				
<i>Ankistrodesmus gracilis</i> (Reisch) Korsikov				x	x
<i>Ankistrodesmus spiralis</i> (W.B. Turner) Lemmermann		x			
<i>Binuclearia</i> sp.	x	x			
<i>Botryococcus braunii</i> Kützing			x	x	
<i>Carteria multifilis</i> (Fresenius) Dillwyn	x				
cf. <i>Chlamydomonas</i>					x
cf. <i>Chlorotetraedron</i>					x
cf. <i>Didymocystis</i>		x			
cf. <i>Dimorphococcus</i>			x	x	
<i>Chlamydomonas</i> sp.		x			
<i>Chlorella</i> spp.					x
<i>Chlorobion braunii</i> (Nägeli) Komárek				x	
<i>Closteriopsis acicularis</i> (GM Smith) Belcher et Swale				x	
<i>Closteriopsis</i> sp.				x	
<i>Coelastrum astroideum</i> De Notaris				x	x
<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli		x	x	x	x
<i>Coelastrum pseudomicroporum</i> Korshikov				x	x
<i>Coelastrum pulchrum</i> Schmidle					x
<i>Coelastrum reticulatum</i> (P.A.Dangeard) Senn				x	x
<i>Crucigenia fenestrata</i> (Schmidle) Schmidle					x
<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirchner) W. West & GS West		x	x	x	x
<i>Crucigeniella pulchra</i> (W. et G.S. West) Komárek		x	x	x	
<i>Crucigeniella rectangularis</i> (Nägeli) Komárek	x		x		
<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i> Nägeli					x
<i>Dictyosphaerium</i> sp.		x			
<i>Dictyosphaerium tetrachotomum</i> Printz				x	
<i>Didymocystis planctonica</i> Korshikov	x	x	x		x
<i>Dimorphococcus cordatus</i> Wolle		x			x
<i>Dimorphococcus lunatus</i> A. Brown					x
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Nägeli			x	x	x
<i>Echinosphaeridium nordstedtii</i> Lemmermann		x			
<i>Elakatothrix gelatinosa</i> Wille	x	x	x	x	x
<i>Eutetramorus fottii</i> (Hindák) Komárek		x			
<i>Eutetramorus globosus</i> Walton			x	x	
<i>Eutetramorus tetrasporus</i> Komárek				x	
<i>Fotterella tetrachlorellioides</i> Buck	x				
<i>Golenkinia</i> sp.					x
<i>Golenkiniopsis</i> sp.					x
<i>Hyaloraphidium contortum</i> Pascher & Korshikov			x	x	x
<i>Keratococcus suecicus</i> Hindák					x
<i>Kirchneriella contorta</i> (Bohlin) Chodat			x	x	x
<i>Kirchneriella contorta</i> var. <i>elongata</i> (G. M. Smith) Komárek					x
<i>Kirchneriella irregularis</i> (G.M. Smith) Korshikov				x	x
<i>Kirchneriella obtusa</i> (West) Schmidle		x			
<i>Lagerheimia ciliata</i> (Lagerheim) Chodat					x
<i>Lagerheimia genevensis</i> (Chodat) Chodat	x	x			x
<i>Lagerheimia longiseta</i> (Lemmermann) Wille					x
<i>Lagerheimia quadriseta</i> (Lemmermann) G.M. Smith		x			
<i>Lagerheimia subsalsa</i> Lemmermann	x	x			
<i>Micractinium pusillum</i> Fresenius					x
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korshikov) Hindák				x	x
<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Komárková-Legnerová			x	x	x
<i>Monoraphidium flexulum</i> Komárek					x
<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berkeley) Komárková-Legnerová	x	x	x	x	x
<i>Monoraphidium irregulare</i> (G.M. Smith) Komárková-Legnerová					x
<i>Monoraphidium minutum</i> (Nägeli) Komárková-Legnerová			x	x	x
<i>Monoraphidium mirabile</i> (W. West & G.S. West) Pankow				x	
<i>Nephrocytium perseverans</i> Printz		x			
<i>Oocystis lacustris</i> Chodat	x	x	x	x	x
<i>Oocystis marsonii</i> Lemmermann			x		
<i>Oocystis parva</i> W. West & G.S. West		x		x	x

<i>Pediastrum boryanum</i> (Turpin) Meneghini			x	x	x
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen				x	
<i>Pediastrum duplex</i> var. <i>gracillimum</i> W. West & G.S. West				x	x
<i>Pediastrum simplex</i> Meyen				x	x
<i>Pediastrum simplex</i> var. <i>gracillima</i>					x
<i>Pediastrum tetras</i> (Ehrenberg) Ralfs	x	x		x	
<i>Planktosphaeria gelatinosa</i> G. M. Smith			x		
<i>Quadricoccus ellipticus</i> Hortobágyi				x	x
<i>Quadrigula closterioides</i> (Bohlin) Printz	x	x	x	x	
<i>Scenedesmus aculeolatus</i> Reinsch			x	x	x
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat	x	x	x	x	x
<i>Scenedesmus acuminatus</i> var. <i>minor</i> G. M. Smith			x		
<i>Scenedesmus acuminatus</i> var. <i>tetrademoides</i> G. M. Smith			x		x
<i>Scenedesmus acutus</i> Chodat		x		x	
<i>Scenedesmus acutus</i> var. <i>globosus</i> Hortobágyi			x		
<i>Scenedesmus armatus</i> (Chodat) G. M. Smith		x			x
<i>Scenedesmus bicaudatus</i> Dedusenko		x		x	x
<i>Scenedesmus brasiliensis</i> Bohlin	x				x
<i>Scenedesmus brevispina</i> (G.M. Smith) R. Chodat					x
<i>Scenedesmus</i> cf. <i>aculeolatus</i>			x		
<i>Scenedesmus</i> cf. <i>brasiliensis</i>	x				
<i>Scenedesmus</i> cf. <i>calyptratus</i>			x		
<i>Scenedesmus</i> cf. <i>gutwinski</i>					x
<i>Scenedesmus</i> cf. <i>lefevrii</i>					x
<i>Scenedesmus</i> cf. <i>parisiensis</i>				x	
<i>Scenedesmus</i> cf. <i>serratus</i>		x			
<i>Scenedesmus</i> cf. <i>smithii</i>					x
<i>Scenedesmus coalitus</i> Hortobágyi					x
<i>Scenedesmus disciformis</i> (Chodat) Fott & Komárek					x
<i>Scenedesmus ecornis</i> (Ehrenberg) Chodat	x	x	x	x	x
<i>Scenedesmus granulatus</i> W. West & G.S. West					x
<i>Scenedesmus granulatus</i> f. <i>spinosus</i> Hortobágyi					x
<i>Scenedesmus helveticus</i> Chodat					x
<i>Scenedesmus intermedius</i> Chodat					x
<i>Scenedesmus longispina</i> Chodat				x	x
<i>Scenedesmus magnus</i> Meyen	x			x	x
<i>Scenedesmus microspina</i> Chodat		x		x	
<i>Scenedesmus opoliensis</i> P. Richter		x	x	x	x
<i>Scenedesmus opoliensis</i> var. <i>bicaudatus</i> Hortobágyi					x
<i>Scenedesmus opoliensis</i> var. <i>carinatus</i> Lemmermann					x
<i>Scenedesmus opoliensis</i> var. <i>mononensis</i> Chodat				x	
<i>Scenedesmus ovalternus</i> Chodat					x
<i>Scenedesmus perforatus</i> Lemmermann				x	
<i>Scenedesmus pseudodenticulatus</i> E. Hegewald			x		x
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turpin) Brébisson	x	x	x	x	x
<i>Scenedesmus quadricauda</i> var. <i>crassicaudatus</i> f. <i>granulatus</i> Hortobágyi					x
<i>Scenedesmus quadricauda</i> var. <i>maximus</i> W. & G.S. West				x	
<i>Scenedesmus quadrispina</i> Chodat	x	x	x		x
<i>Scenedesmus serratus</i> (Corda) Bohlin		x			
<i>Scenedesmus sooi</i> Hortobágyi					x
<i>Scenedesmus spinoso-aculeolatus</i> Chodat		x	x		
<i>Scenedesmus spinosus</i> Chodat		x	x	x	x
<i>Scenedesmus</i> spp.		x		x	x
<i>Scenedesmus tenuispina</i> Chodat					x
<i>Sorastrum spinulosum</i> Nägeli					x
<i>Sphaerellopsis</i> sp.					x
<i>Sphaerocystis planctonica</i> (Korshikov) Bourelly		x	x		
<i>Sphaerocystis schroeteri</i> Chodat	x			x	x
<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansgirg	x	x	x	x	x
<i>Tetraedron minimum</i> (A. Braun) Hansgirg	x	x	x	x	x
<i>Tetraedron triangulare</i> Korshikov	x	x	x		
<i>Tetrastrum heteracanthum</i> (Nordstedt) Chodat					x
<i>Tetrastrum hortobagyii</i> Hajdu					x
<i>Tetrastrum komarekii</i> Hindák					x
<i>Tetrastrum</i> sp.					x
<i>Tetrastrum triangulare</i> (Chodat) Komárek		x			x
<i>Treubaria schmidlei</i> (Schröder) Fott & Kovácik					x
<i>Treubaria triappendiculata</i> C. Bernard				x	
<i>Trochischia</i> sp.					x
Zygophycées					
<i>Mougeotia</i> sp. 1	x	x	x	x	x
<i>Mougeotia</i> sp. 2 (fine)	x	x	x	x	x
<i>Closterium aciculare</i> var. <i>aciculare</i> T. West				x	
<i>Closterium</i> cf. <i>incurvum</i>			x		
<i>Closterium incurvum</i> Brébisson				x	
<i>Closterium leibleinii</i> Kützing			x		

<i>Closterium parvulum</i> Nägeli									X
<i>Closterium pusillum</i> Hantzsch									
<i>Cosmarium bioculatum</i> Brébisson ex Ralfs		X							X
<i>Cosmarium</i> cf. <i>sexangulare</i>							X		
<i>Cosmarium</i> cf. <i>tumidum</i>							X		
<i>Cosmarium contractum</i> Kirchner							X	X	X
<i>Cosmarium formosulum</i> (Hoffmann) Nordstedt								X	
<i>Cosmarium impressulum</i> Elfving	X								
<i>Cosmarium obtusatum</i> Schmidle								X	
<i>Cosmarium osthodes</i> Nordstedt							X		
<i>Cosmarium regnellii</i> Wille							X		
<i>Cosmarium</i> sp. 1	X								
<i>Cosmarium</i> sp. 2							X	X	
<i>Cosmarium</i> sp. 3							X		
<i>Spondylosium clepsydra</i> Nordstedt	X							X	
<i>Spondylosium papillosum</i> W. West & G.S. West	X	X				X	X		
<i>Spondylosium planum</i> (Wolle) W. West & G.S. West	X	X				X			
<i>Spondylosium secedens</i> (de Bary) W. Archer									X
<i>Spondylosium tetragonum</i> W. West & G.S. West	X	X						X	
<i>Staurastrum anatinum</i> f. <i>vestitum</i> (Ralfs) Brook								X	
<i>Staurastrum</i> cf. <i>longipes</i>		X							
<i>Staurastrum</i> cf. <i>setigerum</i>							X		
<i>Staurastrum chaetoceras</i> (Schröder) G.M. Smith									X
<i>Staurastrum cingulum</i> (W. & G.S. West) G.M. Smith								X	
<i>Staurastrum dispar</i> Brébisson								X	
<i>Staurastrum excavatum</i> var. <i>planctonicum</i> Krieger	X	X							
<i>Staurastrum leptocladum</i> Nordstedt								X	
<i>Staurastrum lunatum</i> Ralfs							X		
<i>Staurastrum messikomeri</i> Lundberg								X	
<i>Staurastrum pingue</i> Teiling							X	X	
<i>Staurastrum smithii</i> Teiling								X	
<i>Staurastrum</i> spp.							X	X	X
<i>Staurastrum tetracerum</i> Ralfs	X	X							
<i>Staurastrum tohopekaligense</i> Wolle							X		
<i>Staurastrum tohopekaligense</i> var. <i>tohopekaligense</i> f. <i>minus</i> (Turner) Scott & Prescott								X	
<i>Stauroidesmus</i> cf. <i>boergesenii</i>	X								
<i>Stauroidesmus</i> cf. <i>leptodermus</i>							X		
<i>Stauroidesmus cuspidatus</i> (Brébisson ex Ralfs) Teiling	X	X				X			
<i>Stauroidesmus dejectus</i> var. <i>apiculatus</i> (Brébisson) Teiling						X			
<i>Stauroidesmus glaber</i> (Ehrenberg) Teiling	X	X				X	X		
<i>Stauroidesmus mamillatus</i> (Nordstedt) Teiling						X			
<i>Stauroidesmus</i> spp.						X			X
<i>Teilingia excavata</i> (Ralfs) Bourrelly	X	X						X	X
<i>Teilingia granulata</i> (J. Roy & Bisset) Bourrelly	X	X							
<i>Teilingia wallichii</i> (J. Jacobsen) Bourrelly									X
<i>Xanthidium antilopaeum</i> (Brébisson) Kützing								X	
Diatomophycées									
<i>Achnanthes linearoides</i> Lange-Bertalot								X	
<i>Achnanthes</i> sp.							X		
<i>Achnantheidium alteragracillima</i> (Lange-Bertalot) Round & Bukhtiyarova							X		
<i>Achnantheidium biasolettianum</i> (Grunow in Cl. & Grun.) Lange-Bertalot								X	
<i>Achnantheidium bioretii</i> (Germain) Edlund									X
<i>Achnantheidium caledonicum</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot							X		
<i>Achnantheidium catenatum</i> (Bily & Marvan) Lange-Bertalot	X	X						X	X
<i>Achnantheidium daonense</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot Monnier & Ector								X	X
<i>Achnantheidium exiguum</i> (Grunow) Czarnecki							X	X	X
<i>Achnantheidium helveticum</i> (Hustedt) Monnier Lange-Bertalot & Ector	X	X					X	X	X
<i>Achnantheidium latecephalum</i> Kobayasi							X		X
<i>Achnantheidium macrocephalum</i> (Hust.) Round & Bukhtiyarova							X		
<i>Achnantheidium minutissima</i> (Kütz.) Czarn. var. <i>affinis</i> (Grun.) Bukht.								X	
<i>Achnantheidium minutissimum</i> (Kütz.) Czarnecki	X	X					X	X	X
<i>Achnantheidium saprophilum</i> (Kobayasi et Mayama) Round & Bukhtiyarova							X		X
<i>Achnantheidium subatomoides</i> (Hustedt) Monnier, Lange-Bertalot et Ector	X	X					X	X	
<i>Achnantheidium subatomus</i> (Hustedt) Lange-Bertalot	X								
<i>Actinocyclus normanii</i> (Greg. ex Grev.) Hustedt morphotype <i>normanii</i>							X	X	
<i>Adlafia bryophila</i> (Petersen) Moser Lange-Bertalot & Metzeltin	X								
<i>Adlafia minuscula</i> (Grunow) Lange-Bertalot								X	
<i>Amphipleura pellucida</i> Kützing		X							X
<i>Amphora copulata</i> (Kütz.) Schoeman & Archibald		X					X	X	X
<i>Amphora oligotrphenta</i> Lange-Bertalot	X	X					X	X	
<i>Amphora pediculus</i> (Kützing) Grunow	X						X	X	
<i>Amphora veneta</i> Kützing							X		

<i>Aneumastus tusculus</i> (Ehrenberg) D.G. Mann & Stickle	x	x	x	x	x
<i>Anomoeoneis sphaerophora</i> (Ehr.) Pfitzer		x			
<i>Asterionella formosa</i> Hassall		x	x	x	x
<i>Aulacoseira alpigena</i> (Grunow) Krammer					x
<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grunow) Simonsen	x	x	x	x	x
<i>Aulacoseira distans</i> (Ehr.) Simonsen		x			
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Simonsen var. <i>angustissima</i> (O.M.) Simonsen				x	
<i>Aulacoseira italica</i> (Ehr.) Simonsen var. <i>tenuissima</i> (Grun.) Simonsen				x	
<i>Aulacoseira italica</i> (Ehrenb.) Simonsen		x	x	x	x
<i>Aulacoseira muzzanensis</i> (Meister) Krammer			x		x
<i>Aulacoseira subarctica</i> (O.Muller) Haworth			x	x	x
<i>Brachysira brebissonii</i> Ross in Hartley ssp. <i>brebissonii</i>	x	x	x	x	x
<i>Brachysira follis</i> (Ehrenberg) Ross in Hartley	x	x	x	x	
<i>Brachysira liliana</i> Lange-Bertalot	x	x	x	x	x
<i>Brachysira microcephala</i> (Grunow) Compère				x	
<i>Brachysira neoexilis</i> Lange-Bertalot	x	x	x	x	x
<i>Brachysira procera</i> Lange-Bertalot & Moser	x	x	x		
<i>Brachysira serians</i> (Breb.) Round et Mann var. <i>serians</i>					x
<i>Brachysira vitrea</i> (Grunow) Ross in Hartley	x	x	x	x	
<i>Brachysira zellensis</i> (Grunow) Round & Mann			x		
<i>Caloneis amphisbaena</i> (Bory) Cleve fo. <i>amphisbaena</i>		x			
<i>Caloneis bacillum</i> (Grunow) Cleve			x		
<i>Caloneis molaris</i> (Grunow) Krammer			x		
<i>Caloneis schumanniana</i> (Grunow) Cleve			x	x	
<i>Caloneis silicula</i> (Ehr.) Cleve	x	x	x	x	x
<i>Caloneis tenuis</i> (Gregory) Krammer	x	x			
<i>Caloneis undosa</i> Krammer	x		x		
<i>Capartogramma crucicula</i> (Grun. ex Cl.) Ross					x
<i>Cavinula cocconeiformis</i> (Gregory ex Greville) Mann & Stickle				x	
<i>Cavinula pseudoscutiformis</i> (Hustedt) Mann & Stickle		x	x	x	x
<i>Cocconeis euglypta</i> Ehrenberg	x		x		
<i>Cocconeis neothumensis</i> Krammer				x	
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehrenberg				x	
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg var. <i>placentula</i>	x	x	x	x	x
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg var. <i>lineata</i> (Ehr.) Van Heurck	x	x			
<i>Cocconeis pseudolineata</i> (Geitler) Lange-Bertalot				x	x
<i>Cocconeis pseudothumensis</i> Reichardt	x	x	x	x	x
<i>Craticula cuspidata</i> (Kützing) Mann					x
<i>Ctenophora pulchella</i> (Ralfs ex Kütz.) Williams et Round		x		x	x
<i>Cyclostephanos dubius</i> (Fricke) Round				x	x
<i>Cyclostephanos invisitatus</i> (Hohn & Hellerman) Theriot Stoermer & Hakansson			x	x	
<i>Cyclotella comensis</i> Grunow in Van Heurck	x	x	x	x	
<i>Cyclotella cyclopuncta</i> Hakansson & Carter	x	x	x	x	x
<i>Cyclotella fottii</i> Hustedt in Huber Pestalozzi	x				
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing	x	x	x	x	x
<i>Cyclotella ocellata</i> Pantocsek	x	x	x	x	x
<i>Cyclotella schumannii</i> (Grunow) Hakansson	x				
<i>Cyclotella wuethrichiana</i> Druart & Straub		x			
<i>Cymatopleura elliptica</i> (Brébisson) W. Smith var. <i>elliptica</i>		x	x		
<i>Cymatopleura solea</i> (Brébisson in Breb. & Godey) W. Smith var. <i>solea</i>			x		
<i>Cymbella affinis</i> Kützing var. <i>affinis</i>			x		x
<i>Cymbella aspera</i> (Ehrenberg) H. Peragallo					x
<i>Cymbella cistula</i> (Ehrenberg) Kirchner	x				
<i>Cymbella compacta</i> Ostrup		x			
<i>Cymbella cymbiformis</i> Agardh		x		x	x
<i>Cymbella excisa</i> Kützing var. <i>excisa</i>	x				x
<i>Cymbella helvetica</i> Kützing	x	x	x	x	x
<i>Cymbella kolbei</i> Hustedt var. <i>kolbei</i>					x
<i>Cymbella neoleptoceros</i> Krammer var. <i>neoleptoceros</i>					x
<i>Cymbella tropica</i> Krammer var. <i>tropica</i> Krammer				x	
<i>Cymbella tumida</i> (Brébisson) Van Heurck					x
<i>Cymbopleura acuta</i> (A. Schmidt) Krammer var. <i>acuta</i>		x			
<i>Cymbopleura cuspidata</i> (Kützing) Krammer			x	x	
<i>Cymbopleura florentina</i> (Grunow) Krammer var. <i>florentina</i>					x
<i>Cymbopleura hercynica</i> (A. Schmidt) Krammer			x		
<i>Cymbopleura hybrida</i> (Grunow) Krammer var. <i>hybrida</i>		x	x		x
<i>Cymbopleura lanceolata</i> (Krammer) Krammer	x	x	x		
<i>Cymbopleura metzeltinii</i> Krammer var. <i>metzeltinii</i>		x			
<i>Cymbopleura naviculiformis</i> (Auerswald) Krammer var. <i>naviculiformis</i>	x	x	x	x	x
<i>Cymbopleura subaequalis</i> (Grunow) Krammer var. <i>subaequalis</i>	x	x	x	x	
<i>Denticula kuetzingii</i> Grunow var. <i>kuetzingii</i>		x	x		x
<i>Diademsis confervacea</i> Kützing var. <i>confervacea</i>					x
<i>Diatoma vulgare</i> Bory	x	x	x		
<i>Diploneis elliptica</i> (Kützing) Cleve	x		x		

Toni

<i>Frustulia saxonica</i> Rabenhorst	x	x	x	x	x
<i>Frustulia vulgaris</i> (Thwaites) De Toni	x				x
<i>Geissleria acceptata</i> (Hust.) Lange-Bertalot & Metzeltin				x	
<i>Geissleria decussis</i> (Ostrup) Lange-Bertalot & Metzeltin		x	x	x	
<i>Geissleria ignota</i> (Krasske) Lange-Bertalot & Metzeltin	x		x	x	x
<i>Gomphoneis minuta</i> (Stone) Kociolek & Stoermer var. <i>minuta</i>				x	
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenberg	x	x	x	x	x
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenberg var. <i>coronata</i> (Ehr.) W. Smith		x	x	x	x
<i>Gomphonema affine</i> Kützing					x
<i>Gomphonema angustum</i> Agardh	x	x	x		x
<i>Gomphonema apicatum</i> Ehr.		x	x	x	
<i>Gomphonema augur</i> Ehrenberg					x
<i>Gomphonema brebissonii</i> Kützing		x	x	x	x
<i>Gomphonema clavatum</i> Ehr.			x		
<i>Gomphonema clevei</i> Fricke	x		x	x	x
<i>Gomphonema dichotomum</i> Kützing	x	x			x
<i>Gomphonema exilissimum</i> (Grun.) Lange-Bertalot & Reichardt		x	x	x	
<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg	x	x	x	x	x
<i>Gomphonema lateripunctatum</i> Reichardt & Lange-Bertalot	x	x	x		x
<i>Gomphonema micropus</i> Kützing var. <i>micropus</i>				x	
<i>Gomphonema minutum</i> (Ag.) Agardh f. <i>minutum</i>			x		x
<i>Gomphonema olivaceum</i> (Hornemann) Brébisson var. <i>olivaceum</i>	x	x	x		
<i>Gomphonema parvulus</i> Lange-Bertalot & Reichardt			x	x	x
<i>Gomphonema parvulum</i> (Kützing) Kützing var. <i>parvulum</i> f. <i>parvulum</i>	x	x	x	x	x
<i>Gomphonema pumilum</i> (Grunow) Reichardt & Lange-Bertalot	x	x		x	x
<i>Gomphonema pumilum</i> var. <i>elegans</i> Reichardt & Lange-Bertalot					x
<i>Gomphonema subtile</i> Ehr.		x	x		x
<i>Gomphonema tergestinum</i> Fricke		x	x	x	
<i>Gomphonema truncatum</i> Ehr.		x	x	x	x
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützing) Rabenhorst	x				x
<i>Hantzschia abundans</i> Lange-Bertalot	x				
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grunow in Cleve et Grunow 1880	x				
<i>Hantzschia virgata</i> (Roper) Grunow in CLM var. <i>virgata</i>	x				
<i>Hippodonta capitata</i> (Ehr.) Lange-Bert, Metzeltin & Witkowski	x	x	x	x	x
<i>Hippodonta hungarica</i> (Grunow) Lange-Bertalot, Metzeltin & Witkowski		x		x	x
<i>Karayevia clevei</i> (Grunow) Bukhtiyarova		x		x	x
<i>Karayevia oblongella</i> (Ostrup) M. Aboal	x	x	x	x	x
<i>Kobayasiella subtilissima</i> (Cleve) Lange-Bertalot	x				
<i>Lemnicola hungarica</i> (Grunow) Round & Basson					x
<i>Luticola acidoclinata</i> Lange-Bertalot				x	
<i>Luticola cohnii</i> (Hilse) D.G. Mann		x	x		x
<i>Mastogloia elliptica</i> (Agardh) Cleve var. <i>dansei</i> (Thwaites) Cleve	x	x	x		
<i>Mastogloia elliptica</i> (C.A. Agardh) Cleve	x	x	x		
<i>Mastogloia lacustris</i> (Grunow) van Heurck	x	x	x	x	
<i>Mastogloia smithii</i> Thwaites	x	x	x	x	
<i>Melosira varians</i> Agardh		x	x	x	
<i>Microcostatus krasskei</i> (Hustedt) Johansen & Sray		x			
<i>Navicula aboensis</i> (Cleve) Hustedt			x	x	
<i>Navicula angusta</i> Grunow	x	x	x		
<i>Navicula antonii</i> Lange-Bertalot	x			x	
<i>Navicula arvensis</i> Hustedt					x
<i>Navicula capitatoradiata</i> Germain			x	x	
<i>Navicula cari</i> Ehrenberg			x		
<i>Navicula cariocincta</i> Lange-Bertalot	x		x		
<i>Navicula catalanogermanica</i> Lange-Bertalot & Hofmann			x		
<i>Navicula concentrica</i> Carter			x	x	
<i>Navicula cryptocephala</i> Kützing		x		x	x
<i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot	x	x	x	x	x
<i>Navicula detenta</i> Hustedt					x
<i>Navicula erifuga</i> Lange-Bertalot			x		
<i>Navicula festiva</i> Krasske	x				
<i>Navicula graciloides</i> Mayer		x			
<i>Navicula gregaria</i> Donkin	x	x	x		x
<i>Navicula heimansii</i> Van Dam et Kooyman			x		
<i>Navicula lanceolata</i> (Agardh) Ehrenberg	x	x	x	x	x
<i>Navicula leptostriata</i> Jorgensen			x		
<i>Navicula menisculus</i> Schumann var. <i>menisculus</i>			x		
<i>Navicula notha</i> Wallace		x	x	x	x
<i>Navicula oligotrphenta</i> Lange-Bertalot & Hofmann		x		x	x
<i>Navicula pseudolanceolata</i> Lange-Bertalot					x
<i>Navicula radiosa</i> Kützing	x	x	x	x	x
<i>Navicula radiosafallax</i> Lange-Bertalot		x		x	
<i>Navicula reichardtiana</i> Lange-Bertalot var. <i>reichardtiana</i>			x		
<i>Navicula rhynchocephala</i> Kützing	x	x		x	x
<i>Navicula</i> sp.			x		

<i>Pinnularia viridiformis</i> Krammer var. <i>viridiformis</i> morphotype 1		x	x			x
<i>Pinnularia viridis</i> (Nitzsch) Ehrenberg var. <i>viridis</i> morphotype 1					x	x
<i>Placoneis clementis</i> (Grun.) Cox	x	x	x		x	x
<i>Placoneis exigua</i> (Gregory) Mereschkowsky		x			x	
<i>Placoneis placentula</i> (Ehr.) Heinzerling					x	
<i>Placoneis tersa</i> (Hustedt) Metzeltin & Krammer		x				
<i>Planothidium dauí</i> (Foged) Lange-Bertalot		x	x		x	x
<i>Planothidium delicatulum</i> (Kützing) Round & Bukhtiyarova		x			x	x
<i>Planothidium ellipticum</i> (Cl.) Round & Bukhtiyarova	x					
<i>Planothidium frequentissimum</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot	x	x			x	x
<i>Planothidium granum</i> (Hohn & Hellerman) Lange-Bertalot					x	
<i>Planothidium lanceolatum</i> (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot					x	x
<i>Planothidium oestrupii</i> (Cleve-Euler) Round & Bukhtiyarova		x	x		x	
<i>Planothidium peragallii</i> (Brun & Heribaud) Round & Bukhtiyarova			x		x	x
<i>Planothidium robustius</i> (Hustedt) Lange-Bertalot		x			x	x
<i>Planothidium rostratum</i> (Østrup) Lange-Bertalot		x			x	x
<i>Planothidium septentrionalis</i> (Østrup) Round & Bukhtiyarova					x	
<i>Platessa conspicua</i> (A.Mayer) Lange-Bertalot					x	
<i>Psammothidium curtissimum</i> (Carter) Aboal						x
<i>Psammothidium grischunum</i> (Wuthrich) Bukhtiyarova et Round			x			
<i>Psammothidium marginulatum</i> (Grun) Bukhtiyarova & Round					x	
<i>Psammothidium oblongellum</i> (Oestrup) Van de Vijver			x		x	
<i>Psammothidium pseudoswazi</i> (Carter) Bukht. et Round	x					
<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grun.in Van Heurck) Williams & Round	x	x	x		x	x
<i>Pseudostaurosira elliptica</i> (Schumann) Edlund, Morales & Spaulding	x		x		x	x
<i>Pseudostaurosira parasitica</i> (W.Smith) Morales			x		x	x
<i>Pseudostaurosira parasitica</i> var. <i>subconstricta</i> (Grunow) Morales		x				x
<i>Pseudostaurosira subsalina</i> (Hustedt) Morales						x
<i>Puncticulata radiosa</i> (Lemmermann) Håkansson	x	x	x		x	x
<i>Reimeria sinuata</i> (Gregory) Kociolek & Stoermer	x		x		x	x
<i>Reimeria uniseriata</i> Sala, Guerrero & Ferrario			x		x	
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C.Agardh) Lange-Bertalot			x			
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. Muller var. <i>gibba</i>	x	x	x			x
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. Muller var. <i>parallela</i> (Grun.) H. et M. Peragall	x	x	x		x	
<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenberg) O. A556Muller	x				x	
<i>Rhopalodia rupestris</i> (W.Smith) Krammer	x					
<i>Rossithidium linearis</i> (W.Sm.) Round & Bukhtiyarova		x				
<i>Rossithidium pusillum</i> (Grun.) Round & Bukhtiyarova			x			
<i>Sellaphora disjuncta</i> (Hustedt) D.G. Mann						x
<i>Sellaphora hustedtii</i> (Krasske) Lange-Bertalot & Werum						x
<i>Sellaphora laevissima</i> (Kützing) D.G. Mann		x				x
<i>Sellaphora minima</i> (Grunow) Mann	x		x		x	x
<i>Sellaphora mutatooides</i> Lange-Bertalot & Metzeltin		x	x		x	x
<i>Sellaphora parapupula</i> Lange-Bertalot		x	x		x	
<i>Sellaphora pupula</i> (Kützing) Mereschkowsky	x	x	x		x	x
<i>Sellaphora rectangularis</i> (Greg.) Lange-Bertalot & Metzeltin	x		x		x	
<i>Sellaphora stroemii</i> (Hustedt) Mann	x	x	x			
<i>Sellaphora verecundiae</i> Lange-Bertalot		x				x
<i>Stauroidia exiguiiformis</i> (Lange-Bertalot) Flower Jones et Round	x	x	x		x	x
<i>Stauroneis gracilis</i> Ehrenberg	x	x	x		x	x
<i>Stauroneis legumen</i> (Ehrenberg) Kützing	x	x	x		x	
<i>Stauroneis monotica</i> Cholnoky					x	
<i>Stauroneis phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehrenberg		x				
<i>Stauroneis siberica</i> Lange-Bertalot & Krammer var. <i>siberica</i>	x	x	x		x	
<i>Staurophora wislouchii</i> (Poretzky & Anisimova) D.G. Mann					x	
<i>Staurosira berlinensis</i> (Lem.) Lange-Bertalot	x	x	x			x
<i>Staurosira borealis</i> (Foged) Witkowski, Lange-Bertalot et Witon					x	x
<i>Staurosira brevistriata</i> (Grunow) Grunow		x	x			x
<i>Staurosira construens</i> (Ehr.) var. <i>binodis</i> (Ehr.) Hamilton						x
<i>Staurosira construens</i> Ehrenberg	x	x	x		x	x
<i>Staurosira leptostauron</i> Ehrenberg ?			x		x	x
<i>Staurosira martyi</i> (Heribaud) Lange-Bertalot					x	
<i>Staurosira pinnata</i> Ehrenberg	x	x	x		x	x
<i>Staurosira venter</i> (Ehr.) Cleve & Moeller	x	x	x		x	x
<i>Staurosirella pinnata</i> (Ehr.) Williams & Round var. <i>lancettula</i> (Schumann) Siv	x	x				x
<i>Stenopterobia curvula</i> (W.Smith) Krammer	x	x	x			
<i>Stenopterobia delicatissima</i> (Lewis) Brébisson ex Van Heurck	x	x				x
<i>Surirella angusta</i> Kützing	x				x	x
<i>Surirella birostrata</i> Hustedt	x	x				
<i>Surirella biseriata</i> Brébisson in Brébisson & Godey						x
<i>Surirella brébissonii</i> Krammer & Lange-Bertalot var. <i>brébissonii</i>	x	x	x		x	
<i>Surirella elegans</i> Ehrenberg		x				x
<i>Surirella lapponica</i> A.Cleve					x	x
<i>Surirella linearis</i> W.M.Smith	x	x				x

<i>Surirella linearis</i> W.M.Smith var. <i>constricta</i> Grunow	x					
<i>Surirella minuta</i> Brebisson		x				
<i>Surirella roba</i> Leclercq			x			
<i>Surirella splendida</i> (Ehr.) Kütz.	x	x				
<i>Surirella suecica</i> Grunow					x	
<i>Surirella tenera</i> Gregory	x	x				x
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye)Kützing		x	x			x
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kützing	x	x	x	x		x
<i>Tabellaria ventricosa</i> Kützing		x				
<i>Tryblionella angustata</i> Wm Smith	x	x	x			x
<i>Tryblionella apiculata</i> Gregory			x			
<i>Tryblionella hungarica</i> (Grunow) D.G. Mann		x				
<i>Ulnaria biceps</i> (Kützing) Compère	x					x
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch.) Compère	x	x	x	x		x
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch.) Compère var. <i>acus</i> (Kütz.) Lange-Bertalot	x	x	x	x		x
<i>Ulnaria ulna</i> Sippe <i>angustissima</i> (Grunow)Compere		x	x	x		x
<i>Urosolenia eriensis</i> (H.L. Smith) F.E. Round & R.M. Crawford						x
<i>Urosolenia longiseta</i> (Zacharias) Edlund & Stoermer	x	x	x	x		
Xantophycées						
<i>Ilsteria tetracoccus</i> Pascher			x			
Chrysophycées						
cf. <i>Erkenia</i>			x	x		
<i>Chromulina</i> cf. <i>magnifica</i>				x		
Chrysophyte n. i. 1		x				
Chrysophyte n. i. 2			x			
Chrysophyte n. i. 3			x			
<i>Diceras chodatii</i> Reverdin	x					x
<i>Dinobryon bavaricum</i> Imhof	x	x	x	x		x
<i>Dinobryon cylindricum</i> Imhof		x				
<i>Dinobryon divergens</i> Imhof		x	x	x		x
<i>Dinobryon elegantissimum</i> Bourrelly		x	x	x		x
<i>Dinobryon sertularia</i> Ehrenberg		x	x			
<i>Kephyrion</i> spp.	x	x	x			x
<i>Mallomonas lefevriana</i> Bourrelly						x
<i>Mallomonas majorensis</i> Skuja		x				
<i>Mallomonas</i> spp.	x	x	x	x		
<i>Mallomonas tonsurata</i> Teiling		x				
<i>Pseudopedinella pyriforme</i> Carter			x	x		
<i>Synura</i> sp.		x				
<i>Uroglena</i> sp.				x		
Cyanophycées	x					
<i>Anabaena</i> cf. <i>hatueyi</i>	x					
<i>Anabaena circinalis</i> Rabenhorst ex Bornet & Flahault				x		
<i>Anabaena flos-aquae</i> (Lyngbye) Brébisson ex Bornet & Flauhault			x	x		
<i>Anabaena</i> sp.	x					
<i>Anabaenopsis cunningtonii</i> Taylor						x
<i>Anabaenopsis elenkinii</i> Miller						x
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ralfs ex Bornet & Flahault				x		
<i>Aphanizomenon gracile</i> Lemmermann	x			x		x
<i>Aphanizomenon</i> sp.	x					
<i>Aphanocapsa conferta</i> (W. & G.S. West)				x		
<i>Aphanocapsa delicatissima</i> W. West & G.S. West		x	x			
<i>Aphanocapsa elachista</i> West & G.S. West			x	x		
<i>Aphanocapsa holsatica</i> (Lemmermann) Cronberg & Komárek	x	x		x		x
<i>Aphanothece</i> cf. 2,2x1,65	x					
<i>Aphanothece</i> cf. 3,3x1,98	x					
<i>Aphanothece clathrata</i> W. & G.S. West	x	x	x	x		x
<i>Aphanothece minutissima</i> (W. West) J. Komárková-Legnerová & G. Cronberg						x
<i>Aphanothece nebulosa</i> Skuja			x			
<i>Aphanothece nidulans</i> Richter	x	x	x			
<i>Aphanothece smithii</i> Komárková-Legnerová & Cronberg		x		x		
<i>Aphanothece stagnina</i> (Sprengel) A. Braun	x	x				
cf. <i>Synechocystis</i>	x					
<i>Chroococcus limneticus</i> Lemmermann		x	x			
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	x	x	x	x		x
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Nägeli	x	x	x	x		x
<i>Coelosphaerium minutissimum</i> Lemmermann				x		x
<i>Cyanodictyon tropicale</i> P.A.C. Senna, A. Delazari & C.L. Sant'Anna	x	x	x			
<i>Cyanoduction</i> cf. <i>planctonicum</i>			x			
<i>Cyanonephron styloides</i> B. A. Hickel						x
<i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> (Woloszynska) Seenayya & Subba raju						x
<i>Cylindrospermopsis</i> sp.		x				
<i>Geitlerinema</i> sp.				x		
<i>Lemmermaniella flexa</i> Hindák	x					
<i>Lemmermaniella pallida</i> (Lemmermann) Geitler		x	x			

<i>Limnothrix redekei</i> (Van Goor) Meffert					X
<i>Limnothrix</i> sp.	X		X		
<i>Merismopedia</i> cf. <i>marsonii</i>				X	
<i>Merismopedia glauca</i> (Ehrenberg) Kützing					X
<i>Merismopedia minima</i> Beck			X		X
<i>Merismopedia punctata</i> Meyen					X
<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemmermann				X	X
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kützing		X		X	
<i>Microcystis</i> sp.			X	X	
<i>Microcystis wesenbergii</i> (Komárek) Komárek	X			X	X
<i>Oscillatoria tenuis</i> Agardh	X				
<i>Phormidium</i> sp.		X	X		
<i>Planktolyngbya circumcreta</i> (G. S. West) Anagnostidis & Komárek	X	X		X	X
<i>Planktolyngbya limnetica</i> Lemmermann	X	X	X	X	X
<i>Planktolyngbya microspira</i> Komárek & Cronberg	X	X			
<i>Planktolyngbya minor</i> (Geitler) Komárek & Cronberg					X
<i>Planktolyngbya</i> sp.		X			
<i>Pseudanabaena biceps</i> Böcher			X		
<i>Pseudanabaena</i> cf. <i>biceps</i>		X			
<i>Pseudanabaena</i> cf. <i>starmarchii</i>			X	X	
<i>Pseudanabaena galeata</i> Böcher		X			
<i>Pseudanabaena mucicola</i> (Naumann & Huber-Pestalozzi) Bourrelly		X		X	X
<i>Pseudanabaena papillaterminata</i> (Kiselev) Kukk		X			
<i>Pseudanabaena recta</i> Komárek & Cronberg					X
<i>Pseudanabaena</i> sp.	X	X	X		
<i>Pseudanabaena</i> spp.					X
<i>Pseudanabaena catenata</i> Lauterborn	X	X	X	X	X
<i>Pseudanabaena limnetica</i> (Lemmermann) Komárek	X		X	X	X
<i>Radiocystis aphanothecoidea</i> Hindák	X	X	X	X	
<i>Radiocystis geminata</i> Skuja		X			
<i>Rhabdoderma</i> cf. <i>tenuissimum</i>	X				
<i>Rhabdoderma lineare</i> Schmidle & Lauterborn	X	X			X
<i>Rhabdogloea smithii</i> (R. et F. Chodat) Komárek	X	X	X		
<i>Romeria elegans</i> (Woloszynska) Koszwará				X	X
<i>Snowella atomus</i> Komárek & Hindák					X
<i>Synechocystis fuscopigmentosa</i> Kováčik				X	
<i>Synechocystis</i> sp.	X	X	X		
<i>Woronichinia naegeliana</i> (Unger) Elenkin				X	
<i>Woronichinia</i> sp.					X
Cryptophycées					
<i>Cryptomonas erosa</i> Ehrenberg				X	
<i>Cryptomonas marsonii</i> Skuja	X	X		X	
<i>Cryptomonas obovata</i> Skuja				X	
<i>Cryptomonas ovata</i> Ehrenberg				X	
<i>Cryptomonas</i> sp.	X	X	X		
<i>Cryptomonas</i> spp.				X	X
<i>Plagioselmis nannoplanctica</i> (Skuja) Novarino		X	X	X	X
Dinophycées					
<i>Ceratium hirundinella</i> (O. F. Muller) Bergh			X	X	
cf. <i>Glenodinium</i>				X	
<i>Glenodinium gymnodinium</i> Penard		X			
<i>Gymnodinium</i> cf. <i>excavatum</i>					
<i>Gymnodinium</i> spp.					X
Peridinales					X
<i>Peridinium</i> cf. <i>africanum</i>		X	X		
<i>Peridiniopsis elpatiewskyi</i> (Ostenfeld) Bourrelly			X		
<i>Peridinium</i> spp.	X	X	X	X	X
<i>Peridinium umbonatum</i> Stein	X	X	X	X	X
<i>Peridinium volzii</i> Lemmermann		X	X		
<i>Peridinium willei</i> Huitfeldt-Kaas			X		
Euglenophycées	X				
<i>Euglena</i> cf. <i>rostrata</i>					X
<i>Euglena oxyuris</i> Schmarða					X
<i>Phacus caudatus</i> Hübner		X			
<i>Phacus longicauda</i> (Ehrenberg) Dujardin					X
<i>Phacus suecicus</i> Lemmermann					X
<i>Trachelomonas cylindrica</i> Ehrenberg		X			X
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) Stein					X
<i>Trachelomonas</i> sp.		X			
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehrenberg	X	X	X	X	X
Autres					
cellule n. i. ($\square 11 \mu\text{m}$)		X			
flagellés	X	X	X	X	X

ANNEXE 4

Liste d'espèces de diatomées benthiques identifiées dans les cinq lacs aquitains pendant toute la période d'étude

Code	Liste taxinomique	Hourtin	Lacanau	Cazaux	Parentis	Soustons
ATAI	<i>Achnanthes taiaensis</i> Carter in Carter & Denny					X
ADCT	<i>Achnantheidium catenatum</i> (Bily & Marvan) Lange-Bertalot		X		X	X
ADEG	<i>Achnantheidium exiguum</i> (Grunow) Czarnecki	X	X		X	X
ADHE	<i>Achnantheidium helveticum</i> (Hustedt) Monnier Lange-Bertalot & Ector		X	X	X	
ADLA	<i>Achnantheidium latecephalum</i> Kobayasi	X		X		
ADMI	<i>Achnantheidium minutissimum</i> (Kütz.) Czarnecki	X	X	X	X	X
ADPY	<i>Achnantheidium pyrenaicum</i> (Hustedt) Kobayasi	X			X	
ADSA	<i>Achnantheidium saprophilum</i> (Kobayasi et Mayama) Round & Bukhtiyarova			X	X	X
ADSO	<i>Achnantheidium subatomoides</i> (Hustedt) Monnier, Lange-Bertalot et Ector		X	X		
ADSU	<i>Achnantheidium subatomus</i> (Hustedt) Lange-Bertalot		X	X		
ADSH	<i>Achnantheidium subhudsonis</i> (Hustedt) H. Kobayasi	X			X	
ANMN	<i>Actinocyclus normanii</i> (Greg. ex Grev.) Hustedt morphotype normanii				X	
ABRY	<i>Adlafia bryophila</i> (Petersen) Moser, Lange-Bertalot & Metzeltin	X				
APEL	<i>Amphipleura pellucida</i> Kützing		X			
ACOP	<i>Amphora copulata</i> (Kütz.) Schoeman & Archibald		X	X	X	X
AOLG	<i>Amphora oligotraphenta</i> Lange-Bertalot	X	X	X	X	
ANTU	<i>Aneumastus tusculus</i> (Ehrenberg) D.G. Mann & Stickle	X	X	X	X	
AFOR	<i>Asterionella formosa</i> Hassall	X	X	X	X	
AAMB	<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grunow) Simonsen	X	X	X	X	X
AUIT	<i>Aulacoseira italica</i> (Ehrenb.) Simonsen		X	X	X	X
AUSU	<i>Aulacoseira subarctica</i> (O.Muller) Haworth					X
BBRE	<i>Brachysira brebissonii</i> Ross in Hartley ssp. brebissonii	X	X		X	
BFOL	<i>Brachysira follis</i> (Ehrenberg) Ross in Hartley		X	X	X	
BLIL	<i>Brachysira liliana</i> Lange-Bertalot	X	X	X	X	
BNEO	<i>Brachysira neoexilis</i> Lange-Bertalot	X	X	X	X	X
BSTY	<i>Brachysira styriaca</i> (Grunow) Ross in Hartley		X	X		
BVIT	<i>Brachysira vitrea</i> (Grunow) Ross in Hartley	X	X	X		
CAMP	<i>Caloneis amphisbaena</i> (Bory) Cleve fo. amphisbaena		X			
CSIL	<i>Caloneis silicula</i> (Ehr.) Cleve			X		
CUDS	<i>Caloneis undosa</i> Krammer	X	X			
CPSE	<i>Cavinula pseudoscutiformis</i> (Hustedt) Mann & Stickle		X	X	X	
CHSH	<i>Chamaepinnularia soehrensensis</i> var. <i>hassiac</i> (Krass.) Lange-Bertalot				X	
CEUG	<i>Cocconeis euglypta</i> Ehrenberg	X		X	X	
CPED	<i>Cocconeis pediculus</i> Ehrenberg			X		
CPLA	<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg var. <i>placentula</i>	X	X	X	X	X
CPLI	<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg var. <i>lineata</i> (Ehr.) Van Heurck	X	X	X	X	
COPL	<i>Cocconeis pseudolineata</i> (Geitler) Lange-Bertalot	X	X	X		
COPS	<i>Cocconeis pseudothumensis</i> Reichardt	X	X	X	X	X
CTPU	<i>Ctenophora pulchella</i> (Ralfs ex Kutz.) Williams et Round	X	X	X	X	
CCMS	<i>Cyclotella comensis</i> Grunow in Van Heurck	X	X	X	X	
CCCP	<i>Cyclotella cyclopuncta</i> Hakansson & Carter	X	X	X	X	X
CGLO	<i>Cyclotella glomerata</i> Bachmann			X		
CMEN	<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing	X	X	X	X	X
COCE	<i>Cyclotella ocellata</i> Pantocsek	X	X	X		
CAFF	<i>Cymbella affinis</i> Kützing var. <i>affinis</i>					X
CCIS	<i>Cymbella cistula</i> (Ehrenberg) Kirchner				X	
CCYM	<i>Cymbella cymbiformis</i> Agardh		X	X	X	X
CEHR	<i>Cymbella ehrenbergii</i> Kützing		X			
CGRA	<i>Cymbella gracilis</i> (Ehr.) Kützing			X		
CHEL	<i>Cymbella helvetica</i> Kützing	X	X	X	X	X
CNCI	<i>Cymbella neocistula</i> Krammer var. <i>neocistula</i> Krammer				X	
CNLP	<i>Cymbella neoleptoceros</i> Krammer var. <i>neoleptoceros</i>					X
CSCI	<i>Cymbella subcistula</i> Krammer				X	
CTUM	<i>Cymbella tumida</i> (Brébisson) Van Heurck		X			X
CBPA	<i>Cymbopleura acuta</i> (A.Schmidt) Krammer var. <i>acuta</i>			X	X	
CBLN	<i>Cymbopleura lanceolata</i> (Krammer) Krammer		X	X		
CBNA	<i>Cymbopleura naviculiformis</i> (Auerswald) Krammer var. <i>naviculiformis</i>		X	X		X
CSAQ	<i>Cymbopleura subaequalis</i> (Grunow) Krammer var. <i>subaequalis</i>	X	X	X	X	
DKUE	<i>Denticula kuetzingii</i> Grunow var. <i>kuetzingii</i>		X	X	X	X
DVUL	<i>Diatoma vulgare</i> Bory		X			
DPST	<i>Discostella pseudostelligera</i> (Hustedt) Houk et Klee	X		X	X	X
DSTE	<i>Discostella stelligera</i> (Cleve et Grun.) Houk & Klee				X	X
DSTO	<i>Discostella stelligeroides</i> (Hustedt) Houk et Klee	X				X
ECAE	<i>Encyonema caespitosum</i> Kützing		X		X	X
EHUS	<i>Encyonema hustedtii</i> Krammer					X
ENME	<i>Encyonema mesianum</i> (Cholnoky) D.G. Mann	X	X	X		X
ENMI	<i>Encyonema minutum</i> (Hilse in Rabh.) D.G. Mann	X	X	X	X	X

ENNG	<i>Encyonema neogratile</i> Krammer	x	x	x	x	x
EOBS	<i>Encyonema obscurum</i> (Krasske) D.G. Mann var. <i>obscurum</i>				x	
ESLE	<i>Encyonema silesiacum</i> (Bleisch in Rabh.) D.G. Mann	x	x			
ESPG	<i>Encyonema supergracile</i> Krammer & Lange-Bertalot		x			
ENVE	<i>Encyonema ventricosum</i> (Agardh) Grunow				x	x
EVUL	<i>Encyonema vulgare</i> Krammer var. <i>vulgare</i>					x
ECES	<i>Encyonopsis cesatii</i> (Rabenhorst) Krammer	x	x	x		
ENCM	<i>Encyonopsis microcephala</i> (Grunow) Krammer				x	
ECPM	<i>Encyonopsis minuta</i> Krammer & Reichardt	x	x	x	x	
ESUM	<i>Encyonopsis subminuta</i> Krammer & Reichardt	x	x	x	x	x
EADN	<i>Epithemia adnata</i> (Kützing) Brébisson		x	x		x
ESOR	<i>Epithemia sorex</i> Kützing			x		
EUAL	<i>Eucocconeis alpestris</i> (Brun) Lange-Bertalot	x	x	x		
EUFL	<i>Eucocconeis flexella</i> (Kützing) Brun		x	x	x	
EARL	<i>Eunotia arculus</i> (Grunow) Lange-Bertalot & Nörpel	x	x			x
EARC	<i>Eunotia arcus</i> Ehrenberg var. <i>arcus</i>	x	x	x	x	
EBIL	<i>Eunotia bilunaris</i> (Ehr.) Mills var. <i>bilunaris</i>	x	x			x
EDEN	<i>Eunotia denticulata</i> (Brébisson) Rabenhorst		x			
EETE	<i>Eunotia exigua</i> (Bréb.) Rabenhorst var. <i>tenella</i> (Grunow) Nörpel et Alles		x			
EFAB	<i>Eunotia faba</i> Grunow	x	x	x		
EFLE	<i>Eunotia flexuosa</i> (Brébisson) Kützing	x	x			x
EIMP	<i>Eunotia implicata</i> Nörpe, Lange-Bertalot & Alles	x	x	x	x	
EINC	<i>Eunotia incisa</i> Gregory var. <i>incisa</i>		x	x	x	x
EUIN	<i>Eunotia intermedia</i> (Krasske ex Husted) Nörpel & Lange-Bertalot			x		
EMIN	<i>Eunotia minor</i> (Kützing) Grunow in Van Heurck	x	x		x	x
EMUC	<i>Eunotia mucophila</i> (Lange-Bert. & Nörpel Schempp) Lange-Bertalot			x	x	
EPEC	<i>Eunotia pectinalis</i> (Dyallwyn) Rabenhorst var. <i>pectinalis</i>		x	x		
EPUN	<i>Eunotia pectinalis</i> (Kütz.) Rabenhorst var. <i>undulata</i> (Ralfs) Rabenhorst	x		x	x	x
EPRA	<i>Eunotia praeurupta</i> Ehrenberg var. <i>praeurupta</i>				x	
ESUB	<i>Eunotia subarcuatoides</i> Alles Nörpel & Lange-Bertalot	x	x		x	
FACD	<i>Fragilaria acidoclinata</i> Lange-Bertalot & Hofmann			x		
FBIC	<i>Fragilaria bicapitata</i> A. Mayer		x			
FBID	<i>Fragilaria bidens</i> Heiberg					x
FCPL	<i>Fragilaria capitellata</i> (Grunow in Van Heurck) J.B. Petersen	x	x	x	x	
FCAP	<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières var. <i>capucina</i>	x	x	x	x	x
FCDI	<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières var. <i>distans</i> (Grunow) Lange-Bertalot	x	x	x	x	x
FCVA	<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières var. <i>vaucheriae</i> (Kützing) Lange-Bertalot	x	x	x	x	x
FCRO	<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton		x	x	x	
FDAN	<i>Fragilaria danica</i> (Kütz.) Lange-Bertalot		x	x		
FFAM	<i>Fragilaria famelica</i> (Kützing) Lange-Bertalot var. <i>famelica</i>		x			x
FGRA	<i>Fragilaria gracilis</i> Østrup	x	x	x	x	x
FMAR	<i>Fragilaria martyi</i> (Heribaud) Lange-Bertalot					x
FMES	<i>Fragilaria mesolepta</i> Rabenhorst				x	
FNAN	<i>Fragilaria nanana</i> Lange-Bertalot	x	x	x	x	x
FNOP	<i>Fragilaria neoproducta</i> Lange-Bertalot				x	x
FTEN	<i>Fragilaria tenera</i> (W. Smith) Lange-Bertalot	x	x	x	x	x
FFCO	<i>Fragilariforma constricta</i> (Ehrenberg) Williams & Round				x	
FCRS	<i>Frustulia crassinervia</i> (Bréb.) Lange-Bertalot et Krammer	x	x	x	x	
FERI	<i>Frustulia erifuga</i> Lange-Bertalot & Krammer		x			
FSAX	<i>Frustulia saxonica</i> Rabenhorst	x	x	x	x	
GACC	<i>Geissleria acceptata</i> (Hust.) Lange-Bertalot & Metzeltin			x	x	x
GINO	<i>Geissleria ignota</i> (Krasske) Lange-Bertalot & Metzeltin			x		x
GACU	<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenberg	x	x	x	x	x
GANT	<i>Gomphonema angustum</i> Agardh					x
GAPI	<i>Gomphonema apicatum</i> Ehr.					x
GAUG	<i>Gomphonema augur</i> Ehrenberg					x
GBRE	<i>Gomphonema brebissonii</i> Kützing		x	x	x	
GCLA	<i>Gomphonema clavatum</i> Ehr.					x
GCLE	<i>Gomphonema clevei</i> Fricke		x			
GDIC	<i>Gomphonema dichotomum</i> Kütz.	x	x	x		x
GEXL	<i>Gomphonema exilissimum</i> (Grun.) Lange-Bertalot & Reichardt	x				x
GGRA	<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg	x	x	x	x	x
GLAT	<i>Gomphonema lateripunctatum</i> Reichardt & Lange-Bertalot	x	x	x		x
GPVL	<i>Gomphonema parvulus</i> Lange-Bertalot & Reichardt			x		
GPAR	<i>Gomphonema parvulum</i> (Kützing) Kützing var. <i>parvulum</i> f. <i>parvulum</i>	x	x	x	x	x
GPUM	<i>Gomphonema pumilum</i> (Grunow) Reichardt & Lange-Bertalot	x	x	x		x
GPEL	<i>Gomphonema pumilum</i> var. <i>elegans</i> Reichardt & Lange-Bertalot	x				
GSUB	<i>Gomphonema subtile</i> Ehr.		x	x		x
GTRU	<i>Gomphonema truncatum</i> Ehr.		x	x	x	x
GVIB	<i>Gomphonema vibrio</i> Ehrenberg		x	x		
HCAP	<i>Hippodonta capitata</i> (Ehr.) Lange-Bert., Metzeltin & Witkowski					x
HHUN	<i>Hippodonta hungarica</i> (Grunow) Lange-Bertalot Metzeltin & Witkowski		x		x	
KCLE	<i>Karayevia clevei</i> (Grunow) Bukhtiyarova		x		x	
KOBG	<i>Karayevia oblongella</i> (Oestrup) M. Aboal	x	x	x	x	
KAPL	<i>Karayevia ploenensis</i> (Husted) Bukhtiyarova			x		
LGOE	<i>Luticola goeppertiana</i> (Bleisch in Rabenhorst) D.G. Mann		x	x		

MEDA	<i>Mastogloia elliptica</i> (Agardh) Cleve var. <i>dansei</i> (Thwaites) Cleve	x			x				
MELL	<i>Mastogloia elliptica</i> (C.A. Agardh) Cleve			x		x			
MSMI	<i>Mastogloia smithii</i> Thwaites	x		x		x		x	
MCCO	<i>Meridion circulare</i> (Greville) Agardh var. <i>constrictum</i> (Ralfs) Van Heurck			x					
NABO	<i>Navicula aboensis</i> (Cleve) Hustedt						x		x
NAAN	<i>Navicula angusta</i> Grunow			x			x		
NANT	<i>Navicula antonii</i> Lange-Bertalot	x							
NCPR	<i>Navicula capitatoradiata</i> Germain								x
NCAR	<i>Navicula cari</i> Ehrenberg	x				x			
NCCC	<i>Navicula cariocincta</i> Lange-Bertalot	x							x
NCCT	<i>Navicula concentrica</i> Carter								x
NCFS	<i>Navicula cryptocephala</i> Lange-Bertalot								x
NCRY	<i>Navicula cryptocephala</i> Kützing			x		x		x	x
NCTE	<i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot	x		x		x		x	x
NCTO	<i>Navicula cryptotenelloides</i> Lange-Bertalot	x						x	
NFES	<i>Navicula festiva</i> Krasske	x		x					
NGER	<i>Navicula germainii</i> Wallace								x
NGRE	<i>Navicula gregaria</i> Donkin								x
NITG	<i>Navicula integra</i> (W.Smith) Ralfs								x
NLAN	<i>Navicula lanceolata</i> (Agardh) Ehrenberg	x							x
NNOT	<i>Navicula notha</i> Wallace			x		x		x	x
NOLG	<i>Navicula olgae</i> Pantocsek								x
NOLI	<i>Navicula oligotraphenta</i> Lange-Bertalot & Hofmann								x
NPSL	<i>Navicula pseudolanceolata</i> Lange-Bertalot								x
NRAD	<i>Navicula radiosa</i> Kützing	x		x		x		x	x
NRFA	<i>Navicula radiosafallax</i> Lange-Bertalot	x							x
NSBR	<i>Navicula subrotundata</i> Hustedt								x
NTPT	<i>Navicula tripunctata</i> (O.F.Müller) Bory	x							x
NVDS	<i>Navicula(dicta) seminulum</i> (Grunow) Lange Bertalot			x		x		x	x
NVDL	<i>Naviculadicta laterostrata</i> Hustedt								x
NDPV	<i>Naviculadicta pseudoventralis</i> (Hustedt) Lange-Bertalot								x
NEAM	<i>Neidium ampliutum</i> (Ehrenberg) Krammer								x
NDSS	<i>Neidium densestriatum</i> (Ostrup) Krammer			x		x			
NEDU	<i>Neidium dubium</i> (Ehrenberg) Cleve								
NIRI	<i>Neidium iridis</i> (Ehrenberg) Cleve								
NACI	<i>Nitzschia acicularis</i> (Kützing) W. M. Smith								x
NACD	<i>Nitzschia acidoclinata</i> Lange-Bertalot	x		x		x		x	
NAMP	<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow f.amphibia								x
NIAR	<i>Nitzschia archibaldii</i> Lange-Bertalot								x
NDES	<i>Nitzschia desertorum</i> Hustedt	x							
NDIS	<i>Nitzschia dissipata</i> (Kützing) Grunow var. <i>dissipata</i>								
NDIP	<i>Nitzschia dissipatoides</i> Archibald	x		x					
NDRA	<i>Nitzschia draveillensis</i> Coste & Ricard								x
NFON	<i>Nitzschia fonticola</i> Grunow in Cleve et Möller			x					x
NGES	<i>Nitzschia gessneri</i> Hustedt								x
NIGF	<i>Nitzschia graciliformis</i> Lange-Bertalot & Simonsen								x
NIGR	<i>Nitzschia gracilis</i> Hantzsch	x		x		x		x	x
NHAN	<i>Nitzschia hantzschiana</i> Rabenhorst			x					
NINT	<i>Nitzschia intermedia</i> Hantzsch ex Cleve & Grunow			x					x
NLIN	<i>Nitzschia linearis</i> (Agardh) W.M.Smith var. <i>linearis</i>								x
NNAN	<i>Nitzschia nana</i> Grunow in Van Heurck	x		x		x		x	
NPAL	<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W.Smith	x		x		x		x	x
NPAA	<i>Nitzschia paleacea</i> (Grunow) Grunow in van Heurck								x
NRST	<i>Nitzschia rosenstockii</i> Lange-Bertalot								x
NIRO	<i>Nitzschia rostellata</i> Hustedt								x
NSCA	<i>Nitzschia scalaris</i> (Ehr.) W. M. Smith								x
NSRB	<i>Nitzschia semirobusta</i> Lange-Bertalot morphotype <i>semirobusta</i>								x
NSUA	<i>Nitzschia subacicularis</i> Hustedt in A. Schmidt et al.								x
NTER	<i>Nitzschia terrestris</i> (Petersen) Hustedt			x					
NIVA	<i>Nitzschia valdestriata</i> Aleem & Hustedt								x
OMUT	<i>Opephora mutabilis</i> (Grunow) Sabbe & Vyverman								x
PFIB	<i>Peronia fibula</i> (Bréb. ex Kütz.) Ross	x							
PDEC	<i>Pinnularia decrescens</i> (Grunow) Krammer var. <i>decrescens</i>			x					
PGIB	<i>Pinnularia gibba</i> Ehrenberg								x
PKAR	<i>Pinnularia karelica</i> Cleve								x
PNOB	<i>Pinnularia nobilis</i> (Ehrenberg) Ehrenberg var. <i>nobilis</i>			x					
PSTO	<i>Pinnularia stomatophora</i> (Grunow) Cleve var. <i>stomatophora</i>			x					x
PSGI	<i>Pinnularia subgibba</i> Krammer var. <i>subgibba</i>			x		x			x
PSRU	<i>Pinnularia subrupestris</i> Krammer var. <i>subrupestris</i>								x
PSPD	<i>Pinnularia superdivergentissima</i> Germain et Chaumont	x							
PVIF	<i>Pinnularia viridiformis</i> Krammer var. <i>viridiformis</i> morphotype 1	x							
PCLT	<i>Placoneis clementis</i> (Grun.) Cox			x		x			x
PHML	<i>Placoneis humilis</i> Metzeltin Lange-Bertalot & Garcia-Rodriguez								x
PDAU	<i>Planothidium dau</i> (Foged) Lange-Bertalot			x					x
PTDE	<i>Planothidium delicatulum</i> (Kütz.) Round & Bukhtiyarova								x
PLFR	<i>Planothidium frequentissimum</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot			x					x

PTLA	<i>Planothidium lanceolatum</i> (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot					X	
PTOE	<i>Planothidium oestrupii</i> (Cleve-Euler) Round & Bukhtiyarova	X		X		X	X
PTPE	<i>Planothidium peragallii</i> (Brun & Heribaud) Round & Bukhtiyarova	X					
PRBU	<i>Planothidium robustius</i> (Hustedt) Lange-Bertalot	X		X		X	X
PRST	<i>Planothidium rostratum</i> (Østrup) Lange-Bertalot					X	X
PTCO	<i>Platessa conspicua</i> (A. Mayer) Lange-Bertalot					X	
PVEN	<i>Psammothidium ventrale</i> (Krasske) Bukhtiyarova et Round				X		
PSBR	<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grun. in Van Heurck) Williams & Round	X		X		X	X
PSSE	<i>Pseudostaurosira elliptica</i> (Schumann) Edlund, Morales & Spaulding	X				X	X
PPSC	<i>Pseudostaurosira parasitica</i> var. <i>subconstricta</i> (Grunow) Morales						X
PRAD	<i>Puncticulata radiosa</i> (Lemmermann) Håkansson	X	X	X		X	X
RSIN	<i>Reimeria sinuata</i> (Gregory) Kociolek & Stoermer		X	X		X	X
RUNI	<i>Reimeria uniseriata</i> Sala, Guerrero & Ferrario				X	X	
RABB	<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C. Agardh) Lange-Bertalot					X	
RGIB	<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O.Muller var. <i>gibba</i>	X	X	X			X
RGPA	<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O.Muller var. <i>parallela</i> (Grun.) H. et M. Peragall		X	X			
RGBL	<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenberg) O.Muller		X			X	X
RPUS	<i>Rossithidium pusillum</i> (Grun.) Round & Bukhtiyarova	X	X	X		X	
SEMN	<i>Sellaphora minima</i> (Grunow) Mann	X		X		X	X
SMTO	<i>Sellaphora mutatooides</i> Lange-Bertalot & Metzeltin					X	X
SEPA	<i>Sellaphora parapupula</i> Lange-Bertalot		X			X	
SPUP	<i>Sellaphora pupula</i> (Kützing) Mereschkowksy	X	X	X		X	X
SSTM	<i>Sellaphora stroemii</i> (Hustedt) Mann	X	X	X		X	
SVER	<i>Sellaphora verecundiae</i> Lange-Bertalot						X
SEXG	<i>Stauroforma exiguiiformis</i> (Lange-Bertalot) Flower Jones et Round	X	X	X		X	X
STLE	<i>Stauroneis legumen</i> (Ehrenberg) Kützing	X	X	X			
STSI	<i>Stauroneis siberica</i> Lange-Bertalot & Krammer var. <i>siberica</i>	X	X	X		X	
STSB	<i>Staurosira berolinensis</i> (Lem.) Lange-Bertalot					X	X
SCBI	<i>Staurosira construens</i> (Ehr.) var. <i>binodis</i> (Ehr.) Hamilton					X	X
SCON	<i>Staurosira construens</i> Ehrenberg	X	X	X		X	X
SRPI	<i>Staurosira pinnata</i> Ehrenberg	X				X	X
SSVE	<i>Staurosira venter</i> (Ehr.) Cleve & Moeller	X	X	X		X	X
SPLT	<i>Staurosirella pinnata</i> (Ehr.) Williams & Round var. <i>lancettula</i> (Schumann) Siv					X	X
STCU	<i>Stenopterobia curvula</i> (W.Smith) Krammer	X	X	X			
SHAN	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grunow in Cl. & Grun.						X
SANG	<i>Surirella angusta</i> Kützing					X	
SBRE	<i>Surirella brebissonii</i> Krammer & Lange-Bertalot var. <i>brebissonii</i>					X	
SHEL	<i>Surirella helvetica</i> Brun				X		
TFEN	<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing	X	X	X			
TFLO	<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kützing	X	X	X		X	X
TANG	<i>Tryblionella angustata</i> Wm Smith	X	X	X			
UBIC	<i>Ulnaria biceps</i> (Kützing) Compère						X
UULN	<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch.) Compère	X	X	X		X	X
UUAC	<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch.) Compère var. <i>acus</i> (Kütz.) Lange-Bertalot						X
UUAN	<i>Ulnaria ulna</i> Sippe <i>angustissima</i> (Grunow) Compère	X	X	X		X	X

ANNEXE 5

Résultats des analyses des polysaccharides contenus dans les écumes prélevées dans le lac d'Hourtin



ETUDE CEMAGREF

Analyse d'un polysaccharide contenu dans une mousse naturelle prélevée à la surface d'un lac.

Votre contact Polymarism Biotechnology: Bertrand Thollas

Mars 2009

Polymarism Biotechnology, CCI de Morlaix, Aéroport, 29600 MORLAIX
SARL au capital de 10000 euros, SIRET 503 584 823 00010, APE 7219Z
TVA intracommunautaire FR 45 503 584 823

ANNEXE 5 (suite)



Objectifs de l'étude

L'objectif de cette étude est d'analyser le polysaccharide présent dans une mousse naturelle prélevée à la surface d'un lac.

L'étude a été réalisée sur une solution incolore fournie par le Cemagref.

Résultats

Analyse du polysaccharide avant purification :

Dans un premier temps nous avons décidé d'analyser le composé brut afin de déterminer la teneur en polysaccharide par rapport à la matière sèche.

Après lyophilisation, la masse de matière sèche est de 60 mg.

Lors de la redissolution du composé afin de réaliser les analyses, nous avons observé la présence d'une substance insoluble.

Deux techniques de dosages différentes ont permis de montrer que le polysaccharide représente 56% de la matière sèche.

L'analyse de la masse moléculaire a montré la présence d'un composé de haute masse moléculaire (2000000 Da) et des composés de faible masse moléculaire (< 10000 Da).

Détermination de la composition osidique :

	Rhamnose	Xylose	Glucose	Galactose	Mannose	Fucose
Ratio molaire	1	3	3	5	2	2

Différentes analyses complémentaires n'ont pas montré la présence de protéine.

ANNEXE 5 (suite)



Analyse du polysaccharide après purification :

Le composé a d'abord été filtré afin d'éliminer la substance insoluble, puis dialysé contre de l'eau mQ (seuil de coupure 6000 Da) afin d'éliminer les composés de faible masse moléculaire et de nouveau lyophilisé.

Une nouvelle analyse de la masse moléculaire a confirmé la taille de l'exopolysaccharide (2000000 Da).

Des analyses complémentaires n'ont pas montré la présence de sulfate.

Détermination de la composition osidique :

	Rhamnose	Xylose	Glucose	Galactose	Mannose	Fucose
Ratio molaire	1	3	3	5	2	2

Après la purification, la composition osidique reste inchangée ce qui montre que les composés de petites masses initialement présents n'étaient pas des polysaccharides.

ANNEXE 6

Bilan des valorisations scientifiques et techniques

Communications orales et posters

Leitão, M., **M. Cellamare**, A. M. Lançon. 2008. Les algues rares en France : nouvelles ou méconnues?. Colloque « ALGIMAC », Société Phycologique de France, 9-10 décembre 2008, Concarneau (Bretagne, France) (communication orale).

Cellamare, M., M. Leitão, M. Coste, A. Dutartre, J. Haury. 2008. French Aquitaine Lakes...Tropical Lakes?. International Association of Phytoplankton (IAP), 23-30 November 2008, Ramot, Israel (communication orale).

Cellamare, M., A. Dutartre, D. Alard, J. Haury. 2007. Evaluation de l'état trophique et écologique de 2 lacs interconnectés de la région Aquitaine à partir des éléments biologiques et physico-chimiques. Journée de l'Ecole Doctorale Sciences et Environnements. 7 décembre 2007, Université Bordeaux 1, Talence, France (poster).

Cellamare, M., C. Laplace-Treytore, A. Dutartre, S. Boutry, M. Coste, F. Delmas, D. Alard, J. Haury. 2007. Phytoplankton and macrophytes in two connected lakes with different trophic status in the Aquitaine region (France). 30th Congress of the International Association of Theoretical and Applied Limnology (SIL 2007), 12-18 August 2007, Montreal, Canada (communication orale).

Publications scientifiques

Cellamare, M., M. Leitão, M. Coste, A. Dutartre and J. Haury. 2010. Tropical phytoplankton taxa in Aquitaine lakes (France). *Hydrobiologia* 639(1): 129-145.

Cellamare, M., S. Morin, M. Coste and J. Haury. Ecological assessment of French Atlantic lakes based on phytoplankton, phytobenthos and macrophytes. *Ecological Indicators* (soumis)

Cellamare, M., S. Boutry, V. Bertrin, A. Dutartre, D. Alard and J. Haury. Aquatic macrophytes in five coastal Atlantic French lakes with different stress regimes and trophic status. *Limnologia* (soumis)

Cellamare, M., M. Leitão, P. de Tezanos Pinto, M. Coste, S. Boutry and J. Haury. Phytoplankton functional succession and diversity in lakes subject to exotic algae invasion. *Limnology and Oceanography* (soumis)

Encadrement du stage

« Analyse sur des sites de référence des peuplements de macrophytes de cinq plans d'eau du littoral Aquitain » du 14 mai- 7 septembre 2007.

Par : Fleur Bonnin – Master 2 – Institut Egid Bordeaux 3

Autres activités développées pendant la thèse

Conférence sur les «Algues et la Qualité de l'Eau ». Cycle de conférences pour le grand public organisé par le Centre de Recherches et d'Etudes Scientifiques de Sanguinet (CRESS), 26 janvier 2007.

Participation à la Fête de la Science Edition 2007 :
<http://www.infosciences-aquitaine.net/portraits>

Participation à la journée-débat « Cafés des sciences, techniques et mixité » : les femmes et les métiers de la recherche. Collège Anatole France de Cadillac, 8 novembre 2007.

Elaboration d'un poster sur les algues pour le Musée de Sanguinet au Centre de Recherches et d'Etudes Scientifiques de Sanguinet (CRESS), janvier 2009

Participation à l'émission télé « Mode d'Emploi » sur la chaîne de télévision régionale tv7 consacrée à l'eau (11 décembre 2008) :
http://www.tv7.com/index.php?id_video=2860&id_fiche=2744

Évaluation de l'Etat Ecologique des Plans d'Eau Aquitains à partir des Communautés de Producteurs Primaires

Résumé : En raison de leur importante capacité de réponse aux changements environnementaux, les producteurs primaires sont depuis longtemps utilisés comme indicateurs biologiques de la qualité des milieux aquatiques. La Directive Cadre Européenne sur l'Eau (2000/60/CE) préconise ainsi l'utilisation du phytoplancton, du phytobenthos et des macrophytes afin de mesurer l'état écologique des écosystèmes lacustres.

Dans cette étude, ces trois compartiments ont été utilisés pour déterminer l'état écologique de cinq lacs localisés dans la région Aquitaine (Sud-Ouest de la France), lacs ayant la particularité de présenter des niveaux trophiques différents.

Les résultats ont montré qu'au niveau intra-lac la composition floristique dépend fortement des variables physiques dans la plupart des systèmes tandis qu'au niveau inter-lac celle-ci dépend du niveau trophique.

Le phytoplancton s'est révélé être l'indicateur de qualité le plus performant et le seul utilisable dans les eaux ouvertes, et le plus précis dans les systèmes où les macrophytes submergés étaient absents. Cependant, dans les lacs humiques, les assemblages phytoplanctoniques semblent répondre davantage à la turbidité et aux brassages fréquents de la colonne d'eau qu'aux nutriments. Dans de telles conditions, afin de mieux caractériser la qualité de l'eau, l'utilisation complémentaire du phytobenthos et des macrophytes se révèle plus pertinente.

En conclusion, considérant les trois compartiments biologiques, la présente étude permet une approche complémentaire de l'état écologique des systèmes lacustres. Certaines des méthodes appliquées ici représentent un outil potentiel de détermination de la qualité de l'eau selon les exigences de la DCE, mais elles nécessitent d'être affinées pour une meilleure évaluation de l'état écologique des lacs français. Une attention particulière a été portée aux taxa exotiques observés dans ces lacs tempérés, et cet aspect doit être pris en considération lors de l'évaluation écologique. En effet, ces espèces sensiblement avantagées par les conséquences du changement climatique, peuvent altérer la structure et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques en place, et aboutir à une perte de diversité.

Mots-clés : phytoplancton, phytobenthos, macrophytes, bioindicateur, lacs, groupes fonctionnels, espèces exotiques, écume, état trophique, état écologique, DCE.

Ecological status assessment of Aquitaine lakes using primary producer communities

Abstract: Due to their important ability to respond to environmental changes, primary producers have been used for a long time as biological indicators of water quality. The Water Framework Directive (2000/60/EC) recommends the use of the phytoplankton, phytobenthos (diatoms) and macrophytes in the ecological status assessment of lakes.

In this study, these three compartments have been used to determine the ecological status of five lakes located in the Aquitaine region (southwest of France) with different trophic status.

The results showed that within lakes, the floristic composition in most of the systems strongly depends on physical parameters whereas among lakes it depends on the trophic status.

The phytoplankton proved to be the most powerful indicator of quality in open-water areas as well as in systems where submerged macrophytes are absent. However, in the humic lakes, the phytoplankton assemblages seem to respond more to turbidity and mixing than to nutrient load. Under such conditions, water quality could be underestimated and the complementary use of phytobenthos and macrophytes appears more appropriated.

In conclusion, considering the three biological elements, the present study allows a complementary approach of the ecological status of the lakes. Some of the methods applied here represent a potential tool for the assessment of the ecological status in the context of WFD, but they need to be refined to assess more properly the ecological status of French lakes. A special attention was paid to exotic taxa observed in these temperate lakes, and this aspect must be taken into account in the ecological assessment. Indeed, these species favoured by the consequences of the climate change, can modify the structure and functioning of the aquatic ecosystems, and lead to a loss of diversity.

Keywords: phytoplankton, phytobenthos, macrophytes, bioindicator, lakes, functional groups, exotic taxa, scum, trophic status, ecological status, WFD.