

**Titre de l'action : Eutrophisation des zones humides :
conséquences pour la qualité, la décomposition des
plantes aquatiques et les flux de carbone**

Rapport final

Action n° 35 du Programme 2010 au titre de l'accord cadre
Agence de l'Eau ZABR

GRASSET ; Charlotte
BORNETTE, Gudrun
DELOLME, Cécile
Juin 2015



Préambule

Ce travail de recherche a été cofinancé par le ministère de la recherche (allocation ministérielle de recherche et l'Agence de l'eau Rhône-Méditerranée-Corse. Il a été réalisé avec l'appui de la Zone Atelier Bassin du Rhône. Ce travail était par essence interdisciplinaire car il nécessitait des compétences en géochimie, en biologie végétale et en écologie fonctionnelle. Ces compétences ont été rassemblées grâce à la collaboration entre G. Bornette (écologie végétale, écologie fonctionnelle), C. Delolme (géochimie organique) et une chimiste recrutée sur le projet (C. Grasset, ingénieure de l'Ecole Supérieure de Chimie Physique de Lyon, allocation ministérielle de recherche). Au cours du projet, la collaboration avec G. Abril (Laboratoire EPOC, Bordeaux) s'est révélée nécessaire pour mettre en place les mesures de flux de gaz (Stage de M2 de I. Le Roncé). Enfin, une relation soutenue avec T. Bouvier (Laboratoire Ecosym, Montpellier) a permis des développements en écologie microbienne (Stage de M1 de M. Chiarello).

Résumé

L'eutrophisation est une des principales menaces pesant sur les écosystèmes aquatiques. Ce projet a pour objectifs de déterminer le rôle de l'eutrophisation, et plus spécifiquement de la concentration en phosphore total, sur 1) la composition chimique des communautés végétales aquatiques, 2) leur décomposition et 3) les flux de C dans les zones humides.

- 1- Trois espèces aquatiques représentatives des trois stratégies adaptatives de Grime (*i.e.* - compétitive, rudérale et stress tolérante) ont été collectées dans des zones humides distribuées le long d'un gradient de concentration en phosphore. Les espèces compétitives et rudérales ont une concentration en lignine significativement plus faible que l'espèce stress tolérante. Pour une même espèce, la teneur en eau augmente avec la concentration en phosphore de l'habitat et l'allocation en composés carbonés (amidon et/ou lignine) varie également significativement, mais dans un sens différent suivant l'espèce
- 2- La vitesse de décomposition des plantes aquatiques est fortement corrélée à leur composition chimique, et les espèces rudérales et compétitives se décomposent plus vite, d'autant plus si elles se sont développées dans des sites riches en nutriments.
- 3- Dans les milieux eutrophes, le type de communautés végétales est corrélé à l'intensité des émissions de CH₄ et de CO₂ mesurées pendant la journée. Les émissions de méthane sont plus élevées dans les milieux eutrophes car la quantité de litières produite est plus importante, et ces litières se décomposent probablement plus vite. D'autre part, les espèces flottantes majoritaires dans ces milieux favorisent les conditions anoxiques, en particulier dans le cas d'une colonisation par des macroalgues.

Le niveau d'eutrophisation régit la dynamique du carbone dans les zones humides. Il est donc un paramètre clé pour la gestion de ces milieux vis à vis du recyclage du carbone. Ce document propose des outils afin d'évaluer la dynamique du carbone dans les zones humides ainsi qu'une typologie en fonction de leur niveau de trophie.

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

Sommaire

Contexte.....	4
Objectifs.....	5
Résultats.....	7
I-Sites d'étude.....	7
II-Characterisation de la trophie des zones humides.....	9
III- Partie 1	12
IV- Partie 2.....	16
V- Partie 3.....	20
Conclusion.....	28
Remerciements	30
Documents complémentaires	30
Références	30

Contexte

Les zones humides jouent un rôle majeur dans le stockage et le recyclage du carbone mondial (elles contiennent 18 à 30% du carbone terrestre (Trettin & Jurgensen 2003). Ce carbone provient essentiellement du végétal et il est stocké dans les sédiments, ou dans le compartiment aqueux. Les conditions environnementales, et notamment la teneur en nutriments du milieu, jouent sur la quantité et la qualité du carbone organique sous forme végétale (Duarte 1995 ; Duncan et al. 2001) et également sur la vitesse de dégradation de la matière organique (Carr et al. 1997; Rejmankova & Sirova 2007, Davis et al. 2003).

Les flux de CO₂ et le CH₄ dans les zones humides, tous deux gaz à effet de serre, sont fortement liés à la production végétale, puisque ces deux composés sont des produits de décomposition finaux de la matière organique. Par ailleurs, le CO₂ est fixé par la végétation lors de la photosynthèse (Reddy & DeLaune 2008). Les flux sortant de CO₂ et CH₄ ou entrant de CO₂ sont souvent mesurés pour estimer le service de « puits » (stockage sous forme de biomasse ou de nécromasse) ou de « source » de carbone des zones humides (Whiting & Chanton 2001). Les flux de méthane sont très étudiés dans ces écosystèmes car ils contribuent significativement aux émissions à l'échelle planétaire. Leur contribution pourrait représenter jusqu'à 40% des émissions atmosphériques annuelles de méthane (del Giorgio & Williams 2005). Même si la production de méthane est plus faible que celle de CO₂ (elle contribue entre 0.5 à 12% du carbone issu de la minéralisation de la matière organique), le méthane a un potentiel d'effet de serre 21 fois supérieur au CO₂ (del Giorgio & Williams 2005), ce qui justifie la quantification de ses émissions dans le cadre du réchauffement climatique.

L'eutrophisation consiste en l'enrichissement progressif des écosystèmes en matière organique. Ce phénomène, naturel et se déroulant sur des pas de temps longs dans les milieux aquatiques d'eau douce, peut être fortement accéléré et intensifié par l'enrichissement en nutriments (principalement azote et phosphore) du sédiment et /ou de la masse d'eau du fait de l'apport de nutriments d'origine humaine (provenant des eaux usées, d'effluents industriels, des eaux de ruissellement provenant de bassins versants agricoles ou urbains; Duncan et al. 2001 ; Khan & Ansari 2005). L'accélération et l'intensification du processus d'eutrophisation par les activités anthropiques est ainsi une des principales menaces pesant sur les écosystèmes aquatiques (Carpenter 2005 ; Smith & Schindler 2009). Ses conséquences sont entre autres une croissance excessive de la végétation, entraînant l'accumulation de litières au niveau du sédiment, avec pour conséquence des phases d'hypoxie (i.e. disponibilité en oxygène dans le milieu très réduite) de la masse d'eau et du sédiment plus fréquentes et prolongées, et des blooms algaux potentiellement toxiques (Carpenter 2005).

L'eutrophisation altère donc le fonctionnement des zones humides en diminuant leur biodiversité, en simplifiant leurs chaînes trophiques (Duarte 1995 ; Khan & Ansari 2005), et en compromettant leur fonction de puits de carbone (del Giorgio & Williams 2005). Si l'on connaît les principales altérations résultant de l'eutrophisation d'un écosystème, on ignore les valeurs seuils au-delà desquelles l'écosystème perd ses caractéristiques fonctionnelles (e.g. vitesse de décomposition des litières végétales, émissions de CO₂ et de CH₄) ainsi que les différents types fonctionnels rencontrés vis-à-vis du cycle du carbone (i.e. la dynamique du C dans des écosystèmes de trophie contrastée).

Objectifs

L'objectif de ce travail a donc été de mesurer l'impact de l'eutrophisation sur la production végétale, sa décomposition et les flux de carbone (C) associés à la décomposition de la matière organique dans les zones humides.

Pour atteindre cet objectif, les paramètres abiotiques liés à l'eutrophisation (N, P) ont été reliés à :

- la production végétale (biomasse, composition chimique)
- la vitesse de décomposition de la matière organique produite et
- les conséquences pour les flux de carbone (émissions de CO₂ et CH₄)

Ce projet a été organisé en trois volets complémentaires menés successivement (Figure 1). A partir d'une sélection de zones humides rangées le long d'un gradient de trophie, nous avons déterminé dans quelle mesure la qualité du végétal (partie 1) et sa vitesse de décomposition (partie 2) pouvaient être reliées à l'espèce, et aux conditions environnementales dans lesquelles elle s'est développée. Nous avons ensuite relié ces éléments aux émissions de CO₂ et CH₄ mesurées dans les zones humides sélectionnées (partie 3).

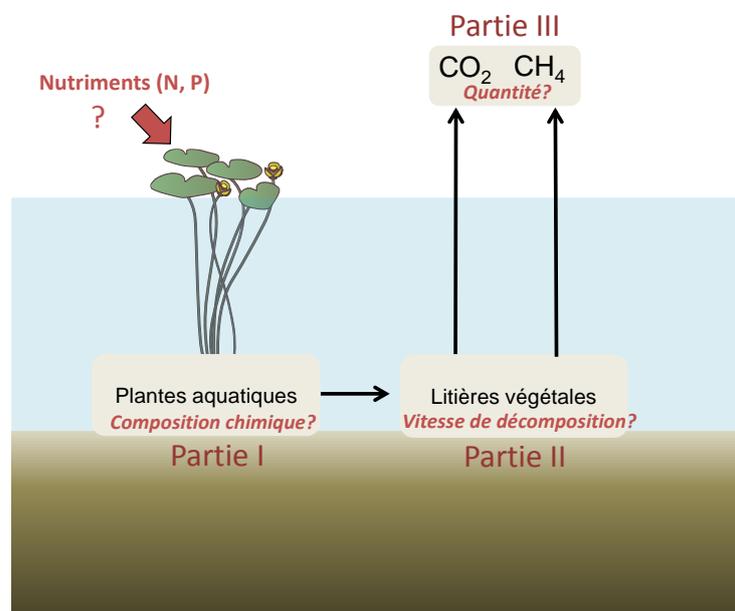


Figure 1 : Relations entre les trois principales questions posées dans ce projet.

L'étape préliminaire a consisté à mesurer le niveau d'eutrophisation des zones humides, en prenant en considération le fait que 1) l'eutrophisation est influencée par plusieurs paramètres

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

nutritionnels en interaction (azote, phosphore), même si le phosphore est le premier facteur d'eutrophisation des zones humides, 2) la concentration en nutriments dans l'eau à l'instant t dépend fortement de l'activité de piégeage des végétaux, et peut sous-estimer la concentration de nutriments réellement biodisponible, et 3) le degré d'expression de l'eutrophisation peut être modulé par plusieurs paramètres physico-chimiques (e.g. la température, le pH, la teneur en oxygène dissous).

Par la suite, les résultats du travail sont présentés en trois parties. Les finalités appliquées pouvant être tirées des résultats obtenus sont résumées à la fin de chaque partie.

En conclusion une typologie de la dynamique du C dans les zones humides selon leur niveau de trophie est proposée.

Résultats

I-Sites d'étude

Les zones humides sélectionnées pour cette étude sont des anciens bras de l'Ain et du Rhône (Figure 2). Au total 17 zones humides ont été étudiées pour la partie 1, 7 pour la partie 2, et 4 (correspondant à 6 « sites aquatiques ») pour la partie 3. Leur état trophique a pu être préalablement mesuré à partir des précédentes études de l'équipe (Bornette et al. 1998; Amoros et al. 2000; Elger et al. 2004).

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

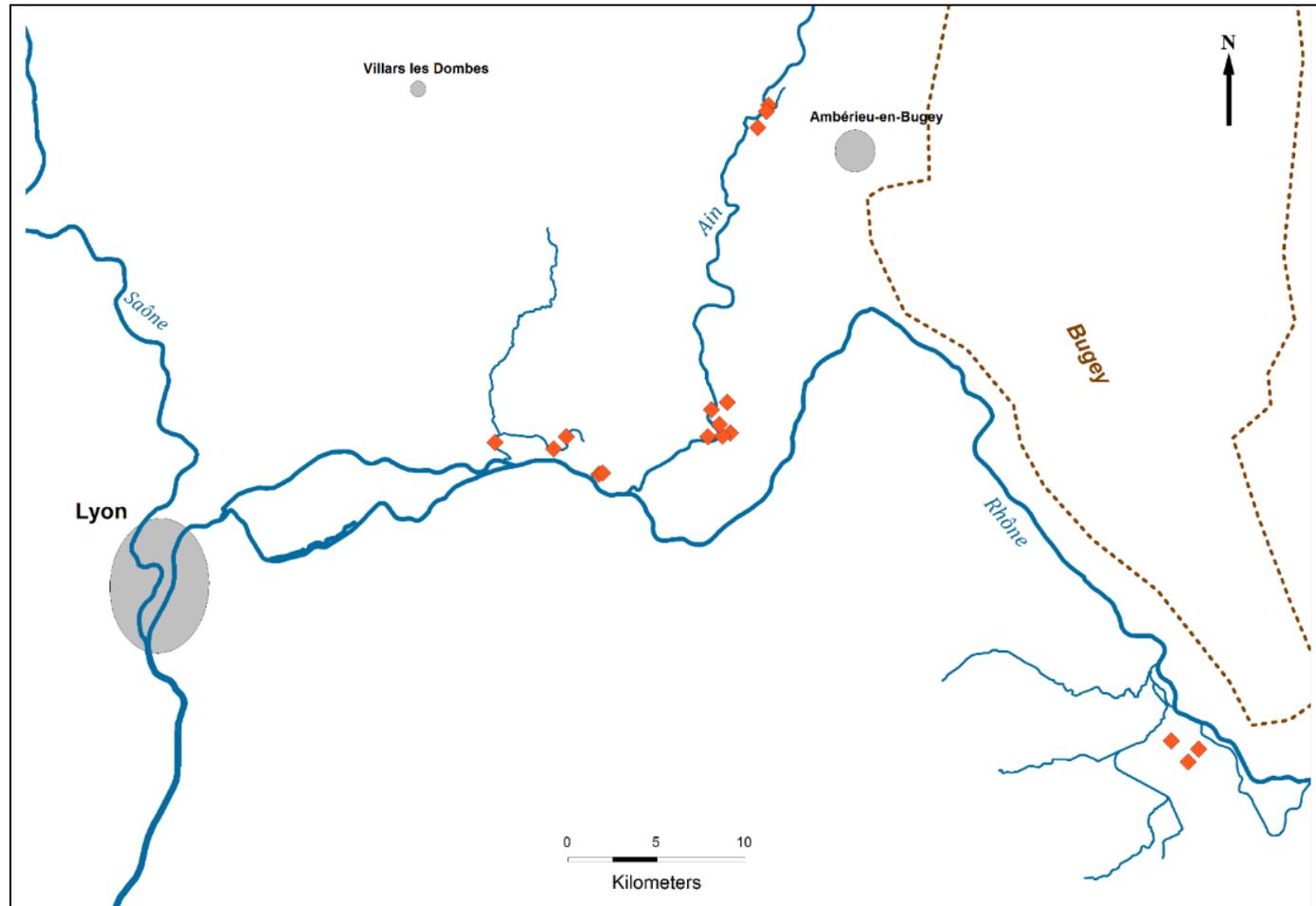


Figure 2 : Localisation des zones humides étudiées (©C. Grasset). Source : données IGN 1999.

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

Ces zones humides sont alimentées par les eaux de surface des cours d'eau, leur sous-écoulement, ou des eaux souterraines, en proportion variable suivant l'écosystème. Les zones humides présentant les eaux les plus oligotrophes sont alimentées principalement par des eaux souterraines provenant du massif karstique du Bugey. Dans ces situations, l'eau présente des températures relativement faibles (en moyenne de 12°C), et variant peu au cours de l'année. Les zones humides les plus eutrophes sont en général caractérisées par une faible connectivité aux eaux souterraines, ce qui induit de fortes fluctuations des températures au cours de l'année (Bornette & Amoros 1991 ; Sakura 1993; Bornette & Large 1995). Dans le cas des zones humides étudiées, les eaux souterraines sont peu chargées en nutriments (essentiellement P), mais il peut arriver que pour les milieux aquatiques cet apport soit significatif, voire contribue à l'eutrophisation du milieu (Décamps & Naiman 1990 ; Paerl 1997).

Par ailleurs, les zones humides ont été sélectionnées de manière à éviter que d'autres paramètres que la trophie et la température ne puissent agir sur les processus observés : nous avons donc choisi des milieux aquatiques permanents (ne subissant pas d'assèchement) et à pH relativement alcalin, entre 7.2 et 8.0 en moyenne (Curtin et al. 1998; Reddy & DeLaune 2008). Nous avons choisi des milieux dans lesquels les apports externes (par le courant ou la végétation riparienne) et l'exportation de matière organique (par le courant) étaient potentiellement très faibles ou négligeables, afin que la matière organique du sédiment puisse être considérée comme résultant majoritairement des plantes aquatiques présentes sur le site.

II-Caractérisation de la trophie des zones humides

L'état trophique est l'énergie disponible à la chaîne alimentaire d'un écosystème (Dodds 2007). Les nutriments (en particulier N, P, Schindler 2006) sont les éléments contrôlant la production primaire. Mesurer la teneur en nutriments est donc généralement la méthode la plus utilisée pour estimer l'état trophique/ la trophie des écosystèmes aquatiques (Dodds & Welch 2000). D'autres méthodes permettent de caractériser l'état trophique des milieux aquatiques (Table 1) mais elles présentent toutes, y compris la mesure de la teneur en nutriments, des limites. Il est donc préférable de croiser ces différentes méthodes.

Les teneurs en nutriments dans l'eau et dans les sédiments ont été mesurées pour les 17 zones humides (cf Chapitre 6 p 119 du manuscrit de thèse de C. Grasset). Les nutriments dans l'eau (N-NH₄⁺, N-NO₃⁻ et P-PO₄³⁻) doivent idéalement être mesurés sur un cycle annuel afin d'intégrer les variations saisonnières liées à la végétation. Du fait de difficultés techniques récurrentes, elles ont été mesurées durant l'année 2012 à 3-4 dates pour 6 sites et à 8 dates pour les 11 autres sites. Les mesures de nutriments dans le sédiment (soil TP et soil TN) ont été mesurées à une date pour les 17 sites. Une analyse en composantes principales (Figure 3) des teneurs de nutriments dans l'eau et dans le sédiment pour les 17 sites aux différentes dates a été effectuée (ACP sur les données centrées réduites de 104 individus). Le phosphore total du sédiment est le paramètre qui participe le plus à l'axe 1 de l'analyse et représente 28 % de l'inertie de cet axe. L'axe 1 contribue lui-même

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

à 32.2 % de l'inertie du tableau de données. Dans la littérature, le phosphore est majoritairement utilisé pour estimer l'état trophique des milieux aquatiques car il est le plus fréquemment l'élément limitant (Reddy et al. 1999 ; Carpenter 2005 ; Arthaud et al. 2012). Nous avons donc choisi d'utiliser la concentration en phosphore total du sédiment pour classer les sites sur un gradient d'eutrophisation.

Table 1 : Principales méthodes pour évaluer l'état trophique des milieux aquatiques.

Méthodes pour l'évaluation de la trophie d'un écosystème aquatique	Limites	Références
Mesure de la teneur en nutriment des eaux et des sédiments (N, P)	Forte variabilité temporelle dans l'eau nécessitant un échantillonnage fréquent (Reddy & DeLaune 2008) Biodisponibilité variable dans les sédiments (Smolders et al. 2006)	Dodds et al. 1998 ; Bachmann et al. 2002 ; Arthaud et al. 2012
Relevé des communautés végétales ou diagnostic basé sur l'abondance des catégories de végétation (e.g. phytoplancton vs plantes aquatiques)	Méthode qualitative ne s'appliquant pas à toutes les situations, e.g. eutrophisation interne, non décelable, Smolders et al. 2006	Amoros et al. 2000 ; Bayley & Prather 2003 ; Haury et al. 2006 ; SØndergaard et al. 2010
Mesure de la chlorophylle <i>a</i> (indicateur de biomasse phytoplanctonique)	Ne s'applique également pas dans tous les cas, e.g. compétition entre phytoplancton et macrophytes, ou lors de faibles températures (Jeppesen et al. 1997)	Dodds et al. 1998 ; Bachmann et al. 2002 ; Royer et al. 2008 ; Rigosi et al. 2014

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

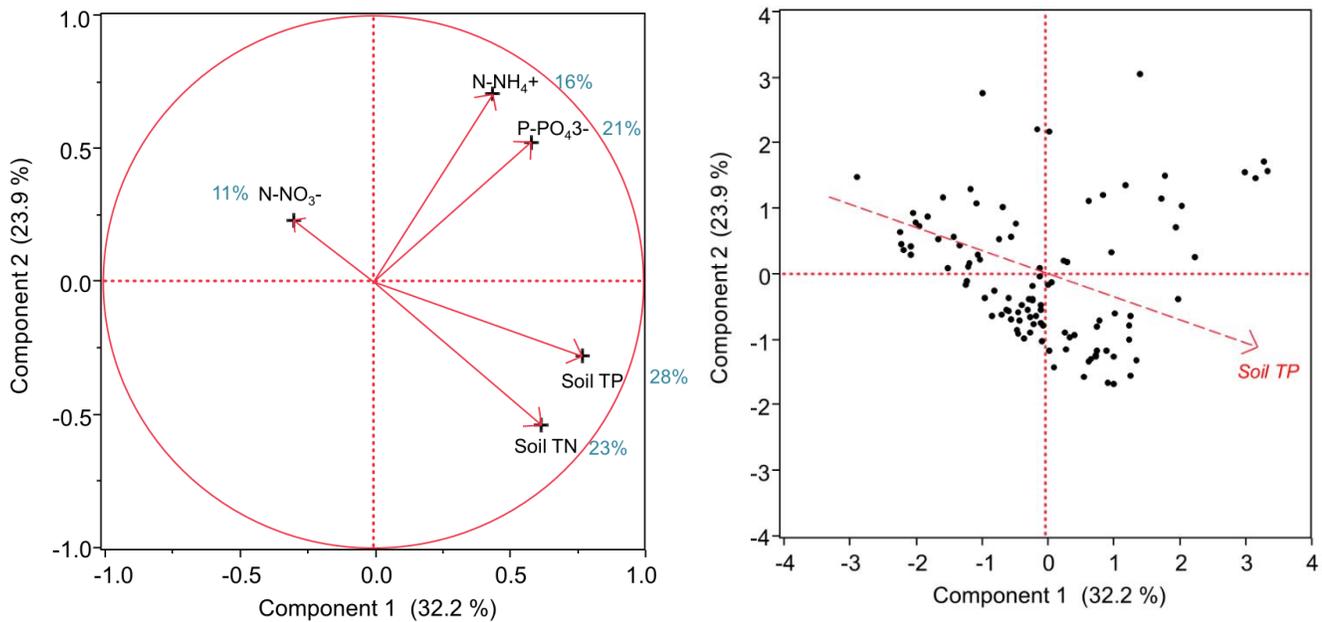


Figure 3 : Analyse en composantes principales (acp) normée des concentrations en nutriments dans l'eau ($N-NH_4^+$, $N-NO_3^-$ et $P-PO_4^{3-}$) et dans le sédiment (soil TP et soil TN) pour les 17 zones humides et aux différentes dates de prélèvement (de 3 à 8 dates pour l'eau). A gauche : cercle des corrélations des concentrations en nutriments avec les deux premiers axes de l'acp. L'axe 1 représente 32.2% et l'axe 2 23.9% de l'inertie totale du tableau de données. Les contributions des vecteurs propres à l'inertie de l'axe 1 sont indiquées en bleu. A droite : carte factorielle des 17 sites selon les deux premiers axes de l'acp. Une flèche indiquant la direction de « Soil TP » est rajoutée pour montrer la discrimination des selon ce paramètre.

III- Partie 1

Méthodologie

L'objectif de cette partie est de relier le niveau de trophie de la zone humide avec la composition chimique des plantes aquatiques. Dans les 17 zones humides sélectionnées, ordonnées le long d'un gradient de trophie, nous avons prélevé 3 espèces aquatiques : *Berula erecta*, *Nuphar lutea* et *Juncus articulatus* à deux saisons : printemps et automne. Ces trois espèces sont emblématiques les trois principales stratégies¹ définies par Grime (Grime 2001). *Berula erecta* est une espèce rudérale, *Nuphar lutea* est une espèce compétitive et *Juncus articulatus* est une espèce stress tolérante. Nous avons mesuré des paramètres chimiques pouvant être reliés à la capacité de dégradation du végétal : concentrations en polysaccharides structuraux et lignines, teneur en eau, rapport C/N, ainsi que la concentration des composés pouvant être reliés aux réserves : sucres libres et amidon.

Nous avons déterminé la part de variation dans la composition chimique du végétal liée d'une part à l'espèce, et d'autre part aux conditions environnementales dans lesquelles elle s'est développée. Pour plus d'informations concernant le protocole d'analyse des composés organiques et les tests statistiques effectués, se référer aux pages 48 et 62-63 du manuscrit de thèse de C. Grasset.

Principaux résultats

Le premier volet démontre que les trois espèces aquatiques sélectionnées, *Berula erecta*, *Nuphar lutea* et *Juncus articulatus* ont des compositions chimiques différentes, et répondent différemment à la teneur en nutriment de l'écosystème. Les espèces compétitives et rudérales étudiées ont une concentration en lignine et un ratio C/N significativement plus faible que l'espèce stress tolérante (Figure 4). Cette différence peut être expliquée par leur stratégie adaptative au sens de Grime (2001). En effet, l'espèce stress-tolérante allouant ses réserves à la conservation des tissus, une teneur élevée en lignines permettrait de rendre les tissus plus résistants et longévifs. Le ratio C/N plus élevé indique quant à lui une faible dégradabilité des tissus (Enriquez et al. 1993).

¹ En écologie végétale, les stratégies sont fréquemment utilisées car elles permettent de généraliser les réponses des espèces aux pressions environnementales et leur effet sur l'écosystème (Grime, J.P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Wiley. ; Chapin, F.S. 2011. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer.).

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

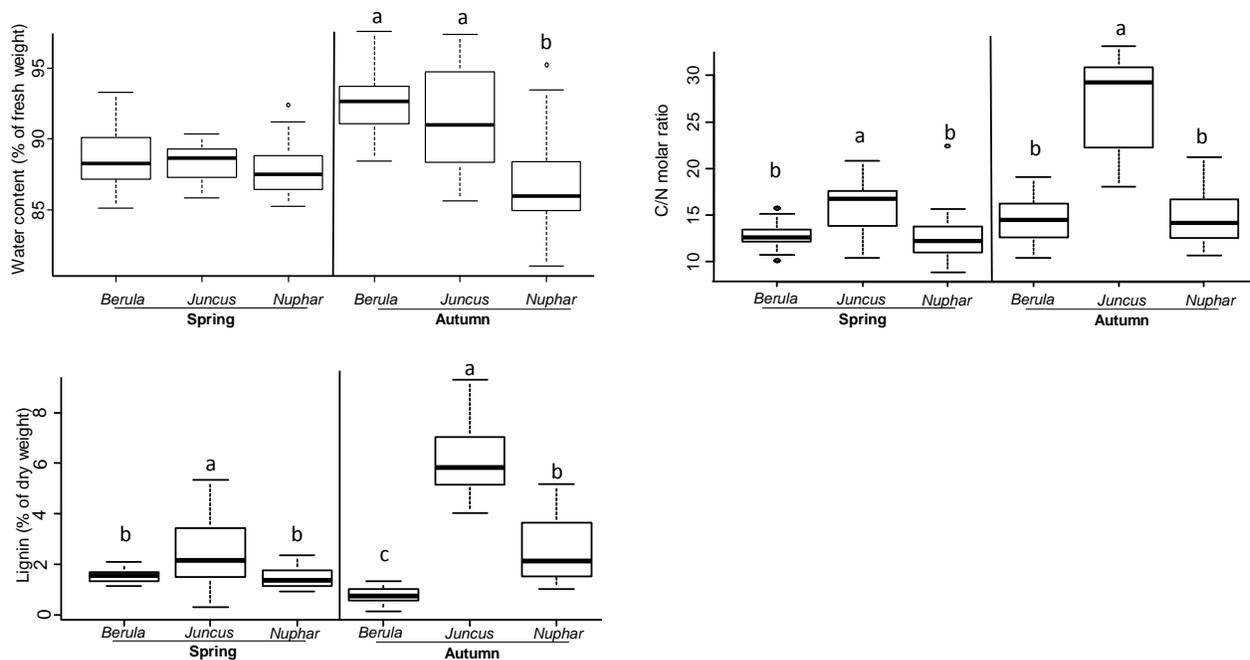
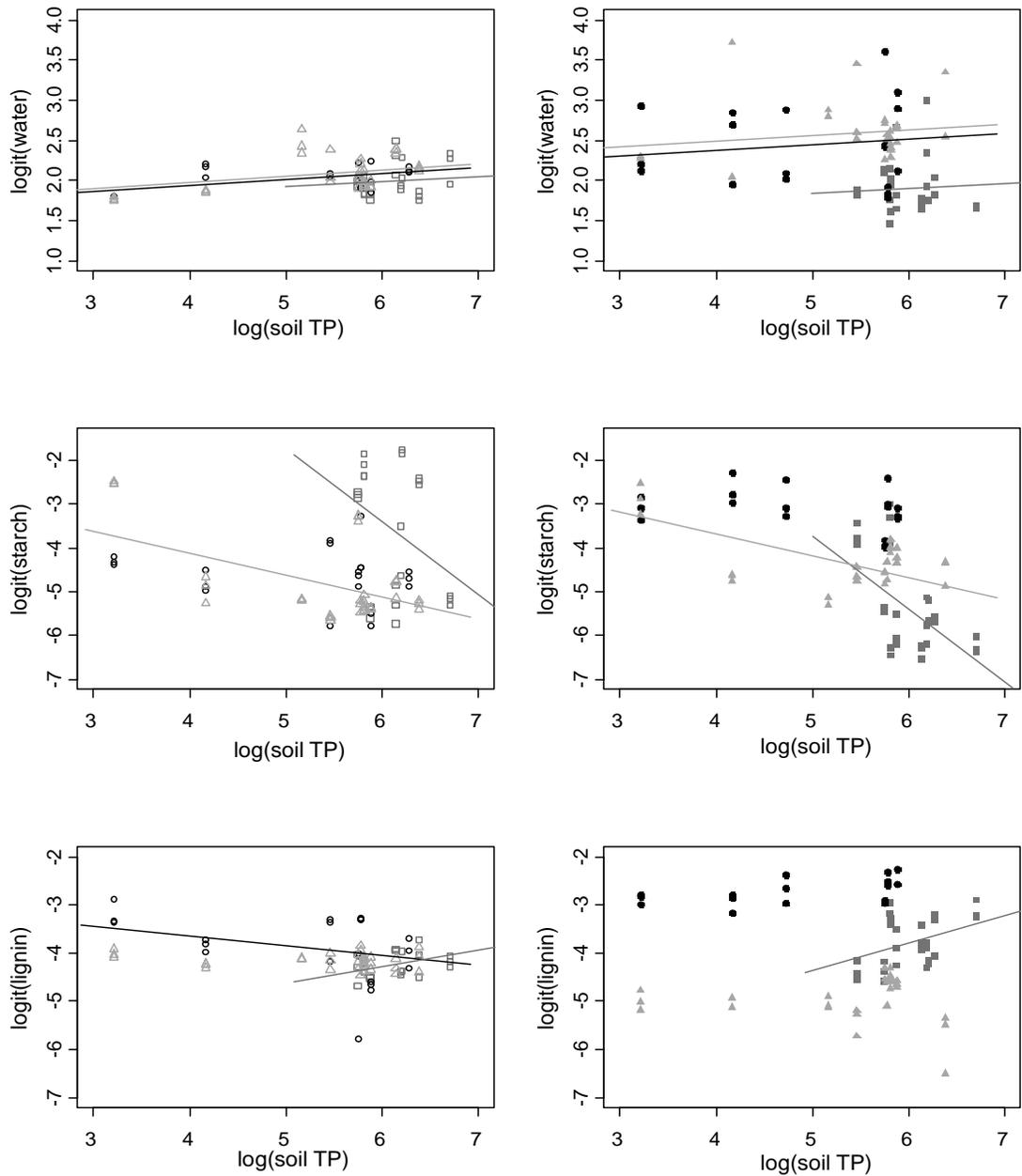


Figure 4 : Comparaison de la teneur en eau, en lignines et du rapport C/N pour les trois espèces prélevées au printemps et en automne. Différentes lettres indiquent des différences significatives entre espèces pour une même saison.

Par ailleurs, pour chacune des trois espèces, les individus provenant des milieux eutrophes présentent une teneur en eau plus élevée que ceux provenant de sites oligotrophes ou mésotrophes. Pour les trois espèces étudiées, la concentration en composés carbonés varie également significativement avec la teneur en nutriments de l'écosystème elles se sont développées, mais la relation est positive ou négative selon l'espèce. La concentration en amidon des tissus végétaux diminue avec la concentration en phosphore de la zone humide pour les deux espèces compétitive et rudérale. La teneur en lignines augmente avec la concentration en phosphore de la zone humide pour l'espèce compétitive et diminue pour l'espèce stress tolérante. Le rapport C/N diminue également avec la concentration en phosphore de la zone humide pour l'espèce stress tolérante (Figure 5). La diminution des lignines et du rapport C/N avec la concentration en phosphore de l'habitat pour l'espèce stress tolérante pourrait indiquer une plus faible résistance des tissus des individus lorsqu'ils poussent dans des milieux eutrophes. De même, l'augmentation de la teneur en eau avec la trophie pour les trois espèces pourrait augmenter leur dégradabilité car la teneur en eau est corrélée à la densité des tissus (Garnier & Laurent 1994) et elle augmente l'accessibilité microbienne.

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône



Spring: \triangle *B. erecta* \circ *J. articulatus* \square *N. lutea*

Autumn: \blacktriangle *B. erecta* \bullet *J. articulatus* \blacksquare *N. lutea*

Figure 5 : Corrélations entre teneur en nutriments des habitats (soil TP) et teneur en composés carbonés des plantes prélevées. Les lignes sont tracées lorsque les corrélations sont significatives.

Intérêts opérationnels

1) Les espèces stress-tolérantes semblent réagir moins fortement que les autres à l'augmentation de la trophie (changement structurel faible: diminution des lignines et diminution du rapport C/N). Ceci pourrait indiquer que ces espèces n'ont pas la plasticité nécessaire pour s'adapter ou s'acclimater au changement de trophie et seront remplacées par des espèces plus compétitives lors de l'eutrophisation du milieu. La prévention doit donc être en priorité pour les zones humides oligotrophes (peuplées d'espèces stress-tolérantes), plus vulnérables.

2) L'amidon présent dans les tissus des espèces compétitive et rudérale diminue avec la teneur en nutriment de la zone humide. Ceci pourrait avoir pour effet une diminution de la capacité de ces espèces à régénérer à la suite de perturbations (événement à l'origine d'une destruction de biomasse) du milieu (Puijalon et al. 2008) telles que des épisodes d'inondation ou de l'herbivorie. Les zones humides eutrophes seraient donc particulièrement sensibles aux perturbations.

IV- Partie 2

Méthodologie

L'objectif de cette partie est de relier le niveau de trophie de la zone humide avec la vitesse de décomposition des plantes aquatiques. Le processus de décomposition des litières dépend de nombreux facteurs « internes », c'est-à-dire la qualité des plantes à l'origine de cette nécromasse, et « externes », c'est-à-dire les conditions environnementales prévalant dans les sites de décomposition (nutriments, T°, pH, décomposeurs, etc.), (Webster & Benfield 1986 ; Sollins et al. 1996). Pour les trois espèces végétales étudiées dans le premier volet, nous avons prélevé des individus dans 3 sites de trophie contrastée que nous avons ensuite mis à décomposer durant 2 semaines dans 7 sites rangés le long d'un gradient de trophie (Figure 6). Nous avons ainsi tenté de départager l'effet de la trophie du site de collecte des plantes qui agit sur leur composition chimique (relevant de facteurs « internes » à la plante), et l'effet de la trophie du site de décomposition des sacs à litières (relevant de facteurs « externes »). Pour plus d'informations concernant le protocole expérimental et les tests statistiques effectués, se référer aux pages 89-95 du manuscrit de thèse de C. Grasset.

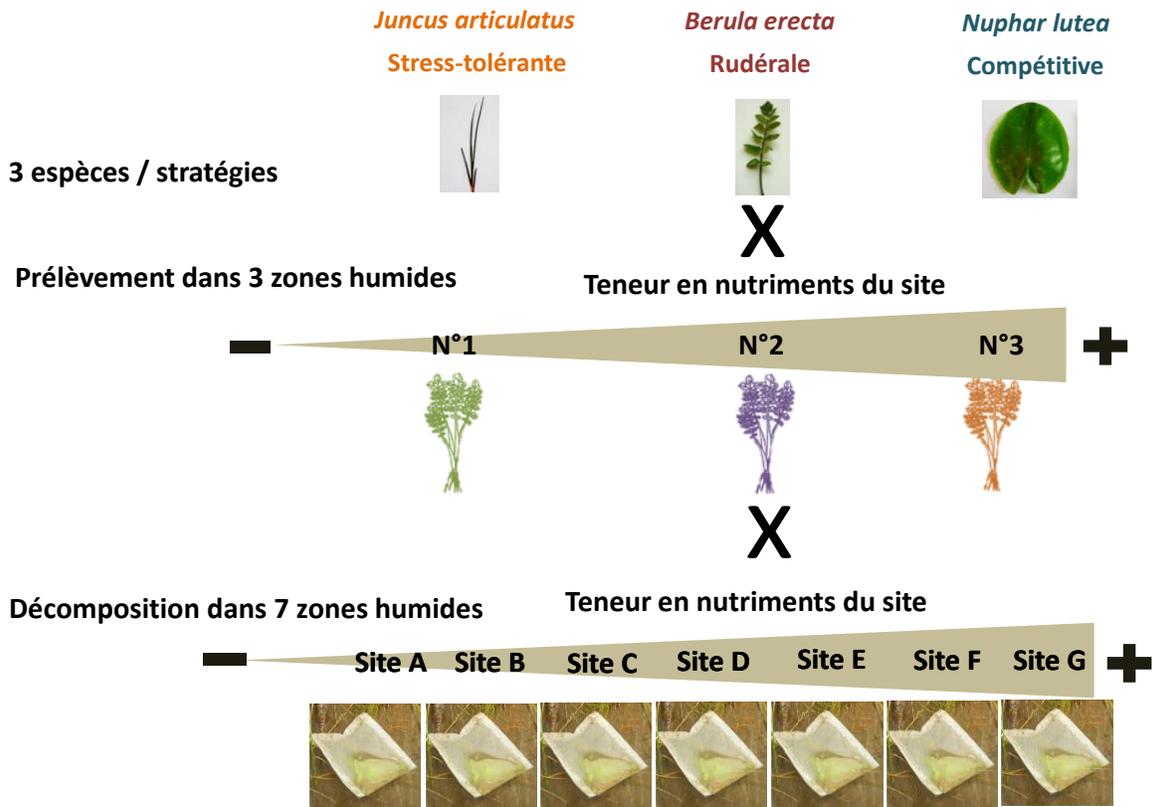


Figure 6 : Représentation schématique du protocole expérimental utilisé dans la seconde partie du projet.

Nous avons également corrélé la vitesse de décomposition du matériel végétal avec la composition chimique des plantes telle que mesurée dans la première partie (teneur en lignines, polysaccharides structuraux, contenu des plantes en nutriments et leurs ratios, et teneur en eau).

Principaux résultats

La deuxième partie de ce travail démontre que les espèces rudérale et compétitive étudiées se décomposent plus rapidement que l'espèce stress-tolérante, et ce d'autant plus lorsqu'elles se sont développées dans des sites riches en nutriments (Figure 7, Table 3).

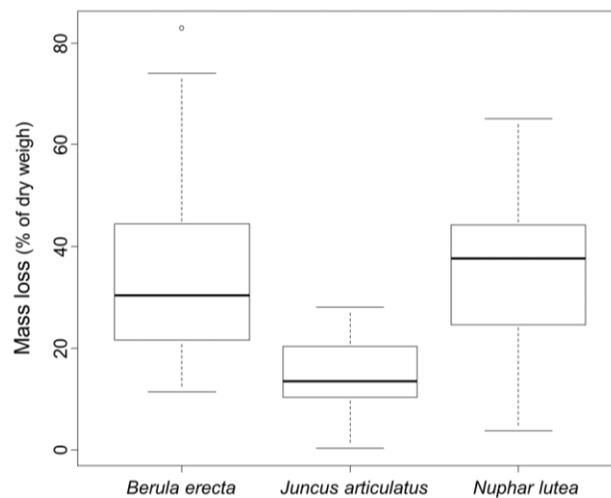


Figure 7. Perte de masse pour chaque espèce après décomposition dans des conditions réelles dans différentes zones humides. *Juncus articulatus* a une perte de masse significativement plus faible que les deux autres espèces ($p < 0.001$, Kruskal-Wallis test). La perte de masse est calculée d'après la formule suivante : $(\text{poids sec initial de la plante} - \text{poids sec final de la plante}) / \text{poids sec initial de la plante} * 100$.

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

Table 3. Résumé du modèle linéaire (ANCOVA) reliant la perte de masse avec la teneur en nutriments du site dans lequel ont été prélevés les individus, et avec la température ainsi que de la teneur en nutriments du site dans lequel ont été mis à décomposer les « litter bags ».

	<i>Berula erecta</i>	<i>Nuphar lutea</i>	<i>Juncus articulatus</i>
Teneur en nutriments du site de collecte des plantes	F _{1,28} = 16.1 (+) ***	F _{1,36} = 19.8 (+) ***	F _{1,23} = 0.1 ns
Teneur en nutriments du site de décomposition	F _{1,28} = 2.8 ns	F _{1,36} = 6.5 (+) *	F _{1,23} = 0.2 ns
Température du site de décomposition	F _{1,28} = 0.8 ns	F _{1,36} = 0.4 ns	F _{1,23} = 2.9 ns
Interaction teneur en nutriments et température du site de décomposition	F _{1,28} = 5.8 (+) *	F _{1,36} = 0.9 ns	F _{1,23} = 0.2 ns

Cette plus grande vitesse de décomposition des plantes ayant poussé dans les habitats eutrophes est probablement liée en premier lieu à l'augmentation de la teneur en eau des individus. La plus grande vitesse de décomposition des plantes dans les sites eutrophes est également liée aux facteurs externes, mais dans une moindre mesure (variance F plus faible pour la teneur en nutriments du site de décomposition, Table 3). Les facteurs «externes» qui pourraient expliquer cette plus grande vitesse de décomposition dans les sites eutrophes sont une plus grande abondance ou activité des communautés de décomposeurs. Pour l'espèce stress tolérante, la vitesse de décomposition n'augmente cependant ni avec la trophie de l'habitat de collection de la plante, ni avec la trophie du site de décomposition. Pour cette espèce, intrinsèquement moins décomposable que les deux autres (Figure 7) du fait d'une teneur en lignine et d'un rapport C/N élevés, il aurait sans doute été nécessaire d'augmenter la durée de l'expérimentation. Les résultats suggèrent que la vitesse de décomposition des litières augmente avec l'eutrophisation pour certaines espèces, du fait 1) de l'augmentation de la décomposabilité des plantes et 2) probablement d'une plus grande abondance ou d'une stimulation de l'activité des décomposeurs.

Intérêts opérationnels

L'utilisation des « litter bags » *in situ* apparaît comme un outil efficace et relativement simple afin d'évaluer le turnover du carbone dans les zones humides. La décomposition du carbone dans les zones humides, fonctionnant comme des puits de C, devrait être lente et les espèces végétales

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

seront réfractaires à la décomposition alors que la décomposition dans les zones humides fonctionnant comme des sources de carbone devrait être rapide et le matériel végétal sera très dégradé. Nous obtenons une corrélation positive entre niveau de trophie de la zone humide et vitesse de décomposition du matériel végétal. Cependant dans les cas extrêmes d'eutrophisation, il est possible que la décomposition soit limitée car l'anoxie diminuerait la densité des invertébrés (Woodward et al. 2012). Notre protocole n'incluait pas de telles situations, dont on peut faire l'hypothèse qu'elles sont rares.

A titre de comparaison, nous obtenons les valeurs suivantes sur les feuilles et tiges de plantes aquatiques non séchées :

Table 4. Pertes de masses obtenues (% de perte de masse au bout de 15 jours) dans la présente étude, i.e. espèces stress tolérantes ou rudérales développées et mises à décomposer en milieu oligotrophe vs espèces rudérales ou compétitives développées et mises à décomposer en milieu eutrophe.

	Perte de masse au bout de 15 jours ² (%) ± écart-type	
	milieu oligotrophe (sol TP<100 g/m ³)	milieu eutrophe (sol TP>600 g/m ³)
espèce stress tolérante	7 (N=1)	
espèce compétitive		55 ± 13 (N=2)
espèce rudérale	10 ± 7 (N=2)	70 ± 19 (N=2)

² La perte de masse est calculée d'après la formule suivante : (poids sec initial de la plante – poids sec final de la plante)/ poids sec initial de la plante *100

V- Partie 3

Méthodologie

L'objectif de cette partie est de relier le niveau de trophie de la zone humide avec les flux de carbone sous forme de CO₂ et CH₄. Pour cette partie, nous avons mesuré les flux pendant la journée sur un cycle saisonnier dans 6 sites aquatiques correspondant à 4 zones humides (quatre sites étant connectés deux à deux). Nous avons déterminé la corrélation entre ces flux et 1) la concentration en phosphore du sol des zones humides (sol TP), 2) leur productivité primaire nette (NPP)³, 3) les groupes floristiques présents et leur position dans la colonne d'eau. Pour plus d'informations concernant le protocole expérimental et les tests statistiques effectués, se référer aux pages 49 et 120-123 du manuscrit de thèse de C. Grasset.

Principaux résultats

Ce travail démontre que dans les milieux eutrophes étudiés, la productivité végétale est globalement plus élevée que dans les milieux oligotrophes et mésotrophes (corrélation significative entre productivité et sol (TP), voir Table 5 pour les valeurs de TP et NPP). Cette productivité plus élevée est associée à des émissions de méthane plus élevées, et des émissions journalières de CO₂ plus faibles (Figure 8, Table 6). Dans les milieux eutrophes, la productivité végétale pourrait être un élément clef de contrôle des flux de carbone. Au contraire, dans les écosystèmes mésotrophes et surtout oligotrophes étudiés, la végétation semble contribuer faiblement aux flux de carbone qui pourraient être essentiellement dus au dégazage des eaux souterraines lorsqu'elles atteignent les eaux de surface.

³ La production primaire peut être définie comme le rendement de matière ayant été produite par les autotrophes. On parle de «productivité» pour exprimer une vitesse de production. La productivité primaire nette (NPP) annuelle correspond à la quantité de matière produite par unité de surface en une année.

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

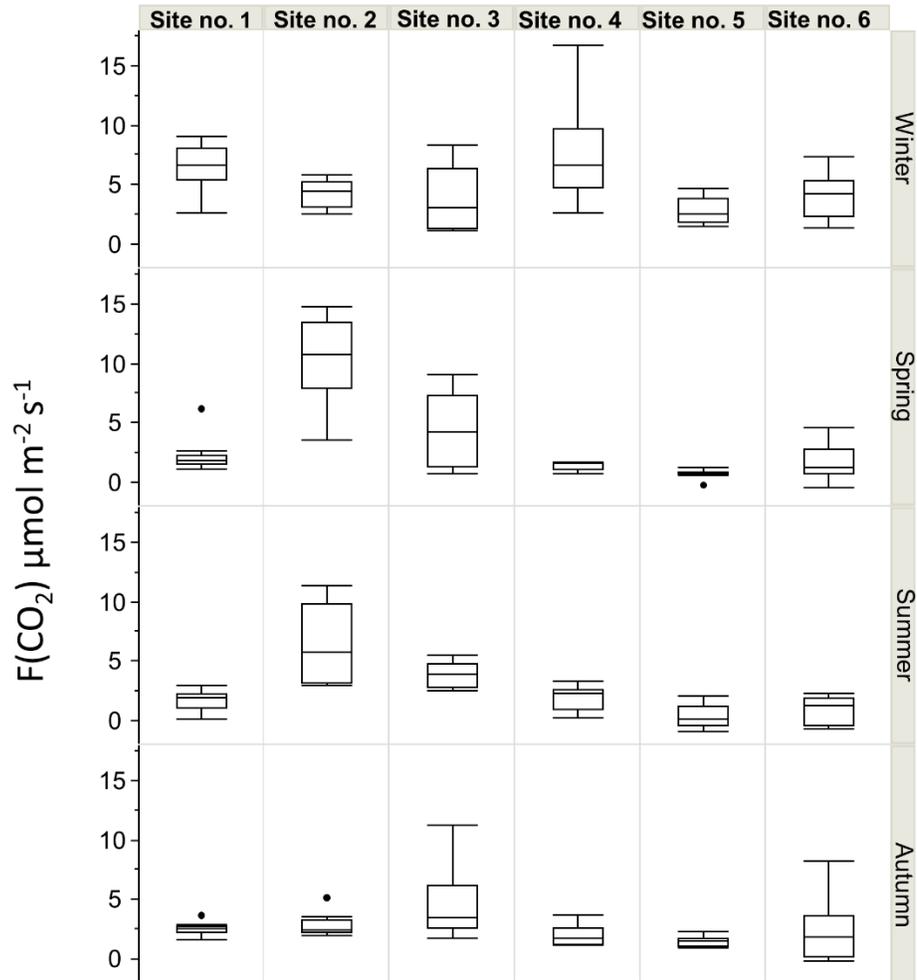
Table 5: Classes trophiques d'après la végétation (Amoros et al. 2000), moyenne \pm écart-type de la teneur en phosphore totale du sol (sol TP), température de l'eau, productivité primaire annuelle nette (NPP), et ratio entre NPP et émissions totales de carbone pour les 6 sites. Les sites sont classés par ordre de productivité.

Site (nom)	Classe trophique	Sol TP (g m ⁻³)	Température de l'eau (°C)	NPP (gC m ⁻² an ⁻¹)*	NPP / C Flux (%)
1 (SBR-M)	oligotrophe	112 \pm 6	12.5 \pm 2.5	20	1
2 (VIL-M)	oligotrophe	25 \pm 3	12.8 \pm 2.6	26	6
3 (VIL-V)	mésotrophe	595 \pm 45	11.9 \pm 2.2	100	12
4 (SBR-V)	mésotrophe	237 \pm 17	11.7 \pm 3.1	146	2
5 (EMC)	eutrophe	819 \pm 89	12.8 \pm 6.1	275	53
6 (PLA-V)	eutrophe	533 \pm 91	12.6 \pm 3.1	367	41

*NPP est exprimé en gC m⁻² an⁻¹ en faisant l'hypothèse que le pourcentage de carbone correspond à 38% du poids sec des plantes aquatiques (Duarte, 1992).

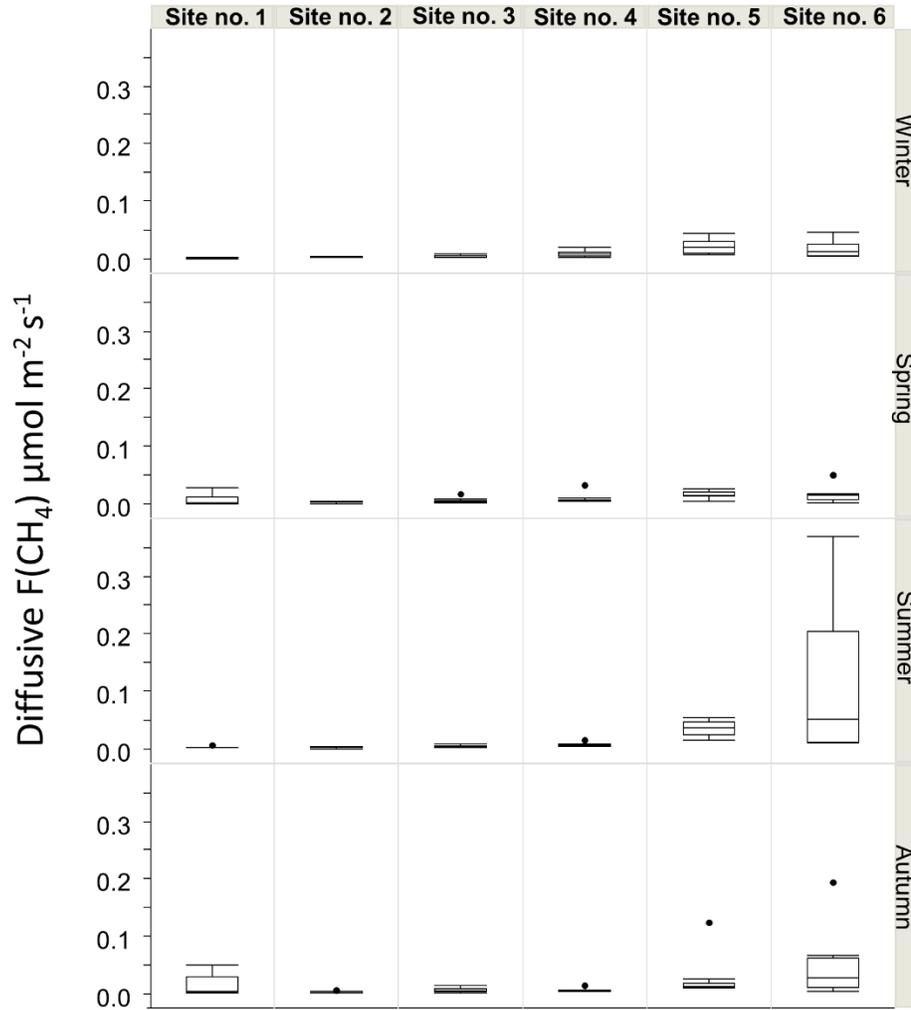
Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône



Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône



Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

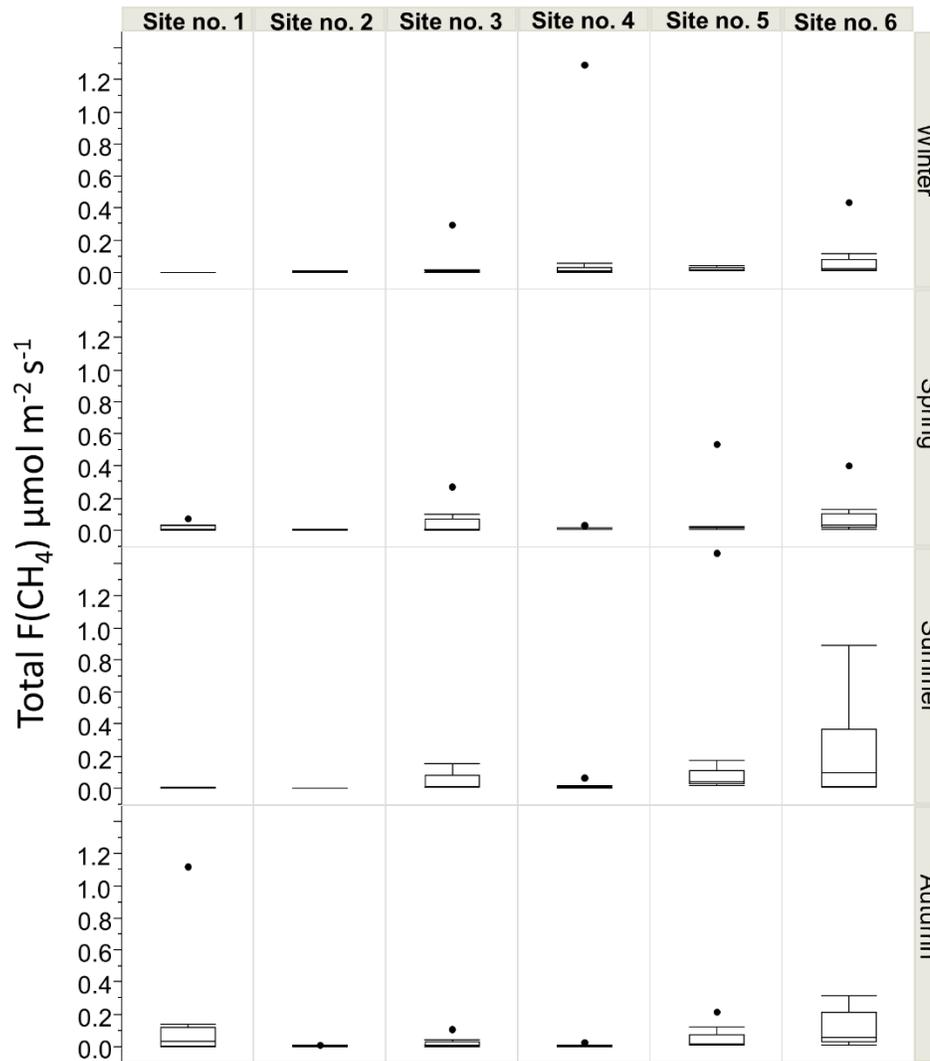


Figure 8 : Flux de CO_2 et de CH_4 mesurés dans les 6 sites. Les sites sont classés par ordre de productivité croissante. Pour le méthane, les flux issus de la diffusion et du transport par les plantes sont nommés « Diffusive $F(CH_4)$ ». Ils sont différenciés des flux totaux « Total $F(CH_4)$ » qui incluent les ébullitions de méthane.

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

Table 6: Résultats des modèles linéaires reliant les flux de C avec 1) la teneur en phosphore total du sol (sol TP) et la température de l'eau, 2) la productivité, la saison, l'abondance des 5 catégories de végétation identifiées dans les sites, et les interactions entre ces paramètres lorsqu'elles sont significatives.

	F(CO ₂)		Diffusive F(CH ₄)		Total F(CH ₄)	
Sol TP	F _{1,194} =	38.3 ***(-)	F _{1,194} =	13.7 ***(+)	F _{1,194} =	5.5 *(+)
Température de l'eau	F _{1,194} =	36.6 ***(-)	F _{1,194} =	3.8 <i>ns</i>	F _{1,194} =	3.9 <i>ns</i>
NPP	F _{1,180} =	77.1 ***(-)	F _{1,181} =	120.1 ***(+)	F _{1,184} =	10.9 **(+)
Saison	F _{1,180} =	21.1 ***	F _{3,181} =	10.3 ***	F _{3,184} =	0.5 <i>ns</i>
Abondance de macroalgues flottantes	F _{1,180} =	49.0 ***(-)	F _{1,181} =	198.3 ***(+)	F _{1,184} =	5.7 *(+)
Abondance de plantes vasculaires à feuilles flottantes	F _{1,180} =	26.7 ***(-)	F _{1,181} =	4.5 * (+)		<i>ns</i>
Abondance de plantes vasculaires émergées	F _{1,180} =	8.6 **(-)		<i>ns</i>		<i>ns</i>
Abondance de plantes vasculaires submergées		<i>ns</i>		<i>ns</i>		<i>ns</i>
Abondance de macroalgues submergées	F _{1,180} =	5.8 *(+)		<i>ns</i>		<i>ns</i>
NPP*plantes vasculaires à feuilles flottantes		<i>ns</i>	F _{1,181} =	9.1 **		<i>ns</i>
NPP*saison	F _{3,180} =	5.0 **(<i>ns</i> en automne)	F _{3,181} =	20.8 ***		<i>ns</i>
Abondance de macroalgues flottantes *saison		<i>ns</i>	F _{3,184} =	52.2 ***(<i>ns</i> au printemps et en hiver)	F _{3,184} =	6.1 ***(significatif en été)
Abondance de plantes vasculaires à feuilles flottantes *saison	F _{3,180} =	3.3 *(<i>ns</i> en hiver)		<i>ns</i>		<i>ns</i>

Sont indiqués : les valeurs de F_{df} , le niveau de significativité et le sens des effets lorsque les corrélations sont significatives.

Les niveaux de significativité sont: *** $p < 0.001$; ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$; *ns*, non significatif.

Les informations continues entre parenthèses correspondent aux signes de la corrélation et au niveau de significativité.

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

La présence de végétation flottante, qui colonise essentiellement les milieux eutrophes, est associée à de plus fortes émissions de méthane que la présence de végétation submergée ou émergée (Table 5). Plusieurs éléments peuvent expliquer ces résultats. Les végétaux flottants peuvent favoriser l'établissement de conditions anoxiques car ils empêchent la photosynthèse en profondeur et la libération d'oxygène dans la masse d'eau par la végétation submergée, et limitent les échanges de gaz entre le milieu aérien et le milieu aquatique. Cela pourrait également être lié à leur vitesse de décomposition intrinsèquement plus élevée, du fait de leur qualité. Les litières végétales, en particulier celles provenant des algues macroscopiques, pourraient être facilement décomposées par les communautés microbiennes anaérobies (*e.g.* méthanogènes).

L'eutrophisation des zones humides pourrait donc conduire à une augmentation des émissions de méthane et une diminution des émissions de CO₂ pendant la journée, en modifiant la composition des communautés végétales, et en augmentant simultanément la productivité végétale.

Intérêts opérationnels

1) Cette étude nous a permis d'obtenir des valeurs des émissions de carbone dans les zones humides alluviales du bassin du Rhône. Un bilan total de carbone sur 24h ne peut être fait puisque les mesures ont été effectuées pendant la journée, lorsque la photosynthèse contrebalance en partie au moins les émissions totales de CO₂. Si l'on effectue le bilan pendant la journée, les sites eutrophes émettent moins de carbone que les sites oligotrophes et mésotrophes, même si l'on prend en compte le potentiel d'effet de serre du méthane qui est 23 fois plus élevé que celui du CO₂, *i.e.* ceci correspond aux émissions totales de C en CO₂ équivalent (eq) (Bastviken et al. 2011, Table 7). Cependant, il est très probable que les émissions de C des sites eutrophes dépassent celles des sites oligotrophes et mésotrophes si l'on additionne les émissions pendant la nuit. En effet, dans les sites eutrophes, la forte productivité végétale qui a pour effet de diminuer fortement les flux de CO₂ en journée, sera une source importante de CO₂ par respiration pendant la nuit. D'autre part, dans les situations étudiées, les milieux oligotrophes sont plus fortement alimentés par des eaux souterraines que les milieux eutrophes. Or ces eaux souterraines calcaires semblent être une source importante de CO₂ pour les sites oligotrophes étudiés. Dans notre cas, il est donc plus judicieux de se baser sur les différences d'émission de méthane entre sites pour mesurer l'effet de l'eutrophisation, car ce paramètre est indépendant de l'alcalinité du milieu. Les zones humides sont globalement désignées comme des sources importantes de méthane, cependant de grandes disparités sont observées en fonction de la trophie des zones humides. Ce résultat souligne donc l'importance de prendre en compte le niveau de trophie dans l'estimation des émissions de méthane par les zones humides.

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

Table 7 : Emissions mesurées pendant la journée de C-CO₂, C-CH₄ et émissions totales de C mesurées dans les 6 sites.

Site	C-CO ₂ g.m ⁻² .an ⁻¹	C-CH ₄ g.m ⁻² .an ⁻¹	Emissions totales de C g.m ⁻² .an ⁻¹	Emissions totales de C en eq CO ₂ g.m ⁻² .an ⁻¹	surface du site (km ²)	Emissions de C-CH ₄ totale par site kg.an ⁻¹
1 (SBR-M)	609.8	8.7	618.5	682.9	2.1	18372
2 (VIL-M)	1111.3	0.4	1111.8	1115.1	1.8	809
3 (VIL-V)	777.3	7.6	784.9	841.1	5.0	38168
4 (SBR-V)	611.3	8.7	619.9	683.7	2.8	24231
5 (EMC)	252.0	16.2	268.1	387.2	7.8	126128
6 (PLA-V)	414.6	24.0	438.5	614.9	6.8	162920

2) La couverture végétale en surface, en particulier algale, est corrélée aux émissions de CH₄: Dans le site n°6, les macroalgues flottantes (combinaison d'algues vertes filamenteuses de genre *Microspora* et *Mougeotia*) ont une très forte biomasse en été et en automne. Les macroalgues flottantes pourraient donc être un indicateur de basculement de fonctionnement mais ceci nécessite une étude sur un plus grand nombre de sites pour pouvoir généraliser.

Conclusion

A la suite de ces résultats, il est possible de proposer une typologie de la dynamique du carbone dans les zones humides en fonction de leur niveau de trophie (Figure 9).

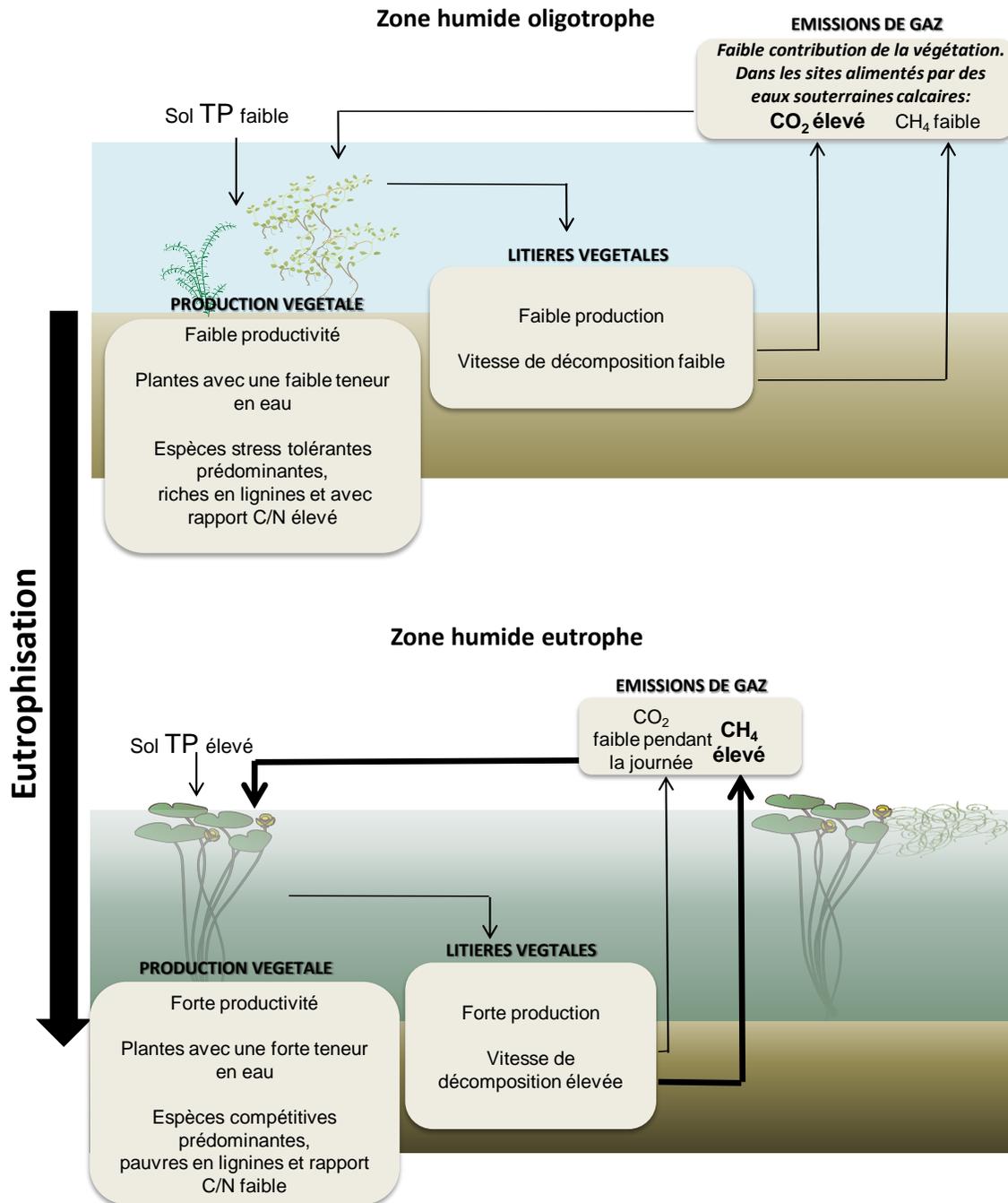


Figure 9 : Typologie de la dynamique du carbone dans les zones humides en fonction de leur niveau de trophie.

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

Au vu de la corrélation entre trophie, qualité du végétal, vitesse de décomposition et émissions de C, des hypothèses fortes sur la dynamique du C peuvent être émises lorsque le niveau de trophie de la zone humide est connu. Cependant les résultats relatifs à la décomposition et aux flux de C sont pour l'instant seulement généralisables aux zones humides aquatiques permanentes, dont la matière organique provient majoritairement des plantes aquatiques présentes sur le site. L'impact de matière organique allochtone n'a pas été mesuré, mais on peut faire l'hypothèse que la vitesse de dégradation de cette matière organique pourrait elle aussi être plus faible dans les milieux oligotrophes.

Il serait également judicieux de vérifier l'universalité des patrons observés en les mesurant dans des milieux où la température et les teneurs en nutriments ne covarient pas positivement. En effet, dans la présente étude, les milieux les plus riches en nutriments sont ceux pour lesquels l'alimentation phréatique est la plus faible, avec pour conséquence des températures présentant des fluctuations saisonnières fortement régies par les variations climatiques locales, et des températures estivales élevées. Cependant, dans des milieux avec une forte teneur en nutriments et de faibles températures, la température pourrait limiter la vitesse des processus métaboliques, et limiter la productivité végétale, et la vitesse de dégradation de la matière organique produite (Khan & Ansari 2005 ; Rigosi et al. 2014). Par ailleurs la décomposition du végétal assurée par les communautés de décomposeurs pourrait être directement limitée par de faibles températures (Conant et al. 2011).

Les zones humides sélectionnées avaient des pH alcalins, il serait donc nécessaire de tester le modèle issu de la présente étude sur des zones humides à pH plus acides ou encore dans des zones humides d'eau salée. En effet, les lagunes et zones humides littorales, comme les milieux acides, représentent une proportion importante des zones humides continentales, et ces deux facteurs (salinité, pH) peuvent affecter significativement la décomposition de la matière organique (Curtin et al. 1998; Rejmánková & Houdková 2006).

Cette étude fournit de nombreuses valeurs pouvant servir de comparaison lors de l'évaluation de la dynamique du C dans les zones humides. Le rapport C/N du matériel végétal, la décomposition avec des « litter bags » et la mesure des émissions de méthane apparaissent comme des indicateurs possibles de la dynamique du carbone.

Cette étude fournit également des résultats chiffrés qui soulignent la différence de fonctionnement entre les zones humides de différents niveaux de trophie vis à vis du cycle du carbone. Lors de l'eutrophisation des zones humides, l'émission de méthane augmente et peut être jusqu'à 60 fois plus élevée dans les sites eutrophes par rapport aux sites oligotrophes (Table 6, comparaison entre VIL-M et PLA-V). Ceci souligne l'importance de prendre en compte le niveau de trophie pour la gestion des zones humides (e.g. lors des « mesures compensatoires »).

Remerciements

Ce travail a été réalisé avec l'appui de la ZABR, et avec le soutien financier de l'agence de l'eau, et grâce à une allocation ministérielle de 3 ans. Ludovic Guillard a participé à la mise en place du système de mesure de flux de C ainsi qu'aux mesures sur le terrain. Felix Vallier a contribué au travail de collecte des données physico-chimiques. Gwenaël Abril a apporté son expertise dans les mesures de flux de C et aidé à l'interprétation des données. Laurent Simon et Florian Mermillod-Blondin ont apporté leur expertise dans les analyses de nutriments. Merci également aux stagiaires (L.H. Levrey, I. Le Roncé et M. Chiarello) ainsi qu'à Thierry Bouvier pour avoir aidé aux mesures et développé d'autres thématiques connexes à ce travail.

Documents complémentaires

Manuscrit de thèse de C.Grasset

Tableaux de données pour les parties 1, 2 et 3 (fichiers Excel)

Références

- Amoros, C., Bornette, G. & Henry, C.P. 2000. A vegetation-based method for ecological diagnosis of riverine wetlands. *Environmental Management* 25: 211-227.
- Arthaud, F., Vallod, D., Robin, J. & Bornette, G. 2012. Eutrophication and drought disturbance shape functional diversity and life-history traits of aquatic plants in shallow lakes. *Aquatic Sciences* 74: 471-481.
- Bachmann, R., Horsburgh, C., Hoyer, M., Mataraza, L. & Canfield, D., Jr. 2002. Relations between trophic state indicators and plant biomass in Florida lakes. *Hydrobiologia* 470: 219-234.
- Bastviken, D., Tranvik, L.J., Downing, J.A., Crill, P.M. & Enrich-Prast, A. 2011. Freshwater Methane Emissions Offset the Continental Carbon Sink. *Science* 331: 50.
- Bayley, S.E. & Prather, C.M. 2003. Do wetland lakes exhibit alternative stable states? Submersed aquatic vegetation and chlorophyll in western boreal shallow lakes. *Limnology and Oceanography* 48: 2335-2345.
- Bornette, G. & Amoros, C. 1991. Aquatic vegetation and hydrology of a braided river floodplain. *Journal of Vegetation Science* 2: 497-512.
- Bornette, G., Amoros, C., Piegay, H., Tachet, J. & Hein, T. 1998. Ecological complexity of wetlands within a river landscape. *Biological Conservation* 85: 35-45.

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

- Bornette, G. & Large, A.G. 1995. Groundwater-surface water ecotones at the upstream part of confluences in former river channels. *Hydrobiologia* 310: 123-137.
- Carpenter, S.R. 2005. Eutrophication of aquatic ecosystems: Bistability and soil phosphorus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 10002-10005.
- Carr, G.M., Duthie, H.C. & Taylor, W.D. 1997. Models of aquatic plant productivity: a review of the factors that influence growth. *Aquatic Botany* 59: 195-215.
- Chapin, F.S. 2011. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer.
- Conant, R.T., Ryan, M.G., Agren, G.I., Birge, H.E., Davidson, E.A., Eliasson, P.E., Evans, S.E., Frey, S.D., Giardina, C.P., Hopkins, F.M., Hyvonen, R., Kirschbaum, M.U.F., Lavalley, J.M., Leifeld, J., Parton, W.J., Steinweg, J.M., Wallenstein, M.D., Wetterstedt, J.A.M. & Bradford, M.A. 2011. Temperature and soil organic matter decomposition rates - synthesis of current knowledge and a way forward. *Global Change Biology* 17: 3392-3404.
- Curtin, D., Campbell, C.A. & Jalil, A. 1998. Effects of acidity on mineralization: pH-dependence of organic matter mineralization in weakly acidic soils. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 57-64.
- Davis, S.E., Corronado-Molina, C., Childers, D.L. & Day, J.W. 2003. Temporally dependent C, N, and P dynamics associated with the decay of *Rhizophora mangle* L. leaf litter in oligotrophic mangrove wetlands of the Southern Everglades. *Aquatic botany* 75: 199-215.
- Décamps, H. & Naiman, R.J. 1990. Surface water-groundwater ecotones. In: *The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones*, Taylor & Francis.
- del Giorgio, P. & Williams, P. 2005. *Respiration in Aquatic Ecosystems*. Oxford University Press.
- Dodds, W.K. 2007. Trophic state, eutrophication and nutrient criteria in streams. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 669-676.
- Dodds, W.K., Jones, J.R. & Welch, E.B. 1998. Suggested classification of stream trophic state: Distributions of temperate stream types by chlorophyll, total nitrogen, and phosphorus. *Water Research* 32: 1455-1462.
- Dodds, W.K. & Welch, E.B. 2000. Establishing nutrient criteria in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 186-196.
- Duarte, C.M. 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia* 41: 87-112.
- Duncan, E., Kleinman, P.J.A. & Sharpley, A.N. 2001. Eutrophication of Lakes and Rivers. In: *eLS*, John Wiley & Sons, Ltd.
- Elger, A., Bornette, G., Barrat-Segretain, M.H. & Amoros, C. 2004. Disturbances as a structuring factor of plant palatability in aquatic communities. *Ecology* 85: 304-311.
- Enriquez, S., Duarte, C.M. & Sand-Jensen, K. 1993. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms - the importance of detritus C-N-P content. *Oecologia* 94: 457-471.

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

- Garnier, E. & Laurent, G. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water-content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128: 725-736.
- Grime, J.P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. Wiley.
- Haury, J., Peltre, M.C., Tremolieres, M., Barbe, J., Thiebaut, G., Bernez, I., Daniel, H., Chatenet, P., Haan-Archipof, G., Muller, S., Dutartreg, 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.
- Jeppesen, E., Sondergaard, M., Sondergaard, M. & Christofferson, K. 1997. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer.
- Khan, F.A. & Ansari, A.A. 2005. Eutrophication: An ecological vision. *The Botanical Review* 71: 449-482.
- Paerl, H.W. 1997. Coastal eutrophication and harmful algal blooms: Importance of atmospheric deposition and groundwater as "new" nitrogen and other nutrient sources. *Limnology and Oceanography* 42: 1154-1165.
- Puijalón, S., Piola, F. & Bornette, G. 2008. Abiotic stresses increase plant regeneration ability. *Evolutionary Ecology* 22: 493-506.
- Reddy, K.R. & DeLaune, R.D. 2008. *Biogeochemistry of wetlands: science and applications*. CRC Press, University of Florida.
- Reddy, K.R., Kadlec, R.H., Flaig, E. & Gale, P.M. 1999. Phosphorus Retention in Streams and Wetlands: A Review. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 29: 83-146.
- Rejmánková, E. & Houdková, K. 2006. Wetland plant decomposition under different nutrient conditions: what is more important, litter quality or site quality? *Biogeochemistry* 80: 245-262.
- Rejmankova, E. & Sirova, D. 2007. Wetland macrophyte decomposition under different nutrient conditions: Relationships between decomposition rate, enzyme activities and microbial biomass. *Soil Biology & Biochemistry* 39: 526-538.
- Rigosi, A., Carey, C.C., Ibelings, B.W. & Brookes, J.D. 2014. The interaction between climate warming and eutrophication to promote cyanobacteria is dependent on trophic state and varies among taxa. *Limnology and Oceanography* 59: 99-114.
- Royer, T.V., David, M.B., Gentry, L.E., Mitchell, C.A., Starks, K.M., Heatherly, T. & Whiles, M.R. 2008. Assessment of chlorophyll-*a* as a criterion for establishing nutrient standards in the streams and rivers of illinois. *Journal of Environmental Quality* 37: 437-447.
- Sakura, Y. 1993. Groundwater flow estimated from temperatures in the Yonezawa basin, northeast Japan. *International Association of Hydrogeologists Publications* 161-170.
- Schindler, D.W. 2006. Recent advances in the understanding and management of eutrophication. *Limnology and Oceanography* 51: 356-363.

Z A B R

Zone Atelier Bassin du Rhône

- Smith, V.H. & Schindler, D.W. 2009. Eutrophication science: where do we go from here? *Trends in Ecology & Evolution* 24: 201-207.
- Smolders, A.J.P., Lamers, L.P.M., Lucassen, E., Van der Velde, G. & Roelofs, J.G.M. 2006. Internal eutrophication: How it works and what to do about it - a review. *Chemistry and Ecology* 22: 93-111.
- Sollins, P., Homann, P. & Caldwell, B.A. 1996. Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma* 74: 65-105.
- SØndergaard, M., Johansson, L.S., Lauridsen, T.L., JØrgensen, T.B., Liboriussen, L. & Jeppesen, E. 2010. Submerged macrophytes as indicators of the ecological quality of lakes. *Freshwater Biology* 55: 893-908.
- Trettin, C.C. & Jurgensen, M.F. 2003. Carbon Cycling in Wetland Forest Soils. In: Kimble, J.M. (ed.) *Potential of US forest soils to sequester carbon and mitigate the greenhouse effect.*, pp. 429. CRC Press, U.S.
- Webster, J.R. & Benfield, E.F. 1986. Vascular plant breakdown in fresh-water ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 567-594.
- Whiting, G.J. & Chanton, J.P. 2001. Greenhouse carbon balance of wetlands: methane emission versus carbon sequestration. *Tellus B* 53.
- Woodward, G., Gessner, M.O., Giller, P.S., Gulis, V., Hladyz, S., Lecerf, A., Malmqvist, B., McKie, B.G., Tiegs, S.D., Cariss, H., Dobson, M., Eloise, A., Ferreira, V., Graca, M.A.S., Fleituch, T., Lacoursiere, J.O., Nistorescu, M., Pozo, J., Risnoveanu, G., Schindler, M., Vadineanu, A., Vought, L.B.M. & Chauvet, E. 2012. Continental-Scale Effects of Nutrient Pollution on Stream Ecosystem Functioning. *Science* 336: 1438-1440.