THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Biostatistiques et Sciences des Données

École doctorale I2S

Unité de recherche UMR 5221

Modélisation de la dynamique spatio-temporelle de *Stuckenia pectinata* dans la réserve naturelle du Bagnas : Approche combinée de télédétection et de données terrain

Soutenue par Adam BERNARD
le 13 Mars 2025

Sous la direction de Estelle PITARD
et François MUNOZ

Devant le jury composé de

Vanina PASQUALINI, Professeure, Université de Corse	Rapportrice
Arnaud ELGER, Professeur, INP et École Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse	Rapporteur
Rutger DE WIT, DR CNRS, Université de Montpellier	Examinateur (Président du jury)
Pierre GERNEZ, Maître de conférences, Nantes Université	Examinateur
Estelle PITARD, DR CNRS, Université de Montpellier	Directrice de thèse
François MUNOZ, Professeur, Université Claude Bernard Lyon 1	Co-encadrant de thèse

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

2

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Résumé

Modélisation de la dynamique spatio-temporelle de *Stuckenia pectinata* dans la réserve naturelle du Bagnas : Approche combinée de télédétection et de données terrain

by Adam BERNARD

Cette thèse s'inscrit dans un projet interdisciplinaire réunissant chercheurs et gestionnaires de milieux naturels pour approfondir notre compréhension des dynamiques spatio-temporelles de *Stuckenia pectinata*, une plante aquatique clé des écosystèmes lagunaires. Grâce à une approche combinant la télédétection sur imagerie satellite Sentinel-2 et l'utilisation de données terrain précises, collectées régulièrement par les gestionnaires de la Réserve Naturelle du Bagnas (Hérault, France), ce travail permet d'obtenir une vue d'ensemble des dynamiques saisonnières et interannuelles des herbiers submergés dans ce milieu lagunaire peu profond.

Le projet se base sur des travaux botaniques déjà menés sur le terrain et des développements méthodologiques visant à cartographier les herbiers dans ce milieu. L'un des objectifs principaux est de répondre aux besoins des gestionnaires pour le suivi et la conservation de cet habitat crucial, tout en améliorant la compréhension des facteurs abiotiques qui influencent l'occupation et la persistance de *Stuckenia pectinata* dans les environnements lagunaires soumis à des perturbations climatiques et anthropiques.

Dans un premier temps, une méthode de classification des images basée sur une approche de machine learning a été développée pour classifier les images et suivre

l'évolution de l'herbier de *Stuckenia* au fil des saisons. Les résultats méthodologiques montrent une correspondance fiable entre les données satellite et les observations de terrain, permettant ainsi de suivre précisément la répartition annuelle de *Stuckenia*.

Ensuite, la modélisation statistique de l'occupation de *Stuckenia* en regard des facteurs abiotiques a également révélé l'importance significative de certains paramètres comme la température, la salinité, et la profondeur de l'eau pour expliquer la distribution spatio-temporelle de *Stuckenia*.

Enfin, cette thèse vise à décrire et quantifier les motifs spatiaux de *Stuckenia* dans l'étang à travers le calcul et l'analyse de métriques spatiales ainsi que leur variation en fonction du temps. Nous avons pu identifier certaines différences inter-annuelles de motifs de distribution spatiale et nous mettons en évidence un lien avec certaines perturbations climatiques fortes.

Ce travail apporte une contribution à la compréhension des dynamiques de la végétation submergée en milieu lagunaire et propose une méthodologie nouvelle pour leur suivi à grande échelle temporelle et spatiale via la télédétection. Les résultats obtenus offrent des perspectives intéressantes pour la gestion et la conservation des écosystèmes lagunaires, en réponse aux enjeux climatiques et écologiques actuels.

Remerciements

Quelle aventure, mais nous y voilà.

Tout ce travail enrichissant n'aurait jamais été envisageable sans la présence de toutes les personnes qui m'ont entourées, sans chaque interaction précieuse et sans tout le soutien que j'ai reçu sur le chemin.

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement mes encadrants, Estelle et François.

Estelle, merci pour la confiance que tu as su m'accorder, pour ta bienveillance et pour ta disponibilité. Travailler dans un laboratoire de physique à tes côtés était une expérience enrichissante. Ton regard de théoricienne porté sur mes travaux m'a offert une perspective nouvelle, et je t'en suis sincèrement reconnaissant.

François, tes conseils avisés ont été essentiels à la progression de mes recherches. Merci pour ta patience et ta bienveillance. Tes conseils et ta pédagogie m'ont vraiment permis de progresser et de surmonter les défis de cette thèse. J'espère que le jeune Padawan que j'étais, est au moins devenu un Padawan éclairé !

Estelle, François, vous m'avez tous les deux fait part d'un soutien nécessaire et d'une grande importance. Merci pour votre accompagnement attentif, votre disponibilité et votre capacité à me guider tout en me laissant une grande autonomie dans mes travaux.

Grâce à vous, à vos conseils, et à votre soutien indéfectible, j'ai trouvé la ressource, et les solutions pour aller jusqu'au bout.

Xavier, merci pour ton accueil, pour tes conseils pragmatiques, et pour ton humanité. Merci pour ton aide sur le terrain pendant ces 3 ans de thèse, merci pour tout ce travail dévoué de collecte de données. Tu m'as donné envie d'aider, de travailler avec toi. La preuve en est de ces kilomètres de canoë que nous avons parcouru ensemble, et j'en redemande !

Merci également à toute l'équipe de gestion de l'ADENA. J'espère sincèrement que mon travail pourra vous apporter des informations utiles. Vous êtes des sacrés passionnés, et c'est toujours un plaisir de venir apprendre des choses, et vous donner un coup de main !

Samuel, merci pour ton aide et tes remarques sur tout l'aspect télédétection de mon travail. Ton expertise a été précieuse pour affiner et améliorer cette partie, qui constitue une véritable pierre angulaire de mon travail.

Guillaume Papuga et Francesca Rossi, merci pour vos remarques constructives et pour l'intérêt que vous avez porté à mon travail. Vos perspectives éclairées ont enrichi la qualité de ce travail, mais m'ont également orienté vers de nouvelles pistes de réflexion qui ont été essentielles à son aboutissement.

Geneviève, merci pour ta bonne humeur et ton efficacité logistique implacable, tu m'as sauvé quelques fois !

Merci à Serge Muller, pour m'avoir fait confiance et m'avoir permis de donner cours à de supers étudiants.

Thibaut Couturier et Thibault Hingray, merci pour la collaboration, et pour les discussions stimulantes sur les lacs vosgiens !

Plus personnellement, je voudrais remercier ma famille, pour leur soutien dans les moments difficiles, mais aussi pour toutes les joies des moments plus faciles. Merci aussi pour vos relectures, vos conseils, et la motivation que vous avez su m'apporter.

Merci à mes amis Toulousains, mes amis de toujours, Alex, Gaby, et Lexou. Vous êtes des champions. Vous m'avez donné du courage (et dans tous les sens du terme, on se comprend). Et sans ces moments pour évacuer avec vous, la vie serait bien rude.

Merci à toi, Mathilde, pour tant de choses que tu sais déjà. Ces quelques pages ne suffiraient probablement pas, nous avons tant appris.

Merci Natacha, pour ton soutien. Tu m'a beaucoup inspiré par ton courage. Si j'ai su aller jusqu'au bout, c'est en partie grâce à toi.

Je tiens évidemment à remercier les meilleurs co-bureau de l'Histoire, j'ai nommé, Romain, Julien, Khalil, Kumpei, et Yung Lun. Merci pour la bonne humeur, le soutien, vos mots, et toutes les discussions complètement dénuées de sens dans la file d'attente du RA. Mais aussi tous ceux qui, à l'échelle de 3 ans, sont passés en coup de vent : Camille, Leonardo, Cecilia, Gerhart, Rahim, vous avez tous laissé une empreinte sur mon travail vous aussi.

Plus généralement, merci à tous les doctorants du L2C, passés ou présents. Vous mettez de la vie dans ce labo. Adrien, MJ, Yann, Alrik et Clara, merci pour votre accueil, et merci pour avoir tenté de relancer les activités sociales des non-permanents après le covid, bien que vous soyez partis, vous avez réussi.

Merci aussi aux doctorants de l'IMAG pour leur accueil, leur super Semdoc du mercredi, et les week-ends ski. Aurelio, Axel, Bart, Chloé, Corentin, Ines, Julien, Juliette, Joris, Orlane, Pablo, Pierre, Morgane, Nathan, Raph, Salomé, Tanguy, Thibault, Thiziri, Ulysse et j'en oublie certainement ...

Merci aussi à mes chers amis biologistes Grenoblois ! Merci à Mathieu et à toute ton équipe pour l'édition 2022 de l'école d'automne. Camille, Marion, et Mathias, merci à vous. J'ai eu un réel plaisir à organiser l'édition 2023 avec vous ! Et merci Romain et toute son équipe, à qui nous avons passé le flambeau pour l'édition suivante. Avec vous, on est sûrs que ça sera bien organisé ;).

Et merci à mes étudiants, pour vos beaux dessins de passionnés d'anatomie végétale (et pour les viennoiseries !). J'espère que vous réussirez, vous êtes adorables.

J'ai forcément oublié quelques uns d'entre vous, mais vous n'en perdez pas moins votre place ici. Sachez simplement que sans vous tous, l'expérience n'aurait pas été la même.

Un grand Merci.



A ma famille, et à toi, Pépé.

Table des matières

Résumé **iii**

Remerciements **v**

1 Préface **1**

1.1 Objectifs de la thèse 1

2 Introduction et État de l'art **5**

2.1 Écologie et biologie de *Stuckenia pectinata* 5

2.1.1 Modèle biologique, classification, et contexte historique 5

2.1.1.1 Plantes aquatiques 5

2.1.1.2 Potamots 6

2.1.1.3 Histoire de la connaissance et variabilité des potamots 7

2.1.1.4 *Stuckenia pectinata* 8

2.1.2 Structures anatomiques et histoire de vie 11

2.1.2.1 Structures végétatives 11

2.1.2.2 Structures reproductrices et colonisatrices 14

2.1.2.3 Confusions possibles 15

2.1.2.4 Histoire de vie 16

2.1.3 Habitats et adaptations 16

2.1.3.1 Eaux stagnantes : lacs, étangs et réservoirs 17

2.1.3.2 Eaux courantes : rivières et canaux 18

2.1.3.3 Mécanismes de maintien 19

2.1.3.4 Mécanismes de dispersion 21

2.1.3.5 Interactions avec d'autres organismes 24
2.1.4 Facteurs abiotiques limitants 25
2.1.4.1 Température 26
2.1.4.2 Ensoleillement et turbidité 27
2.1.4.3 Substrat et mouvement des eaux 28
2.1.4.4 Nutriments 30
2.1.4.5 Perturbations 31
2.1.5 Intérêts écologiques et sociaux-économiques 33
2.2 Télédétection de la végétation aquatique submergée, contexte et enjeux 34
2.2.1 Définition de la télédétection, avantages et inconvénients . . . 34
2.2.2 Applications de la télédétection à l'étude de la végétation aquatique submergée 38

3 Zone d'étude, méthodes, et classification des images satellite 43
3.1 Description de la zone d'étude 43
3.1.1 Lagunes côtières 43
3.1.2 Réserve Naturelle du Bagnas 47
3.1.3 Données de terrain utilisées 53
3.1.3.1 Suivi hydrologique de la lagune 53
3.1.3.2 Relevés du recouvrement d'herbier 54
3.1.3.3 Suivi d'occupation des oiseaux d'eau 54
3.2 Données satellite et classification des données 57
3.2.1 Images Sentinel-2 57
3.2.2 Classification par algorithme Random Forest 60
3.2.3 Jeux de données d'entraînements 62
3.2.4 Résultats des algorithmes Random Forest, validation de la classification et choix de l'algorithme final 66
3.2.4.1 Validation sur le jeu de données d'entraînement . . 66

3.2.4.2 Validation de l'algorithme final sur le jeu de données terrain . . . 72
3.2.5 Potentiel biais sur la précision de la classification Random Forest 76

4 Impact des facteurs environnementaux sur la présence de Stuckenia dans l'étang du Bagnas 79
4.1 Introduction et motivation . . . 79
4.1.1 Facteurs abiotiques et effets connus sur la végétation submergée 79
4.2 Article : "Environmental factors governing spatio-temporal series of aquatic vegetation in the Bagnas lagoon" . . . 82
4.3 Perspectives et ouverture sur l'aspect spatial . . . 95

5 Description et quantification de la dynamique spatiale de l'herbier 99
5.1 Contexte et introduction . . . 99
5.1.1 Modèles conceptuels . . . 99
5.1.2 Echelle et quantification . . . 101
5.1.3 Application aux macrophytes . . . 103
5.1.4 Objectifs et questions . . . 106
5.1.4.1 Dynamique de redémarrage locale . . . 106
5.1.4.2 Taille des patchs . . . 107
5.1.4.3 Isolation / proximité . . . 108
5.1.4.4 Complexité des patchs . . . 109
5.2 Métriques descriptives et méthodes . . . 110
5.2.1 Calcul des temps de vies, et modèle statistique . . . 110
5.2.2 Délimitation des patchs . . . 112
5.2.3 Métriques descriptives des patchs . . . 113
5.2.3.1 Aire des patchs (taille des patchs) . . . 114
5.2.3.2 Distance euclidienne au patch voisin le plus proche (isolation / proximité des patchs) . . . 114

5.2.3.3 Dimension fractale périmètre/aire (complexité des patchs) . . . 115
5.3 Résultats . . . 115
5.3.1 Dynamique de redémarrage local . . . 115
5.3.2 Taille des patchs . . . 119
5.3.3 Isolation / proximité des patchs . . . 121
5.3.4 Complexité des patchs . . . 123
5.4 Discussion . . . 124
5.4.1 Limites méthodologiques . . . 125
5.4.2 Métriques et potentiels liens avec l'écologie . . . 126
5.4.2.1 Temps de vies (Tv) et dates de redémarrages (Dr) . . . 128
5.4.2.2 Taille des patchs . . . 129
5.4.2.3 Isolation / proximité . . . 130
5.4.2.4 Complexité . . . 132
5.4.3 Implications écologiques et perspectives . . . 134
5.4.3.1 Mécanisme de recolonisation de Stuckenia . . . 134
5.4.3.2 Hétérogénéité de l'habitat . . . 136

6 Discussion Générale **139**
6.1 Apports et limites méthodologiques . . . 139
6.1.1 Données de terrain . . . 139
6.1.2 Données satellite . . . 141
6.1.3 Classification . . . 144
6.2 Influence des facteurs abiotiques . . . 145
6.3 Description de la dynamique spatiale de l'herbier . . . 148
6.4 Implications pour la gestion . . . 150
6.5 Perspectives générales et recherches futures . . . 154
6.5.1 Généralisation . . . 156
6.5.2 Modélisation . . . 157

6.6 Conclusions 158

A Images classées **161**

A.1 2017 161

A.2 2018 167

A.3 2019 173

A.4 2020 179

A.5 2021 185

A.6 2022 191

A.7 2023 197

B Application de la classe de présence d'herbier en fonction de la catégorie de polygones **203**

C Corrélations surface d'herbier / Comptages d'oiseaux **205**

D Application de la méthode au cas des lacs Vosgiens **209**

D.1 Contexte et Problématique 209

D.2 Données de relevés 210

D.3 Jeux de données d'entraînement et performances 213

D.4 Classification 213

E Modèle mécaniste **217**

Bibliographie **223**

Table des figures

2.1 Photographie de *Stuckenia pectinata* 9
2.2 Dessin anatomique de *Stuckenia pectinata* 13
2.3 Répartition de *Stuckenia pectinata* 17
2.4 Schéma explicatif des processus de dispersions selon J. C. CHAMBERS et MACMAHON, 1994 22

3.1 Réserve Naturelle du Bagnas 50
3.2 Photographie du recouvrement de *Stuckenia pectinata* dans l'étang du Bagnas 52
3.3 Carte des points de relevés hydrologiques 55
3.4 Métriques relevés hydrologiques 56
3.5 Carte des points de relevés herbier 56
3.6 Carte des points de comptages des oiseaux 58
3.7 Bandes spectrales d'observation de Sentinel-2 59
3.8 Polygones de photo-interprétation 2017 64
3.9 Polygones de photo-interprétation 2023 65
3.10 Importance des variables dans RF1 68
3.11 Importance des variables dans RF2 69
3.12 Importance des variables dans RF3 70
3.13 Analyse en Composante Principale des variables de RF3 71
3.14 Courbe ROC de RF1 73
3.15 Précision de RF1 sur les données terrain 74

5.1 Calcul des temps de vies (Tv) et de la date de redémarrage (Dr) . . . 111

5.2 Les deux règles définir le voisinage d'un pixel 112
5.3 Calcul du PAFRAC 115
5.4 Temps de vies (Tv) en fonction des dates de redémarrages (Dr) en pour toutes les années 117
5.5 Taille des patchs en fonction des années 119
5.6 Taille des patchs en fonction de la probabilité $P(S \geq s)$ 120
5.7 Isolation / proximité des patchs en fonction des années 121
5.8 Distribution des mesures d'ENN 122
5.9 Métrique PAFRAC en fonction du temps 124
5.10 Schéma du calcul de la fonction de distribution radiale g(r) 132

Liste des tableaux

3.1 Modèles RF et variables 62
3.2 Exemple de jeu de données d'entraînement 66
3.3 Performance des modèles RF 67
3.4 Performances de l'algorithme Random Forest sur les données terrain 75

5.1 Modèle Tv $\sim$ Dr en fonction de la modalité d'assec 118

Chapitre 1

Préface

1.1 Objectifs de la thèse

L'objectif global de ce travail est d'approfondir notre compréhension des dynamiques spatio-temporelles de *Stuckenia pectinata* dans les écosystèmes lagunaires.

Ce projet de thèse s'inscrit dans une dynamique déjà bien engagée de coopération scientifique entre chercheurs issus d'horizons larges (L2C - UMR 5221, IRSTEA - UMR TETIS, CBNMED) et gestionnaires de milieux naturels représentés par l'ADENA pour la réserve Naturelle du Bagnas, et plus largement le conservatoire du littoral.

Des travaux d'observation et de caractérisation botanique sur le terrain ont déjà été réalisés (PAPUGA et ANDRIEU, 2018). Ces travaux ont permis une première caractérisation, mais néanmoins très détaillée, de la flore de la réserve du Bagnas. Ils ont aussi permis une première description des paramètres importants du milieu pour l'étude de sa végétation. D'autres travaux, eux plus centrés sur la méthodologie, ont vu le jour afin de définir, développer et appliquer une première approche concrète de télédétection de l'herbier en se basant sur des images satellite Sentinel-2 (MENU et al., 2021).

Ces deux études sont rigoureuses et complémentaires dans la compréhension d'un tel milieu. Les études de terrains sont les plus précises localement et offrent une

qualité descriptive indéniable. Cependant, cette qualité d'information ne peut pas être maintenue sur le long terme, seulement le temps de l'étude, et elle demande un investissement humain conséquent. D'un autre côté, la télédétection offre, à condition de pouvoir développer une méthode fiable, une solution pour réaliser un suivi plus global du milieu, mais moins précis que des études terrain. Elle ne nécessite en revanche qu'un faible investissement humain pour son utilisation.

Cette thèse à caractère interdisciplinaire, vise à compléter le travail déjà réalisé et acquérir une vision temporelle plus large de la dynamique saisonnière de l'herbier de *Stuckenia* du Bagnas. Nous répondons ici à l'opportunité qui se présente sur deux plans : 1) Nous disposons maintenant de plusieurs années consécutives dans la série temporelle d'images satellite. Et 2) nous disposons, grâce au suivi régulier des paramètres du milieu mis en place par les gestionnaires, de données terrain détaillées et à intervalles très fréquents.

En se basant sur cet apport de données, ce travail offre alors une compréhension temporelle plus établie de la dynamique inter-annuelle de l'herbier du Bagnas. Cette thèse vise à améliorer les connaissances scientifiques du site en adoptant une vue globale par l'apport du couplage de la télédétection avec des données terrain régulières.

Il s'agit par la même occasion, de répondre aux besoins des gestionnaires, autant pour l'observation de l'occurrence et des localisations de l'herbier, constituant une part importante de leurs propres problématiques de gestion. On cherche aussi à décrire la spatialisation de l'herbier dans l'étang par des métriques quantitatives développées dans le but de décrire les paysages et leurs changements dans le temps.

À plus long terme, les résultats obtenus dans cette thèse serviront de base pour renforcer les collaborations scientifiques entre modélisateurs et écologues de terrain, ainsi qu'avec les gestionnaires de réserves naturelles, en vue de développer des modèles décrivant la croissance saisonnière et pluriannuelle des herbiers aquatiques.

Pour répondre à cette problématique large, dans un premier temps nous avons développé et évalué une méthode de cartographie et de suivi des herbiers sur des images satellite Sentinel-2 par une approche de machine learning. Dans un second temps nous avons fait l'analyse des facteurs abiotiques importants pour expliquer et modéliser l'occurrence de l'herbier de *Stuckenia* dans l'étang du Bagnas. Dans un troisième temps, nous évaluons les motifs de structures spatiales qui émergent et se maintiennent au cours des saisons.

En résumé, cette thèse vise donc à combler par des approches interdisciplinaires, les lacunes dans notre compréhension de la dynamique spatio-temporelle de *Stuckenia pectinata* en combinant des méthodes de télédétection et des données terrain, contribuant ainsi à la consolidation des connaissances sur les herbiers aquatiques et leur dynamique au sein des lagunes méditerranéennes. Les connaissances acquises permettront aussi des applications pratiques pour la gestion de ces milieux naturels.

Chapitre 2

Introduction et État de l'art

2.1 Écologie et biologie de *Stuckenia pectinata*

2.1.1 Modèle biologique, classification, et contexte historique

2.1.1.1 Plantes aquatiques

Les végétaux aquatiques macroscopiques, également appelées macrophytes, tiennent une place fondamentale dans les écosystèmes d'eau douce (P. A. CHAMBERS et al., 2008, O'HARE, AGUIAR et al., 2018) et marins (F. SHORT et al., 2007). Les enjeux sont grandissants à leur égard et se font de plus en plus cruciaux dans le contexte actuel de réchauffement climatique (F. T. SHORT et al., 2016). Ces organismes ont développé indépendamment, et à de très nombreuses reprises au cours de leur histoire évolutive (LES et al., 1997, COOK, 1999), les caractères qui leurs permettent aujourd'hui la vie aquatique sous la forme d'espèces submergées, émergées et flottantes.

Les macrophytes constituent un groupe polyphylétique qui inclue diverses catégories de végétaux aquatiques, telles que les phanérogames (plantes à fleurs), les bryophytes (mousses et hépatiques), les ptéridophytes (comme les prêles et les fougères), ainsi que des macro-algues, comme certaines rhodophytes (algues rouges), chlorophytes (algues vertes), ou characées.

Les macrophytes sont cependant régulièrement classés en différents groupes basés sur leurs traits fonctionnels et de leur interaction avec l'environnement aquatique, en fonction de leurs formes de croissance. On distingue alors les macrophytes dits "immergés enracinés", "immergés libres", "immergés à feuilles flottantes" et "amphiphytes" (semi-aquatiques) et "flottants libres".

Les espèces de macrophytes contribuent à la qualité et à la stabilité des milieux aquatiques. Elles favorisent la stabilité du sédiment en diminuant l'érosion par les courants, et en limitant les phénomènes de re-suspension par exemple (MADSEN et al., 2001). Elles participent à l'oxygénation des milieux aquatiques par l'action de la photosynthèse, et sont également essentielles pour le maintien de la qualité de l'eau par la régulation des niveaux de nutriments (HUMAN et al., 2015) et la filtration des polluants dans le cadre de la bio-médiation (DHOTE et DIXIT, 2009). Spécifiquement, les macrophytes vivants immergés et/ou affleurants sont régulièrement regroupés sous le terme de végétation aquatique submergée.

2.1.1.2 Potamots

Parmis cette végétation aquatique submergée nous nous intéresserons à la famille des *Potamogetonaceae*, voisine de celle des *Ruppiaceae*. Ce sont des plantes herbacées aquatiques. Plus communément elles apparaissent sous le nom de "potamots" ou "pondweeds" en anglais, mais ce terme est plutôt utilisé comme un nom pour regrouper les plantes colonisatrices d'eau douce, parfois saumâtres. Dans l'esprit, les potamots, ou "pondweeds", sont en fait les "mauvaises herbes d'étangs".

Aujourd'hui et à ma connaissance, l'ancêtre commun aux *Potamogetonaceae* et *Ruppiaceae* n'est pas identifié, mais il est communément admis que les caractères perçus aujourd'hui dans les espèces qui les composent sont le résultat d'une perte de caractères depuis un ancêtre plus complexe.

Aujoud'hui il est admis que la famille des *Potamogetonaceae* se sépare en plusieurs genres, parmi lesquels : les Potamogetons, qui regroupent la majorité des espèces de

la famille, et les Stuckenias, qui seraient une lignée qui s'est séparée des Potamogetons plus tôt, formant un genre plus spécialisé.

Anciennement, on séparait les *Potamogetonaceae* en 3 "sous-genres" : les Potamogetons, les Coleogetons, et dernièrement le sous-genre Groenlandia qui ne regroupait alors qu'une seule espèce (PRESTON, 1995).

2.1.1.3 Histoire de la connaissance et variabilité des potamots

Les connaissances sur les potamots ont rapidement évolué après leurs premières descriptions, s'en est suivie une période assez longue de stagnation entre 1686 (lors de la publication du livre Historia Plantarum par John Ray) et 1800 (Flora Britanica, Smith). Beaucoup d'autres taxons sont découverts ensuite. Dans l'histoire plus récente, et notamment aux Etats-Unis depuis la fin des années 80, les potamots sont surtout étudiés dans le but de contrôler leur prolifération excessive dans certains milieux. La compréhension écologique des potamots génère aussi une forte demande pour leur rôle en tant que nourriture pour les canards sauvages, gibier prisé pour la chasse récréative.

Beaucoup de freins sont intervenus dans la compréhension des potamots parmi lesquels deux d'entre eux ont eu un effet majeur : leur difficulté d'identification et leur variabilité intra-spécifique.

Même pour les botanistes les plus aguerris, les caractères qui différencient les espèces de potamots sont parfois difficiles à identifier et interpréter, à tel point qu'à certains moment de l'histoire, on plaçait les Potamogeton, les Ruppia, les Zannichellia et les Zostera au sein du même groupe (PRESTON, 1995). Le fait que les espèces présentent des caractères parfois difficilement discernables a pour conséquence que les premières identifications de nouvelles espèces sont parfois peu crédibles. Pour ne faire qu'amplifier ce phénomène de flou cladistique, les botanistes se rendent progressivement compte qu'un grand nombre d'hybrides sont possibles entre les

espèces de potamots, et qu'ils étaient au départ considérés comme des espèces à part entière (PRESTON, 1995).

La variabilité intraspécifique est aussi la réponse à des contraintes environnementales. Ainsi, la couleur, la taille et et la forme des feuilles peuvent être impactées par la composition du substrat, ou les facteurs induits par la vie dans l'eau comme la profondeur, la turbidité (et donc luminosité), et la vitesse d'écoulement (PRESTON, 1995).

Chez les potamots, et surtout ceux qui présentent du polymorphisme foliaire (aussi appelé hétérophyllie), la profondeur d'eau peut avoir un effet sur le type de feuilles majoritaire que présente la plante, comme des feuille submergées plus développées en eaux profondes, ou au contraire, des feuilles flottantes plus développées en eaux peu profonde.

Le phénomène d'atténuation de l'exposition lumineuse compte tenu des plus grandes profondeurs peut aussi induire des variations de coloration des feuilles, afin de permettre une action de photosynthèse plus efficace en milieux plus profonds.

Chez certaines espèces de potamots il existe aussi une variation ontogénique, due au stade de vie de la plante, au cours desquels elle va adopter des conformations anatomiques différentes. Par exemple, certaines feuilles peuvent prendre des formes différentes au début et à la fin du développement, encore une fois, ne facilitant pas l'identification. Du point de vue purement génétique, le nombre de chromosomes semble lui aussi très variable entre populations de potamots (PRESTON, 1995).

2.1.1.4 *Stuckenia pectinata*

L'espèce qui nous intéresse dans cette thèse est *Stuckenia pectinata* (2.1), elle fait partie des *Potamogetonaceae* et se place dans le genre *Stuckenia*.

Stuckenia, en raison de sa répartition cosmopolite, a été identifiée dans les flores à de nombreuses reprises par les botanistes à travers le monde, elle adopte donc un



FIGURE 2.1 – Photographie des parties végétatives de *Stuckenia pectinata* dans l'étang du Bagnas, formant une canopée de feuilles à la surface. On aperçoit également quelques inflorescences. (Xavier Fortuny, 2022)

impressionnant nombre de noms scientifiques différents dans l'histoire.

En 1912, Börner propose de lui attribuer le nom *"Stuckenia"* (HOLUB, 1997). C'est ce nom qui sera majoritairement utilisé et qui perdurera par la suite. L'origine du nom de genre *Stuckenia*, attribué par Börner n'est pas connue, "pectinata" fait cependant référence au mot latin pecten pour "pectiné" ou "en forme de peigne".

Elle porte cependant de nombreux noms vernaculaires, "sago pondweed" ou "fennel pondweed" en anglais. Potamot pectiné, parfois stuckenie pectinée, ou même potamot faux sagoutier au Canada.

Son histoire phylogénétique est tout aussi complexe (KAPLAN, 2008), même son nombre de chromosomes semble variable entre populations. Kalkman et van Wijk

dans une de leurs études (KALKMAN et VAN WIJK, 1984) montrent une telle variation chez *Stuckenia*, mais le consensus du nombre de chromosomes du sporophyte semble être 2n=78.

Les hybrides chez les potamots en général, bien qu'ils soient intéressants, sont très fréquemment stériles par des fruits mal-formés ou inexistants, et il me semble qu'ils n'apportent pas d'information pertinente pour ce travail, on ne les abordera donc pas dans cette introduction. On retiendra simplement que *Stuckenia* peut s'hybrider avec une espèce proche phylogénétiquement, *Potamogeton filiformis* (*P. filiformis*). L'hybride peut, par conséquent, posséder les caractères des deux espèces, ou une forme intermédiaire.

La variabilité intraspécifique chez *Stuckenia* semble assez fréquente. La plante ne présente pas d'hétérophyllie mais certaines différences entre populations sont relevées par van Wijk et ses collaborateurs dès la fin des années 80 (VAN WIJK et al., 1988). Des plants de *Stuckenia* provenant de différents milieux (eaux douces et saumâtres) sont comparés et des différences sont relevées en terme de tolérance à la salinité, mais aussi de morphologie des tiges et des tubercules, suggérant des adaptations pour le moins génétiques, et probablement également liées aux contraintes apportées par le type de milieux.

Dans les années 2000, des travaux exhaustifs sont réalisés sur *Stuckenia* (PILON, 2002) et mettent en évidence une variation intraspécifique significative, explorant de nombreux aspects tels que des différences dans les caractéristiques du cycle de vie en fonction des gradients latitudinaux (PILON, SANTAMARÍA et al., 2003), les réponses morphologiques et physiologiques en lien avec la photosynthèse et la photopériode (PILON et SANTAMARÍA, 2002a, PILON et SANTAMARÍA, 2002b) et également le rôle de la plasticité phénotypique pour l'adaptation aux contraintes locales (SANTAMARÍA, FIGUEROLA et al., 2003).

Dans d'autres études, on montre qu'il existe des adaptations de *Stuckenia* en relation avec le type de régime hydrodynamique (GANIE, RESHI, B. WAFAI et al., 2014). Les

eaux courantes semblent forcer une allocation de ressources plus conséquente pour le développement des parties racinaires. Ceci permet à la plante un meilleur ancrage dans le sédiment. Parallèlement, le développement des parties foliaires semble moindre, ceci diminuant les forces de frictions générées entre les feuilles et l'eau (GANIE, RESHI, B. WAFAI et al., 2014). Des variations de coloration des feuilles existent probablement aussi, notamment pour les plantes qui se développent en eaux plus profondes, mais elle est toutefois peu renseignée chez *Stuckenia*.

2.1.2 Structures anatomiques et histoire de vie

2.1.2.1 Structures végétatives

Les macrophytes sont présents partout dans le monde, cependant on ne recense qu'un faible nombre total d'espèces comparé à leur large répartition. Ceci est considéré comme la signature d'une efficacité remarquable dans la faculté d'adaptation intra-spécifique face aux circonstances géographiques et écologiques.

Généralement, la simplicité morphologique des potamots est décrite comme le résultat d'une perte évolutive de certains caractères plus complexes de leur ancêtre. Cependant, comme beaucoup de macrophytes, *Stuckenia* peut toutefois présenter des caractères à la morphologie très dépendante des contraintes du milieu, témoignant d'une efficacité d'adaptation via la variabilité intraspécifique. Malgré cette variabilité, qui ne facilite pas la description anatomique de l'espèce, nous pouvons tout de même regrouper certains caractères.

Feuilles Les feuilles sont nombreuses sur la plante (2.2). Elles sont submergées ou affleurantes dans les milieux à faibles niveaux d'eau. Les feuilles sont décrites comme linéaires-étroites, filiformes, cylindriques, disposées de façon quasi-parallèles. Elles présentent de à une à cinq nervures latérales assez peu visibles. En transparence, on observe parfois les deux canaux d'air bordant la nervure médiane. Les feuilles mesurent de 2 à 12 cm de long, et de 0,2 à 4 mm de large. Elles arborent une

couleur généralement vert olive à vert foncé et sont sessiles ce qui veut dire qu'elles ne présentent pas de pétiole à la base. Plutôt, elles sont longuement engainantes à la base, présentant ainsi une disposition très similaire aux graminées terrestres. La feuille ainsi gainante, entoure la tige au-dessus du nœud, et on observe la présence d'une ligule entre la gaine et le limbe, c'est d'ailleurs un caractère qui permet de discerner *Stuckenia* des Ruppias. Chez ces dernières la ligule est absente.

Tiges La tige des potamots adopte des formes variables, allant d'une forme cylindrique à plus ou moins comprimée. Celle de *Stuckenia pectinata* est cylindrique, mesurant entre 0,5 à 4 mm de diamètre. Les tiges peuvent mesurer jusqu'à trois mètres de long et sont assez densément ramifiées, minces à filiformes.

Rhizomes *Stuckenia* présente un développement rhizomateux. Les rhizomes sont des tiges souterraines qui se développent horizontalement dans le substrat. Généralement non photosynthétiques, ils sont souvent de couleur blanchâtre ou grisâtre. Cependant, s'ils sont exposés à la lumière à la surface du substrat, ils peuvent arborer des couleurs plus vertes (PRESTON, 1995). Le rhizome est mince à robuste, et cylindrique tout comme la tige.

La ramification du rhizome est sympodiale, ce qui veut dire que le bourgeon apical est dégénérescent, forçant ainsi une croissance par les bourgeons latéraux. À chaque nœud du rhizome on observe le développement de parties racinaires en direction du substrat et d'une tige portant les parties foliaires en direction de la colonne d'eau. Au sein du genre *Stuckenia*, on observe la formation de tubercules le long de ce rhizome. Ils servent de structure pour le stockage et de réserve pour la plante. Ils permettent le développement nouveau de la plante à partir de ces tubercules en consommant les glucides qu'ils contiennent après la période hivernale.

Ces tubercules sont caractéristiques et permettent le fonctionnement pérenne de la plante dans le substrat et la dispersion végétative.

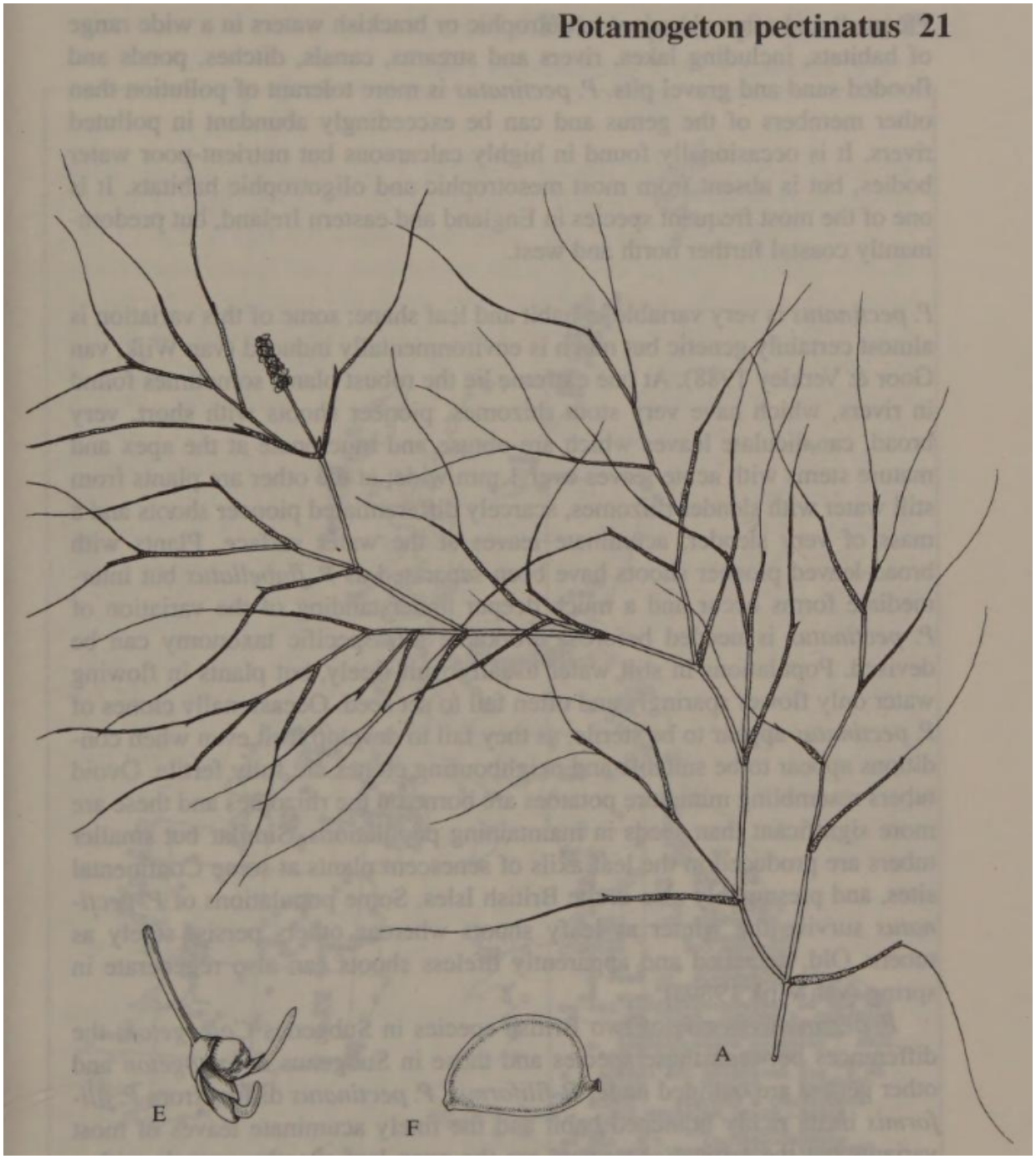


FIGURE 2.2 – Dessin anatomique des parties végétatives de *Stuckenia pectinata* (A), des tubercules (E), ainsi que du fruit (F). L'illustration est tirée de PRESTON, 1995.

2.1.2.2 Structures reproductrices et colonisatrices

Fleurs Chez les potamots, les fleurs sont nombreuses et hermaphrodites, elles sont portées sur des inflorescences qui peuvent être au-dessus, sur ou sous l'eau. Par exemple, chez les potamots du genre Potamogeton, le pédoncule (structure qui porte l'inflorescence) est suffisamment rigide pour, la plupart du temps, maintenir les fleurs hors de l'eau. Au sein du genre *Stuckenia* cependant, le pédoncule est plus flexible, ne permettant pas toujours de maintenir les fleurs hors de l'eau. *Stuckenia pectinata* ne fait pas l'exception, ces fleurs sont souvent à la surface de l'eau, et la pollinisation s'effectue par le vent ou les courants à la surface.

Fruits et graines Les carpelles sont assez gros par rapport à la fleur, ils mesurent 2 à 4 mm de long. Les fruits (2.2) sont ovoïdes et de taille comprise entre 3 et 4 mm. Ils peuvent flotter sur l'eau et être disséminés ainsi. Dans le chapitre 5, on abordera le sujet de la dissémination plus en détail, ainsi que les différents facteurs qui peuvent impacter ce processus chez *Stuckenia* et dans le milieu étudié.

La germination des graines n'est pas immédiate après le semis. Chez certaines espèces de potamots et sans traitement particulier, la germination peut se faire jusqu'à 5 ans après formation du fruit (PRESTON, 1995). Ces graines sont des structures très résistantes aux perturbations et notamment à la dessiccation. Elles constituent un moyen efficace pour la plante de se maintenir après des périodes longues et non favorables à son développement. La germination s'effectue plus rapidement en cas de traitement affectant l'intégrité de la graine. Van Wijk (VAN WIJK, 1989) cite une étude de Guppy (de 1897) où un traitement abrasif dans du sable, ou par le traitement dans l'acide ou le passage par le système gastrique des oiseaux aurait pour effet de déclencher la germination plus rapidement.

Tubercules Les tubercules (2.2) sont un moyen efficace de maintien des populations chez les potamots rhizomatiques qui en produisent. Chez *Stuckenia* son action

est certainement majoritaire par rapport aux graines lors des années sans perturbations notables (VAN WIJK, 1989). Les tubercules se forment généralement par paires sur les rhizomes. Ils commencent à être produits au milieu de l'été, généralement un peu après l'étape de floraison. Leur germination est conditionnée par un traitement thermique par le froid, qui met fin à la période de dormance. Ils sont cependant sensibles aux périodes de dessiccation. Le sujet du fonctionnement des tubercules et leurs rôles dans la recolonisation du milieu par *Stuckenia* est abordé plus en détails dans le chapitre 5 (5) de la thèse.

Les tubercules font aussi l'objet d'une dissémination par des oiseaux herbivores comme les canards (MOORE, 1915, KANTRUD, 1990), cependant, elle est probablement moins fréquente à longues distances que la dissémination des graines par les oiseaux.

2.1.2.3 Confusions possibles

Du point de vue anatomique, les confusions sont possibles avec les Ruppias, à la structure végétative proche des espèces du genre *Stuckenia*. *Stuckenia pectinata* est cependant différenciable des Ruppias par la morphologie des rhizomes d'une part. En effet, les rhizomes des Ruppias sont moins différenciés morphologiquement que ceux de *Stuckenia*. D'autre part, l'insertion des structures foliaires sur la tige présente aussi une différence, il s'agit de l'absence de ligule entre la gaine et le limbe chez Ruppia. Les fleurs de Ruppia ont une morphologie quelque peu différente aussi, par l'absence de tépales (PRESTON, 1995).

Au sein de la famille des *Potamogetonaceae*, *Stuckenia pectinata* peut aussi être confondue avec une espèce morphologiquement similaire, *P. filiformis*. Les caractères pour discerner les inflorescences de *Stuckenia* de celles de *P. filiformis* existent mais ne sont pas évidents. Elles diffèrent néanmoins en l'habitat, la morphologie des feuilles et du fruit (PRESTON, 1995).

2.1.2.4 Histoire de vie

Le fonctionnement et la phénologie des potamots est très variable, le fonctionnement interannuel est décrit comme strictement annuel pour une vaste section des potamots, à strictement pérenne pour d'autres espèces. Le fonctionnement de *Stuckenia* est considéré pérenne-rhizomateux. Cependant, ce fonctionnement semble très dépendant des conditions du milieu, et n'est donc pas strict.

Le plus souvent, on lui accorde un fonctionnement pérenne du fait que la plante ne régresse pas strictement jusqu'aux tubercules, mais maintient quelques tiges éparses et une faible quantité de feuilles photosynthétiques même durant la saison froide.

Or, dans les grands lacs exposés au vent et qui ne subissent jamais d'assec, elle est quelquefois décrite comme strictement annuelle en raison d'une régression totale aux tubercules pendant la saison froide. Dans de tels milieux, on observe aussi une absence de banque de graines dans le substrat. Dans une étude, van Wijk (VAN WIJK, 1989) montre que l'implantation des graines semble inefficace dans le substrat en raison d'un trop grand mouvement des eaux causé par le vent. L'implantation des graines dans le sédiment est un phénomène maintenant assez étudié et cette difficulté d'implantation à cause du courant, en partie causée par le vent, semble fréquente (KOCH et al., 2009).

2.1.3 Habitats et adaptations

Stuckenia pectinata peut être présente sous forme de vastes populations et représenter l'espèce végétale vasculaire dominante, aussi bien à la fois dans les milieux d'eaux douces courantes et stagnantes (GANIE, RESHI, B. WAFAI et al., 2014) que dans les milieux d'eaux oligohalines comme le Bagnas (PAPUGA et ANDRIEU, 2018) ou même mesohalines (LE FUR et al., 2018). Elle est aussi trouvée dans des milieux où la salinité est encore plus concentrée (KANTRUD, 1990). *Stuckenia* peut également se présenter comme une partie moins abondante de divers assemblages de plantes

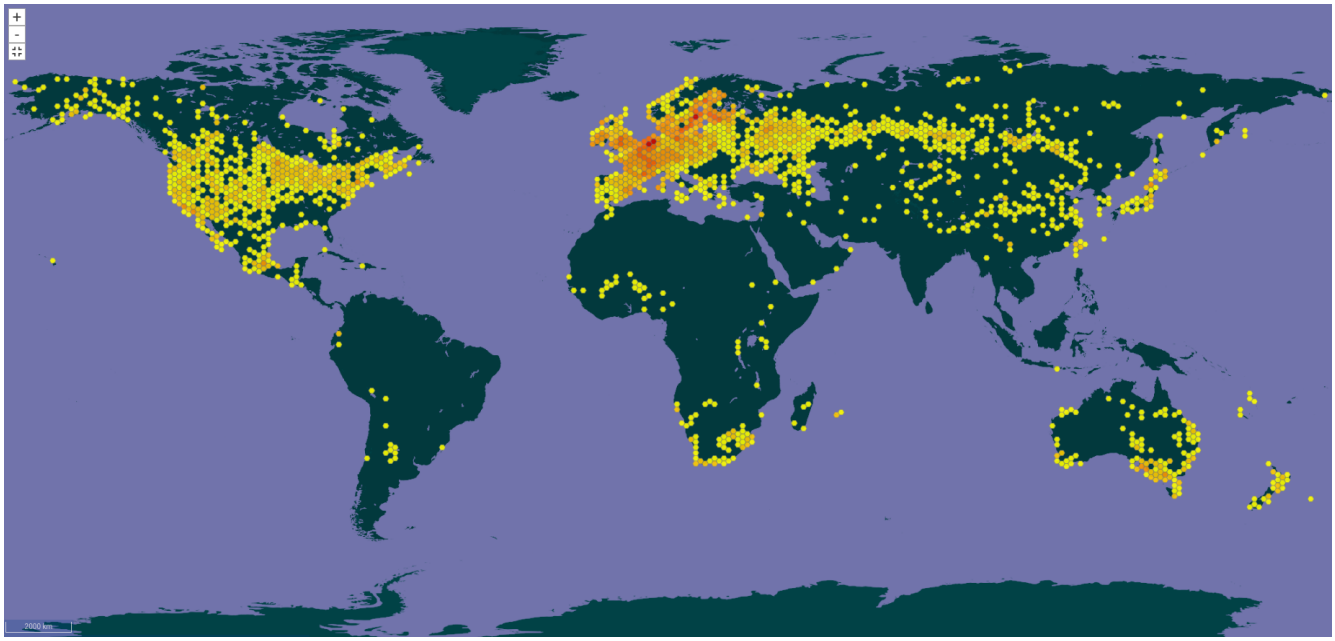


FIGURE 2.3 – Carte de la répartition de *Stuckenia pectinata* dans le monde (source : www.gbif.org).

aquatiques. On en trouve des communautés très denses dans un large spectre de milieux. On en trouve dans les lacs, les rivières, les étangs, certains réservoirs aux paramètres suffisamment stables, mais aussi quelquefois dans des canaux d'irrigation (PRESTON, 1995).

Stuckenia est une espèce très répandue, elle est quasi cosmopolite (2.3). On la retrouve par conséquent dans presque toute la France et en Corse. En elle-même, et du point de vue de la conservation, cette espèce est classée comme "Préoccupation mineure" car elle est représentée par des populations stables (parfois même en augmentation) et ne fait face à aucune menace majeure.

2.1.3.1 Eaux stagnantes : lacs, étangs et réservoirs

Les écosystèmes d'eaux stagnantes peuvent adopter des formes et des paramètres divers, de ce fait, les espèces de potamots présentes en eaux stagnantes sont nombreuses (PRESTON, 1995). Ces espèces de potamots que l'on trouve dans les lacs sont à la fois dépendantes du type de sédiment et des caractéristiques physico-chimiques

de l'eau qui s'y trouve. *Stuckenia* est tolérante à une large gamme de salinité (entre 0.7g/L et 26g/L (KANTRUD, 1990)). En effet, on la trouve autant dans les lacs d'eau douce continentaux, que dans certains étangs côtiers, parfois d'anciennes lagunes, où l'eau est plus salée. Il faut toutefois garder à l'esprit que sa tolérance à la salinité présente des limites. Lorsque l'eau est trop salée elle est en effet remplacée par des espèces de Ruppia comme la *Ruppia cirrhosa* ou *Ruppia maritima*.

Les lacs et étangs se composent d'une grande variabilité de substrats. Tandis que des substrats graveleux ou rocheux permettent le développement et le maintien de certaines espèces de macrophytes comme les Isoetes ou Litorelles, *Stuckenia* quant à elle, préférera des substrat vaseux, ou vaso-sableux, plus ductiles compte tenu de son fonctionnement rhizomateux. L'espèce présente cependant des adaptations intéressantes du système racinaire, dans lequel est alloué moins de ressources, par exemple aux tubercules, si le substrat est inadapté en termes de structure (GANIE, RESHI, B. WAFAI et al., 2014). La composition chimique des substrats a peut être moins d'importance. *P. filiformis* par exemple, une espèce très similaire à *Stuckenia* semble s'être adaptée et habiter des lacs Ecossais présentant un substrat très calcaire (PRESTON, 1995). *Stuckenia* non plus, n'est probablement pas beaucoup affectée par de telles caractéristiques du sol.

2.1.3.2 Eaux courantes : rivières et canaux

Le problème majeur des macrophytes pour la vie en eau courante (ou plus généralement, en mouvement) réside dans leur capacité à faire face à l'action des courants. Dans ce but, deux mécanismes sont régulièrement mis en avant, l'évitement du courant ou la résistance au courant. L'évitement de courant se perçoit généralement par la production de feuilles qui génèrent de par leur forme, le moins de frictions avec l'eau possible. Plus largement, c'est par exemple le cas de plantes aquatiques de mer assez proches des potamots, dans l'ordre des Najadales (CRONQUIST, 1981). Les herbiers de Posidonies, les Cymodocées, ou encore de Zostères arborent en effet

des feuilles aplaties et de taille modérée. Ces caractères sont reconnus très efficaces pour faire face aux courants (O'HARE, HUTCHINSON et al., 2007). La résistance au courants passe généralement par le développement d'un meilleur ancrage grâce au système racinaire, mais aussi par des feuilles plus robustes.

Les potamots du genre Potamogeton ne possèdent généralement pas un système racinaire suffisamment conséquent pour assumer les contraintes de tels milieux. Les rhizomes lorsque présents sont peu développés et les feuilles sont parfois larges. Au contraire, le genre *Stuckenia* regroupe des espèces aux caractères qui semblent être très avantageux dans de telles conditions : les rhizomes bien développés pour ancrer solidement les plantes dans le sédiment, les feuilles sont fines et tubulaires ce qui génère peu de friction avec l'eau en mouvement. *Stuckenia pectinata* peut effectivement se trouver dans les milieux constitués d'eau courante, comme les canaux où le courant est faible, mais aussi en rivière où le courant peut se montrer plus fort. Dans ces milieux, l'adaptation intra-spécifique la plus notable est alors la plus grande allocation de ressources aux parties racinaires comparée aux parties foliaires (GANIE, RESHI et B. A. WAFAI, 2016). La floraison semble elle aussi affectée, mais cette observation est probablement le résultat de l'arrachage des structures reproductrices par les courants.

2.1.3.3 Mécanismes de maintien

Stuckenia pectinata fait partie des espèces dites pérennes rhizomateuses. Pour coloniser le milieu, mais aussi pour se maintenir lors des saisons non favorables, elle met en place des rhizomes. Ce sont des tiges souterraines qui relient les parties végétatives visibles.

Ces rhizomes peuvent accumuler des ressources sous forme de glucides afin de former des tubercules (HODGSON, 1966). Ce sont des structures de réserves dans lesquelles la plante investit une partie de ces ressources, et dont elle se servira pour se

développer rapidement en cas de disparition des parties végétatives, par exemple lors d'une saison aux conditions difficiles.

Ces tubercules peuvent avoir des couleurs variables, allant du brun au vert, ils se forment pendant la période végétative (HODGSON, 1966) et mettent environ deux semaines à se développer (SASTROUTOMO, 1981). Du point de vue phénologique, ils semblent se former plutôt à la fin de la période de croissance végétative de la plante, en même temps que la production de fleurs (SASTROUTOMO, 1981). La formation de ces tubercules est manifestement induite par la hausse des températures du début de l'été.

Chez *Stuckenia*, après formation, les tubercules entrent en dormance. Ils ne généreront pas de plantes par germination avant la saison suivante. De manière analogue à certaines graines, pour sortir de cet état de dormance et former de nouvelles parties végétatives, les tubercules ont besoin d'une exposition thermique particulière. Il est montré que pour observer une germination des tubercules, il faut une exposition soit à des températures hautes (supérieures à 30°C pendant 2 semaines), soit à des températures basses (5°C pendant une semaine). Des températures trop basses, entre 0°C et -2°C semblent détruire les tubercules et les rendre non fonctionnels (SASTROUTOMO, 1981). En revanche, l'intensité lumineuse de semble pas avoir d'effet.

La dessiccation est un facteur important à prendre en compte, il peut en effet affecter grandement les tubercules et leur viabilité. Par exemple, chez d'autres espèces de macrophytes très robustes comme chez l'Hydrille verticillée (*Hydrilla verticillata*), Doyle et Smart montrent une baisse de viabilité de 2% pour chaque pourcent d'eau perdu dans les tubercules par dessiccation (DOYLE et SMART, 2001).

Il serait donc peu surprenant d'observer une certaine sensibilité des tubercules à la dessiccation chez *Stuckenia* également. En effet, les tubercules contiennent des glucides (74% des 19.5% de matière sèche contenue dans les tubercules), mais le reste est principalement composé d'eau (HODGSON, 1966).

Les graines constituent aussi un moyen de maintien pour les plantes et sont connues pour constituer une structure de résistance efficace contre la dessiccation. Les plantules de *Stuckenia* originaires de graines seraient ainsi plus fréquemment observables dans les zones humides temporaires. La germination par les graines serait une adaptation face aux perturbations fortes comme les événements d'assec ou les hausses soudaines de salinité (VAN WIJK, 1988).

En l'absence de perturbation, il semblerait que les tubercules aient un plus grand rôle que les graines dans la colonisation et le maintien (SASTROUTOMO, 1981).

2.1.3.4 Mécanismes de dispersion

La dispersion de *Stuckenia* peut se faire par plusieurs moyens, c'est en partie ce qui en fait une plante colonisatrice très compétitive.

La dispersion par le développement végétatif nous intéresse dans un premier temps. En effet, cette croissance végétative est relativement directe à observer, sur des images satellite par exemple. On y observe des patchs de plantes qui grossissent dans l'espace pendant la période de croissance de la plante. On observe le phénomène inverse à l'approche de l'hiver, avec des patchs qui rétrécissent en taille et qui finissent par disparaître en fin de saison.

Ce développement végétatif est étroitement liée au rôle des structures de réserves de la plante, telles que les rhizomes et tubercules, qui servent de points d'ancrage à la plante pour repartir lorsque les conditions le permettent.

Stuckenia se disperse par d'autres moyens, notamment par les graines. C'est un moyen de colonisation des milieux, et de maintien dans le temps efficace. Il est néanmoins plus complexe que la dispersion végétative par le nombre de variables qui l'impactent.

La dispersion des graines chez les plantes aquatiques est moins intensément étudiée que celle des plantes terrestres (ORTH, HARWELL et al., 2006), cependant, il existe

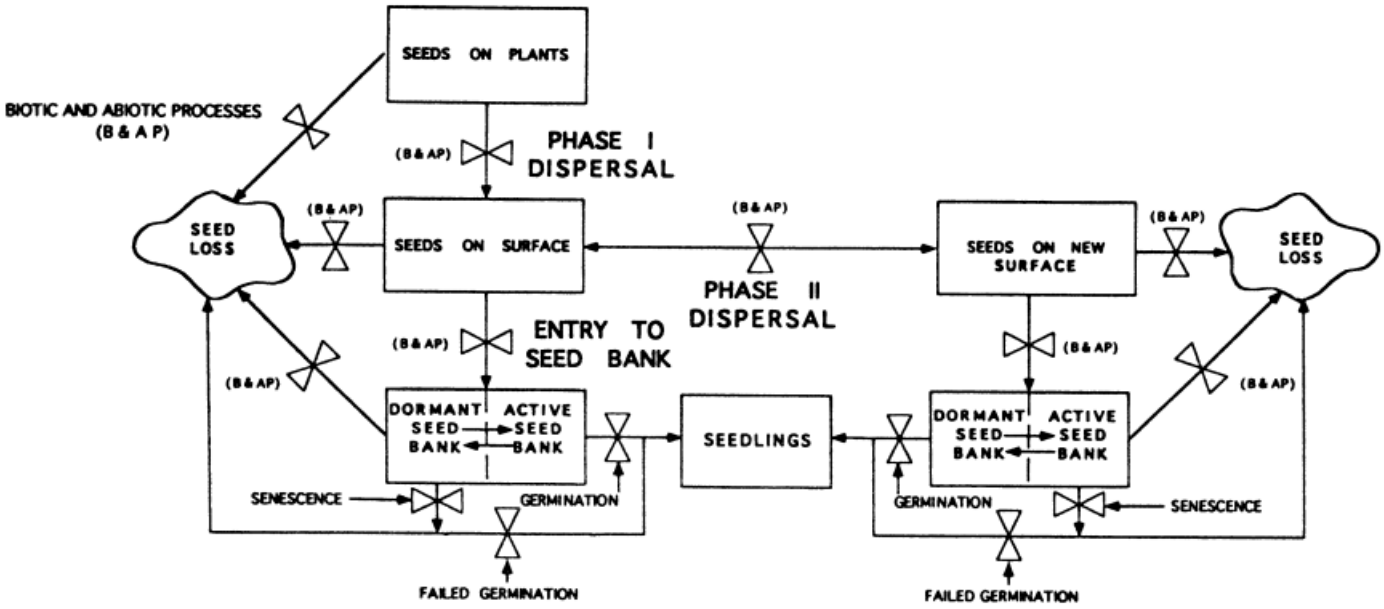


FIGURE 2.4 – Schéma explicatif des différents processus de dispersion des graines tiré de J. C. CHAMBERS et MACMAHON, 1994. La dispersion primaire (I) et secondaire (II) y sont représentes

un certain consensus sur le déroulement de ce type de dispersion.

Le processus de dispersion pour les plantes aquatiques se produit généralement en deux phases. Dans un premier temps, la graine produite par la plante mère s'en sépare, peut flotter sur l'eau, et finit par tomber sur le sédiment. On parle parle alors de dispersion primaire, c'est la première phase de la dispersion. Dans un second temps, la graine maintenant déposée sur la surface du sédiment peut se déplacer de ce point initial à un autre point par l'action de divers paramètres, c'est la dispersion secondaire (J. C. CHAMBERS et MACMAHON, 1994, ORTH, HARWELL et al., 2006).

La dispersion primaire est majoritairement affectée par les vagues ou la houle générée par la force du vent, mais elle est aussi affectée par les courants (KOCH et al., 2009). Ces paramètres peuvent impacter la distance de la dispersion primaire, plus les courants et la houle sont intenses, plus la graine peut être véhiculée loin de la plante mère.

La dispersion secondaire quant à elle, elle aussi peut être affectée par les courants, mais aussi par la densité de la végétation submergée présente .

Les mouvements de l'eau ont une réelle importance pour la dissémination des graines, à la fois primaires et secondaires. En effet, contrairement aux graines des plantes terrestres (BEWLEY, 1997), les graines des plantes aquatiques développent parfois leurs parties végétatives avant leurs parties racinaires, l'émergence des cotylédons se fait alors en premier (KOCH et al., 2009). Cela peut engendrer une friction plus important entre la graine et les courants, entraînant ainsi une plus vaste dispersion.

Les mouvements de l'eau peuvent être toutefois très atténués par la densité de la végétation déjà présente (KOCH et al., 2009), qui régule les courants par obstruction grâce à la friction entre l'eau et les plantes. Plus la végétation est dense, moins les courants sont forts.

Dans les milieux où la végétation submergée est périodique, on distingue alors deux types de conditions. D'une part, les mois chauds du printemps et de l'été où la végétation est dense, et les courants sont fortement atténués. Et d'autre part, les mois plus froids de l'hiver où la végétation est sénescente ou absente et les courants ne sont plus obstrués.

Dans certaines études expérimentales, il faut un courant d'au moins 5 cm/s pour que 40% des graines de *Stuckenia* se déplacent de leur emplacement (KOCH et al., 2009).

Certains disséminateurs comme les oiseaux peuvent aussi avoir un rôle à jouer, notamment sur des disséminations à longue distance.

La dissémination par les animaux comme les oiseaux est aussi pertinente. On sait que les graines de *Stuckenia* sont capables de garder une viabilité après passage dans les voies digestives des oiseaux (KANTRUD, 1990). Le temps de rétention moyen des graines viables est parfois quantifié, il serait de 44 h dans certaines études (DE

VLAMING et PROCTOR, 1968), temps suffisamment long pour permettre la dissémination à relativement longue distance. Néanmoins, elle reste difficilement quantifiable par des approches indirectes comme la télédétection, et semble plus facilement identifiable dans le cadre de travaux spécifiquement dédiés à l'étude de ce moyen de dispersion. Un autre type de dissémination moins étudié reste celui par des fragments entiers de plantes. Il est pertinent dans les eaux courantes par exemple, là où le courant peut emporter des fragments de plantes qui vont coloniser les milieux propices en aval, mais il peut aussi s'effectuer par des animaux (PRESTON, 1995).

2.1.3.5 Interactions avec d'autres organismes

Les macrophytes sont rarement monospécifiques au sein des habitats, on trouve plutôt des assemblages d'espèces végétales (PAPUGA et ANDRIEU, 2018). Dans le cadre de cette co-existence, les macrophytes sont très régulièrement en compétition avec d'autres types de végétation aquatiques. On peut penser à la végétation épiphyte, constituée d'organismes photosynthétiques qui se développent à la surface d'autres plantes. Les deux espèces sont ainsi en compétition directe pour l'exposition à la lumière. Régulièrement, on trouve également du phytoplancton dans la colonne d'eau. Ce sont des micro-organismes qui eux aussi, entrent en compétition avec les autres végétaux du milieu pour la lumière et les nutriments. Le zooplancton, se nourrissant de phytoplancton, est lui aussi en suspension dans la colonne d'eau, augmentant ainsi sa turbidité, et diminuant l'intensité lumineuse perçue par les plantes du fond.

Néanmoins, *Stuckenia* est une plante colonisatrice qui présente de nombreuses stratégies compétitives. Pour commencer, elle se développe très tôt dans l'année, même lorsque les températures sont encore trop froides pour voir le développement de certains autres végétaux (GANIE, RESHI et B. A. WAFAI, 2016). Elle ne se redéveloppe généralement pas des graines en début de saison, mais plutôt, elle reprend sa

croissance chaque année en utilisant des ressources stockées sous forme de glucides dans les rhizomes pour se développer plus rapidement (VAN WIJK, 1988). Ensuite, dans les eaux peu profondes, elle ne se contente pas d'atteindre la surface de l'eau, mais continue de croître à la surface. On observe alors une canopée à la surface, captant ainsi un maximum de lumière sans être dépendant du niveau de turbidité de l'eau.

Malgré toutes ces stratégies, certains potamots au développement similaire peuvent tout de même entrer en compétition avec d'autres plantes vasculaires. Sastroutomo (SASTROUTOMO, 1981) observe ainsi une compétition avec une dense végétation d'*Elodea nuttallii*, qui continue de croître même en hiver, ce qui est une stratégie très différente de celle des potamots.

Les oiseaux ont souvent une place à part dans l'étude des interactions avec les potamots. En effet, les interactions entre les potamots et les oiseaux d'eau ont été étudiées assez tôt dans l'histoire. Certaines interactions comme la germination et certains aspects de la dispersion sont décrites et quantifiées dès la fin du 19eme siècle (Preston cite Guppy dans son ouvrage de 1995(PRESTON, 1995)). Plus tard, on étudie plutôt leurs interactions trophiques avec les oiseaux, notamment pour des problématiques de conservation (KANTRUD, 1990).

2.1.4 Facteurs abiotiques limitants

Les facteurs limitants qui affectent la végétation submergée sont nombreux (BORNETTE et PUIJALON, 2011). Il en va de paramètres directement liés aux contraintes physiques du milieu aquatique, mais aussi des paramètres chimiques de l'eau. L'ensemble de ces éléments agit comme des déterminants pour l'occurrence de la végétation aquatique.

Parmi les paramètres directement liés aux contraintes du milieu aquatique, on peut compter les mouvements de l'eau, sources de contraintes physiques sur les plantes. La profondeur de l'eau affecte aussi le développement et les formes que prennent

les plantes. Le paramètre le plus évident ayant des effets est la lumière, qui diminue avec l'augmentation de la profondeur. On observe alors des adaptations foliaires de coloration ou de morphologie chez les espèces concernées. Cette lumière perçue par la plante est aussi dépendante du taux de matière en suspension dans la colonne d'eau.

Parmi les paramètres physico-chimiques de l'eau qui ont de l'importance pour le développement de la végétation submergée, on peut premièrement citer la température de l'eau, qui va influer sur la phénologie de la plante. Des températures propices au développement végétal atteintes plus tôt dans l'année aura ainsi un effet positif sur la croissance de cette végétation. La salinité de l'eau constitue aussi un paramètre très important, car relativement peu d'espèces de potamots sont tolérantes aux eaux salées. La concentration de nutriments, définie par l'indice d'état trophique de l'eau est aussi déterminant pour la flore aquatique présente sur les sites.

2.1.4.1 Température

La température est le premier facteur qui vient à l'esprit lorsqu'on parle de paramètres climatiques ou abiotiques ayant un effet sur les plantes. La température des systèmes aquatiques est en général plus stable que celle des systèmes aériens. Cependant, cette stabilité de la température des systèmes aquatiques dépend d'autres paramètres du milieu. Le volume d'eau par exemple, peut avoir un effet sur la variabilité des températures. Plus le volume est grand, plus il est difficile de faire varier sa température. La profondeur a aussi son rôle à jouer, en parallèle de l'ensoleillement. Une masse d'eau profonde ne se réchauffe pas aussi vite qu'un milieu peu profond. Dans certains milieux aquatiques il peut exister des flux d'eaux, sous forme de courants, qui vont causer un mélange des masses d'eaux froides venant du fond avec les eaux chaudes de surface. L'effet des apports d'eau externes est aussi à considérer. Moins la masse d'eau étudiée est volumineuse, plus l'effet de la température des

eaux apportées par les arrivées externes est élevé.

La température des systèmes aquatiques, en fonction de tous ces paramètres énumérés, est donc moins variable que celle des systèmes aériens, cependant le contexte du réchauffement climatique semble impacter cette stabilité (SAHOO et al., 2016). La hausse des températures ainsi que ces changements de stabilité, causée par le réchauffement climatique auront peut-être des conséquences sur les plantes aquatiques et les milieux lagunaires, notamment par l'observation de plus en plus régulière de températures élevées en début de printemps, ainsi que de canicules, particulièrement sur la côte méditerranéenne.

La plupart des plantes aquatiques montrent un optimum photosynthétique à des températures assez hautes, comprises entre 20 et 35°C (SANTAMARÍA et VAN VIERSSEN, 1997). *Stuckenia* ne semble pas faire exception, dans une étude expérimentale (GANIE, RESHI et B. A. WAFAI, 2016) elle montre un optimum température pour la croissance des tubercules entre 20 et 25°C, avec une inhibition au-dessus de 30°C. Une croissance est observée à 15°C, très faible en dessous de 15°C, et inhibée à 10°C. Les parties foliaires quant à elles montrent un développement optimal entre 23 et 30°C, avec une taille de feuille corrélée positivement à la température (SPENCER, 1986).

2.1.4.2 Ensoleillement et turbidité

L'ensoleillement a un effet non seulement sur la température de l'eau, mais aussi sur le développement des plantes à travers le phénomène de photosynthèse. Pour la plante, le paramètre d'importance est en fait l'ensoleillement perçu, et qui donnera lieu à cette action de photosynthèse.

Le taux minimum d'ensoleillement nécessaire au bon développement varie entre espèces de macrophytes. Ce taux est relié à la forme qu'adopte la plante dans l'espace en grandissant, reflétant sa capacité à capter et utiliser la lumière (MIDDELBOE et MARKAGER, 1997).

L'ensoleillement reçu par la plante peut être affecté par certaines caractéristiques de la colonne d'eau. La turbidité, c'est-à-dire la clarté ou transparence de l'eau, peut avoir un effet important sur la lumière perçue par la plante, aussi bien au début de son développement que lorsque les parties foliaires sont bien développées. Cette turbidité est le résultat de particules flottant dans la colonne d'eau, qu'on appelle régulièrement matière en suspension (MES). Ces particules peuvent être aussi bien d'origine sédimentaire ou organique, remises en circulation dans l'eau lors de fortes pluies causant du mouvement de masses d'eau. Cette turbidité est parfois impactée par le développement de phytoplancton, captant une partie de la lumière dans la colonne d'eau avant qu'elle ne parvienne aux plantes.

En eau turbide, les communautés sont régulièrement dominées par des plantes partiellement ou entièrement flottantes, afin d'accéder à la ressource lumineuse le plus aisément possible. Mais parfois, certaines espèces adoptent des stratégies adaptées aux eaux turbides. *Stuckenia* par exemple est connue pour stimuler le développement des tiges dans leur longueur lorsque l'intensité lumineuse est faible, atteignant ainsi plus rapidement les conditions plus favorables en surface (SPENCER, 1986).

2.1.4.3 Substrat et mouvement des eaux

Le type de substrat est souvent la résultante du type de sol déjà présent localement, mais aussi du type d'actions mécaniques que subit l'environnement aquatique. Dans les lacs ou marais, on trouve régulièrement un sédiment vaseux lorsqu'il n'y a que peu de mouvement d'eau ainsi qu'un dépôt organique important.

Lorsque l'eau effectue des mouvements comme lorsqu'une houle régulière causée par le vent, le substrat est plus souvent sableux du à l'action de tri des particules, cela peut être le cas de certains grands lacs (CASE et MADSEN, 2004). Dans les conditions où l'eau est en mouvement plus intense, comme en rivière ou fleuve, on trouve plus souvent un sédiment graveleux ou rocheux. Quelques espèces rhéophiles peuvent pousser sur substrat rocheux, mais la vaste majorité des macrophytes

préfèrent un substrat sableux, vaseux, ou un entre deux.

Comme la plupart des plantes à grande élongation, on retrouve *Stuckenia* plutôt dans les substrats vaseux, ou vaso sableux, plus riches en nutriments que du gravier ou de la roche, afin de pouvoir répondre à ces besoins et assurer sa croissance de ces longs rameaux.

Un paramètre d'importance majeur pour expliquer la présence de macrophytes réside dans l'eau et ces mouvements. Ce paramètre d'intensité de mouvement de l'eau a non seulement un effet sur les espèces de macrophytes que l'on retrouve, mais aussi sur leur forme. Les macrophytes, en fonction des espèces, se sont adaptés à une vaste gamme de mouvements des eaux. Il existe une certaine plasticité intra spécifique des macrophytes dans le but de répondre à ces contraintes, surtout chez les espèces cosmopolites (BORNETTE et PUIJALON, 2011).

En effet, la contrainte mécanique de l'eau est connue pour influencer, au sein d'une même espèce, la forme que peuvent prendre les individus. On note deux types de stratégies que vont utiliser les plantes pour s'adapter à cette contrainte de l'eau : l'évitement et la résistance.

Une première stratégie pour la plante consiste à réduire la contrainte de l'eau. Les macrophytes adoptent alors une forme plus hydrodynamique, générant moins de frottement avec l'eau (feuilles souvent aplaties). L'autre stratégie majeure consiste à mettre en place des structures pour augmenter la résistance de la plante vis-à-vis des contraintes mécaniques. Concrètement, on observe alors parfois un épaississement de la paroi externe ou cuticule des feuilles, ou alors un système racinaire plus développé afin d'ancrer la plante plus solidement dans le sédiment. Évidemment, c'est parfois les deux stratégies qui sont conjointement employées.

Chez *Stuckenia*, en eaux courantes, la majorité de l'énergie est allouée au développement du système racinaire, permettant ainsi aux plantes d'éviter de se faire arracher du sédiment. On observe le contraire en eau stagnante, ou le système végétatif est

souvent plus développé (GANIE, RESHI et B. A. WAFAI, 2016). Ce type d'adaptation est très régulier, et n'est pas seulement présent chez *Stuckenia* (STRAND et WEISNER, 2001, DOYLE, 2001).

2.1.4.4 Nutriments

Les nutriments sont aussi un paramètre très structurant dans les communautés végétales aquatiques. L'azote (N) et le phosphore (P) par exemple, jouent un rôle crucial dans le développement des macrophytes aquatiques (BARKO et JAMES, 1998). Ces éléments nutritifs sont essentiels à la croissance et à la photosynthèse des plantes aquatiques. Toutefois, une concentration excessive de ces nutriments dans les écosystèmes aquatiques peut entraîner des phénomènes d'eutrophisation, caractérisés par une prolifération excessive d'algues et de macrophytes, perturbant ainsi l'équilibre écologique des milieux aquatiques. Les macrophytes, en particulier les espèces submergées ou flottantes, peuvent absorber et accumuler des quantités significatives de nutriments, contribuant ainsi à la régulation des niveaux de nutriments dans l'eau (BORNETTE et PUIJALON, 2011). Cette capacité d'absorption permet de limiter la disponibilité des nutriments pour les algues planctoniques, réduisant ainsi le risque de prolifération algale. Cependant, toutes les espèces de macrophytes ne réagissent pas de la même manière à l'enrichissement en nutriments. Certaines espèces peuvent proliférer dans des conditions de forte concentration en nutriments (GRILLAS et DAVID, 2010), tandis que d'autres peuvent être supplantées en raison de la compétition pour la lumière et l'espace. De plus, une concentration excessive de nutriments peut favoriser l'invasion d'espèces exotiques, modifiant ainsi la composition et la structure des communautés de macrophytes (BARKO et JAMES, 1998). Il est donc essentiel de maintenir un équilibre des niveaux de nutriments dans les écosystèmes aquatiques pour assurer la santé et la diversité des communautés de macrophytes, tout en prévenant les effets néfastes de l'eutrophisation. *Stuckenia* semble capable de tolérer une large gamme de concentration en nutriments. Elle peut absorber les nutriments à la fois par ses feuilles, ses tiges et ses racines, influençant ainsi

le cycle des nutriments dans son habitat (KANTRUD, 1990). *Stuckenia* a besoin de Mg (magnésium), de Ca (calcium) et de P (phosphore) pour assurer une croissance active (KANTRUD, 1990), mais le calcium est peu susceptible de représenter un facteur limitant dans des conditions d'eau saumâtre.

KANTRUD, 1990 a suggéré que *Stuckenia* était rarement limité par les nutriments.

En effet, *Stuckenia* est régulièrement trouvée dans des eaux naturellement eutrophes et constitue souvent une espèce dominante dans les milieux d'eaux polluées, pauvres en oxygène et riches en nutriments, en raison du ruissellement agricole, ou dans les bassins de rétention par exemple (KANTRUD, 1990, PRESTON, 1995). Cependant, dans des conditions d'hyper-eutrophisation, la biomasse de cette plante aquatique peut être amenée à diminuer. KANTRUD, 1990 a rapporté que des concentrations extrêmement élevées de nutriments peuvent nuire à la plante, entraînant son remplacement par des algues. Cependant, ceci serait probablement causé par l'augmentation de la turbidité due aux proliférations accrues de phytoplancton, plutôt qu'un effet direct d'une sur-concentration en nutriments.

2.1.4.5 Perturbations

Prenons l'exemple des régions au climat méditerranéen, caractérisées par des étés chauds et secs. La combinaison de températures élevées sur des périodes prolongées et d'un déficit hydrique peut conduire à des épisodes d'assec dans les zones humides. Ces assecs peuvent avoir des origines variées. Certains sont le fruit de mesures de gestion volontaire, visant par exemple à limiter l'accumulation excessive de matière organique par le contrôle des flux d'eau. D'autres, en revanche, sont purement climatiques, résultant des fortes chaleurs et du manque d'eau, sans intervention humaine.

Ces assecs constituent une perturbation très brutale pour les communautés de macrophytes. Cela affecte les plantes aquatiques de manière directe, par l'exposition à

un niveau d'eau plus faible et aux conditions de l'air, mais aussi indirecte en modifiant les propriétés du substrat.

Du point de vue de la richesse spécifique, les assecs réguliers ont généralement un effet positif sur le nombre d'espèces et la diversité observée. Ils ont tendance à limiter l'effet de la compétition sur la dynamique des milieux humides (KEDDY et FRASER, 2000).

Face à ces perturbations, encore une fois, les stratégies d'adaptation sont diverses. Certains macrophytes sont capables de tolérer les phases de sécheresses intenses, par de la plasticité phénotypique affectant la modification de la cuticule ou des stomates (WELLS et PIGLIUCCI, 2000). Pour d'autres macrophytes comme *Stuckenia*, on observe plutôt une destruction des parties foliaires, mais une survie prolongée du système racinaire par des structures de réserves comme les tubercules ou les rhizomes, puis par les graines (VAN WIJK, 1988). C'est le cas de *Stuckenia*, qui investit des ressources dans des structures de résistance dans le sol afin de survivre aux conditions induites par les assecs.

Une autre stratégie pour certains macrophytes consiste à produire des fleurs lors de la baisse des eaux afin de constituer une banque de graines dans le sédiment. Cette banque de graines donne lieu à une recolonisation lorsque les conditions sont de nouveau favorables (BROCK et al., 2003).

Nous étudierons plus en détails l'effet de certains déterminants abiotiques conditionnant la présence de végétation submergée, et plus précisément de *Stuckenia* dans le chapitre 4.

2.1.5 Intérêts écologiques et sociaux-économiques

Les potamots forment souvent une composante essentielle des écosystèmes qui les abritent. Dans ces milieux, ce sont les principaux producteurs primaires. Pour certains, ils se développent tôt dans la saison et sont source à la fois d'abri et de nourriture pour d'autres organismes de la chaîne trophique (JACOBSEN et SAND-JENSEN, 1992, BAKKER et al., 2016). Certains organismes parasites et champignons trouvent aussi refuge auprès des potamots, notamment dans leurs feuilles flottantes. Ils peuvent aussi former des excroissances sur les feuilles ou les fruits (PRESTON, 1995).

Chez *Stuckenia*, aux Etats-unis notamment, les études sont motivées par la préoccupation du maintien des communautés de canards sauvages pour la chasse et l'élevage (KANTRUD, 1990). Les tubercules constituent en effet une importante source de nourriture pour les canards sauvages, et la densité du nombre de tubercules dans le substrat conditionne probablement la taille des communautés de ces derniers.

Hors de ce contexte, *Stuckenia* est souvent étudiée pour son contrôle, voir son éradication de certains milieux, où est considérée comme nuisible. En effet, sa forte compétitivité et ses mécanismes de colonisation rapide et de maintien dans le temps en font une plante qui ne laisse pas beaucoup de place à une grande diversité dans les communautés végétales. Elle peut parfois aller jusqu'à bloquer physiquement certains canaux d'irrigation.

Leur présence, malgré leur maigre succès dans l'opinion générale, constitue un véritable habitat et semble conditionner la présence de toute une myriade d'organismes. Ils permettent l'existence d'écosystèmes plus stables et plus riches en termes de diversité. Par ailleurs, certaines plantes aquatiques sont considérées comme de véritables indicateurs de la qualité de l'eau et des milieux qui les abritent. *Stuckenia* fait partie ces macrophytes qui, par leur abondance relative, permettent l'estimation de la qualité du milieu (GRILLAS et DAVID, 2010).

2.2 Télédétection de la végétation aquatique submergée, contexte et enjeux

L'étude des macrophytes par les approches de télédétection est de plus en plus utilisée pour étudier et surveiller leur distribution, leur biomasse et leur dynamique temporelle au sein de divers écosystèmes. L'utilisation de capteurs embarqués sur des satellites, drones ou avions, permet la récupération de données à vaste échelle et de manière non intrusive, ceci étant particulièrement utile dans le cadre de l'étude de milieux aquatiques protégés. Ces techniques de télédétection exploitent différents signaux pour détecter et distinguer les macrophytes submergés à l'instant de la capture. Pour la télédétection sur images satellite par exemple, ces signaux sont captés sous la forme de rayonnement électromagnétique à différentes longueur d'onde (en fonction du capteur). Cela permet de cartographier la végétation submergée et de suivre l'évolution des habitats aquatiques au fil du temps.

2.2.1 Définition de la télédétection, avantages et inconvénients

La télédétection regroupe toutes les méthodes et techniques permettant d'observer une entité d'intérêt grâce au signaux qu'ils émettent ou réfléchissent. Pour n'en citer que l'exemple le plus commun, l'astronomie se base très majoritairement sur la télédétection pour l'étude d'objets célestes. Cependant, dans ce travail nous allons nous tourner vers la Terre, sa végétation, et l'observation de celle-ci. Dans ce cadre, l'utilisation des méthodes de télédétections est vastement répandue pour de multiples utilisations allant de la "simple" cartographie au traitement de problématiques écologiques complexes comme le suivi de la croissance urbaine et l'utilisation des sols.

Nous pouvons distinguer la télédétection active de la télédétection passive. En télédétection active, la méthode se compose à la fois de l'émission d'un signal, et de la réception de ce signal après avoir été réfléchi par l'objet d'intérêt. L'imagerie radar ou lidar sont des bons exemples de télédétection active, les ondes radar ou le

rayonnement lidar est à la fois émis et reçu par la plateforme. En télédétection passive au contraire, la méthode ne requiert pas d'émission de signal, mais seulement sa réception venant de l'objet d'intérêt. Nous pouvons citer les satellites Sentinel-2 ainsi que Pléiade et bien d'autres. Ce sont des satellites qui n'émettent pas de signal, ils ne sont en effet équipés que de récepteurs. Dans notre cas, c'est cette dernière catégorie qui nous intéresse. Le Soleil agit comme émetteur de par son rayonnement lumineux, et la sonde ne fait que recevoir le signal après avoir réfléchi sur l'objet d'intérêt. Il n'y a pas d'émission volontaire de signal.

En télédétection, l'intensité du signal perçu par le capteur est appelé réflectance. La réflectance (R) est une mesure clé qui décrit la fraction de lumière incidente (rayonnement solaire) qui est réfléchie par une surface vers un capteur, à une longueur d'onde donnée.

On l'écrit : $(R) = Eu/Ed$

Eu est l'énergie réfléchie ("upward irradiance") et Ed est l'énergie incidente ("downward irradiance").

Une vaste diversité de méthodes sont disponibles en télédétection par le couplage du nombre de plateformes (satellites, avions, bateaux, drones etc) et de la diversité des capteurs (multispectraux, hyperspectraux, lidar, radar, sonars). Les satellites constituent aujourd'hui la plateforme la plus utilisée en observation de la Terre. Ils utilisent une vaste diversité de capteurs et ce, à diverses résolutions spatiales : Sentinel-2 observe dans le visible et le proche infrarouge et les images sont résolues à 10m, tandis que Pléiade observe sur le même spectre mais les images sont résolue à 2m. Prédécesseurs des satellites d'observation de la Terre, les avions sont utilisés depuis longtemps pour prendre des photos aériennes. Les bateaux sont quant à eux beaucoup utilisés dans les sciences marines, notamment pour étudier la topographie des fonds grâce à des méthodes lidar ou radar. Depuis plus récemment, les drones sont eux aussi en train de se démocratiser (DUFFY et al., 2018) parfois utilisés en complément de l'imagerie satellite (TOPOUZELIS et al., 2016, ESPEL et al., 2020).

Spécifiquement, la télédétection satellite regroupe les techniques et méthodes de télédétection possibles depuis l'orbite terrestre à l'aide de capteurs embarqués sur des satellites d'observation de la Terre. Ces capteurs capturent le signal lumineux émis et réfléchi par la Terre et les objet à sa surface sous forme de rayonnement dans différentes longueurs d'ondes du spectre électromagnétique. Les applications de cette méthode de télédétection satellite sont nombreuses, elles comprennent la cartographie ainsi que le suivi environnemental et météorologique.

La télédétection satellite trouve des applications dans la gestion des ressources naturelles, dans le contexte de l'agriculture par exemple, comme le suivi de paramètres de l'eau (BRANDO et al., 2009, TOMING et al., 2016) ou de la surface des forêts (KABUANGA et al., 2021). Conjointement, l'approche satellite offre aussi des perspectives dans le contexte de l'aquaculture (GERNEZ, PALMER et al., 2021) en offrant un outil de visualisation de l'eutrophisation côtière par exemple (GERNEZ, ZOFFOLI et al., 2023). Les images satellite permettent également le suivi de la croissance urbaine afin d'identifier les changements d'utilisation des sols (MOULDS et al., 2015).

Plus globalement, la télédétection satellite permet la surveillance et l'observation de changements dans tous ces domaines avec une grande régularité dans le temps.

Comme toute méthode, la télédétection satellite présente divers avantages et inconvénients. Dans les avantages, on compte la possibilité de couvrir de vastes zones géographiques, ceci permettant des études à des échelles très larges (HOUNGNANDAN et al., 2020). De plus, ce sont des méthodes indirectes permettant la surveillance des milieux de manière non invasive. Cet intérêt est très profitable dans les contextes d'études en écologie où, dans la mesure du possible, on cherche à protéger et suivre les sites tout en minimisant les perturbations humaines. Ensuite, le suivi est d'une régularité temporelle remarquablement précise. Les satellites sont en orbite stable autour de la Terre, ce qui permet la capture d'une ou plusieurs images à intervalle de temps très régulier. On dispose ainsi d'un grand nombre d'images et de manière régulière dans le temps, facilitant ici encore les études de suivis. Par ailleurs, cette

grande quantité de données permet une analyse statistique plus précise. Et enfin, du point de vue de l'accessibilité, les images sont mises à disposition gratuitement par certaines agences. Les images nous provenant de Sentinel-2 par exemple, sont complètement gratuites d'utilisation, tandis que d'autres comme celles de Pléiade sont payantes, ou font l'objet de demande d'accès comme celle des satellites SPOT.

La télédétection satellite présente tout de même certains inconvénients. Tout d'abord, l'obtention d'images exploitables est très dépendante des conditions atmosphériques au moment de la capture. Pour des capteurs dans le visible ou l'infrarouge par exemple, si trop d'humidité est présente dans l'air sous forme de perturbations nuageuses, les images deviennent inexploitables. Il existe cependant des agences qui traitent les images et distribuent des produits corrigés (comme Theia (www.theia-land.fr/)), mais de telles corrections ne sont pas toujours suffisantes.

Suivant le satellite d'observation, la résolution spatiale n'est pas toujours très fine. Ceci ne constitue pas toujours un problème en soi, c'est surtout fortement dépendant de l'échelle de ce que l'on cherche à observer. Un résolution spatiale trop fine n'est jamais un problème car on peut toujours agréger l'image, mais l'inverse est problématique si l'objet d'intérêt est de taille faible voire inférieure à la résolution des images. C'est aussi une problématique d'accessibilité. En effet, les produits à très haute résolution sont généralement payants.

Enfin, la méthode d'observation restant indirecte, les études nécessitent toujours une interprétation et par extension, des connaissances accrues du milieu ou de l'objet observé. On passe souvent par le calcul d'indices de télédétection, qui font consensus auprès de la communauté scientifique, comme les indices de végétation comme le NDVI (BARILLÉ et al., 2010), ou d'autres indices qui en sont dérivés (VALLE et al., 2015).

Concernant les types de capteurs, ils sont conçus et optimisés pour ne détecter qu'une partie relativement restreinte du rayonnement, et avec des capacités limitées. Il existe en effet un dilemme bien connu en télédétection que j'appelle souvent

"le dilemme du capteur". Trois axes sont possibles pour améliorer les performances d'un capteur, sa résolution spatiale, sa résolution temporelle, et sa résolution spectrale. Le capteur parfait aurait une fine résolution dans ces trois axes à la fois. Une bonne résolution spatiale permet de discerner plus finement les petits éléments sur les images, elle réduit visuellement la taille des pixels sur les images. D'autre part, une bonne résolution temporelle est permise par un temps de revisite élevé de la plateforme (ici le satellite) et permet un suivi plus précis dans le temps. Dernièrement, une bonne résolution spectrale est permise par un nombre élevé de bandes d'observation différentes, et permet la qualification plus précise des différents éléments au sol (types de végétations, ou même espèces par exemple). Ce capteur parfait n'existe pas, en tout cas, pas encore. On s'en rapproche cependant, mais en général ils ne maximisent que 2 axes. Si les résolutions spatiales et spectrales sont bonnes, cela veut souvent dire que peu d'images sont disponibles, ou qu'elles sont disponibles sur demande, et par conséquent payantes (satellite Worldview par exemple (www.earth.esa.int/eogateway/missions/worldview-3)).

2.2.2 Applications de la télédétection à l'étude de la végétation aquatique submergée

Les herbiers de macrophytes, notamment marins, sont répartis presque partout dans le monde (F. SHORT et al., 2007). Leurs rôles écologiques sont multiples et ont déjà été abordés plus haut. En télédétection, et dans le milieu marin notamment, ils constituent une partie de ce que le Global Ocean Observing System (GOOS) nomme les variables océaniques essentielles (ou Essencial Ocean Variables EOV) (LINDSTROM et al., 2012).

Parmi ces variables figure le recouvrement et la composition des herbiers de macrophytes, traduit de l'anglais "Seagrass cover and composition". Les métriques pour quantifier cette variable sont évidemment source de réflexion et il en existe un nombre considérable. Analyser leur totalité est consommateur de temps, mais

certaines de ces métriques sont reconnues comme très pertinentes pour l'étude de la distribution spatiale de la végétation aquatique submergée.

Cette variable se décline alors en plusieurs métriques d'intérêt comme la densité de tiges (shoot density en anglais) ou la hauteur de la canopée (canopy height) (GULLSTRÖM et al., 2006). Cependant il en existe d'autres, comme la diversité des espèces composant les herbiers, la surface moyenne de chaque "prairie" d'herbier (meadow en anglais), ou encore l'efficacité photosynthétique.

Les études qui s'appuient sur des méthodes de télédétection sont de plus en plus nombreuses, sont vastement répandues dans le monde, et le rôle de ces études est de plus en plus important (DEKKER et al., 2006, VEETTIL et al., 2020). Dans le cadre de ces études, la télédétection permet une évaluation globale des écosystèmes, de manière indirecte et donc non intrusive. Elle apporte une plus-value pour l'étude des réserves naturelles par exemple, où on cherche naturellement à minimiser l'impact humain. Au contraire, l'échantillonnage direct et les études in situ sont souvent très coûteuses, chronophages et intrusives. L'approche par la télédétection est une bonne solution face à cette contrainte.

Il existe de nombreuses méthodes pour étudier la végétation aquatique submergée et évaluer son occurrence, sa distribution et ses changements. La méthode la plus directe consiste à prendre des photos ou vidéos sous-marines. Ces images sont prises le plus souvent par des plongeurs, mais, dans le cadre de la télédétection, peuvent aussi être prises à l'aide de véhicules aquatiques autonomes ou contrôlés à distance (BORG et al., 2006). Les données issues de ce genre de méthodes nécessitent cependant soit le travail d'un observateur pour la classification et l'interprétation, soit des méthodes de machine learning pour effectuer le traitement de manière automatique (ROELFSEMA et al., 2014).

Une autre approche consiste à prendre des photos aériennes (PASQUALINI, PERGENT-MARTINI, CLABAUT et PERGENT, 1998, PASQUALINI, PERGENT-MARTINI, CLABAUT,

MARTEEL et al., 2001, ORTH, LUCKENBACH et al., 2006), ou des données hyperspectrales depuis les airs. Les données acquises peuvent nécessiter une transformation avant leur utilisation en raison de l'angle et de l'altitude de la capture (PASQUALINI, PERGENT-MARTINI, CLABAUT, MARTEEL et al., 2001).

L'imagerie satellite constitue une vaste part des approches de télédétection. Cette approche à été très largement utilisée pour la cartographie des herbiers et l'étude de ces derniers, notamment grâce aux images du satellite Sentinel-2 (TRAGANOS, AGGARWAL et al., 2018, TRAGANOS et REINARTZ, 2018, MENU et al., 2021). C'est cette méthode qui nous intéresse dans ce travail.

Il existe d'autres méthodes plus complexes pour la détection de la végétation aquatique submergée. Par exemple, les méthodes se basant sur la collecte de données par lidar monté sur bateau sont de plus en plus utilisées. Elles montrent notamment un fort potentiel de pénétration en eau profondes (COLLINGS et al., 2019), ainsi qu'une grande précision. Les coûts sont cependant plus élevés. L'imagerie radar peut aussi être utilisée pour cartographier la végétation submergée (GADE et al., 2018), notamment dans des plus grandes profondeurs et en complément d'autres types d'imagerie (PASQUALINI, PERGENT-MARTINI, CLABAUT et PERGENT, 1998). Cette approche semble toutefois beaucoup moins répandue que les autres.

Un très grand nombre de satellites sont utilisés pour cartographier la végétation aquatique submergée. Ceci est en partie dû à la vaste diversité de capteurs disponible sur ces plateformes, à la fois en termes de résolution spatiale mais aussi de résolution spectrale.

On distingue les capteurs multispectraux des capteurs hyperspectraux, et suivant l'objectif de l'étude, des images provenant de différents satellites peuvent être utilisées.

Les capteurs multispectraux n'observent en général qu'un nombre assez restreint de

bandes spectrales. Par exemple, Sentinel-2 ou SPOT-7 sont équipés de capteurs multispectraux qui observent sur un total de 4 bandes. Cependant les capteurs peuvent avoir plus de bandes et toujours êtres considérés multispectraux, comme Landsat-8 qui capture jusqu'à 11 bandes simultanément. Ces capteurs sont utiles pour cartographier le couvert végétal submergé (PASQUALINI, PERGENT-MARTINI, PERGENT et al., 2005), notamment lors de l'étude de la répartition d'une seule espèce ou habitat (ZOFFOLI, GERNEZ, ROSA et al., 2020), et parfois à des échelles très larges (HOUNGNANDAN et al., 2020). En revanche, ce type de capteur atteint rapidement ses limites lorsque la problématique traite de séparer des espèces sur les images (VEETTIL et al., 2020).

L'approche multispectrale est aussi très utilisée lorsque l'on cherche à réaliser un suivi temporel de la végétation, en cherchant par exemple à détecter des dynamiques saisonnières ou interannuelles (ZOFFOLI, GERNEZ, ROSA et al., 2020, MENU et al., 2021, BERNARD et al., 2025). Pour réaliser objectifs, les satellites utilisés disposent en général d'une résolution spatiale modérée (10m), en contrepartie, les séries temporelles d'images sont plus denses et remontent plus loin dans le temps.

Les capteurs hyperspectraux sont aussi utilisée pour les suivis inter-annuels (SANTOS et al., 2016). Ils sont aussi plus utiles pour discriminer les espèces en se basant sur la variabilité inter-espèce de réflectance perçue, pour distinguer les macrophytes de certaines algues épiphytes par exemple (SANTOS et al., 2016). Ces différences s'expliquent notamment par des différences de concentration en pigments dans les parties photosynthétiques (FERWERDA et al., 2007).

Les limites et principales difficultés liées à l'usage de telles méthodes pour l'observation de la végétation submergée sont bien sûr beaucoup discutées dans la littérature.

La résolution spatiale (et temporelles, lors des suivis) pour commencer, constitue bien entendu une limite. Cependant, grâce aux nombreux progrès technologiques

de ces dernières années, de plus en plus de satellites sont équipés de capteurs performants en termes de résolution, qu'elle soit spatiale, spectrale ou temporelle, minimisant de plus en plus l'impact du "dilemme du capteur".

Au-delà des problématiques liées aux limites intrinsèques des capteurs, le principal problème dans l'étude de la végétation submergée par télédétection vient du fait qu'elle est sous l'eau (VEETTIL et al., 2020). En effet, l'eau constitue une contrainte majeure pour ces méthodes qui se basent sur le rayonnement. La profondeur de l'eau est un paramètre capital, lorsqu'elle augmente, un facteur d'atténuation doit être appliqué (PUECH et al., 2005). Notamment, c'est une forte contrainte lors de l'utilisation de données hyperspectrales visant à séparer les espèces (VEETTIL et al., 2020). La turbidité de l'eau est étroitement liée à la profondeur, car elle atténue considérablement le rayonnement atteignant les plantes sous l'eau, et donc leur détection par les capteurs.

Les solutions face à toutes ces contraintes se basent surtout sur la complémentarité des méthodes de télédétection. Lorsque c'est possible, elles consistent à combiner plusieurs sources de données (PHINN et al., 2008, KOEDSIN et al., 2016, ESPEL et al., 2020), ou plusieurs approches de classifications (ARCHAMBEAU, 2015) dans les mêmes études, afin d'augmenter la précision des observations. De plus en plus d'études considèrent par ailleurs le couplage des données issues de la télédétection et des données d'observation in situ. Ceci suggère l'importance de l'intégration des observations de terrain pour calibrer et valider les données satellite.

Chapitre 3

Zone d'étude, méthodes, et classification des images satellite

3.1 Description de la zone d'étude

3.1.1 Lagunes côtières

Description générale du terme Le terme de « lagunes côtières » englobe une grande diversité d'habitats (LE FUR et al., 2018, MENU MARION et al., 2019). Dans tous les cas il s'agit de zones humides situées sur les côtes littorales, résultant de la variabilité des apports en eau salée et douce, que ce soit sur les littoraux des mers à marées -sur la côte atlantique notamment- ou en Méditerranée comme notre site d'étude. Ces deux types de lagunes sont regroupées par la directive habitat dans la catégorie 1150 - Lagunes côtières du cahier des habitats (BENSETTITI F., 2004), avec la définition suivante :

> "Étendues d'eau salée côtières, peu profondes, de salinité et de volume d'eau variables, séparées de la mer par une barrière de sable, de galets ou plus rarement par une barrière rocheuse. La salinité peut varier, allant de l'eau saumâtre à l'hypersalinité selon la pluviosité, l'évaporation et les apports d'eau marine fraîche lors des tempêtes, d'un envahissement temporaire par la mer en hiver ou à cause des marées."

On distingue aussi, mais sans qu'elles ne fassent l'objet d'une classification cependant, des lagunes naturelles, formées dans des dépressions topologiques parfois dues à l'érosion par le vent et le ruissellement des eaux, de certaines autres qui sont des marais anciennement aménagés par l'homme comme d'anciens bassins d'aquaculture ou des marais salants.

Il est important de noter que dans ce travail, nous nous restreignons géographiquement aux lagunes de France métropolitaine pour la description du type d'habitat. De ce fait, les lagunes tropicales par exemple, ne sont pas inclues dans cette description.

Caractéristiques Les caractéristiques de tels milieux peuvent être extrêmement diverses (LE FUR et al., 2018). On peut trouver ce type d'habitat au niveau de certains étangs littoraux salés mais aussi là où l'eau est irrégulièrement dessalée et la température variable, comme dans certaines zones marines estuariennes. On y retrouve généralement un sédiment de type vaseux ou sablo-vaseux. L'eau y est principalement stagnante, sauf au niveau des arrivées d'eau. Les quelques déplacements de masses d'eau se font avec la marée pour les lagunes des mers à marée. Pour les lagunes méditerranéennes, les vents forts déplacent les eaux de surface. Le spectre de profondeur des lagunes est aussi très divers, pour prendre l'exemple des lagunes méditerranéennes, les profondeurs vont de quelques dizaines de centimètres pour l'étang du Grand Bagnas (entre 60cm début été et 1m10 en plein hiver) à plusieurs mètres pour l'étang de Thau (5m en moyenne, maximum à 32m).

Quant aux fluctuations des paramètres du milieu, elles peuvent se produire dans des intervalles de temps eux aussi très variables, à l'année, mais parfois dans des laps de temps aussi courts qu'une journée.

Ces variations de paramètres sont intimement liées aux conditions climatiques, avec de grands écarts de températures entre l'été et l'hiver, ainsi que des variations de salinité. Ces changements peuvent aussi êtres liés à l'activité anthropique non loin des

lagunes. On peut notamment penser aux aménagements pour la viticulture sur le bassin du Languedoc, installés ici pour profiter des vents marins, ou plus généralement à l'agriculture. Dans les deux cas, l'apport d'engrais dans les sols entraîne des surplus de nutriments dans l'eau des lagunes, augmentant encore le degré de variabilité déjà élevé du milieu.

Biodiversité Ces milieux abritent généralement une diversité limitée d'espèces. Cependant, ces espèces peuvent êtres fortement dominantes localement. Elles sont généralement robustes aux conditions parfois extrêmes de certains milieux lagunaires, et possèdent une grande capacité à supporter des variations brutales des conditions environnementales (PAPUGA et ANDRIEU, 2018). Nous pouvons encore une fois prendre l'exemple de la salinité. En effet, les apports soudains d'eau salée et les périodes de sécheresse estivale entraînent des perturbations périodiques pouvant parfois éliminer les communautés. On peut aussi penser à d'autres paramètres fluctuants comme la température de l'eau, qui peut parfois dépasser les 30°c lors de canicules, résultant en la présence d'espèces adaptées à une large gamme de salinité (euryhalines) et températures (eurythermes). On peut aussi penser à d'autres facteurs comme la turbidité de l'eau, qui peut elle aussi être assez variable notamment au niveau des embouchures.

Après extinction partielle (parfois totale) des communautés, on observe alors une recolonisation rapide des espèces adaptées pour ce milieu, lorsque les conditions le permettent à nouveau.

Parmi les producteurs primaires, qui agissent comme de véritables piliers écologiques de tels milieux, on retrouve plusieurs assemblages d'espèces végétales, qui sont dépendants de plusieurs paramètres abiotiques dont la salinité et sa variabilité semble être un déterminant fort en milieu lagunaire.

Lorsque la salinité des lagunes est proche de celle de la mer, on y retrouve de la Ruppie à vrilles (*Ruppia cirrhosa*), parfois aussi des herbiers de zostères (*Zostera spp*). Au

contraire, lorsque l'eau est peu salée, presque douce, on trouvera par exemple des herbiers de Potamot pectiné (*Stuckenia pectinata*) ou d'autres potamots. Ces herbiers caractéristiques d'eaux plus douces sont remplacés (ou parfois cohabitent) avec la Ruppie maritime (*Ruppia maritima*) lorsque la salinité de la lagune augmente modérément, et qu'elle est plus variable dans le temps.

Dans certains cas, on retrouve aussi quelques proliférations d'algues vertes filamenteuses comme *Cladophora spp*, *Enteromorpha spp*, ou même de l'Ulve.

Bien sûr, les milieux lagunaires sont aussi d'une importance capitale aux plus haut niveaux trophiques de l'écosystème. Par exemple pour certains poissons, les lagunes servent de zones de nourrissage, accueillant saisonnièrement des alevins et des juvéniles en plus des populations résidentes. Pour les oiseaux, les lagunes constituent parfois des sites de nidification, ou de halte migratoire (PAPUGA et ANDRIEU, 2018).

Préoccupations/Conservation Les lagunes subissent une forte pression anthropique comme beaucoup de zones humides, notamment par l'agriculture et le tourisme. Elles sont conservées en tenant compte de leur dynamique propre, par des équipes de gestion lorsque les sites sont classés au patrimoine naturel et que des stratégies de protection entrent en vigueur. Cependant, la fonctionnalité de ces lagunes dépend régulièrement de l'état d'entretien de leurs infrastructures hydrauliques. En effet, certaines lagunes autrefois entretenues souffrent de l'abandon progressif des travaux d'entretien, ce qui modifie leurs fonctionnements respectifs.

En plus des pressions anthropiques, les lagunes sont sujettes à l'eutrophisation notamment suite au ruissellement d'eaux chargées en nutriments donnant parfois suite au développement non contrôlé de macrophytes. Les crises d'anoxie alors causées peuvent induire la mort des consommateurs primaires comme le benthos et des alevins, qui constituent une source alimentaire pour divers prédateurs, impactant négativement les services écologiques fournis.

3.1.2 Réserve Naturelle du Bagnas

Présentation de la réserve La Réserve Naturelle du Bagnas se situe dans le sud de la France, sur la côte méditerranéenne, entre les villes d'Agde et Marseillan. Elle couvre une superficie totale de 561 Ha. Ce site devient une réserve naturelle en 1983, puis est classé Natura 2000 en 2002. Il est géré par l'association de conservation locale, l'ADENA (Association de Défense de l'Environnement et de la Nature des Pays d'Agde). Les gestionnaires qui la composent, comme Xavier Fortuny, et son équipe ont chaleureusement collaboré avec moi durant toute la thèse.

Histoire Revenons 20 000 ans en arrière, à cette époque, une dépression s'est formée à l'emplacement de l'actuel Grand Bagnas. Il s'agit alors d'une cuvette topographique creusée par les vents et le ruissellement des eaux. Ces vents, la tramontane et le marin, ont creusé, ainsi la basse plaine littorale allant jusqu'à connecter la dépression du Bagnas avec la vallée de l'Hérault un peu plus à l'ouest (DEVILLERS et al., 2019). Le rivage se situait alors beaucoup plus loin qu'aujourd'hui, environ 60km au sud, le niveau de l'eau de la mer était en effet 120 m plus bas qu'aujourd'hui. A la fin de la dernière ère glaciaire, entre -18 000 et -7 000 avant JC, le niveau de l'eau est considérablement monté suite à la fonte des glaces, noyant une vaste partie de la plaine littorale, et remplissant par la même occasion la dépression du Bagnas, formant ainsi une baie marine (DEVILLERS et al., 2019). Durant la préhistoire et jusqu'au 2ème siecle avant JC, la mer se retire peu à peu pour laisser progressivement place à une lagune. Un dépôt sableux se met alors en place, venant isoler progressivement la lagune de la mer, néanmoins des graus restent en place et apportent toujours de l'eau de mer dans la lagune. Les activités humaines s'intensifient aussi et contribuent au processus de colmatage sédimentaire de la lagune. Cela conduit plus tard, entre le 2ème siècle avant JC et le 6ème siècle après JC, une réouverture naturelle de la lagune sur la mer, ressalant au passage l'eau et les sédiments, sel qui sera d'ailleurs exploité ensuite au 19eme siècle et une partie du 20ème (VIELFAURE,

2017). Aujourd'hui et finalement, on observe un colmatage complet de la lagune, par l'action conjointe des apports sédimentaires des fleuves et de la dérive littorale.

Activités humaines Ce site, pendant son histoire plus récente, a vu se succéder bon nombre d'activités humaines, souvent à but lucratif (VIELFAURE, 2017). En 1681, et après 20 ans de chantier, s'achève la construction du Canal du Midi passant au sud de l'étang du Bagnas.

La lagune du Bagnas fait l'objet d'une tentative d'assèchement à des fins d'exploitation agricole par les propriétaires des terres. Ce n'est qu'à partir de 1791 et jusqu'en 1969 que la lagune fut exploitée pour produire du sel par la société des Salins du Bagnas. Elle est ensuite rachetée par la compagnie des Salins du Midi pour lancer une activité piscicole (VIELFAURE, 2017).

La lagune obtient finalement le statut de réserve nationale en 1983, les terres sont progressivement rachetées par le conservatoire du littoral jusqu'en 2002 et la réserve est par la suite classée Natura 2000.

Aujourd'hui, la réserve naturelle du Bagnas est gérée par l'ADENA, qui cherche activement à conserver et valoriser la lagune.

Étang du grand Bagnas La réserve se compose de plusieurs milieux, tous avec leurs intérêts de conservation propres. Dans la partie nord on retrouve l'étang du Grand Bagnas. Il est géré hydrauliquement par les gestionnaires et couvre la majeure partie de la réserve avec une superficie avoisinant les 150Ha (3.1). Il se compose d'eau saumâtre et il est bordé par une végétation de roselière. Des îlots mêlant roselières et tamaris sont aussi présents dans la lagune, certains d'entre eux servent de site de nidification pour des oiseaux que les gestionnaires s'efforcent de conserver. Dans la partie sud, il s'agit au contraire de lagunes temporaires plus sauvages, avec une végétation hors de l'eau composée de sansouires ainsi qu'une dune s'étalant jusqu'à la mer.

Notre zone d'étude est la lagune principale au nord de la réserve, l'étang du Grand Bagnas, qui sera notre site d'étude.

Caractéristiques L'étang du Grand Bagnas est une lagune permanente variant entre oligohaline (0,5 à 5 g/l sel) et mesohaline (5 à 18 g/l de sel).

La topographie du fond de l'étang est peu variable. C'est une lagune permanente mais le niveau de l'eau y est variable dans l'année entre 40 et 60cm d'eau en été, et jusqu'à 1m20 en hiver.

Les jours de vent fort, on observe une légère houle à la surface de l'étang. Cependant, du fait de la faible profondeur, il ne semble pas exister de courants à proprement parler. Pour préciser ce point, une étude quantitative serait appréciée.

De la faible profondeur et grande surface résulte aussi une grande exposition thermique. L'absence de végétation ligneuse haute au bord de l'étang est telle que l'ensoleillement est le même sur toute sa surface. Ceci cause des températures de l'eau variables en journée mais aussi tout au long de l'année, d'où l'intérêt de l'étude du paramètre température et son effet sur l'herbier.

La turbidité "naturelle" de l'eau ne semble donc pas particulièrement gênante pour le développement de la végétation aquatique dans l'étang. Il est toutefois bon de noter qu'une turbidité remarquablement élevée est observée lors de la prospection d'oiseaux comme les flamants roses, qui agitent le sédiment à la recherche de nourriture. Cette turbidité semble diminuer rapidement après l'activité des oiseaux.

Le régime hydraulique de l'étang est géré par des gestionnaires qui réalisent des assecs volontaires (partiels ou complets) en moyenne tous les 4 ans (anciennement plutôt 5 à 6 ans) pour éviter l'accumulation de matière organique. Cependant, des épisodes de fortes chaleurs peuvent engendrer des assecs involontaires, et à plus grande fréquence. Le dernier assec total a eu lieu en 2022, et certains des effets causés par celui-ci sont étudiés dans ce travail.

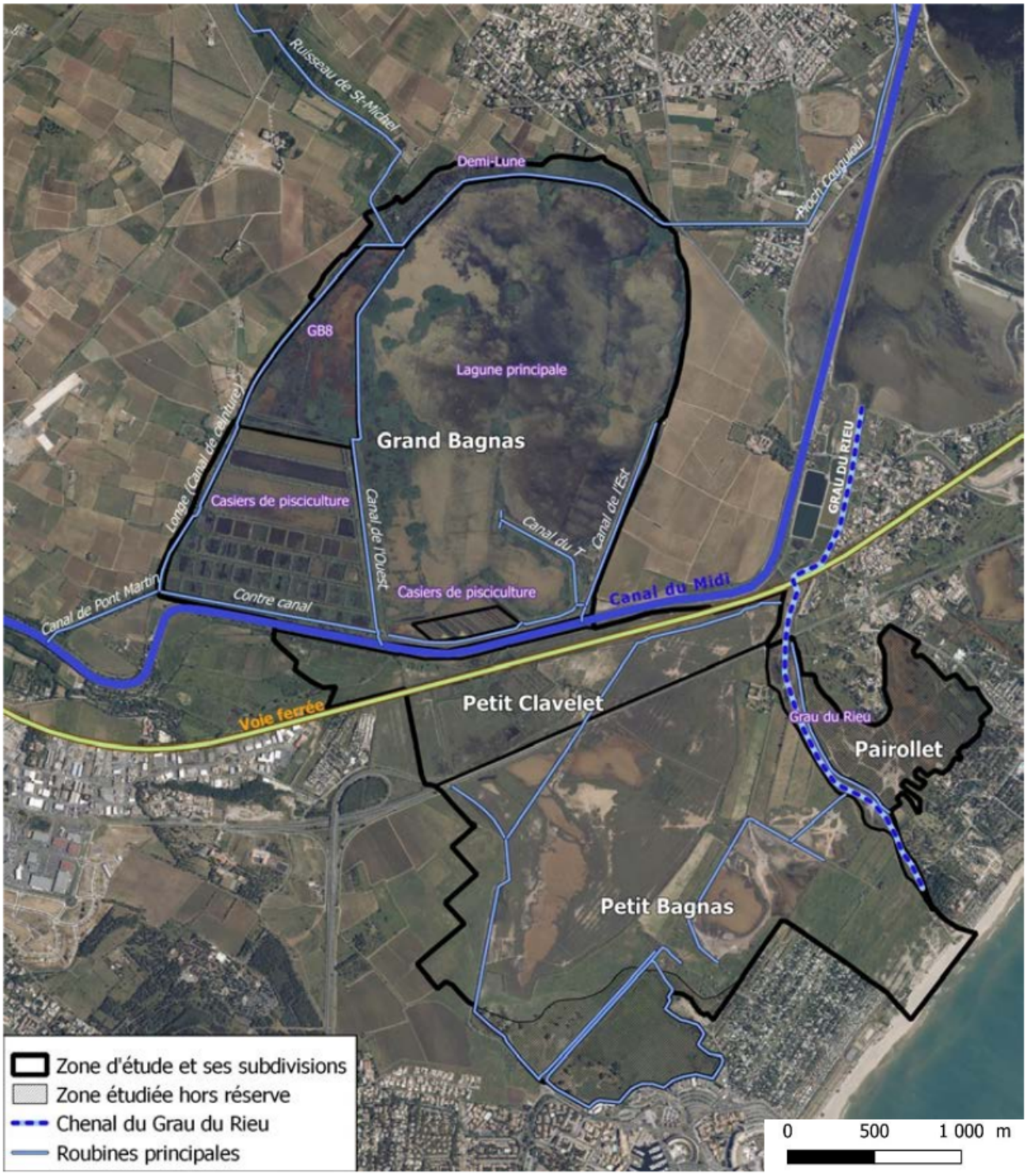


FIGURE 3.1 – Carte de la Réserve Naturelle du Bagnas avec au nord son étang principal : le Grand Bagnas

L'étang est alimenté en eau douce principalement par le Canal du Midi, par le biais du Canal Pont St-Martin, au sud-ouest de l'étang.

Les arrivées d'eau sont généralement coupées à la fin du printemps pour faire baisser volontairement le niveau de l'eau et permettre l'émergence de vase sur les bordures de l'étang ce qui permet de nourrir certains oiseaux migrateurs. Le niveau de l'eau est progressivement rehaussé pendant l'automne. Le canal du "T" situé le long de la jetée sur l'étang au sud-est permet la vidange du surplus d'eau.

D'autres arrivées d'eau mineures connectent l'étang à l'extérieur. Le Pioch Couguioul au nord-est, qui connecte les eaux du Bagnas avec les eaux salées de l'étang de Thau, il n'est aujourd'hui plus en service mais pourrait le redevenir si des restrictions sont adoptées pour l'eau du canal du midi. Le ruisseau de St-Michel arrive par le nord-ouest et déverse principalement des eaux de pluie.

Espèces Pour les espèces de la lagune principale récemment (entre 2021 et 2024), on trouve parmi les producteurs primaires une vaste majorité de *Stuckenia pectinata*, une petite minorité de R cirrhosa. *Stuckenia pectinata* forme de denses et vastes herbiers dans presque toute cette lagune principale (3.2). La végétation submergée est périodique, avec une absence totale de végétation pendant l'hiver, et un couvert très dense l'été.

Après les années d'assec on observe une plus grande diversité en début de saison, avec de l'Enteromorpha, des renoncules et quelques characées (observations personnelles).

Parmi les consommateurs primaires on retrouve des vers de vase, de nombreux insectes et larves d'insectes qui trouvent refuge dans la végétation aquatique, ainsi que des crustacés comme des copépodes. Les consommateurs secondaires sont majoritairement des oiseaux fourrageurs de vase, ou herbivores comme les canards. On trouve aussi très récemment une recrudescence du nombre de carpes, qui arrivent très certainement par les eaux du Canal du Midi.



FIGURE 3.2 – Photographie du recouvrement de *Stuckenia pectinata* dans l'étang du Bagnas. La surface ainsi que la colonne d'eau est presque complètement occupée par la plante à la fin de sa phase de développement. (Photo de Xavier Fortuny, 2022)

Ici nous nous intéresserons à ces herbiers denses de *Stuckenia*, directement grâce à des relevés et mesures in-situ de leur recouvrement et des paramètres abiotiques du milieu. Mais aussi indirectement grâce à des images satellite après calibration d'un modèle de détection.

Suivis Différents types de suivis in-situ sont réalisés par l'équipe de gestion de l'ADENA et à intervalle régulier. Sur le Grand Bagnas, on peut compter sur un suivi hydrologique très régulier afin de contrôler précisément les paramètres abiotiques du milieu. Il est réalisé deux fois par mois, le protocole est abordé plus en détail dans la suite de ce chapitre. Un autre suivi réalisé est celui des populations d'oiseaux, ils composent en effet un intérêt majeur de conservation sur la réserve. D'autres suivis, moins réguliers, sont réalisés à des fins plutôt descriptives, comme celui des

amphibiens dans les mares des étangs non permanents du sud de la réserve.

3.1.3 Données de terrain utilisées

3.1.3.1 Suivi hydrologique de la lagune

L'objectif des gestionnaires collectant ce suivi hydrologique est d'évaluer l'état de la lagune permanente et d'assurer une bonne connaissance des paramètres physico-chimiques de l'eau de la lagune. Ce suivi hydrologique sur le site du Bagnas a débuté en 1997 et est prévu jusqu'en 2029. Il est assuré une fois toutes les deux semaines sans interruption dans l'année.

Ce suivi est effectué sur un total de 27 points d'échantillonnage. Pour certains points on collecte seulement l'eau en surface, pour d'autres on s'intéresse également à l'eau souterraine (3.3). Parmi ces 27 points répartis sur l'ensemble de la réserve naturelle, 11 points se situent sur la lagune principale du Grand Bagnas si on compte le canal du midi et Pioch Couguioul. Parmi ces 11 points au nord de la réserve, seuls 2 points d'échantillonnage appartiennent strictement à la lagune principale : GB2 et GB5 centre. Les autres sont des points de contrôle des flux entrants et sortants, situés souvent en amont des embouchures ou à des lieux stratégiques, comme des points de mélange entre deux arrivées d'eau. Plusieurs variables physico-chimiques d'intérêt sont relevées à chaque point, elle sont résumées en figure (3.4). Il est bon de noter qu'afin d'éviter de trop grandes imprécisions dans les mesures, causées par les variations nycthémérales des paramètres d'intérêts, les relevés sont toujours effectués à la même heure pour chaque point.

Les métriques environnementales ont été relevées à l'aide des dispositifs multiparamètres WTW Multi 3320 et WTW Multi 340i, associés à des sondes spécifiques adaptées à chaque paramètre mesuré.

La conductivité et la salinité ont été mesurées grâce à une sonde Tetracon 325, qui

permet également l'enregistrement de la température. L'oxygène dissous et la saturation ont été mesurés à l'aide de la sonde CellOx 325. La hauteur d'eau a été relevée par lecture directe sur une règle graduée de 2 mètres, en utilisant un préleveur d'eau pour les relevés effectués en eaux souterraines, tandis que la turbidité a été évaluée par une lecture directe dans un tube de turbidité.

3.1.3.2 Relevés du recouvrement d'herbier

Afin de valider notre modèle de détection sur des données terrain, nous avons effectué des relevés du recouvrement d'herbier à trois dates : le 14/06/2022, le 23/05/2023 et le 26/06/2023.

Lors de ces sorties, nous avons relevé le recouvrement de l'herbier en s'inspirant du protocole d'estimation du recouvrement de macrophyte de Grillas et David (GRILLAS et DAVID, 2010) utilisé dans d'autres travaux (GRILLAS et DEROLEZ, 2016).

Les relevés sont effectués à divers endroits de l'étang dont on enregistre les coordonnées GPS. Les points de relevés ne sont pas les mêmes entre les 3 dates. Les points de relevés sont représentés en figure (3.5).

La variable de recouvrement d'herbier estimée est de nature semi-quantitative, les catégories sont : 0% (pas d'herbier), 0-5% (très peu d'herbier), 5-25% (recouvrement faible), 25-50% (recouvrement moyen), 50-75% (recouvrement fort), et 75-100% (recouvrement très fort).

3.1.3.3 Suivi d'occupation des oiseaux d'eau

Des comptages sont réalisés par les gestionnaires à des fins de suivi des communautés d'oiseaux présentes sur le site. En effet, ces populations d'oiseaux sont d'importance capitale au sein de la réserve, et les gestionnaires veulent pouvoir étudier l'état de celles-ci, autant en termes de diversité que d'abondance.

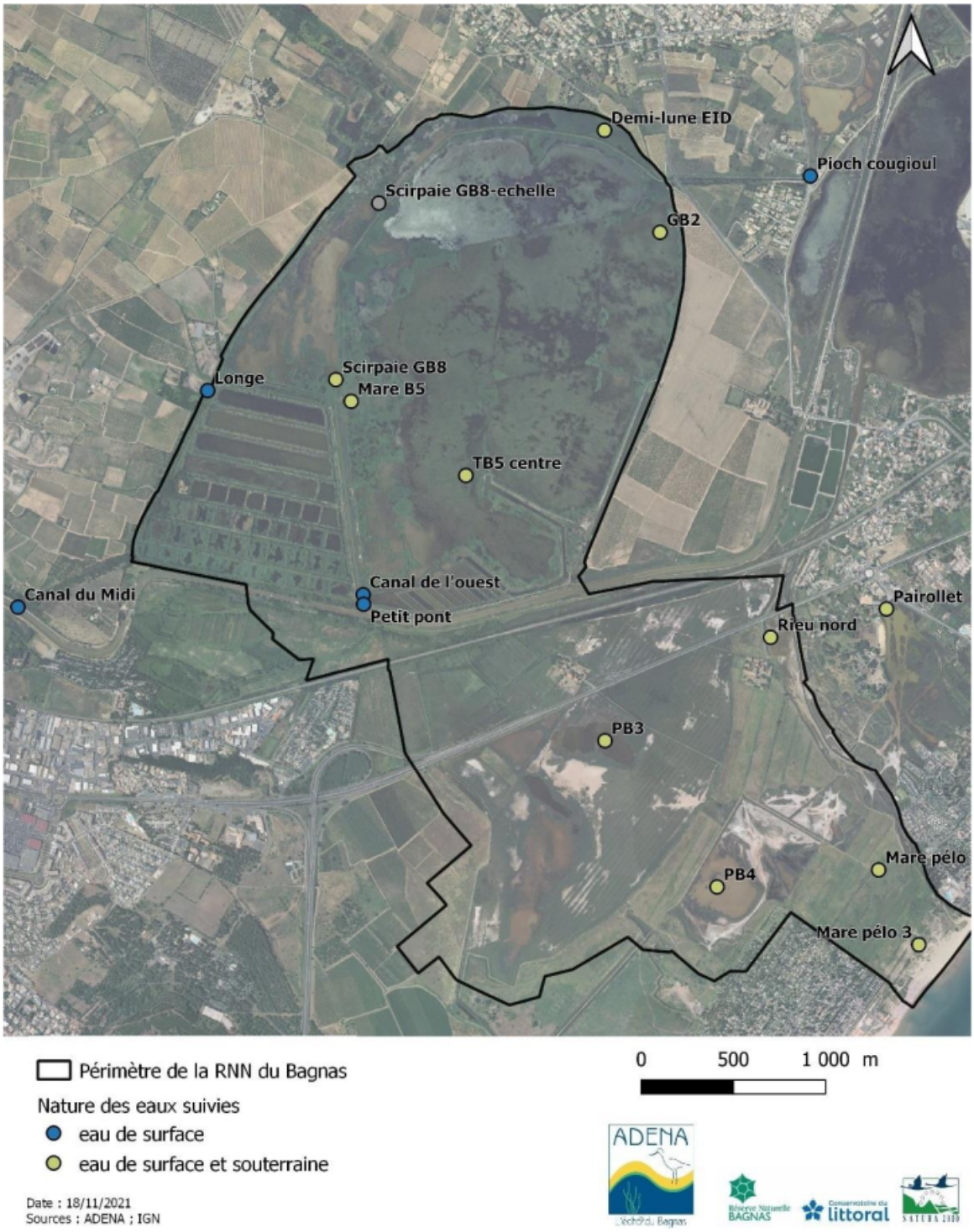


FIGURE 3.3 – Carte des points de relevés hydrologiques réalisés par les gestionnaires toutes les deux semaines

Paramètres	Eau de surface	Eau souterraine
Conductivité (mS/cm²)	x	x
Salinité (g/l)	x	x
T° Eau	x	x
pH	x	
Oxy. Dissous (mg/l)	x	
Sat. Oxy. %	x	
Turbidité	x	

FIGURE 3.4 – Liste des métriques hydrologiques relevées par les gestionnaires

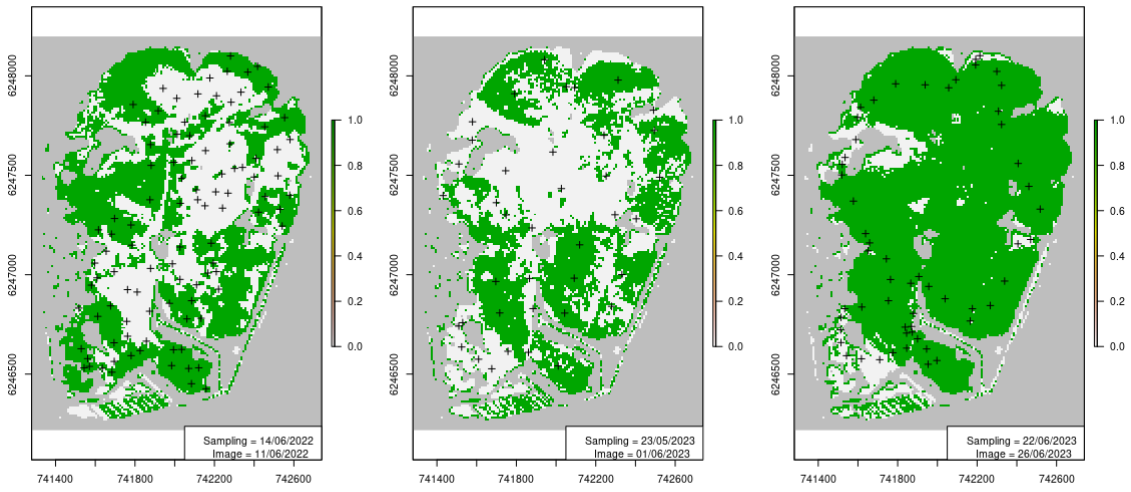


FIGURE 3.5 – Carte des points de relevés de recouvrement d'herbier lors de trois dates, ainsi que la carte classée correspondante à la date la plus proche de chaque relevé

Ce suivi a été mis en place en 1994 et est effectué toute l'année. Le protocole fut modifié en 2020 en passant de trois comptages par mois à un seul, réalisé à chaque fois en milieu de mois. Il est prévu jusqu'en 2029.

Les données sont collectées par deux observateurs au moyen de longues vues ou jumelles et de compteurs manuels, avec éventuellement une troisième personne pour la prise de notes. Les observateurs relèvent les espèces et leur nombre d'individus.

Les comptages sont effectués à différents points autour de l'étang et sont regroupés par secteurs comme illustré en figure (3.6). Les points de comptage sont toujours parcourus dans le même ordre par les observateurs.

Nous utiliserons ces données pour évaluer le potentiel effet de la présence des oiseaux sur l'herbier de *Stuckenia* du Bagnas, ces résultats préliminaires sont présentés en annexe C.

3.2 Données satellite et classification des données

3.2.1 Images Sentinel-2

Pour visualiser le recouvrement de l'herbier dans la lagune principale du Grand Bagnas, nous utilisons des données d'imagerie capturées par les satellites Sentinel-2 (mission Copernicus). Les images sont téléchargées sur la plateforme en ligne et gratuite Theia (`www.catalogue.theia-land.fr/`).

Le produit d'images utilisé est le niveau 2A (L2A), il est corrigé pour la plupart des effets atmosphériques gênants et il est non moyenné dans le temps. Son utilisation est recommandée pour l'étude des surfaces à réflectance variable comme l'eau.

La lagune se situe sur le chevauchement de deux tuiles Sentinel-2 : T31TEJ et T31TEH., Les jours de captures étant les mêmes entre les deux tuiles, nous avons systématiquement utilisé la tuile T31TEJ.



FIGURE 3.6 – Carte des secteurs et des points de comptages d'oiseaux pour le suivi réalisé par les gestionnaires tous les mois

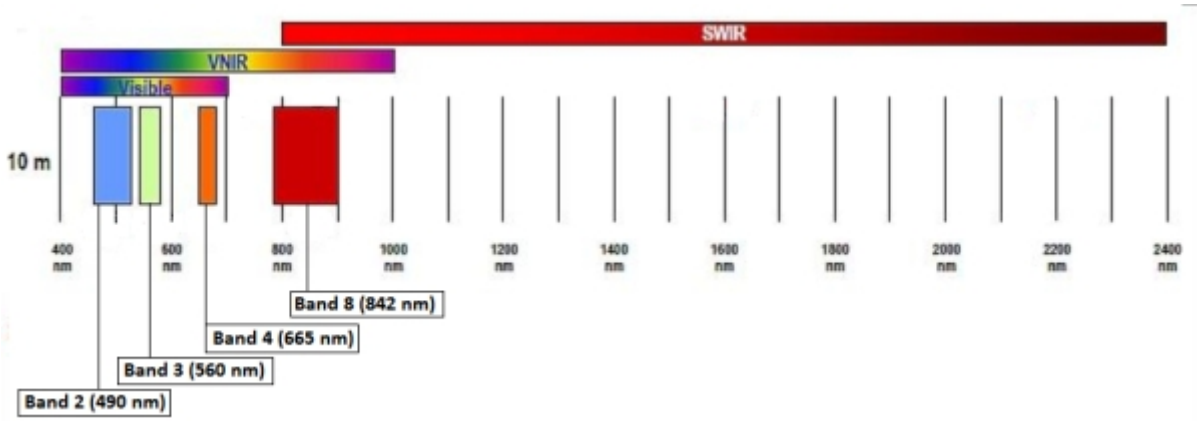


FIGURE 3.7 – Bandes spectrales d'observation de Sentinel-2 résolues à 10m, ainsi que leurs longueurs d'ondes respectives

Sur ces images nous avons fait usage des 4 bandes à la résolution spatiale la plus fine disponible, à savoir les bandes B2, B3, B4, et B8, qui sont résolues à 10m. Ces bandes représentent respectivement la réflectance dans le bleu, le vert, le rouge, et le proche infra-rouge. Les bandes spectrales ainsi que les longueurs d'ondes correspondantes sont détaillées en figure (3.7).

Les deux satellites d'observation de la Terre Sentinel-2A et B permettent par leur action combinée d'avoir un temps de revisite de 5 jours. On pourrait donc théoriquement obtenir une image tous les 5 jours, ce qui permet d'avoir une information temporelle précise de l'évolution de l'herbier sur la lagune.

Cependant, le nombre d'images théorique est quelque peu modifié entre les saisons. En effet, le nombre d'images exploitables est considérablement réduit en hiver en raison de la couverture nuageuse parfois présente à cette période de l'année sur la côte méditerranéenne. En résulte une fréquence d'images exploitables plus élevée en été où la fréquence théorique d'une image tous les 5 jours est régulièrement atteinte, qu'en hiver, où l'on descend parfois jusqu'à une ou deux images par mois.

Lorsque des nuages sont présents sur les images, nous avons effectué une sélection manuelle des images exploitables. Nous avons exclu toutes les images où des nuages étaient visiblement présents sur l'étang.

La série temporelle d'images satellite se compose d'un total de 221 images, depuis le 03 janvier 2017 jusqu'au 23 décembre 2023 inclus.

Sur les images, un masque est utilisé pour couvrir la roselière bordant l'étang, isolant ainsi toute la surface en eau de l'étang pour les analyses. Pour définir le masque de la roselière, nous avons effectué un seuillage dans la valeur d'un indice radiométrique calculé, le MSAVI2. Cet indice est utilisé dans le travail de Menu et al (MENU et al., 2021) en raison de sa grande capacité à séparer les catégories de pixels. Tous les pixels avec une valeur supérieure à 0.15 dans cet indice sur l'image du 12 juin 2017 ont été masqués, détourant ainsi la lagune pour tout le reste de l'étude, conformément à la méthode décrite par Menu et al. (MENU et al., 2021). Une seule date a été choisie car la roselière est peu variable, et la progression de cette végétation sur la lagune entre 2017 et 2023 semble négligeable.

3.2.2 Classification par algorithme Random Forest

L'apprentissage automatique (Machine Learning) est aujourd'hui une approche très répandue pour classer des jeux de données, les images satellite ne font pas exception (LARY et al., 2016). Les méthodes sont nombreuses allant de la simple régression linéaire aux réseaux de neurones convolutifs. Il en existe même certaines qui se basent sur la génétique et le principe de sélection naturelle pour trouver le classifieur le plus optimisé.

Toutes ces méthodes présentent leurs avantages et inconvénients, mais l'idée reste la même : apprendre à un algorithme à discerner des motifs à partir de données pour les classer, puis généraliser cette logique de classification à un jeu de données plus large, et de la même nature.

La forêt d'arbres décisionnels (Random Forest) est une méthode assez ancienne, mais toujours très utilisée et qui fait preuve de robustesse. Elle est introduite par Leo Breiman en 2001 (BREIMAN, 2001) et fait partie de la famille des algorithmes à apprentissage supervisé.

Elle se base sur le regroupement de plus petits classifieurs, les arbres de décisions. Ces derniers fonctionnent de façon indépendante pour classer le mieux possible la partie des données qui leur sont assignées. Les arbres alors entraînés sont rassemblés, et la prédiction finale est alors soit la moyenne des prédictions de chaque arbre (dans le cas d'une variable prédite continue), soit la classe majoritaire par vote (dans le cas d'une variable prédite catégorique).

Plutôt que de n'avoir qu'un seul classifieur complexe capable de tout faire, le Random Forest utilise plusieurs classifieurs simples sous forme d'arbres de décision (de moins bonne qualité individuelle). Chaque arbre a une vision parcellaire du problème, mais l'ensemble de ces estimateurs est utilisé pour en avoir une vision globale. C'est l'assemblage de tous ces arbres de décision en une forêt qui rend la prédiction extrêmement robuste et performante. C'est d'ailleurs de cette image que vient son nom.

Le Random Forest est une méthode qui présente de nombreux avantages (BREIMAN, 2001). Elle est robuste face au manque de données, et peut fonctionner simultanément sur des variables prédictives quantitatives ou catégoriques. Il n'est même pas nécessaire de transformer les variables quantitatives en cas de variations importantes d'échelles entre elles. Le Random Forest capte les effets non linéaires et on peut mesurer directement l'importance relative des variables prédictives pour la classification. Les arbres, pris indépendamment, ne sont pas difficilement interprétables par rapport à d'autres types d'approches en machine learning : on construit des arbres de décisions, avec pour nœuds, des seuils sur les variables prédictives. Cependant, une fois ensemble, le résultat final de la classification est plus difficilement interprétable, car elle est le résultat de l'action combinée de tous les arbres pris ensemble. Parmi les désavantages on peut aussi compter le temps de calcul, parfois important pour les larges jeux de données.

Pour classer les cartes du Bagnas, nous avons entraîné et comparé trois algorithmes Random Forest. Ces algorithmes utilisent des variables prédictives différentes (3.1) :

Modèle RF	Nombre de variables	Variables
RF1	4	B2, B3, B4, B8
RF2	5	B2, B3, B4, B8, Profondeur
RF3	13	DVI, GEMI, GNDVI, KNDVI, MSAVI, MSAVI2, NDVI, NDWI, NRVI, RVI, SR, TTVI, WDVI

TABLE 3.1 – Tableau récapitulatif des modèles de détection testés, ainsi que les variables qu'ils utilisent

— RF1, qui avait pour variables prédictives les valeurs de réflectances des bandes B2, B3, B4 et B8

— RF2, qui avait pour variable prédictives les même bandes que RF1, mais en ajoutant une dernière variable prédictive : la profondeur au point gb5

— RF3, qui lui utilise des valeurs de 13 indices radiométriques calculés sur les images grâce au bandes B2 B3 B4 et B8.

Pour l'entraînement des Random Forest, nous avons utilisé le package R nommé "randomForest" (LIAW et WIENER, 2002). Chaque Random Forest se compose de 500 arbres de décision. Pour chaque Random Forest, nous avons utilisé 80% du jeu de données pour l'entraînement, et les 20% restants pour la validation.

3.2.3 Jeux de données d'entraînements

Les trois algorithmes Random Forest cités plus haut sont entraînés pour le même objectif de classer les pixels des images en deux catégories : présence d'herbier et absence d'herbier.

Afin de construire ces jeux de données d'entraînement, nous avons délimité des polygones de présence d'herbier et d'absence d'herbier lors de l'année 2017 et l'année 2023.

La délimitation de ces polygones est faite par photo interprétation en suivant la méthode développée et utilisée dans Menu et al (MENU et al., 2021).

Elle se base sur les caractéristiques visuellement observable à l'œil nu sur les images, et l'avis d'experts sur le terrain. Mais aussi sur des critères mesurables comme les valeurs de l'indice MSAVI2 des pixels sur les images, la variance de l'indice sur les pixels.

Dans ce travail, j'ai réutilisé les polygones qui avaient été sélectionnés dans Menu et al. pour l'année 2017 (3.8), et j'ai délimité de nouveaux polygones pour 2023 (3.9).

On délimite 3 catégories de polygones d'intérêt : des polygones d'eau, d'herbier au développement précoce dans la saison (herbier précoce), et d'herbier au développement tardif dans la saison (herbier tardif).

Pour les polygones d'eau, on les trace autour de zones où les valeurs d'indice MSAVI2 et sa variance sont faibles. Parallèlement, les gestionnaires nous renseignent aussi que ces zones n'abritent pratiquement jamais de végétation aquatique.

Les polygones d'herbiers (tardifs et précoces) sont, quant à eux, délimités autour des zones où la variance de l'indice MSAVI2 est forte. En effet, les valeurs de l'indice peuvent être fortes lors de la présence d'herbier, mais elle peut aussi être faible lorsque l'herbier est absent.

Afin de construire les jeux de données d'entraînement, on extrait les pixels contenus dans les polygones sur 6 images en 2017 et 6 images en 2023, en assignant un statut de présence d'herbier (présence ou absence) en fonction de la date de l'image et de la catégorie de polygone délimité.

La liste des images utilisées, et des assignations date de l'image et catégorie de polygones - Présence ou absence d'herbier sont disponibles en annexe B.

Pour chaque pixel extrait, on relève aussi les variables prédictives dont aura besoin chaque algorithme RF, pour RF1 par exemple, il s'agira des valeurs de réflectance des 4 bandes B2 B3 B4 et B8.

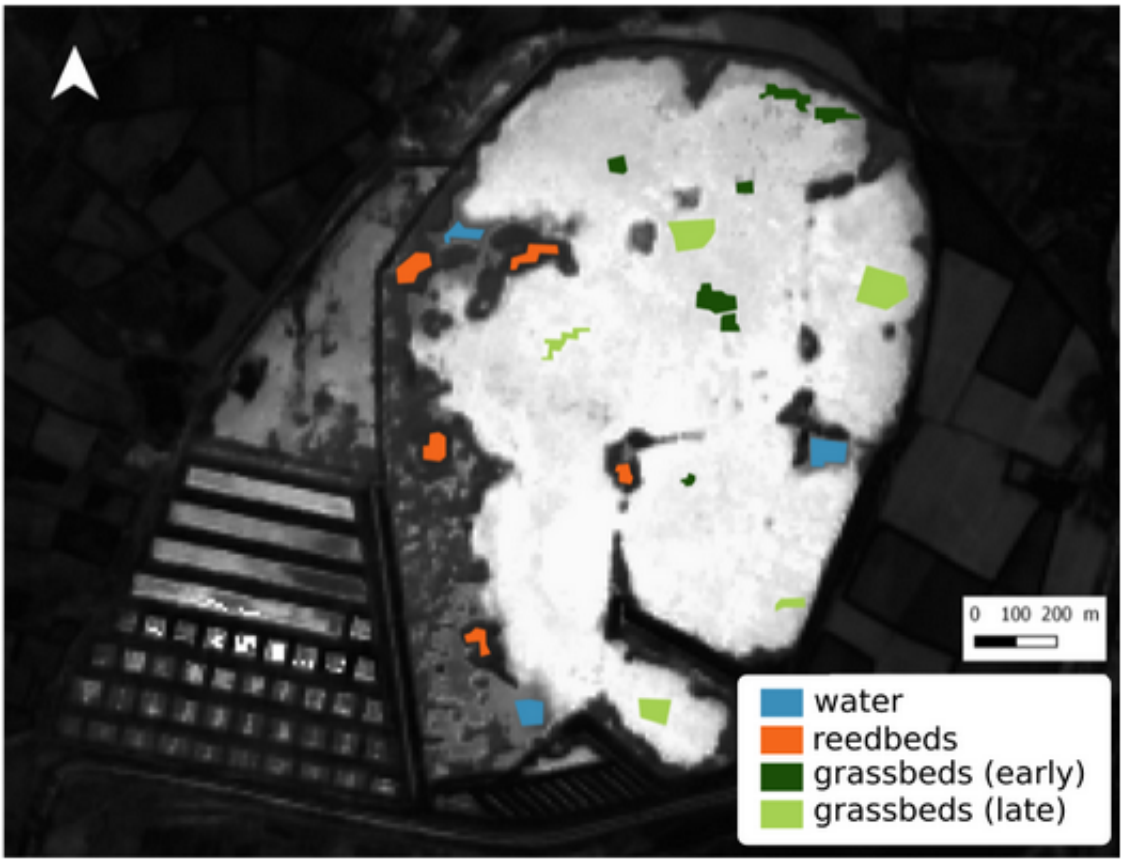


FIGURE 3.8 – Carte des polygones de photo-interprétation lors de l'année 2017. Le fond de carte représente la variance de l'indice MSAVI2 sur l'année 2017 (noir = faible variance, blanc = haute variance).

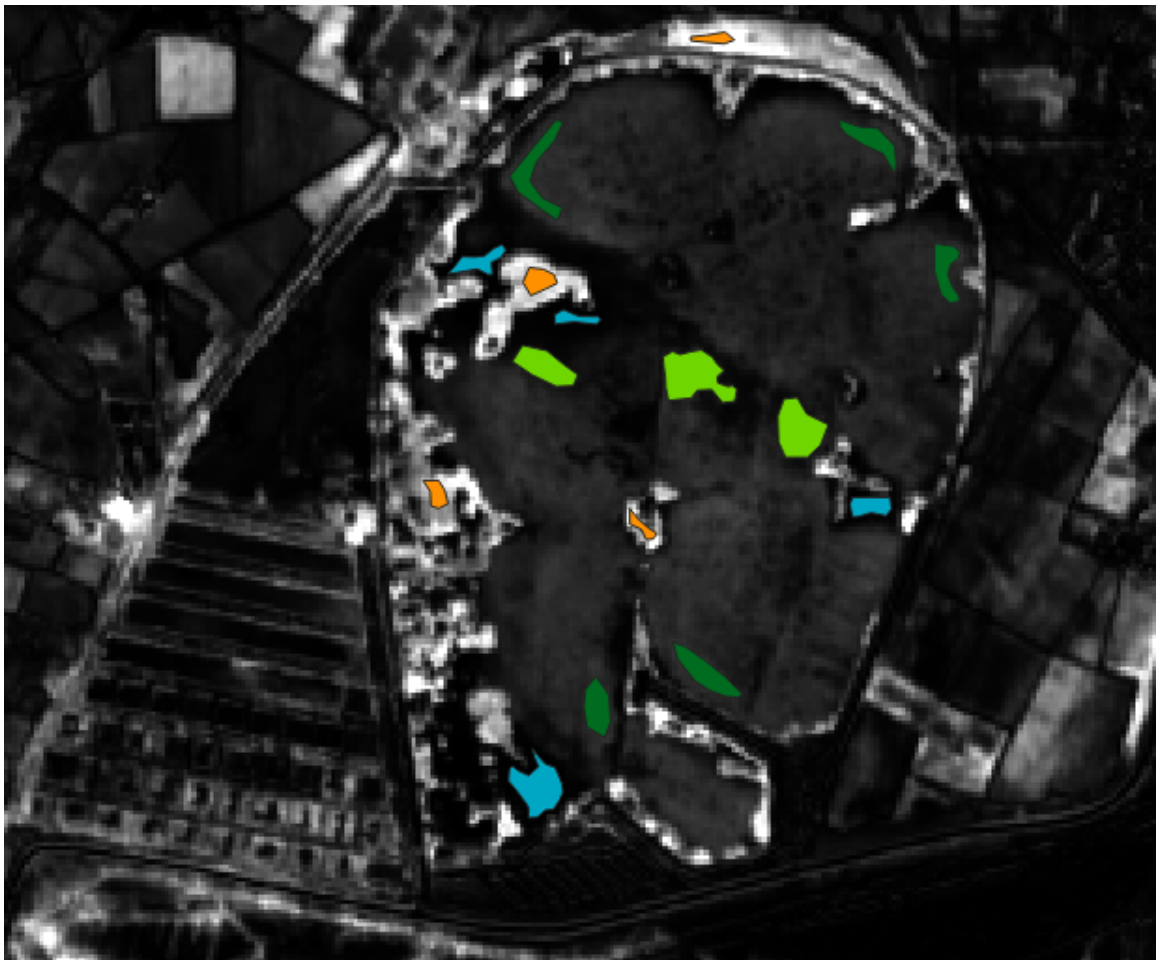


FIGURE 3.9 – Carte des polygones de photo-interprétation lors de l'année 2023. Le fond de carte représente la variance de l'indice MSAVI2 sur l'année 2023 (noir = faible variance, blanc = haute variance).

Pixels	Présence d'herbier	B2	B3	B4	B8
Pixel 1	0	0.034	0.056	0.0475	0
Pixel 2	1	0.052	0.062	0.029	0.081
...	...	...	...	...	...

TABLE 3.2 – Forme type du jeu de données d'entraînement (exemple pour le modèle RF1)

Chaque jeu de données final se compose d'un total de 7112 pixels, avec pour chaque pixel un statut de présence d'herbier, et les variables prédictives que le Random Forest utilise.

Pour illustrer, le jeu de données final pour RF1 est sous la forme du tableau 3.2 .

Afin de pouvoir valider chaque algorithme Random Forest et comparer leurs résultats, nous utiliserons à chaque fois 80% du jeu de données pour l'entraînement, et 20% pour la validation. On pourra alors calculer une précision (avec intervalle de confiance) de chaque algorithme Random Forest pour la classification de données non utilisées lors de l'entraînement.

3.2.4 Résultats des algorithmes Random Forest, validation de la classification et choix de l'algorithme final

3.2.4.1 Validation sur le jeu de données d'entraînement

Afin de choisir un algorithme de classification parmi les trois présentés, on les compare en termes de précision et d'intervalle de confiance. Les algorithmes entraînés et testés offrent tous les trois une très bonne précision, tous classent correctement plus de 99% des pixels. RF1 classe les pixels avec 99.29% de précision et un intervalle de confiance entre 98.69% et 99.66% en se basant uniquement sur les valeurs de réflectance des 4 bandes Sentinel-2. RF2, en ajoutant la profondeur aux variables prédictives, est quant à lui est le plus précis des trois algorithmes, offrant 99.71% de précision dans un intervalle de confiance entre 99.27% et 99.92%. RF3 qui lui, utilise 13 indices calculés à partir des 4 bandes, offre une précision de 99.39% dans

Modèle RF	Précision	Intervalle de confiance	Matrice de confusion		
RF1 (4 bandes)	0.9929	(0.9869, 0.9966)		Absence	Présence
			Absence	947	7
			Présence	3	443
RF2 (4 bandes + profondeur)	0.9971	(0.9927, 0.9992)		Absence	Présence
			Absence	948	2
			Présence	2	448
RF3 (Indices)	0.9939	(0.9884, 0.9972)		Absence	Présence
			Absence	951	5
			Présence	4	508

TABLE 3.3 – Tableau récapitulatif des performances des modèles RF

un intervalle de confiance de 98.84% à 99.72%. Toutes ces informations sont regroupées dans le tableau 3.3. L'importance relative des variables prédictives au sein de chaque algorithme est représentée en figure 3.10, 3.11 et 3.12. Le critère utilisé est la diminution de l'indice de Gini, les variables qui contribuent le plus à diminuer cet indice sont aussi celles qui sont les plus discriminantes entre les classes (ici présence et absence d'herbier).

RF3 n'offre une précision qu'à peine supérieure à RF1, en utilisant beaucoup plus de variables prédictives. Ces variables n'apportent que très peu d'information supplémentaire par rapport à l'utilisation de seulement 4 bandes pour classer les pixels. Une analyse en composantes principales (PCA) permet de s'en rendre compte. On identifie beaucoup de structures dans les indices. Certains sont très corrélés entre eux (ou anti-corrélés pour le NDWI) et se répartissent sur l'axe 1 de la PCA. Le KNDVI seul se place sur l'axe 2. En n'utilisant que ces deux premiers axes de la PCA, on explique presque toute la variance des valeurs d'indices (94.93%). Les résultats de la PCA sont représentés en figure 3.13.

Dans RF3, on notera que le duo d'indices MSAVI/MSAVI2 est le plus important pour discriminer les pixels, suivi d'un second cluster d'indices comprenant DVI, TTVI, WDVI, NDVI et SR, puis d'un dernier comprenant GEMI, GNDVI, NDWI et KNDVI. Ce n'est pas surprenant sachant que le MSAVI2 a servi à la photo interprétation des pixels. Il n'est donc pas indépendant de la classification (3.12).

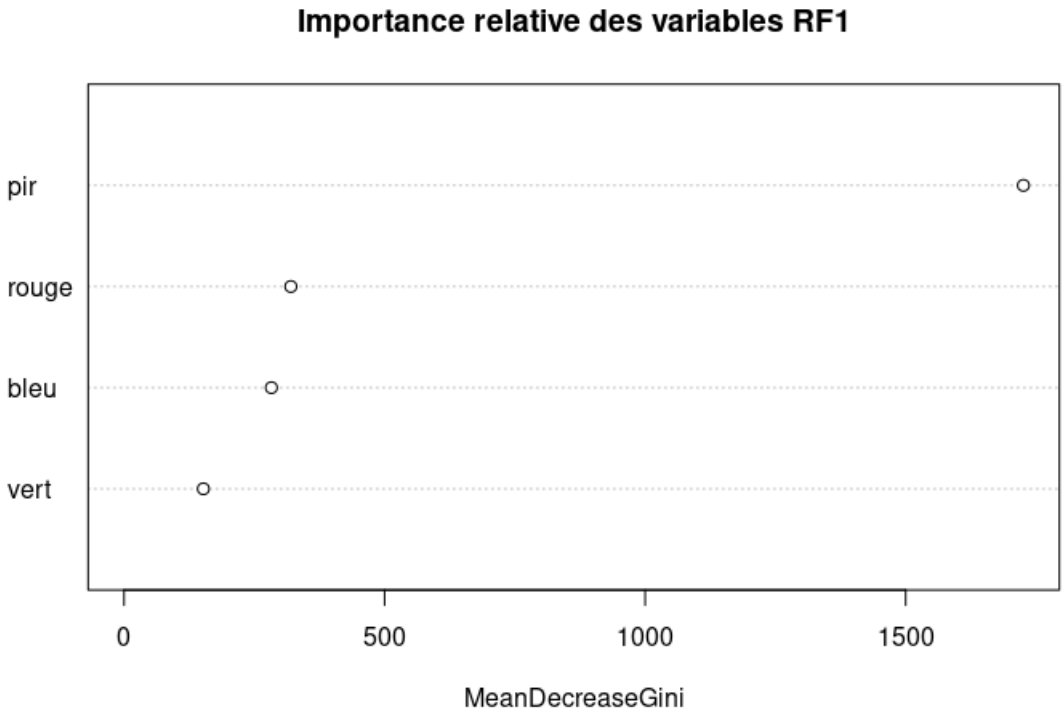


FIGURE 3.10 – Représentation de l'importance relative des variables du modèle de détection RF1

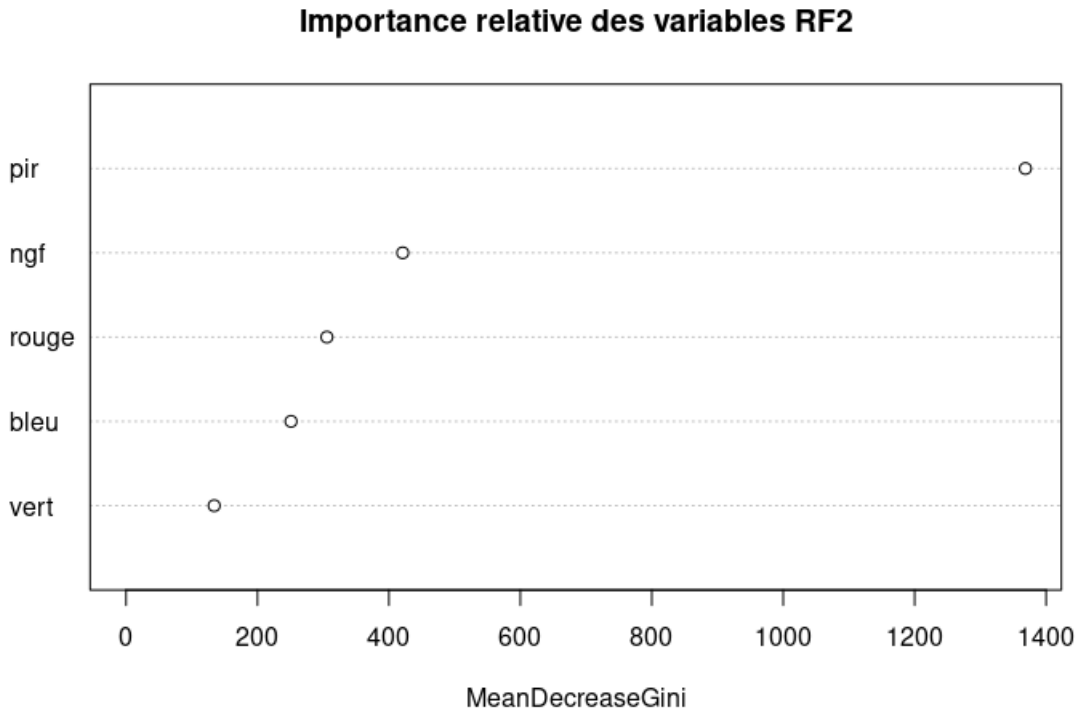


FIGURE 3.11 – Représentation de l'importance relative des variables du modèle de détection RF2

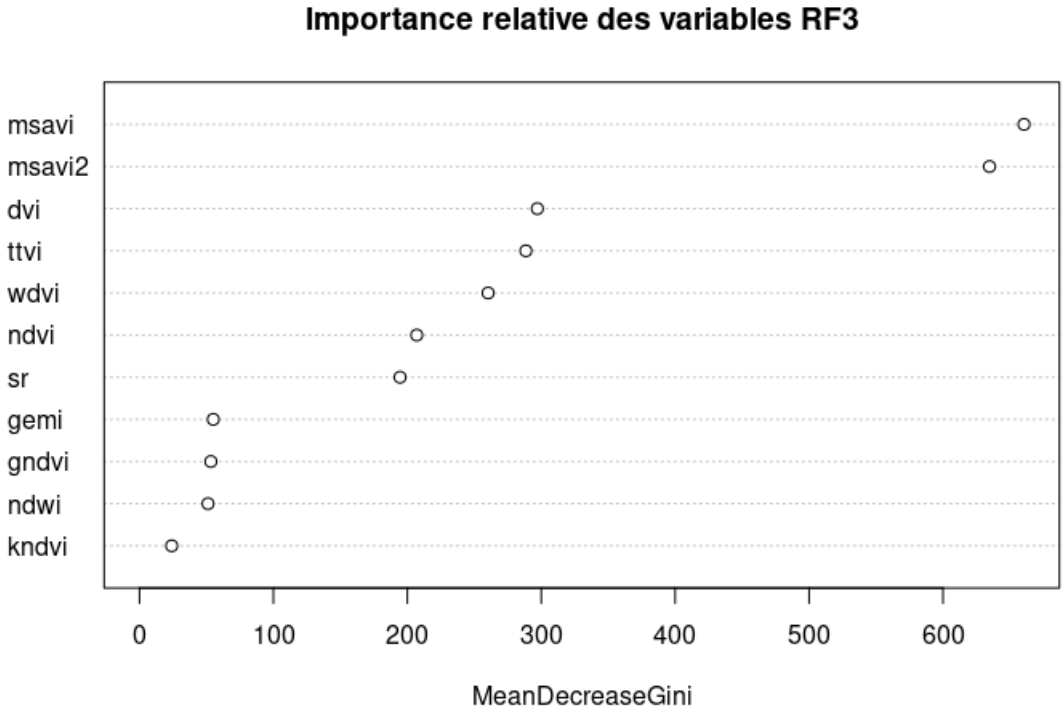


FIGURE 3.12 – Représentation de l'importance relative des variables du modèle de détection RF3

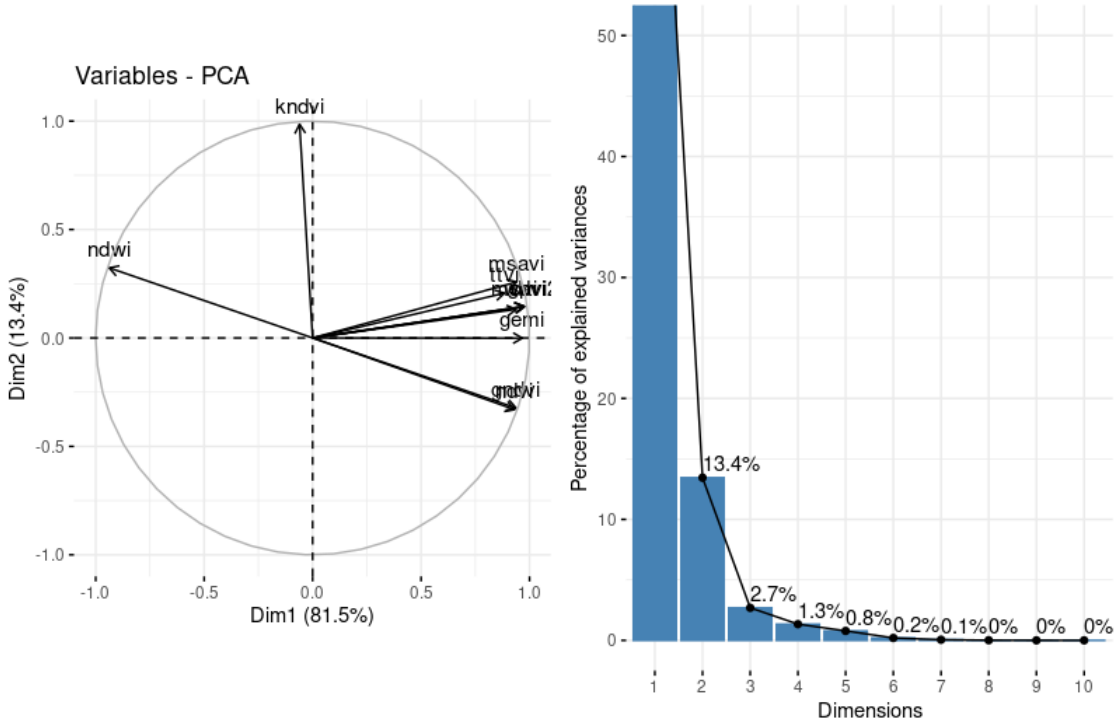


FIGURE 3.13 – Résultats de l'Analyse en Composante Principale des variables de RF3

RF2 apporte la meilleure précision parmi les trois algorithmes. Les variables prédictives qui ont le plus d'importance sont B8 (PIR), la profondeur (ngf), B4 (rouge), B2 (bleu) puis B3 (vert) (3.11). La profondeur apporte donc une part d'information non négligeable. Cependant, c'est une variable mesurée sur le terrain et qui ne sera peut-être pas toujours relevée dans le futur. RF2 aura nécessairement besoin d'une valeur à cette variable pour classer les images. De plus, la profondeur peut être utilisée comme variable explicative par la suite dans les modèles statistiques seulement si elle est indépendante de l'algorithme de classification des images. L'intégrer ici dans l'algorithme de classification signifie qu'on ne pourra plus l'utiliser dans les modèles statistiques.

Le choix s'oriente donc sur RF1, qui est le plus parcimonieux en termes de nombre de prédicteurs, et dispose aussi d'une bonne précision. Il restera simple d'utilisation en cas d'arrêt du suivi hydrologique car il ne nécessite pas de valeur de profondeur

pour classer les images. La bande B8 a, de loin, la plus grande importance parmi les variables prédictives, suivi de B4, B2, et B3 (3.10).

3.2.4.2 Validation de l'algorithme final sur le jeu de données terrain

Effectuer une validation sur des données extraites des polygones photo-interprétés (jeu de données d'entraînement) était nécessaire, mais n'utiliser que cette validation pour juger des performances de l'algorithme me semblait assez détaché de la réalité terrain. Une bonne mesure de précision sur le jeu de données d'entraînement atteste d'une bonne performance pour classer des pixels photo-interprétés, mais ne garantit pas une bonne performance pour étendre la classification aux autres pixels de la lagune.

Il m'a paru nécessaire d'opter pour une seconde validation, complémentaire à la validation sur jeu de données d'entraînement, en confrontant les cartes classées par RF1 à des données directement collectées sur le terrain.

Dans le jeu de données de validation terrain, nous avons évalué le recouvrement d'herbier de manière semi-quantitative, en faisant des catégories de recouvrement d'herbier (catégories décrites précédemment dans ce chapitre). Cette seconde validation nous permet d'avoir une idée plus "réelle" des performances de RF1 pour généraliser la classification à l'ensemble de la lagune.

De plus, la validation terrain a le double intérêt de nous permettre d'identifier le seuil, en recouvrement d'herbier sur le terrain, au-delà duquel RF1 classe les pixels comme des présences d'herbier.

Pour effectuer cette analyse, on trace une courbe ROC ("receiver operating characteristic") ou "caractéristique de fonctionnement du récepteur" en français. On l'appelle aussi courbe sensibilité/spécificité. Elle permet de représenter la mesure de la performance d'un classificateur binaire. On représente le taux de vrais positifs (Sensitivité) en fonction du taux de faux positifs (1 - Spécificité, aussi appelé "fall

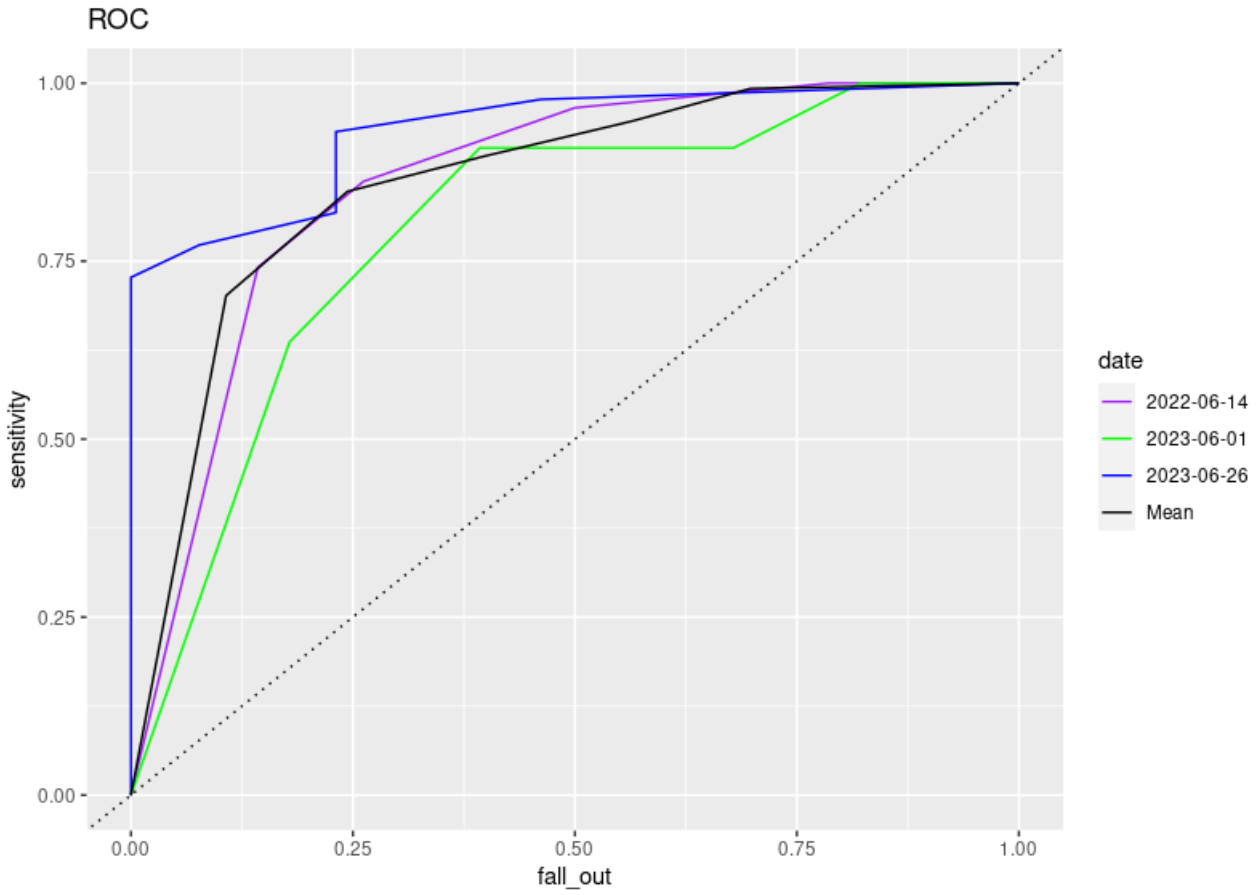


FIGURE 3.14 – Courbe ROC du modèle de détection RF1

out"). C'est un type d'analyse utilisé en statistique pour représenter l'évolution de la performance d'un classificateur binaire (ici présence/absence d'herbier) lorsque le seuil de discrimination varie (ici le recouvrement d'herbier sur le terrain).

La meilleure classification est celle qui maximise le taux de vrais positifs (Sensitivity) tout en minimisant le taux de faux positifs (Fall-out). Donc le meilleur seuil correspondrait à celui du point le plus proche du coin haut gauche du graphique, le plus éloigné de la diagonale (3.14).

La courbe roc en noir regroupe l'ensemble des trois dates. On observe qu'il existe deux points et donc deux seuils qui maximisent les performances de la classification. Ces deux points les plus éloignés de la diagonale correspondent à deux seuils de discrimination : 25-50% ainsi que 50-75%.

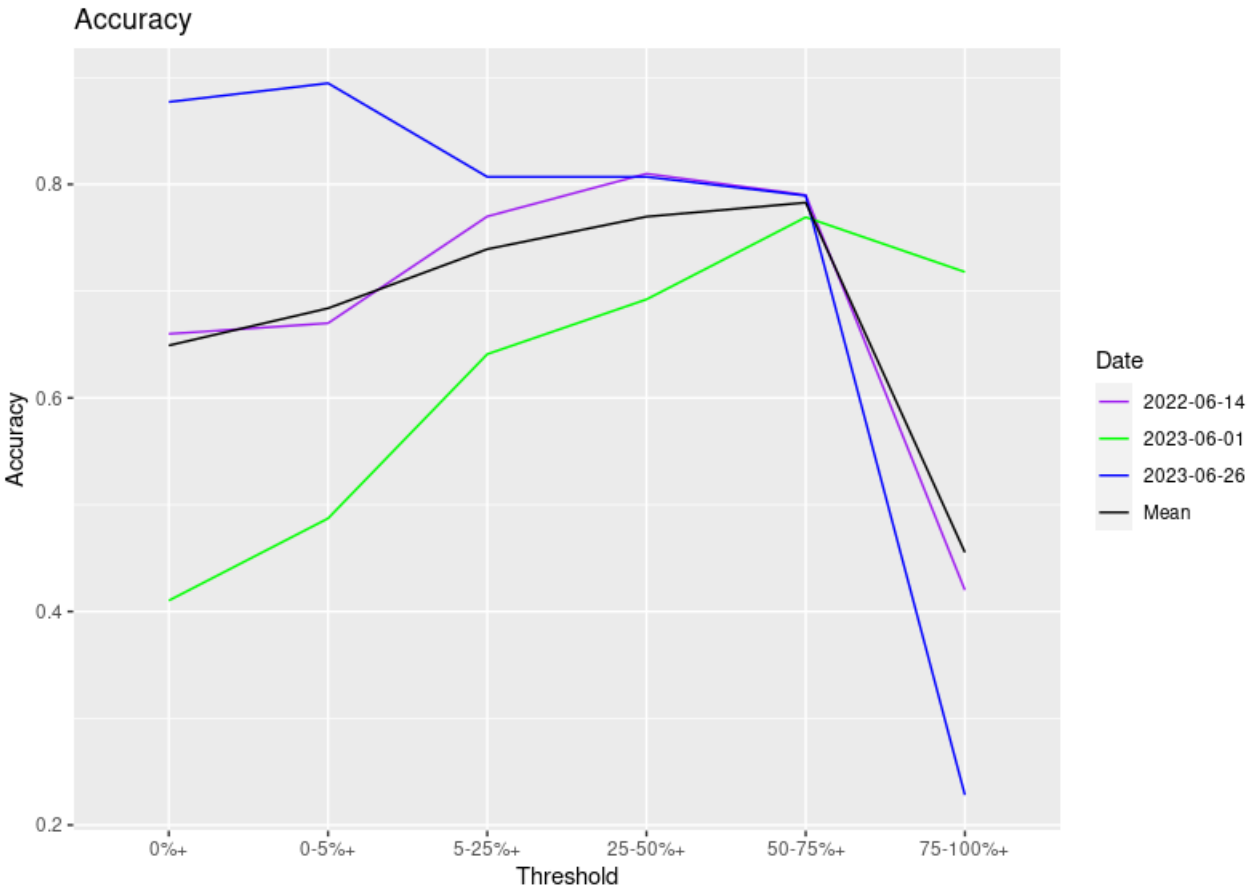


FIGURE 3.15 – Précision du modèle de détection RF1 sur les données terrain et en fonction du seuil de recouvrement de l'herbier

Seuil 25-50%			Seuil 50-75%		
	Absence	Presence		Absence	Presence
Absence	60	23	Absence	72	11
Presence	19	94	Presence	31	82

TABLE 3.4 – Matrices de confusion de la classification par l'algorithme Random Forest aux deux seuils de discriminations les plus précis (25-50% et 50-75%).

On calcule une précision pour chaque seuil de discrimination, en comparant la donnée terrain à la carte classée par RF1 à la date la plus proche du relevé terrain. Afin de prendre en compte une éventuelle imprécision des coordonnées GPS lors du relevé terrain, on ne considère pas seulement la classe du pixel à l'emplacement du point de relevé terrain, mais plutôt la classe majoritaire des pixels classés dans un cercle de 20m autour du point de relevé terrain.

La précision mesurée est la plus haute pour un seuil de discrimination de 50-75%, elle s'élève à 78%, suivie de près par le seuil de 25-50%, avec une précision de 76% (3.15).

Les matrices de confusion correspondantes aux deux seuils de discrimination les plus précis (25-50% et 50-75%) sont disponibles en table 3.4.

On peut donc conclure que RF1 sépare les cartes en deux catégories de pixels avec la correspondance suivante sur le terrain : absence d'herbier pour un recouvrement <50%, et présence d'herbier pour un recouvrement >50%.

Ensuite, les images Sentinel-2 téléchargées sont toutes classées en utilisant l'algorithme RF1. La dynamique spatio-temporelle de l'herbier détectée ainsi que les déterminants abiotiques pouvant impacter cette dynamique sont analysés dans les chapitres suivants, et se basent sur ces cartes classées par RF1. La totalité des cartes classées figure en annexe A.

3.2.5 Potentiel biais sur la précision de la classification Random Forest

La précision initiale des algorithmes Random Forest testés est très élevée, avoisinant les 99% de précision. Les pixels de photo-interprétation qui composent le jeu de données d'entraînement sont peut-être autocorrélés spatialement. Les pixels proches, par exemple extraits au sein d'un même polygone pourraient alors avoir des valeurs très semblables de réflectances dans les différentes bandes. Certains travaux, notamment dans le cadre d'études des milieux humides par télédétection, ont montré que la structure des données (et notamment l'autocorrélation spatiale), pouvait impacter les résultats des algorithmes de classification supervisés comme les Random Forest (MILLARD et RICHARDSON, 2015).

Cet effet se caractérise notamment par l'introduction d'un biais optimiste dans la précision des algorithmes de classification (HAMMOND et VERBYLA, 1996).

J'ai alors appris récemment qu'il existait des méthodes pour quantifier l'autocorrélation spatiale, via notamment des indices comme l'indice de Moran (Moran's I). Cet indice, si calculé avant l'échantillonnage et la réalisation du jeu de données d'entraînement, permet par exemple l'estimation d'une distance critique pour définir un espacement raisonnable des pixels (FLETCHER et FORTIN, 2019). L'interprétation de la variation de l'indice de Moran en fonction de la distance des pixels se fait par le moyen d'un corrélogramme.

Transposé à notre problématique des polygones de photo-interprétation, cette distance minimale pourrait être utilisée comme distance minimale séparant les polygones. L'implémentation d'une telle méthode permettrait ainsi un échantillonnage plus indépendant spatialement. Après entraînement d'un nouvel algorithme sur ce nouveau jeu de données. Il serait envisageable de comparer sa précision avec l'algorithme RF1 afin d'évaluer l'ampleur de ce biais. Dans une étude qui utilise des

méthodes se basant sur des polygones de référence, ce biais est quantifié, et la précision semble surestimée d'environ 10% (ZHEN et al., 2013).

Il me semble donc possible que la précision évaluée sur le terrain dans la deuxième validation (d'environ 78%) soit en fait plus proche de la précision réelle du modèle.

Il existe cependant des packages pour prendre en compte ce biais, comme randomForestGLS (SAHA et al., 2022) mais malheureusement pour l'instant, ils ne fonctionnent que dans le cadre d'arbres de régression en ajustant les paramètres de modèles spatiaux aux données (SAHA et al., 2023). Il aurait été intéressant de pouvoir comparer nos résultats de précisions avec ceux issus de Randoms Forests prenant en compte la composante spatiale des données d'entrées.

Chapitre 4

Impact des facteurs environnementaux sur la présence de Stuckenia dans l'étang du Bagnas

4.1 Introduction et motivation

4.1.1 Facteurs abiotiques et effets connus sur la végétation submergée

La végétation aquatique submergée est au cœur du fonctionnement écologique des zones humides (et ici, lagunaire) en raison de leurs nombreux services écosystémiques rendus. Un de ces services est qu'elle constitue une source de nourriture basale pour un grand nombre d'espèces habitant l'écosystème lagunaire. Pour certains macrophytes, on parle parfois d'espèce clé de voûte, tant elles ont un effet important et disproportionné par rapport à leur abondance.

Au sein de la réserve naturelle du Bagnas, l'intérêt de conservation de cette végétation de macrophytes n'est plus à démontrer. Comme présenté en introduction, elle est vastement monospécifique, se composant en grande majorité de *Stuckenia pectinata*.

Cet herbier de *Stuckenia* fait office de source de nourriture principale pour beaucoup d'espèces herbivores de la réserve. On compte parmi ces dernières de nombreux oiseaux (PAPUGA et ANDRIEU, 2018), qui sont centraux dans les initiatives de conservation des gestionnaires. Les oiseaux ne sont pas les seuls herbivores consommant des macrophytes, on recense aussi d'autres consommateurs, parmi lesquels de nombreux invertébrés (GROSS et al., 2001) ainsi que des poissons.

Ces herbiers de macrophytes, en plus des services rendus via la consommation, assurent une certaine stabilité des écosystèmes lorsque présents. Ils influent sur la dynamique hydrologique des sites, et sur leurs sédiments en impactant physiquement l'écoulement de l'eau (MADSEN et al., 2001).

Afin d'assurer une gestion plus informée, et donc meilleure de cette lagune, les gestionnaires de la réserve naturelle du Bagnas ont tout intérêt à pouvoir visualiser et comprendre comment *Stuckenia* évolue dans le temps, et comprendre quels sont les paramètres environnementaux qui ont un effet sur cette dynamique temporelle.

Toutes les plantes sont dépendantes de paramètres abiotiques. La variation de ces paramètres a un effet central sur la phénologie des plantes, c'est-à-dire, sur la périodicité du développement végétal. Une année plus froide que d'habitude, causée par une couverture nuageuse plus dense que les tendances habituelles, et donc moins d'heures d'ensoleillement, peut engendrer un retard de développement chez une plante. Par exemple, le temps de germination peut s'en trouver rallongé, ou le taux de croissance de la plante diminué. Ce retard peut s'accumuler dans le cas d'années défavorables, ou au contraire, la phénologie peut s'accélérer si les conditions sont très favorables.

Dans le cas du Bagnas, si un tel retard venait à survenir, une désynchronisation du stade de développement habituel de la plante avec la date d'arrivée habituelle des oiseaux d'eau qui s'en nourrissent pourrait avoir des conséquences sur les populations d'oiseaux en affectant le taux de survie de ces derniers en raison du manque de nourriture par exemple.

Il est donc d'intérêt direct pour les gestionnaires de comprendre quels paramètres ont un effet notoire sur l'herbier du Bagnas. Nous allons examiner les paramètres généralement étudiés comme déterminants chez les macrophytes.

Nous cherchons à visualiser et comprendre comment *Stuckenia* évolue dans le temps dans la lagune du Bagnas, et quels paramètres environnementaux ont un effet sur cette dynamique dans le temps. Pour répondre à ces questions, nous disposons d'images satellite classées qui représentent le recouvrement d'herbier du Bagnas. Nous allons pouvoir mettre en relation les quantités observées sur ces images avec les paramètres abiotiques d'intérêt pour les macrophytes. Les séries temporelles de ces paramètres nous sont fournies par les gestionnaires du site naturel (Chapitre 3).

Dans l'article qui compose la suite de ce chapitre, nous allons décrire la dynamique temporelle de l'herbier de *Stuckenia* dans la lagune principale du Bagnas ainsi que ses variations inter annuelles grâce aux cartes classées Sentinel-2. Nous tenterons de comprendre quels paramètres environnementaux, parmi ceux relevés, ont de l'importance pour expliquer la dynamique temporelle observée en s'appuyant sur des outils de modélisation statistiques. Ce travail et ces résultats sont le fruit d'une collaboration étroite avec les gestionnaires de la réserve naturelle du Bagnas.

Nous appliquons la méthode de classification développée dans le chapitre 3 afin de produire des cartes classées de l'herbier du Bagnas de Janvier 2017 à Décembre 2022. Ensuite, nous mettons en avant les résultats significatifs d'un modèle statistique décrivant avec précision les relations entre l'occupation d'herbier et des paramètres environnementaux tels que la température de l'eau, sa salinité, ainsi que la profondeur. Nous montrons que les temps de vie de l'herbier semblent positivement reliés à un temps d'exposition à une profondeur d'eau minimale.

4.2 Article : "Environmental factors governing spatio-temporal series of aquatic vegetation in the Bagnas lagoon"

Le contenu de cette section repose sur les travaux présentés dans un article scientifique intitulé "Environmental factors governing spatio-temporal series of aquatic vegetation in the Bagnas lagoon". L'article est publié dans le journal Estuarine, Coastal and Shelf Science (ECSS).

Estuarine, Coastal and Shelf Science 319 (2025) 109261



Contents lists available at ScienceDirect

Estuarine, Coastal and Shelf Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecss



Environmental factors governing spatio-temporal series of aquatic vegetation in the Bagnas lagoon

A. Bernard [a,*], S. Alleaume [c], X. Fortuny [d], F. Munoz [b], E. Pitard [a]

[a] Laboratoire Charles Coulombs (L2C), Montpellier, France
[b] Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (LBBE), Lyon, France
[c] UMR TETIS, INRAE, AgroParisTech, CIRAD, CNRS, Université de Montpellier, Montpellier, France
[d] ADENA, Réserve Naturelle du Bagnas, Agde, France

A B S T R A C T

Macrophytes are a key component of lagoon ecosystems, and the spatio-temporal variation of their biomass reflects the effect of environmental drivers. Understanding these dynamics is essential for managing, preserving and anticipating the fate of such fragile ecosystems. First, using both satellite data and field observations, we showcase here a machine learning approach to accurately detect submerged vegetation in a preserved lagoon in South France, the Bagnas lagoon. Second, we investigate the statistical relationship between the surface area of *Stuckenia pectinata* and abiotic factors known to influence the life history of this aquatic plant. We thus identify and evaluate the factors that most impact *Stuckenia pectinata* population dynamics within the lagoon. We find that water temperature, salinity, and depth are significantly related to submerged aquatic vegetation (SAV) coverage. We show that the SAV surface area reaches a peak during summer, which can vary across years. Furthermore, we examine the lifetime distribution of SAV during each year cycle across the pond. We show that the average annual lifespan differs significantly from one year to the next, which can be explained by annual differences in exposure time to sufficiently high water levels.

1. Introduction

Aquatic macrophytes represent an essential component of wetland ecosystems, by contributing significantly to their ecological integrity and functionality (Chambers et al. [2007]). They constitute a fundamental food resource for herbivorous birds (Kantrud [1990]), and provide habitat for a diverse range of aquatic invertebrates, serving as both shelter and food resource. The primary consumers inhabiting the macrophyte vegetation, in turn, become prey for various insectivorous birds. They also contribute to nutrient cycling (OHare et al. [2017]), act in stabilizing sediment, hence on carbon sequestration, thereby contributing to the overall physico-chemical stability of the environment (Macreadie et al. [2014]). A few studies have addressed how abiotic parameters shape the distribution of macrophytes in various ecosystems (Bornette and Puijalon [2010]). However, we still lack studies on closed lagunary ecosystems, despite their specific dynamics and the multiple ecosystem services they provide. In particular, *Stuckenia pectinata* (also known as sago pondweed) is a nearly cosmopolitan macrophyte (Kantrud [1990]). Although it is a perennial plant, *S. pectinata* shows seasonal development in temperate climate, i.e. the turions start developing in early spring, grow until mid summer, when they can flower, and senescence occurs in autumn and leads to decreasing photosynthetic biomass.

It has been shown that the development of *Stuckenia* depends on various abiotic parameters within the environment (Bornette and Puijalon [2010]). Temperature is known to be a crucial factor, both in field surveys (Wersal et al. [2006], Rodrigo and Calero [2019]), and in experimental setting where the optimal temperature for tuber sprouting was shown to be around 20–25 °C(Ganie [2017]). Water saturation of the sediment (Ganie [2017]), and light availability (Wersal et al. [2006]) have proved also important. Water salinity is an other significant driver. Even though *Stuckenia* is able to tolerate a wide range of salinity levels, some studies found a slightly negative effect of salinity on the fertility of this plant (Calero, Sara et al. [2015]). The reproduction of *Stuckenia* is a broad topic: It can be asexual, as the turions contribute to vegetative development, while sexual reproduction further contributes to the dissemination by seeds (Kantrud [1990]). Sometimes, even whole fragments of shoots can be ripped from the initial plant, driven by the current or moved by birds, and establish at an other place.

In this study, we chose the Bagnas National Natural Reserve's main pond as our study site. *Stuckenia pectinata* is almost the only macrophyte occupying the lagoon. Covering around 150 ha, the pond is considered a permanent water body, although during hot years, drastic droughts can entail partial drying (with low remaining water depth), or even total drying. In wetter periods, the pond can reach up to one meter of water depth at the central deepest point.

* Corresponding author.
E-mail address: adam.bernard@umontpellier.fr (A. Bernard).

https://doi.org/10.1016/j.ecss.2025.109261
Received 24 July 2024; Received in revised form 14 February 2025; Accepted 17 March 2025
Available online 18 March 2025
0272-7714/© 2025 Elsevier Ltd. All rights are reserved, including those for text and data mining, AI training, and similar technologies.

Since this lagoon is protected for conservation purposes, the managers need to regularly check the conservation status of the reserve by assessing ecosystem health. The area of submerged macrophytes is one of the indicators (Lepareur et al., 2018). Classical field sampling approaches with, e.g., regular sampling over a grid, can alter the fragile ecosystem. To minimize human impact of this activity, while still precisely assessing submerged aquatic vegetation (SAV hereafter) occurrence and dynamics, remote sensing approaches can be used and provide broad-scale and repeatable observations of the whole ecosystem.

Remote sensing applied to SAV detection is a quickly evolving topic, and it can be undertaken using a wide variety of approaches (Veettil et al. [2020]). Here, we will focus on how using satellite imagery for SAV detection.

Remote sensing data used to monitor macrophyte distributions across wide territories can be satellite images obtained with both active and passive sensors (Traganos et al. [2022]). The monitoring can support identification of priority sites for conservation (Houngnandan et al. [2020]). Remote sensing methods applied to submerged aquatic vegetation can further fulfil many objectives, e.g., estimation of spatial coverage, species recognition and distribution, estimation of biomass, analysis of growth and senescence patterns, detection of epiphytes etc. More specifically, satellite imagery has already been used to assess SAV coverage in the Bagnas reserve (Menu et al. [2021]). At that time, Sentinel-2 was in service for a year, making possible the survey of *Stuckenia pectinata* in the Bagnas pond from 2017 to 2018, with an objective of quantifying the seasonality of the SAV.

Here we investigate the validity of using satellite imagery, specifically from Sentinel-2, to assess dynamics of *Stuckenia pectinata* in the Grand Bagnas lagoon over a 6-year time series. The approach provides valuable data over a large extent, at a high spatial resolution, and at high temporal revisit frequency.

The purpose of this paper is (1) to assess and quantify the temporal development of *S. pectinata* vegetation by providing aggregated metrics such as the total area of SAV, and (2) to identify the main abiotic drivers of the development. The questions we will answer in this paper are:

1. How does the SAV grow and retract in the pond in a seasonal manner? At which moments of the year? How does SAV coverage over the whole site vary in time?
2. Which of the abiotic drivers best explain the occupancy of the SAV in the pond over time?
3. Are there any inter-annual variations of the duration of SAV coverage over the whole time series? Which factors can explain such variability between years?

For these aims, we applied a robust machine learning approach to analyze remote sensing data based on Sentinel-2 imagery of the Bagnas central pond from January 2017 to December 2022. We used a dataset of photo-interpretated points for calibration of the random forest and another for validation. In addition, we compared the detected extent of *S. pectinata* with actual ground truth measurements at some dates. We thus defined two different ways to validate the remote sensing detection. We then modelled the total area of detected SAV as a function of abiotic parameters. We also quantified the inter-annual differences of detected SAV area over the whole time series. Then, we characterized the influence of abiotic drivers as well as their hypothesized positive or negative effects on development.

2. Materials and methods

2.1. Study site

The Bagnas National Natural Reserve was established in 1983. It is located at the south-west end of the Thau's lagoon, between the cities of Marseillan and Agde, in the south of France (Fig. 1). The reserve is spread across 561 ha and is managed by the ADENA organization. In the early 2000s, the site was granted the Natura 2000 European status (Bensettiti et al., 2004), recognizing the ecological importance of the ecosystem and targeting its conservation. The reserve is composed of both permanent and temporary ponds.

Here, we focus on the main permanent water body of the reserve (the "Grand étang du Bagnas"), which extends over approximately 150 ha. This lagoon is mostly composed of shallow water, very rarely exceeding 1m of depth at the center. The topography is relatively homogeneous, as is the water temperature gradient over the whole pond. However, the SAV distribution appears to be heterogeneous in space and time, with alternating growing and decreasing phases and spatially disconnected sites for growth. The SAV found in the pond is mostly monospecific, composed of *Stuckenia pectinata*, although a very small amount of Ruppia maritima has been observed some years (Papuga and Andrieu, 2018).

2.2. Sentinel-2 images and time-series

To identify the spatial distribution of submerged vegetation in the lagoon, we used Sentinel-2 multi-spectral bands at the finest spatial resolution available: blue, green, red and near infra-red (respectively corresponding to the bands B2, B3, B4 and B8 at 10 m spatial resolution). We used the Level 2A product downloaded from the Theia platform, which is corrected for most undesirable atmospheric effects and provides time series images.

Thanks to both Sentinel-2 satellites (Sentinel-2A and Sentinel-2B) the temporal resolution of the time-series can be of 5 days. However, not every image is exploitable, so that the temporal resolution of our time-series was 5 days in summer (clear weather) and between 2 weeks and a month in winter. We manually selected images which, despite the correction, had no visible clouds close to the site, and showed no obvious instrumental effects.

Our final time-series extended from January 2017 to December 2022, for a total of 187 images over the Sentinel-2 tile T31TEJ (We provide in Table 1 a summary presentation of all the images included in our time-series.).

The pond is surrounded by a dense vegetation of reed-beds. Therefore, we designed a mask to exclude the terrestrial and helophytic vegetation from our study area. The variations of reed-beds locations are negligible over this 6-year time period, so we used the same mask over the whole time-series. The mask encompassed all the pixels with MSAVI2 spectra index values above 0.15 on the 12th of June 2017 image (Menu et al. [2021]). We chose this image and index value because it was previously used in earlier studies conducted on the same site with satellite data (Menu et al. [2021]), as this index's values show the biggest differences between reed-beds and the rest of the ecosystem.

In fact, during mid-summer months like June, the reed-beds vegetation surrounding the pond is well-developed, producing a clear radiometric signal with the MSAVI2 index. This makes it easier to create an accurate mask using a value threshold (Menu et al. [2021]).

The calculation of the MSAVI2 index (Qi et al., 1994) is done as follows:

$$\mathrm{MSAVI2} = ((2 \times \mathrm{NIR} + 1 - (((2 \times \mathrm{NIR} + 1)\hat{2} - 8 \times (\mathrm{NIR} - \mathrm{R}))(1 / \hat{2})) / 2$$

2.3. Random Forest classification

The Random Forest classification is a robust and efficient approach (Breiman [2001]) to analyze remote sensing data. In the context of image analysis, where data can be intricate and subject to variations in light, weather, and water conditions, the Random Forest approach has the potential to effectively model the relationship between the pixel features and the presence of SAV. We used the "randomForest" package in R (Liaw and Wiener [2001]) to train the algorithm and we used the "varImpPlot" function to examine the relative importance of predictors

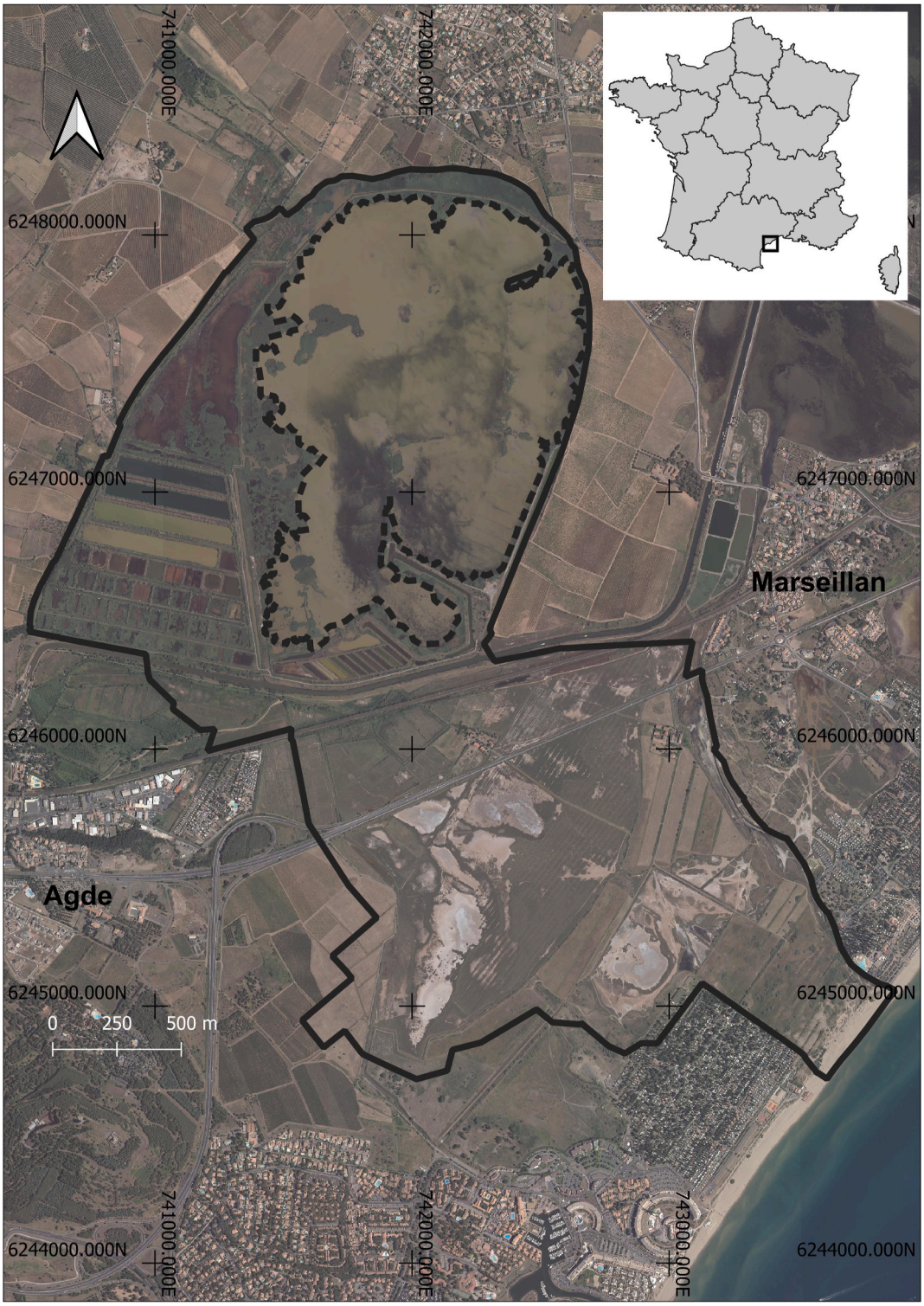


Fig. 1. Localisation of the study site. Localisation of the Bagnas Natural Reserve, near Agde, south of France. The main pond of the reserve is highlighted in dashed points, while the total area of the reserve is inside the solid line. The coordinates are provided in the Lambert93 projection, using meters as the unit of measurement.

for the detection.

The features of the Random Forest model were the reflectance value of each of the 10m resolution spectrum bands of Sentinel 2: B2 (blue), B3 (green), B4 (red), and B8 (near infra-red). The trained Random Forest provided a measure of the relative predictor importance, indicating which band contributed most to the classification. This determined which characteristics of the images contributed most to SAV detection. Moreover, the SAV signature may not be a clear and linear combination of spectral components, and the Random Forest approach could handle this complexity effectively, since such algorithm can detect complex non-linear effects.

To train the Random Forest algorithm, we built a dataset by extracting pixels within photo-interpreted polygons (called polygon dataset from here onwards). The polygons were defined following a photo-interpretation based on a hybrid method considering the MSAVI2 index values, the variability of MSAVI2 values, false color Sentinel-2

Table 1
Summary table of all the image available in our time-series from January 2017 to December 2022. All the images used are from the T31TEJ Sentinel-2 tile, and from the L2A product from Theia.

2017	2018	2019	2020	2021	2022
2017/01/03	2018/01/03	2019/01/03	2020/01/08	2021/01/27	2022/01/12
2017/01/13	2018/01/23	2019/02/12	2020/02/22	2021/02/11	2022/01/17
2017/02/22	2018/01/28	2019/02/22	2020/03/08	2021/02/26	2022/01/22
2017/03/14	2018/02/02	2019/02/27	2020/03/13	2021/03/08	2022/01/27
2017/04/03	2018/02/27	2019/03/04	2020/03/18	2021/03/13	2022/02/01
2017/04/23	2018/03/14	2019/03/09	2020/03/28	2021/03/23	2022/02/06
2017/05/23	2018/03/19	2019/03/24	2020/04/02	2021/03/28	2022/02/11
2017/06/02	2018/04/18	2019/03/29	2020/04/07	2021/04/07	2022/02/21
2017/06/12	2018/05/03	2019/04/13	2020/05/07	2021/04/12	2022/02/26
2017/06/22	2018/05/18	2019/05/13	2020/05/12	2021/04/22	2022/03/03
2017/07/07	2018/05/23	2019/05/23	2020/05/17	2021/05/27	2022/03/23
2017/07/12	2018/06/27	2019/06/02	2020/05/22	2021/06/21	2022/03/28
2017/07/17	2018/07/02	2019/06/17	2020/05/27	2021/06/26	2022/04/17
2017/07/22	2018/07/07	2019/06/22	2020/06/06	2021/07/01	2022/04/22
2017/08/06	2018/07/17	2019/06/27	2020/06/16	2021/07/11	2022/04/27
2017/08/21	2018/07/27	2019/07/07	2020/06/21	2021/07/16	2022/05/17
2017/09/05	2018/08/01	2019/07/12	2020/07/06	2021/07/21	2022/05/27
2017/09/10	2018/08/06	2019/07/17	2020/07/11	2021/07/26	2022/06/06
2017/09/20	2018/08/11	2019/07/22	2020/07/16	2021/07/31	2022/06/11
2017/10/05	2018/08/16	2019/08/01	2020/07/26	2021/08/10	2022/07/01
2017/10/10	2018/08/21	2019/08/11	2020/07/31	2021/08/20	2022/07/11
2017/10/25	2018/08/26	2019/08/16	2020/08/05	2021/08/25	2022/07/16
2017/10/30	2018/09/05	2019/08/31	2020/08/15	2021/08/30	2022/07/21
2017/11/14	2018/09/20	2019/09/05	2020/08/25	2021/09/19	2022/07/26
2017/11/19	2018/09/25	2019/09/15	2020/09/04	2021/09/24	2022/08/05
2017/11/29	2018/09/30	2019/10/15	2020/09/14	2021/09/29	2022/08/10
2017/12/09	2018/10/05	2019/10/25	2020/10/24	2021/10/09	2022/08/15
2017/12/19	2018/10/20	2019/11/04	2020/11/18	2021/10/14	2022/08/20
2017/12/24	2018/10/25	2019/12/29	2020/11/23	2021/11/18	2022/09/04
–	2018/11/24	–	2020/12/03	2021/11/28	2022/09/19
–	2018/12/04	–	2020/12/28	2021/12/18	2022/10/04
–	2018/12/14	–	–	–	2022/10/09
–	2018/12/24	–	–	–	2022/12/23
–	2018/12/29	–	–	–	–

images, and field expertise from the reserve managers (method detailed in Menu et al. [2021]).

We built the polygon dataset with a total of 12 images, 6 in 2017 and 6 in 2023, taken during the growing period (from February to August). The first step involved calculating the MSAVI2 index from the images, followed by computing the variance of the index for each pixel. Polygons were then delineated on the MSAVI2 variance images based on the following criteria: pixels with low MSAVI2 values and low variance were identified as water, while pixels with high MSAVI2 values and high variance were identified as being occupied by SAV. Once this process was completed, the reserve managers reviewed the polygons using their field expertise to identify any discrepancies. When uncertainties remained, field visits were conducted to verify the accuracy of the polygons. Additionally, false-color images were utilized to visually aid in polygon delineation.

The polygon dataset is composed of pixel features such as the band value in blue, green, red, and near infrared (B2, B3, B4, B8 bands), and the binary presence/absence of SAV, for a total of 7112 pixels.

We have divided the polygon dataset into two parts: 80 % of the dataset as a training part, and 20 % as a validation part.

We trained the random forest with the training dataset, for predicting presence or absence of SAV. We then validated the random forest prediction on the validation dataset (see Fig. 2 & the results section).

We also validated the model with a second, independent ground truth dataset. This dataset included a measure of local SAV coverage (between 0 and 100 %) at sampling points. We considered the best accuracy of our binary classification algorithm on the field observation dataset, for an approximated threshold of coverage above which the ground truth coverage of SAV would be classified as a presence by our algorithm. How the ground truth dataset was built is described in the next section.

2.4. Ground truth submerged aquatic vegetation (SAV) coverage survey

We undertook ground truth field surveys of the SAV coverage at 5 different dates (one in 2021 and 4 in 2023), of which 3 dates were informative enough to be used as ground truth validation points: 14th of June 2021, 23th of May 2023, and 22th of June 2023. During these surveys, we estimated the coverage of SAV at 196 sampling points throughout the pond. We estimated the coverage semi quantitatively in 6 categories: 0 % (No SAV), 0–5 % (very little SAV), 5–25 % (small coverage), 25–50 % (intermediate coverage), 50–75 % (high coverage), and 75–100 % (saturated). To account for localisation uncertainty on GPS data during field surveys, we considered the majority class inside a 20m radius circle around each GPS position, as the precision of our GPS was 10m. Such buffers are regularly considered in other studies ground surveys (I-Sea, 2023). The ground truth sampling maps showing all the points at each date are provided in Fig. S1.

We then compared the coverage of SAV on these ground truth surveys to the occurrence of detected SAV on the classified satellite maps at the nearest date to the survey. Since the ground truth surveys data were semi-quantitative, while the classified maps were binary (presence/absence), we evaluated the accuracy of the random forest prediction for different thresholds of SAV coverage, and then we plotted the receiver operating characteristic curves (ROC) to determine the most accurate threshold to be used. A ROC curve is a graphical plot that illustrates the performance of a binary classifier model at varying threshold values. We simply selected the threshold that had the highest accuracy on the classified maps, with regard to the ROC curves results (See Results section).

2.5. Regular hydrology field survey

For conservation and monitoring purposes, reserve managers are

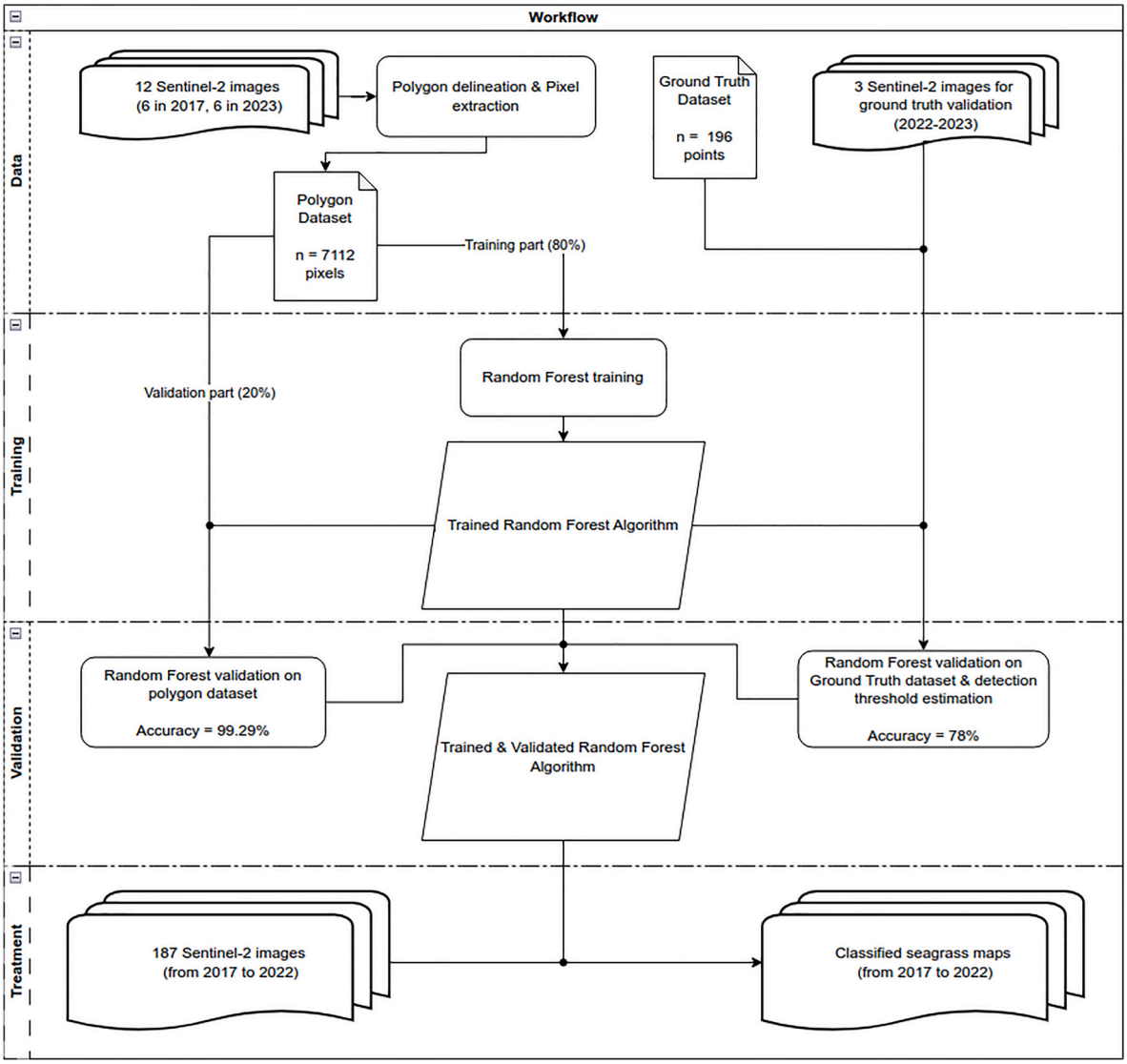


Fig. 2. Flowchart of the method. Flowchart of the data treatment, random forest training and validation, and the mapping of SAV based on Sentinel-2 data.

conducting hydrological surveys every two weeks across the entire reserve, including entry and exit points for water. Some of these surveys are conducted at a central location within the pond (TB5-Centre). The parameters recorded included water temperature (°C), water level (in m on the NGF scale [IGN, 2023], i.e the average altitude compared to the mean sea level), salinity (in g/L), conductivity (mS/cm2), oxygen levels (dissolved oxygen in mg/L, saturation in %) (Fortuny [2022]). After conducing a Variance Inflation Factor analysis (VIF) described in the next section, some of these abiotic parameters were retained to be used as explanatory variables for statistical modelling of the dynamics of the SAV. Fig. 3 represents the full timeseries of abiotic parameters used in the models.

2.6. Statistical analysis

To model the effect of the abiotic parameters on the total area of SAV in the pond, we designed Generalized Linear Mixed Models (GLMM) with the response family beta. We used the beta family since our explained variable (the SAV area, expressed as a percentage of available pond area) does not follow a Gaussian distribution, but rather follows a continuous distribution varying between 0 and 1, with higher density on both extremes. The data distribution we have is comparable to a beta law with parameters $\alpha < 1$ and $\beta < 1$ (Maclachlan [2011]).

The model represents the percentage of detected macrophyte area over the water area (the explained variable), as a function of the abiotic parameters described hereafter. The year was additionally included as a random effect variable.

We tested the co-linearity of the predictors by performing a Variation Inflation Factor (VIF) analysis (Fox and Monette [1992]). This consists in estimating how much the variance of an estimated regression coefficient is increased because of collinearity of the predictors. The values of VIF starts at 1 and has no upper limit. A value of 1 indicates there is no correlation between a given predictor variable and any other predictor variables in the model. A value > 5 indicates potentially misleading correlations among predictor variables in the model, suggesting to use only one among the correlated variables.

We then selected as predictors in the GLMM the variables with lowest VIF values, namely: water temperature, water salinity, water depth, and water oxygen percentage (Fig. S2). The predictors we excluded were water conductivity (highly correlated with the salinity) and the water oxygen saturation (highly correlated with the oxygen percentage).

To identify whether each explanatory variable should be integrated as a linear effect and/or as a quadratic effect, we compared the Akaike's Information Criterion (AIC) values of models for any combination of predictors and their squared values.

The Akaike's Information Criterion (AIC) is a metric used to estimate

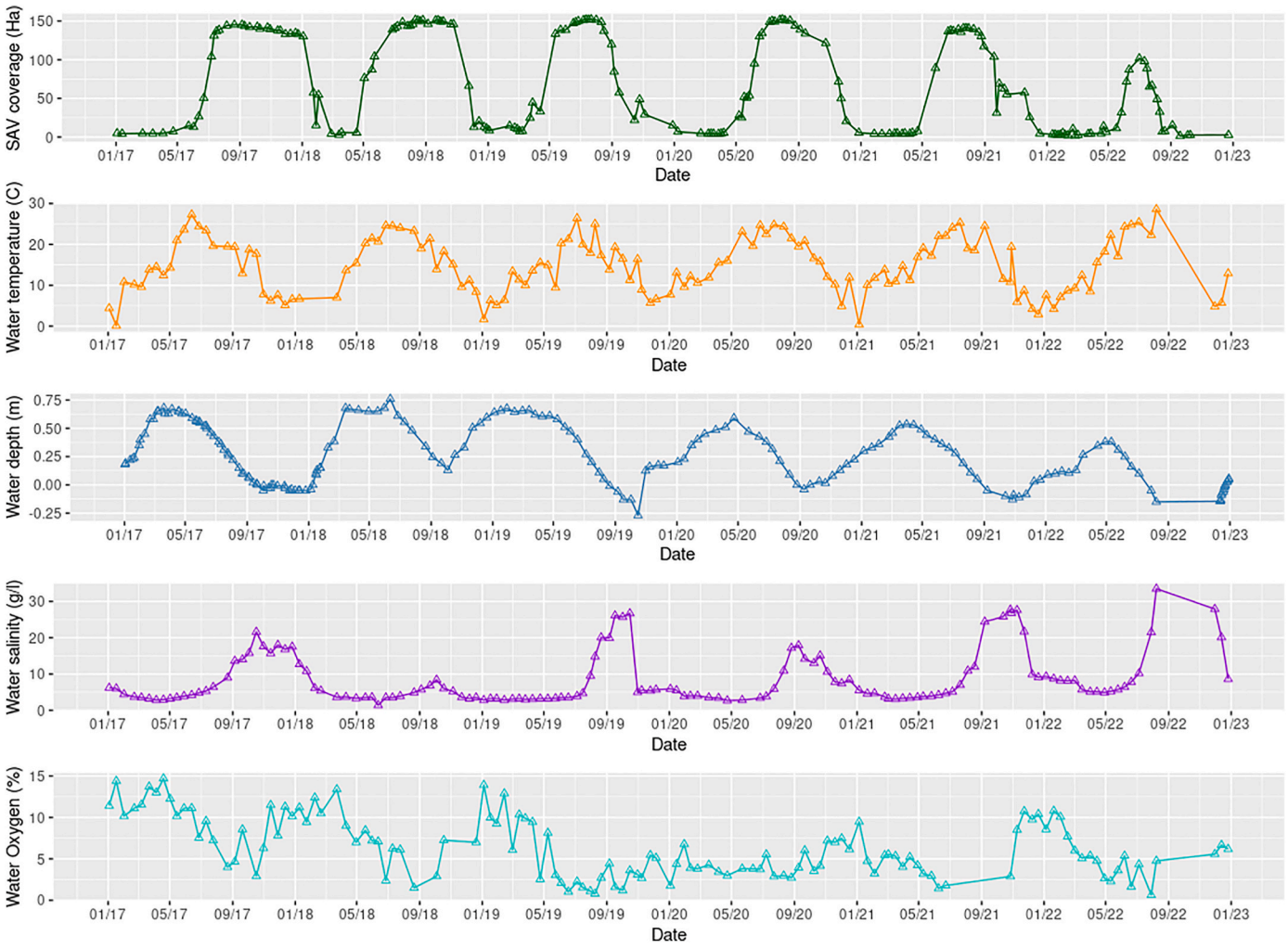


Fig. 3. Timeseries of the abiotic parameters along with the timeseries of the detected SAV area. This is the timeseries of the abiotic parameters considered in the GLMM models, which are sampled every two weeks from January 2017 to December 2022 at the TB5-centre point by the reserve managers. The top graph represents the detected coverage of SAV. We can see that for most times where the water levels are high, the SAV coverage is still low, while when the water level decreases, the SAV coverage is reaching a peak.

prediction error and assess the relative quality of statistical models for a given dataset (Burnham and Anderson, 2004). By comparing a collection of models, AIC evaluates the quality of each model, making it a valuable tool for model comparison and selection. The lower the AIC value is, the better the model fits the data with a parcimonious enough number of parameters. We hence selected two models, M1 and M2.

We call M1 the model with lowest AIC value, which included water temperature as a linear effect, both water depth and water salinity as a quadratic effect, and oxygen level as a linear effect (AIC = −225.30, lower bold line in Table 2).

The second model which we decided to keep (M2) was more parsimonious, considering all the variables above, with the only difference being the water level taken as a linear effect instead of a quadratic effect. It had an AIC value (AIC = −223.94, upper bold line in Table 2)) close to the best model (Burnham and Anderson, 2004).

There were clear inter-annual variations in the surface area of SAV (Fig. 3), which could be the consequence of environmental variations across years unexplained by the selected predictors. We therefore considered the year as a random effect in the statistical model.

We also tested the effect of each predictor independently from the others by making simple models in which we considered only one predictor at a time Table 3.

We performed all calculations in R. Raster manipulation was performed using the "rgdal" (Keitt et al. [2010]) and "raster" (Hijmans [2024]) packages. The "glmmTMB" package (Brooks et al. [2017]) was used to perform beta regression modeling with random effects. Statistical analyses were done using the base "stats" package in R, but also the "car" package for anova analysis.

Table 2
AIC scores comparison of the different GLMM models.

Models	Df	AIC Score
Water Temperature + Water Depth + Water Salinity + Water Oxygen + Year	7	−213.85
Water Temperature + Water Depth + (Water Salinity)^2 + Water Oxygen + Year	**8**	**−223.94**
Water Temperature + (Water Depth)2 + Water Salinity + Water Oxygen + Year	8	−212.59
(Water Temperature)2 + Water Depth + Water Salinity + Water Oxygen + Year	8	−211.86
Water Temperature + (Water Depth)^2 + (Water Salinity)^2 + Water Oxygen + Year	**9**	**−225.30**
(Water Temperature)2 + Water Depth + (Water Salinity)2 + Water Oxygen + Year	9	−224.19
(Water Temperature)2 + (Water Depth)2 + Water Salinity + Water Oxygen + Year	9	−210.67
(Water Temperature)2 + (Water Depth)2 + (Water Salinity)2 + Water Oxygen + Year	10	−224.82

Table 3
Fixed effects of abiotic parameters, each of which was considered independently in a simple model.

Model	Estimate	Std.error	z value	p-value	
Only Water Temperature	0.15776	0.01689	9.342	<2e-16	***
Only Water Depth	−2.5056	0.4654	−5.384	7.3e-08	***
Only Water Depth2	−8.0125	1.7698	−4.527	5.97e-06	***
Only Water Salinity2	−0.006512	0.001991	−3.270	0.001074	**
Only Water Oxygen	−0.20299	0.03848	−5.275	1.33e-07	***

2.7. Computation of SAV lifetimes on pixels

The lifetimes of SAV in local pixels over a year provided complementary information on local persistence dynamics.

The lifetime of a pixel during a given year was the longest consecutive period (in days) during which we detected SAV at this point, from March to March of the next year (to match the biological cycle of *Stuckenia*). We computed this value for any pixel of the pond and for every year. It gives crucial information on whether there are long-living or short-living SAV yearly in a pixel. This information is useful, as it provides an additional insight to quantify the inter-annual variability of the SAV, as well as the proportion of pixels with a given lifetime.

We analyzed the inter-annual variations in mean SAV lifetimes, using the Kruskall-Wallis nonparametric test. To statistically identify which year differed from others, we performed pairwise comparisons of all the years using the post hoc Dunn's test.

2.8. Time of exposure at a minimal water depth

To discuss the effect of the time exposure at certain conditions in water depth on the mean lifetime of the SAV, we computed the time duration in days during which the water level was over a threshold at the GB5 sampling point each year. We selected four water depth thresholds for analysis: 20, 25, 30, and 35 cm (NGF scale). These thresholds were chosen arbitrarily for exploratory purposes. A minimum depth of 35 cm was considered a suitable upper threshold, as field observations from the site managers indicate that the plant begins to struggle under such conditions. Similarly, a minimum depth of 20 cm was considered a reasonable lower threshold to explore. For each threshold modality, we calculated the number of days the water depth was over the threshold (explanatory variable) and correlated it to the mean lifetimes of the SAV.

3. Results

3.1. Random Forest validation (photointerpretated polygon data and ground truth data)

First, the Random Forest model was validated using the 1400 pixels contained in the validation part of the polygon dataset. The Random Forest algorithm had an accuracy of 99.29 %, with a [0.9869, 0.9966] 95 % confidence interval (Confusion matrix in (Table 4)).

Secondly, for the ground truth validation data, we obtained ~78 % accuracy when considering the 50–75 % coverage threshold (Fig. S3) and the ROC curve point corresponding to this threshold was also very distant from the diagonal line (Fig. S4).

We therefore could consider that our model had the best accuracy for this threshold. This means that a pixel classified as a presence on an image most likely corresponds to an above 50 %–75 % SAV coverage on the field.

Table 4
Confusion matrix of the Random Forest algorithm on test data. Accuracy is 99.29 %.

		Model	
		Absence	Présence
Référence	Absence	947	7
	Présence	3	443

3.2. Random Forest feature importance and classified time series

When computing the relative importance of features in the Random Forest, we observed major importance of NIR signal in the detection, followed by the red signal. Green and blue signals were of a relatively smaller importance [Fig. S5].

By applying the trained Random Forest on our complete time series of satellite images, we obtained a total of 187 classified maps of SAV. An example of a classified map at a given date is given in Fig. 4A (namely, May 27th, 2020). The frequency of occupancy of SAV in each pixel from January 2017 to December 2021 is shown in Fig. 4B. This second map gives the information of the regions in the pond where SAV is more often detected.

3.3. Submerged aquatic vegetation cover time series

Fig. 3 shows the time series of the area of detected SAV from the 1st of January 2017 to the 31th of December 2022. It shows the seasonal variation in total SAV area, with minimum values in winter and maximum values in late spring and across all summer, reflecting phenological variation in vegetative development of the perennial *Stuckenia pectinata*.

We found lower peak heights of *Stuckenia* cover at some years, which reflectd a lower maximum occupancy area. We also visually observed differences in the month at which the SAV starts to be detected (mid-year in 2017, earlier in 2019). It is clear that some years could also differ by the duration of the maximum coverage, with long occupancy seasons of ~6–7 months in 2017 and 2018, vs. shorter seasons of ~4 months in 2019 and 2021.

3.4. Abiotic drivers of submerged aquatic vegetation cover variation

As mentioned in the Material and Methods, we decided to keep the two best GLMM models, namely M1 and M2, because their AIC were too close to conclude on a best model. We plotted the SAV coverage as a function of time together with the M1 prediction in Fig. 5.

For both models, we tested the influence of each fixed effect in the model by using the summary function in R, which performs a Student's test of the effect of each predictor.

In both models, we found a significant positive effect of water temperature on SAV coverage (M1: Estimate = 0.19237, p-value <0.05 ; M2: Estimate = 0.218276, p-value <0.05).

We also found a significant effect of water salinity with a quadratic response in the two models (M1: p-value <0.05; M2: p-value <0.05).

In M1, surprisingly, water depth effect on SAV coverage did not seem to be significant (M1: p-value >0.05). But when it was considered as a linear effect in M2, it showed a significant negative effect (M2: Estimate = -4.074181, p-value <0.05).

In both models, we found no significant effect of water oxygenation on the SAV coverage (M1: p-value >0.05; M2: p-value >0.05). Results of the models M1 and M2 are summarized respectively in Tables 5 and 6.

To test for the random effect of the year in each model, we compared the likelihoods of the models with (GLMM) and without the year as a

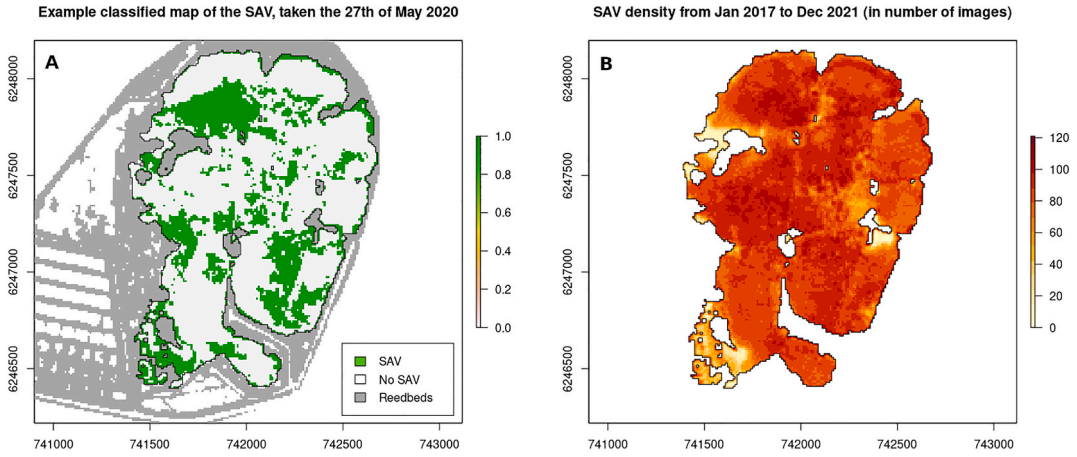


Fig. 4. Random forest classified maps of the detected SAV. (A) This is a classified single image of the main Bagnas pond, taken the 27th of May 2020. Areas occupied by seagrass are represented in green, areas with no detected seagrass are in white. Grey pixels are a mask to represent out of water vegetation (reed-beds), these pixels are not classified by the detection algorithm. (B) This is a cumulated image of the seagrass detection from January 2017 to December 2021. 2022 was excluded due to the different nature of the year (dry period). It gives a visual representation of the preferential locations where the SAV is growing over this time period. The red scale represent the number of images where SAV was detected for each pixel.The coordinates are provided in the Lambert93 projection, using meters as the unit of measurement.

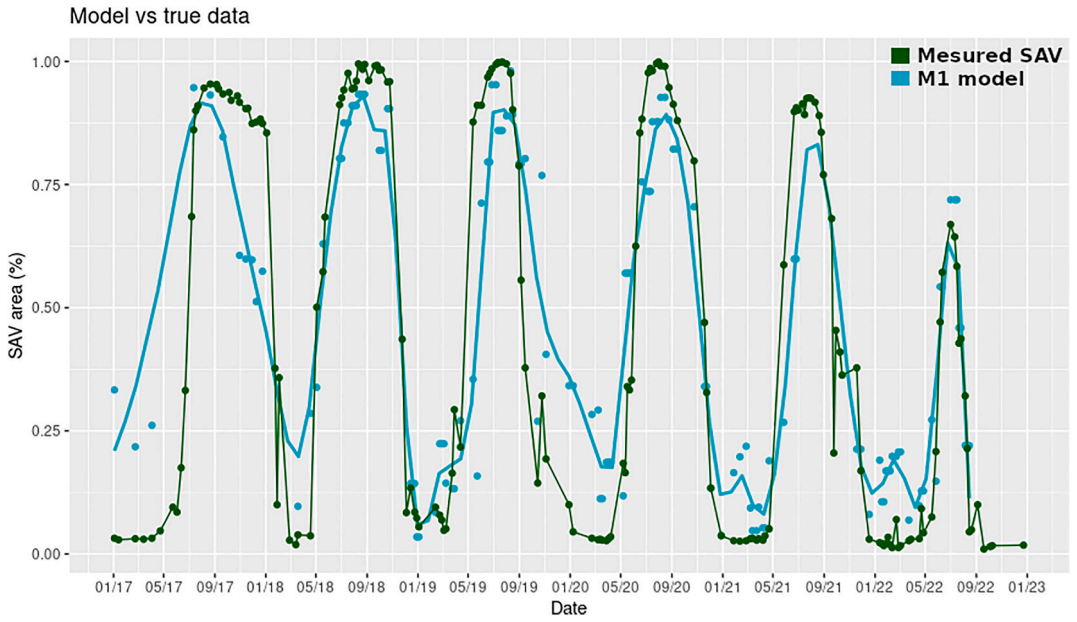


Fig. 5. Timeseries of the detected SAV coverage along with the prediction from the M1 GLMM model. The whole timeseries is represented, from Jan 2017 to Dec 2022. The detected SAV is plotted in green, while the prediction by the M1 model is represented by the cyan points. The cyan curve is a smoothed curve drawn from the predicted points.

Table 5
Fixed effects of abiotic parameters in the M1 model.

Variable	Estimate	Std.error	z value	p-value	
(Intercept)	−4.774258	1.421816	−3.358	0.000785	***
Water Temperature	0.219579	0.021593	10.169	<2e-16	***
Water Depth	1.859025	3.453848	0.538	0.590406	
Water Depth2	−6.968838	3.854147	−1.808	0.070585	.
Water Salinity	0.274470	0.113998	2.408	0.016055	*
Water Salinity2	−0.008618	0.002432	−3.544	0.000394	***
Water Oxygen	0.056936	0.043040	1.323	0.185878	

Table 6
Fixed effects of abiotic parameters in the M2 model.

Variable	Estimate	Std.error	z value	p-value	
(Intercept)	−3.021188	1.000081	−3.021	0.00252	**
Water Temperature	0.218276	0.021671	10.072	<2e-16	***
Water Depth	−4.074181	1.005815	−4.051	5.11e-05	***
Water Salinity	0.153673	0.089916	1.709	0.08744	.
Water Salinity2	−0.007715	0.002385	−3.234	0.00122	**
Water Oxygen	0.033762	0.041399	0.816	0.41477	

random effect (GLM). M1 and M2 were different from their no random effect counterparts (M1: p-value <0.05; M2: p-value <0.05), and both models had a better explanatory power when considering the random effect of the year (M1 with no random effect: AIC = −154.12, with random effect: AIC = −213.85; M2 with no random effect: AIC = −165.29, with random effect: AIC = −223.94) (Table 7). Each predictor had a significant effect on SAV coverage when taken separately in the

Table 7
Comparison of models with and without the random effect of the year.

Model	Df	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	p-value
M1 without random effect	8	−166.07	−142.77	91.035	−182.07		
M1 with random effect	9	−225.30	−199.09	121.650	−243.30	61.23	5.077e-15 ***
M2 without random effect	8	−165.29	−144.91	89.647	−179.29		
M2 with random effect	9	−223.94	−200.64	119.972	−239.94	60.649	6.821e-15 ***

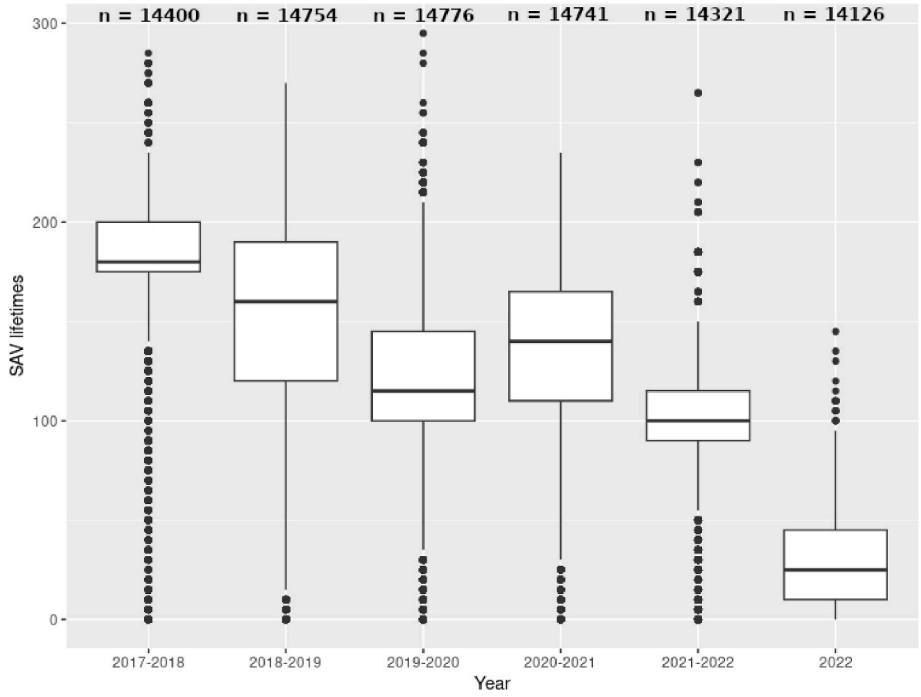


Fig. 6. Boxplot of the SAV lifetime distribution for each year. This plot compares the distribution of SAV lifetime duration for every year. All the years represented have their mean lifetimes significantly different. Sample sizes are given on top of each column, and outliers are represented by the dots.

model, even those that were not significant in M1 and M2. All the estimates and p-values of those simple models can be found in Table 3. This means that, although they aren't co-linear, some predictors could have some confounding effect when considered together.

3.5. Variation in SAV lifetimes between years

The violin plot in Fig. 6 represents the distribution in SAV lifetimes values across years. The thickest parts of the violins are the values of lifetimes we got most often. For each year, the mean lifetime is represented by a red cross. We tested for the annual differences in mean lifetime. All the years were significantly different from each other according to the Kruskal-Wallis non-parametric test (chi-squared = 43698, p-value <0.05), followed by the post-hoc Dunn's test, in which all the p-values were <0.05. We summarized the results of the Dunn's test showing the differences between the years in Table 8. We also represented the lifetimes of the SAV for every pixel and every year, forming a synthetic map of the pond occupancy over every year (in Fig. S6). These maps are informative to understand visually if there are any visible suitability regions for SAV development in the pond. For example in 2020–2021, we observed darker green spots on the north part of the pond, indicating patches of longer lifetime there. For this period, although there were regions where the SAV did not develop at all (indicated by arrows), there was a clear lifetime difference between the north part and the south part of the pond.

Table 8
Results of the Dunn's test used to do a pairwise comparison of every year.

	2017–2018	2018–2019	2019–2020	2020–2021	2021–2022
2018–2019	Z = 25.729 p < 2.2e-16				
2019–2020	Z = 79.148 p < 2.2e-16	Z = 53.87 p < 2.2e-16			
2020–2021	Z = 69.896 p < 2.2e-16	Z = 44.515 p < 2.2e-16	Z = −9.409 p < 2.2e-16		
2021–2022	Z = 101.475 p < 2.2e-16	Z = 76.457 p < 2.2e-16	Z = 22.747 p < 2.2e-16	Z = 32.152 p < 2.2e-16	
2022	Z = 189.074 p < 2.2e-16	Z = 164.753 p < 2.2e-16	Z = 110.9856 p < 2.2e-16	Z = 120.487 p < 2.2e-16	Z = 87.955 p < 2.2e-16

4. Discussion

The estimation and monitoring of SAV coverage are major objectives for conservation purposes. In this respect, study in shallow natural lagoon ecosystems such as the Bagnas reserve give the opportunity to have an in-depth understanding of their behaviour and variations. We have successfully investigated the variability of SAV coverage and found that there are variations both within and between years.

In this section, we discuss the reliability of our detection method and its validation, especially in relation with the specificities of the Bagnas ecosystem, and we discuss the relations found between SAV occupancy and abiotic factors. We also provide an overview of the perspectives that such studies can convey to better understand and manage shallow lagunary ecosystems.

4.1. Remote sensing detection and validation

The specificity of our study is that we used both validation on polygons, and on field (ground truth) data, to test the reliability of our classification procedure. In fact, the RF could be nicely calibrated on the polygon dataset (validation of 99 % accuracy), but proved less precise when validated on ground truth data (~78 % accuracy).

These accuracies need to be interpreted in a different manner. The random forest validation accuracy of 99 % suggest that our classification algorithm works very well on data extracted from polygons. It consists of an occurrence data to occurrence data comparison (binary to binary). We believe that this extremely good validation result is due to the photointerpreted nature of both the training data and the validation.

In the other hand, the ground truth dataset validation had two goals: The first goal was to find out the threshold of ground truth coverage of SAV for which the detection goes from negative to positive. It consists of a coverage data to occurrence data comparison (semi-quantitative to binary). We found that this threshold was most likely between 50 % and 75 % of ground truth SAV coverage. The second goal was to assess the accuracy at this threshold, and it was up to 78 %. We find a 78 % accuracy quite satisfying, since other studies using remote sensing to assess macrophytes distribution found similar or lower accuracy when comparing their classification to ground truth data (Traganos et al. [2022]).

In our case, this accuracy might be higher if we had available images at the exact date of the ground truth surveys. We have endeavored to use the available image closest to the survey date. However, even with the best possible correspondance, there could still be a time gap of up to 8 days between the ground truth survey and the image used. While gap-filling methods could have been applied to minimize this delay, these approaches can introduce additional challenges, such as selecting an appropriate interpolation model. The main difficulty in detecting SAV is their submerged nature at the start of the season, and for some macrophytes other than *Stuckenia*, this can persist throughout the entire season (Duffy et al. [2018]). High turbidity in the water column can further impede detection, particularly when the water column is large relative to the size of the SAV, making early-season detection especially challenging. We chose not to take into account the turbidity in the classification scheme of satellite data. In fact, in our case, it is difficult to identify and isolate this effect, considering that turbidity is very variable in space and can be caused by various factors (can be caused by bird foraging for example).

4.2. Limitations in the field measurements

This study has been made possible by the field measurement of several abiotic factors of primary importance, discarding other possible abiotic factors. In addition, the measurements were made generally at a few points in space. Though this is in contrast with the high spatial resolution of SAV data that can be collected through satellite image classification, we believe that our study of environmental driver effects provides a first important step.

More specifically, we expected that water temperature and water depth are spatially homogeneous within the pond. Also, temperature is impacted by sun exposure, which is the same over the whole pond (no high vegetation close to the pond). Temperature can also be impacted by the presence of SAV, the more SAV coverage there is, the cooler the water temperature is. This phenomenon is likely to happen when *Stuckenia* shoots are floating and create a kind of "vegetal curtain" over the water surface, absorbing and reflecting the sunlight in the stages of greatest development, but variations in temperature are likely to be small. Water depth was also relatively homogeneous, given the flat topography of the Bagnas site. Our data for turbidity, consisting in a survey at only one point of the Bagnas is probably not informative enough, and cannot reflect the overall turbidity of the pond.

In contrast, salinity can be fairly heterogeneous in the pond, depending on the season, with variations of $\pm$ 4 g/L from west to east in the pond (assessed when we did the ground truth SAV coverage surveys). In this paper, we made the assumption that the salinity surveyed at the central point of the Bagnas pond was representative for the whole salinity in the pond, yet this could be improved by investigating the spatial variation of the abiotic parameters and their impact in greater details.

We did not measure nutrient concentrations in our study, although they can impact macrophyte development. In the Bagnas pond, the nutrients are likely to arrive from the north west, where the freshwater canal flows into the pond. Visually, we found that, indeed, the north-west of the pond seems to be a very suitable spot for the SAV to grow early in the season, and to maintain itself sometimes during the whole season, suggesting the importance of nutrients for suitability. It may be measured and tested in further studies. This north-west freshwater canal also brings water for longer periods in times of droughts, which also increase the suitability of this spot of the pond.

In addition, the nature and composition of sediment, although not studied in our case, can play a significant role in the distribution of *Stuckenia*. In some studies it is generally found that S. prefers muddy substrates to sandy substrates. On site we found muddy substrate over most of the pond, and a sandy substrate in the compartments to the west, where SAV growth was in fact more limited. The quantity and availability of nutrients in the sediments and the historical structures of the lagoon resulting from salt production (salt tables, rock formations, etc.) may also partly explain the spatial distribution and dynamics of the SAV.

4.3. Environmental drivers of SAV development in shallow lagunary ecosystems

Our study shows that SAV development increases linearly with water temperature. This suggests that in the conditions studied here the maximal physiological limit that impedes SAV development was not attained yet.

Conversely, water salinity has a significant quadratic effect in both studied models, with a peak of SAV cover at 16 g/L in M1 and at 10 g/L in M2. We know that *Stuckenia* tolerates a wide range of salinity concentration in the water (typically between 0 and 10 g/L). Here, we find an optimum in both cases. Note that salinity is also correlated to water level, which implies that the lower the water level, the higher the salt concentration in the water.

The water depth alone was not a significant predictor when considered as a quadratic effect (in M1), however it had a significant negative effect when considered linear (in M2). This negative effect could seem counterintuitive, since in shallow waters, the plant needs a minimum amount of water depth to grow. These results show that SAV coverage is indeed more important when water is low, corresponding to times of the year with high development of the SAV, hot temperatures, and lower water level. Hence, the underlying mechanism relating water level and SAV coverage is more indirect. The SAV starts growing earlier in the year, at times where temperatures are not very high and where water

level is higher. In other words, the SAV early growth is delayed compared to the water height. This becomes evident when examining Fig. 3: the water height increases early in the season, yet no SAV is detected during this period. It is only after the water height reaches its peak that SAV begins to increase.

With this result in mind, identifying the factors influencing SAV lifetimes becomes a rather subtle task. It may be beneficial to analyze water levels in a more temporal context. For instance, a metric such as the duration for which the SAV remains submerged below a certain water height threshold each year could potentially provide a more meaningful measure.

By using a single value of water exposure per year, we shifted our focus from the full distribution of SAV lifetimes to their average annual lifetime. We explored potential correlations between these quantities and found significant correlations between the mean lifetimes of SAV and the 30 cm and 35 cm water depth thresholds (Figure S7 and Figure S8). This would suggest that maintaining a water depth greater than 30 cm or 35 cm for extended periods positively impacts SAV lifetimes in the Bagnas (both p-values <0.05). In contrast, no significant correlations were observed for the 20 cm and 25 cm thresholds.

However, with only six data points, interpreting the correlation remains difficult, even if it is significant for two water exposure thresholds. The correlation coefficient may be heavily influenced by the low mean lifetime observed in 2022, so we refrain from drawing any definitive conclusions.

If this result could be replicated in future studies or across additional years, it would suggest that *Stuckenia* requires a critical water depth for a specific duration to thrive. This period of submersion likely varies between years, partially influencing the lifetimes of SAV in the pond.

Concerning the effect of oxygen, it was not significant in the models considered. The oxygen rate is more likely to be an indicator of the development phase of the SAV, however with a temporal shift with SAV development. The photosynthetic activity of *Stuckenia* makes the water oxygen level rise until mid-late season, and then the organic matter decomposition takes the oxygen levels down again (oxydation of organic matter). So the oxygen levels measured in the water is more likely to be considered as a consequence of the photosynthetic activity of the SAV (Silva et al. [2009]). Furthermore, oxygen concentration is largely dependent on other factors such as water temperature (related to the season), the wind, eutrophication level (conditioning phytoplankton development, but also the development of light competitors like microalgea (Waycott et al. [2009]). This makes the understanding of oxygen rates with respect to SAV coverage a very complex issue.

An other important point related to *Stuckenia* and the modeling of its dynamic is that the plant seems to be sensitive to early season parameters for rapid development (Spencer [1986]). This can be observed in the coverage profiles, oscillating quickly between two states: either the pond is detected mostly empty of SAV, or almost full. This is the main reason why we choose to use the beta law in the GLMM models, which can depict such data distribution. Although in this work, we considered the impact of the parameters to be the same across the whole season, a complementary approach would be to have two separate models: one for the early season growing period, and one for the mid season to the declining phase.

In a rather speculative way, one can also think about the possible relation between turbidity and SAV coverage. An interesting direct effect turbidity can have on *Stuckenia* is that, in some cases where the turbidity rises, the light exposure decreases, and the plant reacts by allocating more resources in shoot elongation as an adaptive response (Spencer [1986]). In such cases, the detection of SAV might increase faster than expected, depending on the strength of the adaptive response from the plant. On the classified time series, we observed that there could be a very rapid increase in detected SAV. Sometimes the SAV coverage went from intermediate value to full coverage from one image to the next during the growth period. Alternatively, this rapid increase could be more likely explained by the fact that *Stuckenia* can show very high productivity under favourable conditions. In fact, some studies have described a productivity up to 16g/m2/day of organic matter in some environments (HowardWilliams et al. [1986], Purohit and Singh [1987]). Therefore, within the period between two images -sometimes 15 to 30 days-, many pixels would likely reach the detection threshold.

5. Conclusion and perspectives

Understanding the seasonal variability of SAV coverage is crucial for effective management of the Bagnas lagoon ecosystem.

In this paper we studied the relationship between the detected SAV and the abiotic factors most likely impacting the SAV distribution and we have analyzed the statistical determinants for the spatio-temporal variation of the occupation of *Stuckenia pectinata* in the Bagnas pond. The collection of this data via remote sensing detection and classification over 6 years has allowed us to answer the questions addressed in the Introduction. We studied which abiotic parameters had a significant effect on the SAV coverage in such shallow lagoon ecosystems. We found that temperature, salinity and water depth are the main determinants of SAV growth in the Bagnas pond.

We saw that SAV coverage seasonal variation closely follows seasonal variation of the environmental parameters. Perturbation of these seasonal parameters might impact the SAV drastically, as observed in 2022, when a significant heatwave event occurred in southern France, causing the pond to dry up unusually early in the season. Despite *Stuckenia*'s well-documented rapid growth capabilities, the SAV did not have sufficient time to fully colonize the pond that year. Finally, we detected clear inter-annual variation in the SAV mean lifetimes.

Several lines of research to further use and improve our detection and modelling approach can be proposed. The first one would be to apply on other wetland types where *Stuckenia* populations are generally found, keeping in mind that different depth and turbidity in other contexts are known to be significant issues. If water depth is too large in such other wetland types, the method needs to be adapted by, at least, estimating and taking into account the water attenuation coefficient (Dekker et al., 2006).

This method could also be generalized and applied to the detection of other macrophytes. A potential limitation here is the re-calibration of the Random Forest algorithm for the detection of the new target species, as the spectral signature of other macrophyte species will likely be different from *Stuckenia*'s.

As a consequence of the influence of abiotic factors on SAV distribution, some macrophytes are known to be bio-indicators of the ecosystem's health. With the model presented in this paper, we have the possibility to predict the SAV coverage, based on the significant parameters we identified. The water depth is directly regulated by the reserve managers, making this parameter the easiest to control. The managers also have an hydrological model to predict the water salinity. Water temperature could be predicted using the air temperature, hours of enlightenment, and wind related parameters. With a simultaneous estimate of these 3 parameters at any date, we could predict the associated SAV total area over the pond, allowing improved monitoring and management of the reserve.

Another complementary approach would be to make assumptions on the actual biological and ecological processes underlying the dynamics of the SAV in such an environment, which would be responsible for the spatio-temporal distribution of *Stuckenia* and the patterns we observe on the time series. In further studies we could use a combination of some already existing models to create a more complex, hybrid, mechanistic model. We could use cellular automata, which might be relevant to the grid nature of images. To model both small distance propagation and long distance colonization, we could use diffusion models taken from physics (Ruiz-Reynés et al. [2020]). Such mechanistic models would allow us to understand the SAV dynamics based on causal factors rather than solely statistical effects.

CRediT authorship contribution statement

A. Bernard: Writing – original draft, Methodology, Investigation, Data curation. **S. Alleaume:** Methodology. **X. Fortuny:** Investigation. **F. Munoz:** Writing – original draft, Methodology, Conceptualization. **E. Pitard:** Writing – original draft, Methodology, Conceptualization.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

This project was supported by the LabEx NUMEV (ANR-10-LABX-0020) within the I-Site MUSE (A.B, F.M., E.P.) and by Region Occitanie (A.B.). Guillaume Papuga and Francesca Rossi are acknowledged for fruitful discussions.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at https://doi.org/10.1016/j.ecss.2025.109261.

Data availability

Data will be made available on request.

References

Bensettiti, F., Bioret, F., Roland, J., Lacoste, J.-P., 2004. Cahiers d'habitats : Habitats côtiers. fr. tome 2. : Documentation française, Paris.
Bornette, G., Puijalon, S., 2010. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. Aquat. Sci. 73 (1), 114. https://doi.org/10.1007/s00027-010-0162-7.
Breiman, L., 2001. Mach. Learn. 45 (1), 5–32. https://doi.org/10.1023/a:1010933404324, 10.1023/a:1010933404324.
Brooks, M.E., Kristensen, K., van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., Skaug, H.J., Mächler, M., Bolker, B.M., 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. The R Journal 9 (2), 378–400. https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066, 10.32614/RJ-2017-066.
Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2004. Model selection and multimodel inference. Springer, New York. https://doi.org/10.1007/b97636.
Calero, Sara, Colom, William, Rodrigo, María A., 2015. The phenology of wetland submerged macrophytes related to environmental factors. Limnética (34), 425–438. ISSN 1989-1806. doi: 10.23818/limn.34.32. https://limnetica.net/documentos/limnetica/limnetica-34-2-p-425.pdf.
Chambers, P.A., Lacoul, P., Murphy, K.J., Thomaz, S.M., 2007. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. Hydrobiologia 595 (1), 926. https://doi.org/10.1007/s10750-007-9154-6.
Dekker, A., Brando, V., Anstee, J., Fyfe, S., Malthus, T., 2006. Remote sensing of seagrass ecosystems: use of spaceborne and airborne sensors. Springer, Netherlands, pp. 347–359. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_15.
Duffy, J.P., Pratt, L., Anderson, K., Land, P.E., Shutler, J.D., 2018. Spatial assessment of intertidal seagrass meadows using optical imaging systems and a lightweight drone. Estuar. Coast Shelf Sci. 200, 169180. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.11.001.
Fortuny, X., 2022. Connaissance et suivi continu du patrimoine naturel du site du bagnas - protocoles, p. 53. Technical report, ADENA.
Fox, J., Monette, G., 1992. Generalized collinearity diagnostics. J. Am. Stat. Assoc. 87 (417), 178183. https://doi.org/10.1080/01621459.1992.10475190.
Ganie, A., 2017. Reproductive ecology of potamogeton pectinatus l. (= *Stuckenia pectinata* (l.) börner) in relation to its spread and abundance in freshwater ecosystems of the kashmir valley, India. Trop. Ecol. 57.
Hijmans raster, R.J., 2024. Geographic data analysis and modeling. URL. https://rspatial.org/raster.Rpackageversion3.6-27.
Houngnandan, F., Kéfi, S., Deter, J., 2020. Identifying key-conservation areas for posidonia oceanica seagrass beds. Biol. Conserv. 247, 108546. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108546.
HowardWilliams, C., Law, K., Vincent, C.L., Davies, J., Vincent, W.F., 1986. Limnology of lake waikaremoana with special reference to littoral and pelagic primary producers. N. Z. J. Mar. Freshw. Res. 20 (4), 583597. https://doi.org/10.1080/00288330.1986.9516179.
i-Sea, 2023. Méthode d'évaluation de l'état de conservation des « Lagunes côtières » d'intérêt communautaire (UE 1150*) - Etude cartographique mutualisée « Surface des herbiers » (indicateur n°3). Rapport d'étude, Office Français de la Biodiversité, p. 72p.
IGN, 2023. Les réseaux de nivellement français. URL. https://geodesie.ign.fr/index.php?page=reseaux_nivellement_francais.
Kantrud, H., 1990. Sago Pondweed (Potamogeton Pectinatus l.): A Literature Review. U. S. Fish and Wildlife Service.
Keitt, T., Bivand, R., Pebesma, E., Rowlingson, B., 2010. Rgdal: Bindings for the Geospatial Data Abstraction Library.
Lepareur, F., Bertrand, S., Morin, E., Le Floc'h, M., Barre, N., Garrido, M., Riera, L., Mauclert, V., 2018. État de conservation des « Lagunes côtières » d'intérêt communautaire (UE 1150*), Méthode d'évaluation à l'échelle du site – Guide d'application (Version 2). Rapport UMS PatriNat/Muséum national d'Histoire naturelle, Pôle-relais lagunes méditerranéennes, 73 pp. Technical report.
Liaw, A., Wiener, M., 2001. Classification and regression by randomforest. R-Journal 23, 11.
Maclachlan, F., 2011. Beta distribution. http://demonstrations.wolfram.com/BetaDistribution/.
Macreadie, P., Baird, M., Trevathan-Tackett, S., Larkum, A., Ralph, P., 2014. Quantifying and modelling the carbon sequestration capacity of seagrass meadows a critical assessment. Mar. Pollut. Bull. 83 (2), 430439. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.07.038.
Menu, M., Papuga, G., Andrieu, F., Debarros, G., Fortuny, X., Alleaume, S., Pitard, E., 2021. Towards a better understanding of grass bed dynamics using remote sensing at high spatial and temporal resolutions. Estuar. Coast Shelf Sci. 251, 107229. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107229, 10.1016/j.ecss.2021.107229.
Ohare, M.T., Aguiar, F.C., Asaeda, T., Bakker, E.S., Chambers, P.A., Clayton, J.S., Elger, A., Ferreira, T.M., Gross, E.M., Gunn, I.D.M., Gurnell, A.M., Hellsten, S., Hofstra, D.E., Li, W., Mohr, S., Puijalon, S., Szoszkiewicz, K., Willby, N.J., Wood, K. A., 2017. Plants in aquatic ecosystems: current trends and future directions. Hydrobiologia 812 (1), 111. https://doi.org/10.1007/s10750-017-3190-7.
Papuga, G., Andrieu, F, 2018. Les macrophytes et les végétations aquatiques de la Réserve Naturelle Nationale du Bagnas. Inventaires, état de conservation et indicateurs de suivis des lagunes temporaires et permanentes. Conservatoire botanique national méditerranéen de PorquerollesTechnical report.
Purohit, R., Singh, S., 1987. Niche response surfaces and productivity estimates of macrophytes in lake nainital, central himalaya, India. Aquat. Bot. 29 (1), 4962. https://doi.org/10.1016/0304-3770(87)90028-3.
Qi, J., Chehbouni, A., Huerte, A.R., Kerr, Y.H., Sorooshian, S., 1994. A modified soil adjusted vegetation index. Rem. Sens. Environ. 48, 119–126.
Rodrigo, M.A., Calero, S., 2019. Phenology of macrophytes in coastal environments: Utricularia australis (r. br.) and *Stuckenia pectinata* (l.) börner in an interdunal pond within the albufera de valència natural park. Limnética 38 (1), 317–334. https://doi.org/10.23818/limn.38.05, 10.23818/limn.38.05.
Ruiz-Reynés, D., Schönsberg, F., Hernández-García, E., Gomila, D., 2020. General model for vegetation patterns including rhizome growth. Phys. Rev. Res. 2, 023402, 10.1103/PhysRevResearch.2.023402. https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevResearch.2.023402.
Silva, J., Sharon, Y., Santos, R., Beer, S., 2009. Measuring seagrass photosynthesis: methods and applications. Aquat. Biol. 7, 127141. https://doi.org/10.3354/ab00173.
Spencer, D.F., 1986. Early growth of potamogeton pectinatus l. in response to temperature and irradiance: morphology and pigment composition. Aquat. Bot. 26 (18). https://doi.org/10.1016/0304-3770(86)90002-1.
Traganos, D., Lee, C.B., Blume, A., Poursanidis, D., imek, H., Deter, J., Mai, V., Montefalcone, M., Pergent, G., Pergent-Martini, C., Ricart, A.M., Reinartz, P., 2022. Spatially explicit seagrass extent mapping across the entire mediterranean. Front. Mar. Sci. 9. https://doi.org/10.3389/fmars.2022.871799.
Veettil, B.K., Ward, R.D., Lima, M.D.A.C., Stankovic, M., Hoai, P.N., Quang, N.X., 2020. Opportunities for seagrass research derived from remote sensing: a review of current methods. Ecol. Indic. 117, 106560. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106560.
Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J.B., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Short, F.T., Williams, S.L., 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatenscoastal ecosystems. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 106 (30), 1237712381. https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106.
Wersal, R.M., Madsen, J.D., McMillan, B.R., Gerard, P.D., 2006. Environmental factors affecting biomass and distribution of *Stuckenia pectinata* in the heron lake system, Minnesota, USA. Wetlands 26 (2), 313–321. https://doi.org/10.1672/0277-5212(2006)26[313:efabad]2.0.co;2, 10.1672/0277-5212(2006)26[313:efabad]2.0.co;2.

4.3 Perspectives et ouverture sur l'aspect spatial

Dans ce papier, nous avons abordé la problématique des facteurs environnementaux sous un angle corrélatif, en s'aidant d'outils de modélisation statistique, et non causal par une approche de modélisation plutôt axée sur les mécanismes. Néanmoins, la modélisation statistique de l'effet des facteurs environnementaux sur le couvert d'herbier dans sa globalité constitue un premier pas important pour préciser les mécanismes sous-jacents régissant la dynamique observée de l'herbier. Maintenant que les effets des paramètres du milieux sont mieux décrits, la perspective s'ouvre de développer un modèle mécaniste, véritablement orienté sur les processus, eux-mêmes dépendants des paramètres environnementaux.

Cependant, même en l'état actuel, il y a déjà quelques utilités très concrètes à ce travail, notamment pour les gestionnaires de la réserve. Dans un premier temps, nous sommes en mesure de produire et visualiser des cartes de présence de l'herbier à partir de n'importe quelle image Sentinel-2 contenant les 4 bandes résolues à 10m. Parallèlement, grâce au modèle statistique proposé dans l'article plus haut, il est ainsi possible de faire des prédictions de surface occupée d'herbier dans le cadre de plans de gestions, offrant donc des outils concrets pour les gestionnaires

La prédiction de la surface d'herbier grâce au modèle est rendue possible à toute date, à condition d'avoir simultanément les valeurs prédites de température de l'eau, de hauteur d'eau au point gb5, et de salinité à cette même date. Ces 3 variables d'entrée sont d'une certaine façon déjà accessibles aux gestionnaires. Il existe déjà des modèles pour prédire la température de l'eau à l'aide de la température de l'air (PICCOLROAZ et al., 2013) et qui pourraient êtres appliqués au cas du Bagnas. Les gestionnaires disposent aussi d'un modèle de gestion hydraulique qui permet d'estimer la salinité de l'eau en fonction du débit des différentes arrivées d'eau de l'étang. Et enfin la profondeur au point GB5 est un paramètre sur lequel les gestionnaires ont directement la main, par l'ouverture ou la fermeture des écluses de gestion hydraulique.

Les modèles sont généralement plus limités pour prédire les événements rares. Dans notre cas on notera avec une certaine satisfaction, que même en cas d'assec total en 2022, et de fin de saison précipité, le modèle tire tout de même une bonne estimation de la surface totale d'herbier. C'est un point fort de ce modèle, il permettra aux gestionnaires d'avoir un estimateur en cas de perturbations prévues ou non. C'est un élément important car dans un contexte de réchauffement climatique actuel, les événements extrêmes qui causent des perturbations seront de plus en plus fréquents. Ainsi, disposer d'outils prédictifs relativement flexibles à ces conditions tout en gardant une bonne fiabilité est d'intérêt capital.

Une autre contrainte de gestion grandissante est la restriction, de plus en plus tôt dans l'année, d'apport en eau douce via le canal du midi. Dans un futur proche et en raison de mesures gouvernementales, les gestionnaires seront peut-être contraints de limiter l'arrivée d'eau douce, et de la remplacer par de l'eau salée venant de l'étang de Thau (cf. Chapitre 6). Cela pourrait avoir un effet sur l'herbier de *Stuckenia*, qui tolère l'eau salée mais néanmoins est plus souvent présent dans de l'eau douce.

Le modèle présente cependant un potentiel de généralisation assez faible. Il paraît difficile d'appliquer ce modèle à d'autres lagunes, à moins que leurs conditions ne soient similaires aux conditions atypiques du Bagnas : herbier largement mono-spécifique, faible profondeur, fond homogène, grande exposition thermique et substrat majoritairement vaseux.

Dans cet article, nous avons momentanément mis de côté l'aspect spatial pour deux raisons. Premièrement, dans un souci de simplification et d'utilité. En effet, dans un premier temps il n'est pas forcément utile aux gestionnaires de connaître exactement où l'herbier va se développer. Il est plutôt question de le concevoir comme une quantité de ressources, une biomasse totale qui va être utilisée par les herbivores. Avoir une idée de la surface totale et donc être en mesure d'estimer une quantité de ressource (biomasse) paraît plus utile dans le cadre de la gestion. Du point de

vue statistique, ajouter la dimension spatiale complexifie le problème et aurait probablement réduit la précision du modèle, diminuant ainsi les capacités prédictives globales du modèle.

L'autre aspect est plutôt d'ordre méthodologique, et concerne une limitation dans les données d'entrée. Pour produire un modèle statistique à l'échelle du pixel, il faut des données d'entrée à l'échelle du pixel. Donc dans l'idéal, nous aurions eu besoin de données de température, de niveau d'eau, et de salinité pour un grand nombre de pixels. Dans le cadre de relevés terrain ce n'est pour l'instant pas réalisable avec une grande fréquence temporelle tel que dans le relevé hydrologique utilisé. Néanmoins, il aurait peut-être été envisageable d'interpoler entre les quelques points dans l'espace dont on dispose dans le relevé hydrologique. La précision serait alors discutable, une interpolation linéaire paraît très simpliste et pas forcément fidèle à la réalité. Cela peut être une piste méthodologique à explorer si émerge le besoin de connaître plus précisément les paramètres abiotiques qui régissent la distribution spatiale de l'herbier dans l'étang.

Cependant, les paramètres abiotiques ne sont pas les seuls déterminants de la localisation de l'herbier. Son fonctionnement rhizomateux suggère que les mécanismes ont aussi beaucoup d'importance afin d'expliquer son développement dans l'espace, notamment après perturbation importante. C'est ce que nous allons étudier dans le chapitre suivant.

Chapitre 5

Description et quantification de la dynamique spatiale de l'herbier

5.1 Contexte et introduction

Dans le chapitre 3, nous avons mis en avant une méthode pour classer les images satellite afin de représenter l'occupation de l'herbier sur l'étang du Bagnas en 2 classes. Les images classées ont été utilisées dans le chapitre précédent (4) afin de décrire le recouvrement de l'herbier sur l'étang dans son ensemble. Nous nous sommes focalisés sur une métrique agrégée, l'aire de recouvrement, afin d'étudier la dynamique temporelle de l'herbier ainsi que l'effet des paramètres environnementaux sur celle-ci. La spatialisation du recouvrement de l'herbier n'a donc pas été prise en compte. Ce chapitre est destiné à décrire cette spatialisation de l'herbier par des métriques quantitatives développées dans le but de décrire les paysages et leurs changements dans le temps.

5.1.1 Modèles conceptuels

La compréhension des motifs spatiaux ainsi que leur variation dans le temps est aujourd'hui un sujet très etudié dans les domaines de l'écologie et de la conservation (VITOUSEK, 1994, FLETCHER et FORTIN, 2019). Les méthodes développées dans ce

cadre sont appliquées à de nombreuses problématiques comme la fragmentation et la perte des habitats (FAHRIG, 2001, FAHRIG, 2003), l'intensification de l'agriculture (EWERS, SCHARLEMANN et al., 2009), l'agroforesterie (BROCKERHOFF et al., 2008) ainsi que l'urbanisation (BLAIR, 1996, GRIMM et al., 2008).

Afin de pouvoir interpréter les changements de motifs spatiaux en écologie, il est nécessaire de se placer dans un modèle conceptuel. Il s'agit de représenter le fonctionnement spatial de l'écosystème de manière simplifiée. Ces modèles varient en complexité selon que l'on considère l'environnement comme discret ou continu.

Parmi les modèles les plus précoces, et qui ont d'ailleurs animé de nombreux débats scientifiques nous pouvons certainement citer les modèles dits "en îles", issus des approches de biogéographie insulaire, et des modèles de métapopulations (MACARTHUR et WILSON, 1967, HANSKI, 1999). Ces modèles simples considèrent des îles discrètes, ou des zones appartenant à une seule et même catégorie. Les motifs spatiaux sont alors généralement quantifiés par la taille des îles, ou l'espacement entre celles-ci (on parle d'isolation) mais leurs formes dans l'espace n'est toutefois pas explicite.

Bien que ces modèles suscitent encore un intérêt auprès des théoriciens, ils ont été étendus et en partie remplacés par les modèles dits "en mosaïque de patchs". Dans ce dernier, on considère que les patchs, analogues aux îles précédemment, peuvent adopter une forme dans l'espace. On considère aussi qu'il peut y avoir plusieurs "types" de patchs, parfois en interaction, matérialisant ainsi une mosaïque (parfois appelée paysage). Ces modèles conceptuels, plus complexes que les modèles en îles, ont été utilisés pour étudier la variation temporelle de motifs spatiaux, notamment pour étudier les changements d'occupation des sols (FISCHER et LINDENMAYER, 2007).

Il existe bien sûr des modèles conceptuels plus complexes pour décrire les systèmes biologiques, répondant à la critique majeure de considérer l'environnement

comme continu comme le modèle dit “du continuum” (CUSHMAN, GUTZWEILER et al., 2010).

Afin de décrire et quantifier les motifs spatiaux de l’herbier dans l’étang du Bagnas, et étant donné la nature quantitative et spatialisée des cartes classées, dans ce chapitre nous ferons usage du modèle conceptuel de la mosaïque de patchs.

5.1.2 Echelle et quantification

La première chose importante, c’est la question de l’échelle. Nous allons nous baser à l’échelle de l’étang. Étant donné que la résolution des images est de 10m, il serait en effet imprécis de tenter toute analyse à l’échelle de chaque plante unique. Chaque pixel de présence peut être décrit comme une zone de 100m2, dans laquelle il réside majoritairement un recouvrement relativement élevé d’herbier (voir chapitre 3 pour le seuil détecté). Un amas regroupé de pixels de présence sur les images, pourra être qualifié de “patch”. Nous allons nous référer à ce terme de patch afin de décrire une zone composée de plusieurs pixels où l’on détecte une présence d’herbier.

S’intéresser à ces motifs spatiaux et leurs changements temporels nécessite dans un premier temps de les quantifier. Cette quantification est généralement faite à partir de données spatiales discrètes, prenant la forme de cartes qualitatives (MCGARIGAL, CUSHMAN et al., 2002, MCGARIGAL, TAGIL et al., 2009). Ces données décrivent les caractéristiques biologiques d’intérêt de la zone d’étude comme l’habitat, l’occupation des sols, ou les écotones. Les données satellitaires s’avèrent donc particulièrement utiles dans cette optique car elles permettent de représenter le paysage sur un plan, à condition de pouvoir déterminer des classes d’intérêt pour les pixels.

Malgré la nature simplificatrice des données qualitatives, décrire et quantifier les motifs spatiaux peut s’avérer être une tâche complexe. Il existe en effet une multitude d’approches différentes. Certaines approches se basent à l’échelle des pixels (VOGT et al., 2007). D’autres, plus répandues, se basent à une échelle plus large, se

focalisent sur les zones spatiales que matérialisent les pixels de même nature, formant ainsi des mosaïques catégorielles sur les images (CUSHMAN, MCGARIGAL et al., 2008). Finalement et dans d'autres approches plus complexes, on note parfois l'intégration directe de la variable temporelle (WALZ et al., 2016).

Sur les cartes classées, la distribution de l'herbier se présente sous forme de patchs de présence, entourés de zones d'absence (ou de moindre recouvrement). Cette configuration peut s'apparenter à une mosaïque composée de deux catégories distinctes.

La majorité des analyses présentées dans ce chapitre se basera donc à l'échelle des patchs, afin de pouvoir décrire et interpréter la variation des motifs spatiaux au fil des séries temporelles.

Dans le cadre de cette approche, et afin de décrire ces motifs spatiaux, nous utiliserons des métriques spatiales. Fruit d'une motivation de la communauté scientifique pour caractériser la configuration des habitats, la littérature offre un éventail considérable de métriques disponibles (MCGARIGAL, CUSHMAN et al., 2002). Ces travaux ont abouti à la sélection d'une diversité d'indices descriptifs pertinents pour détecter les changements dans les motifs spatiaux (SLEEMAN et al., 2005, CUSHMAN, MCGARIGAL et al., 2008). Toutefois, en raison de la complexité inhérente de ces motifs, aucun indice unique ne peut en rendre compte de manière exhaustive. Il est donc courant de recourir à plusieurs indices complémentaires pour une description et une analyse plus complète (SAURA, 2002)."

Ces métriques peuvent êtres regroupées en 3 niveaux : au niveau du patch, au niveau de la classe, et au niveau du paysage (CUSHMAN, MCGARIGAL et al., 2008).

Les métriques calculées au niveau du patch sont celles qui servent à décrire chaque patch indépendamment, par exemple le périmètre de chaque patch. Les métriques calculées au niveau de la classe sont quant à elles, les métriques permettant de décrire l'ensemble des patchs de la même classe, par exemple l'aire totale de la classe

"forêt". Dernièrement, les métriques au niveau du paysage permettent de décrire la zone d'étude dans son ensemble par l'agencement des différentes classes, par exemple l'indice d'agrégation.

Certaines métriques peuvent êtres calculées aux 3 niveaux, bien que l'interprétation ne soit pas forcément pertinente. Par exemple, le périmètre peut être calculé pour chaque patch, puis moyenné par classe, ou pour le paysage entier. D'autres métriques au contraire, n'ont de sens qu'à un niveau plus large, comme l'agrégation par exemple, l'indice d'agrégation d'un seul patch n'est pas porteur d'information. Par ailleurs, les métriques calculées au niveau du paysage, bien que souvent plus difficiles à interpréter, sont plus pertinentes dans un contexte écologique (FLETCHER et FORTIN, 2019), on peut penser à l'interaction entre les patchs par exemple, qui peuvent être considérés comme des habitats. Les métriques calculées à l'échelle de la classe sont le fruit d'une sélection d'informations partielles du paysage.

Dans notre cas, les cartes classées n'ont que deux catégories dont une d'intérêt direct (présence d'herbier). Il semble donc peu pertinent d'utiliser des métriques calculées au niveau du paysage.

5.1.3 Application aux macrophytes

Compte tenu du fonctionnement biologique de Stuckenia, et des caractéristiques du milieu lagunaire étudié, il faut alors considérer quelques particularités avant de se lancer dans l'étude.

Dans le domaine aquatique, les patchs sont parfois définis de manière variable, notamment dans le cadre d'études pluridisciplinaires (O'HARE, 2015).

Les patchs peuvent être utilisés pour décrire les zones peuplées de macrophytes (IRLANDI, 1997, HOVEL et LIPCIUS, 2001, NADEN et al., 2006, SCHOELYNCK, DE GROOTE et al., 2012), mais s'avèrent également pertinents en tant que descripteur de paramètres spatialisés influençant le développement de ces macrophytes, tels

que la stabilité et la taille du sédiment (GIBBINS et al., 2007), la richesse en nutriments (HODGE, 2004, HUTCHINGS et WIJESINGHE, 2008), ainsi que les zones soumises à des stress hydrodynamiques (LANCASTER et HILDREW, 1993), ou encore la variabilité de ces paramètres (ETTEMA, 2002).

Une certaine variabilité dans la définition de ce qui constitue un patch de macrophyte a conduit à des travaux visant à établir des critères standards pour une meilleure caractérisation, notamment en ce qui concerne les patchs de macrophytes (SCHOELYNCK, CREËLLE et al., 2018). Ces travaux ont une importance capitale, notamment lorsqu'il s'agit de délimiter sur le terrain ce qui sera ultérieurement considéré comme un patch.

Cette distinction est essentielle, car la délimitation d'un patch peut s'avérer relativement simple dans le cas de patchs bien définis visuellement, denses, et monospécifiques. Cependant, elle devient beaucoup plus complexe dans des situations où les patchs sont difficilement délimités (patch central entouré de tiges isolées, ou contact avec les berges), ainsi que dans des milieux soumis à des conditions d'observations variables (courants), ou lorsque plusieurs espèces coexistent dans une même zone.

Trois critères semblent nécessaires pour bien préciser ce que l'on considère comme un patch : la constitution, les propriétés spatiales, et les distinctions (et interactions).

Premièrement, la constitution est la variable mesurée sur la plante qui va constituer le patch. Il peut par exemple d'agir du recouvrement, d'une hauteur minimale etc. Dans notre cas, on se base sur le recouvrement de l'herbier. Les patchs sont les zones où l'herbier atteint un recouvrement minimal (chapitre 3).

Deuxièmement, les propriétés spatiales sont en d'autres mots, ce qui va impacter la délimitation des patchs. Un expérimentateur peut par exemple choisir de s'intéresser aux parties photosynthétiques d'une plante, ou bien de sa totalité (parties photosynthétiques et parties racinaires), les patchs délimités ne seront pas les mêmes

dans ces deux cas. Dans notre cas, les images satellite nous permettent de visualiser seulement les parties photosynthétiques de l'herbier, c'est donc par ces parties que seront définies les patchs. On précisera d'ailleurs qu'il n'existe pas de décalage notable entre la localisation de la détection d'herbier sur les images, et l'emplacement "réel" des plantes sur le terrain. Les rameaux végétatifs de *Stuckenia* ne sont pas assez longs pour être détectés sur un pixel voisin de celui où s'implante les racines. On pourrait, par exemple, observer un tel décalage entre la détection sur les images et l'emplacement réel de la plante, dans le cas d'une résolution d'image très fine et d'une plante aux parties végétatives très étendues. Pour illustrer, on peut imaginer une étude sur des images résolues très finement pour observer la répartition d'algues brunes géantes comme le "Giant kelp". C'est par exemple le cas d'une étude de 2010 (CAVANAUGH et al., 2010) qui utilise en partie des photos aériennes pour évaluer la répartition de cette espèce sur les côtes californiennes. Toutefois, ce problème de différence d'échelle entre résolution des images et taille du modèle biologique étudié ne semble pas discuté. Cependant dans une telle étude, avec un peu de courant, de telles algues pourraient être détectées sur les pixels voisins. Une moins bonne résolution, sur des images Landsat par exemple (30m) (MARQUEZ et al., 2022), peut permettre de contourner ce biais. Une autre approche consisterait à dégrader la résolution des images, en appliquant un flou Gaussien par exemple.

Dans notre cas, la taille des rameaux de *Stuckenia* sont d'un ordre bien inférieur à la résolution des images, et il ne semble pas exister de courant notable dans le Bagnas, cette contrainte semble donc négligeable.

Dernièrement, la distinction (ou interaction) consiste en l'idée de définir s'il semble y avoir une distinction de paramètres entre les patchs qui devrait être considérée lors de leur délimitation. Il peut s'agir de courants aux intensités différentes, ou des zones montrant un ensoleillement différent par exemple. Il s'agit aussi de définir si les patchs semblent interagir fonctionnellement entre eux ou non (par compétition entre espèces par exemple).

Comme expliqué précédemment, dans notre cas, l'étang du Bagnas ne semble pas présenter de courants notoires qui pourraient impacter la délimitation des patchs d'herbier. De plus, il ne devrait pas exister de différences d'ensoleillement compte tenu que la végétation de bordure est basse, il n'y a donc pas de zones d'ombre.

Les patchs sont bien différenciés et ne semblent pas interagir lorsqu'ils sont séparés sur les images. Néanmoins, lorsque l'herbier atteint son pic de développement dans l'étang, les patchs fusionnent progressivement pour former un seul et même patch.

5.1.4 Objectifs et questions

Dans ce chapitre, nous allons décrire la spatialisation de l'herbier détecté sur les images satellite Sentinel-2, par des métriques quantitatives développées dans le but de décrire les paysages et leurs changements dans le temps.

Nous allons structurer cette étude descriptive autour de quatre axes principaux :

- L'analyse de la dynamique de redémarrage locale, à l'échelle du pixel, et son lien avec les modalités d'assec.
- La description de la taille des patchs, de leur distribution et de leur variabilité inter-annuelle.
- La description de la structure spatiale de l'herbier dans l'étang, en étudiant l'isolation ou la proximité des patchs, ainsi que la variabilité inter-annuelle de cette structure.
- La description de la forme des patchs à travers le calcul d'une métrique de complexité et son évolution dans le temps.

5.1.4.1 Dynamique de redémarrage locale

Pendant sa croissance, *Stuckenia* développe des structures souterraines de maintien dans le sol. Ces organes, qui sont mis en place par la plante pendant son développement, font office de structures pérennes, c'est-à-dire de structures qui se maintiennent dans le temps même lorsque aucune partie végétative de la plante n'est

visible. Elles permettent à la plante de s'implanter dans le sédiment, et de coloniser un milieu durablement. Ces structures prennent la forme de rhizomes qui s'épaississent, et se chargent de réserves on parle alors de tubercules. Ces derniers semblent fonctionner comme un réservoir de ressources, en se remplissant au cours de l'activité photosynthétique de la plante. Les tubercules sont ainsi formés généralement après l'étape de floraison (VAN WIJK, 1988). On remarque aussi que les tubercules semblent moins nombreux et moins volumineux pour les communautés de *Stuckenia* présentant des cycles de vie plus courts présumant d'un fonctionnement plutôt annuel. En revanche, les communautés au fonctionnement pérennes, et donc aux cycles plus longs, semblent avoir des tubercules plus développés (VAN WIJK, 1988). Dans ce cadre, plus la plante a eu une activité photosynthétique prolongée, plus elle est susceptible d'avoir alloué des ressources au remplissage du réservoir. Lorsque aucun assec n'a eu lieu, on pourrait imaginer que l'herbier se développe de façon plus précoce aux endroits où beaucoup de ressources sont contenues dans les tubercules, donc aux endroits où l'herbier à eu une longue activité photosynthétique l'année précédente. Ces structures sont sensibles à la dessiccation, et donc l'intensité des assecs pourrait les affecter. Nous allons décrire si la dynamique de redémarrage est corrélée localement aux temps de vie de l'herbier la saison précédente. Nous tenterons aussi de comprendre si cette relation est impactée différentiellement selon la modalité d'assec

5.1.4.2 Taille des patchs

Dans les études portant sur les patchs de macrophytes, leur taille et la distribution des tailles sont des paramètres fréquemment étudiés. Les patchs de macrophytes sont souvent considérés comme des habitats. Ainsi, décrire la taille des patchs est particulièrement important, car ce paramètre semble influencer la survie de certains organismes associés au milieu aquatique (IRLANDI et al., 1995, IRLANDI, 1997, GARRABOU et al., 1998, HOVEL et LIPCIUS, 2001).

D'autre part, l'hétérogénéité des habitats a fait l'objet de nombreuses études (LI et J. F. REYNOLDS, 1995). Lorsqu'elle est analysée à partir de cartes, ces dernières sont généralement catégoriques (MCGARIGAL, CUSHMAN et al., 2002). Nous examinerons les distributions des tailles de patchs et analyserons si des différences significatives apparaissent entre les différentes années.

Nous examinerons également si la distribution des tailles de patch suit une loi de puissance, régulièrement caractérisée par la présence de nombreux petits patchs et de quelques grands patchs (KÉFI et al., 2007, SCHOELYNCK, DE GROOTE et al., 2012). Une telle distribution pourrait être indicative d'une possible auto-organisation spatiale (PASCUAL et al., 2002, SOLÉ et BASCOMPTE, 2012, SCANLON et al., 2007), un phénomène qui pourrait faciliter la présence d'une plus riche biodiversité en milieu aquatique (CORNACCHIA et al., 2018).

5.1.4.3 Isolation / proximité

Dans cette partie du chapitre, on cherche à décrire la structure spatiale entre les patchs sur chaque image, et chaque année. Cette structure spatiale entre patch peut être décrite grâce à des métriques permettant de quantifier l'isolation ou la proximité entre les patchs

L'isolation ou proximité des patchs d'habitat semble être importante pour expliquer certains processus de colonisations et de dispersions en écologie, ce qui pourrait conditionner l'abondance et la diversité des espèces (MOILANEN et HANSKI, 2001. Il peut être important de noter qu'à l'échelle du paysage, l'isolation des patchs est souvent discutée comme étant corrélée à la quantité d'habitat. Ceci peut rendre difficile de dire si les motifs d'isolation mesurés sont la source de processus d'isolation, ou dus à des problématiques plus larges d'habitats (FAHRIG, 2003, FAHRIG, 2013).

À l'aide de métriques permettant d'évaluer les distances entre les patchs, nous allons quantifier leur isolation ou leur proximité. Cela nous fournira des informations sur la structure adoptée par l'herbier dans le milieu sur l'ensemble des images et au

fil des années. Par ailleurs, nous analyserons les différences dans ces distributions de distances d'une année à l'autre afin d'explorer l'existence de variations inter-annuelles de structure.

5.1.4.4 Complexité des patchs

Dans cette section, nous nous focaliserons sur la description de la complexité des patchs sur les images et de chaque année. Cette complexité peut être caractérisée à l'aide de métriques permettant de mesurer la forme et les contours des patchs.

La complexité des patchs, et plus généralement les métriques quantifiant la forme des patchs, ont régulièrement été utilisées en écologie de la conservation (TEMPLE et CARY, 1988, LAURANCE, 1991, EWERS et DIDHAM, 2007). Ces métriques nous offrent des informations sur la quantité relative de "bord" des patchs, ce qui va conditionner leur complexité. Les indices sont régulièrement construits de façon à mettre en relation le périmètre des patchs avec leur aire afin de quantifier leur forme et irrégularité.

Sur le terrain, dans les phases précoces de croissance on observe la formation de patchs qui peuvent s'étendre jusqu'à plusieurs dizaines de mètres de diamètre. Ces patchs grandissent pendant toute la phase de croissance de la saison et l'herbier finit par coloniser presque tout l'étang.

Un des mécanismes de colonisation de la plante s'effectue par un développement végétatif à courte distance. La plante projette ces rhizomes dans le sol et s'en sert comme d'une structure de réserve, mais aussi comme d'autres points de départs desquelles partent de nouveaux rameaux photosynthétiques.

Il paraît donc intéressant de mesurer la complexité des patchs, partiellement issue de ce mécanisme de colonisation.

5.2 Métriques descriptives et méthodes

5.2.1 Calcul des temps de vies, et modèle statistique

On dispose de cartes classées chaque saison (chapitre 3). Sur chaque pixel des images, nous pouvons effectuer des mesures de temps de présence de l'herbier. On choisit d'appeler cette mesure "Tv" pour "Temps de vie" :

Tv reflète le temps de vie de l'herbier chaque saison. Sur chaque pixel, Tv est calculé comme la durée de la période (en jours) maximale et ininterrompue où l'herbier à été détecté présent (5.1). Cette mesure ayant une valeur pour chaque pixel, nous avons la possibilité d'en produire des cartes pour tout l'étang, et pour chaque saison.

Sur chaque pixel, la date de redémarrage de l'herbier l'année suivante est aussi relevée, on pourra l'appeler "Dr". Nous la relevons de façon à pouvoir la mettre en relation avec Tv, et détecter un éventuel effet en fonction de la modalité d'assec.

Afin de vérifier si la relation entre Tv et Dr est affectée par les assecs, on construira un modèle linéaire avec une autre variable en cofacteur, ayant pour but de retranscrire le phénomène d'assec.

La variable expliquée du modèle est la date de redémarrage Dr (en nombre de jours depuis le 1er Janvier), qui reflète le temps que met l'herbier à redémarrer. Nous choisissons la date du 1er Janvier assez directement, c'est une période de l'année où l'herbier n'est pas développé, c'est donc un bon repère temporel pour rendre compte de la mesure Dr. La variable explicative est Tv, le temps de vie de l'herbier.

Une autre variable explicative est intégrée au modèle en cofacteur, le minimum d'eau atteint durant la saison : min _ngf. On choisit cette variable par souci de simplicité, l'état d'assec est en effet défini par une faible hauteur d'eau.

Le modèle statistique final aura donc la forme Dr $\sim$ Tv + min _ngf + Tv :min _ngf. Ici, Tv :min _ngf représente le terme d'interaction entre les deux variables. Les analyses statistiques sont réalisées à l'aide des fonctions contenues dans le package

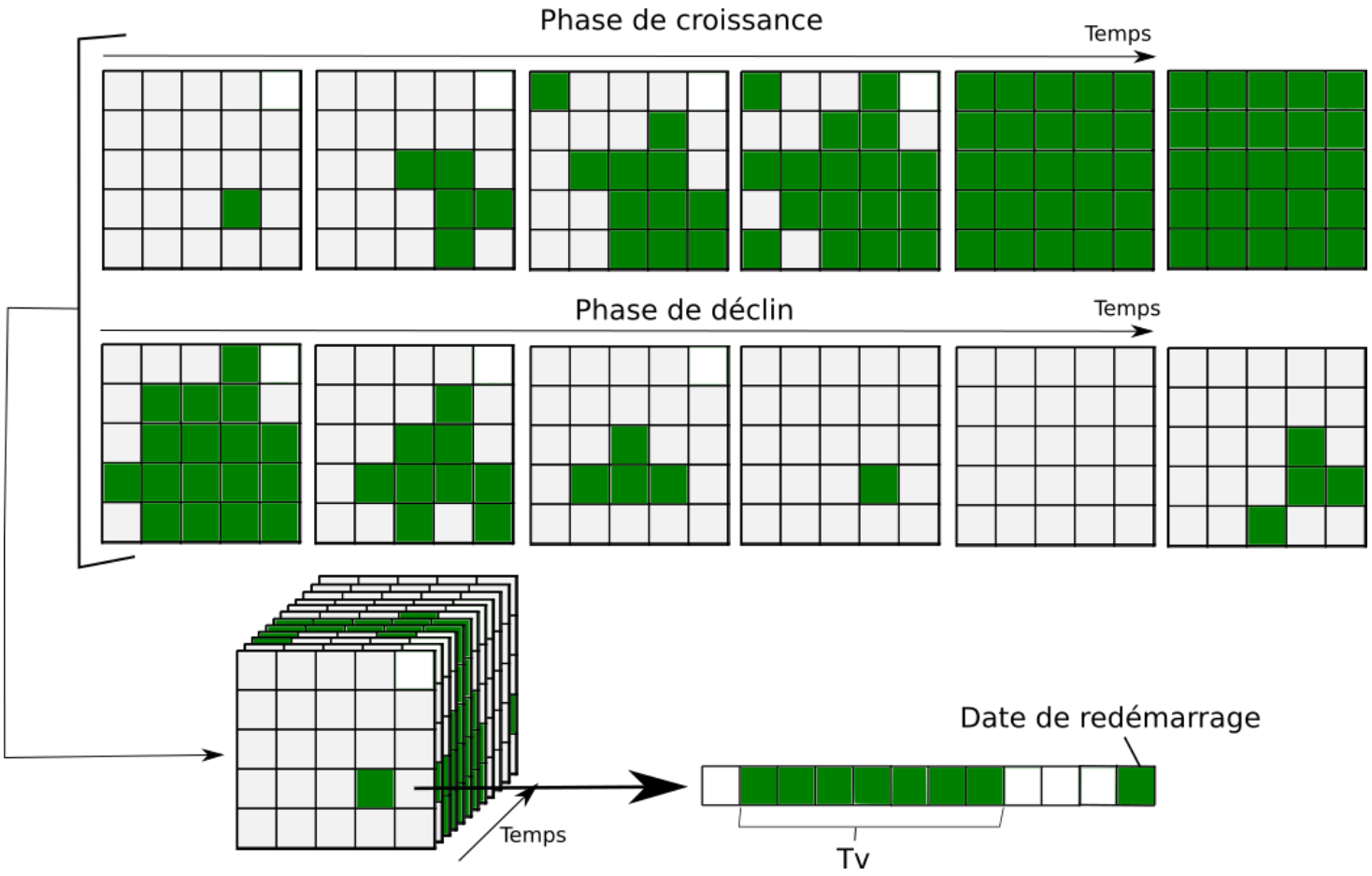


FIGURE 5.1 – Schéma explicatif du calcul des temps de vie (Tv) et de la date de redémarrage (Dr) pour chaque pixel. Les pixels verts sont occupés par l'herbier tandis que les pixels blancs sont inoccupés par l'herbier

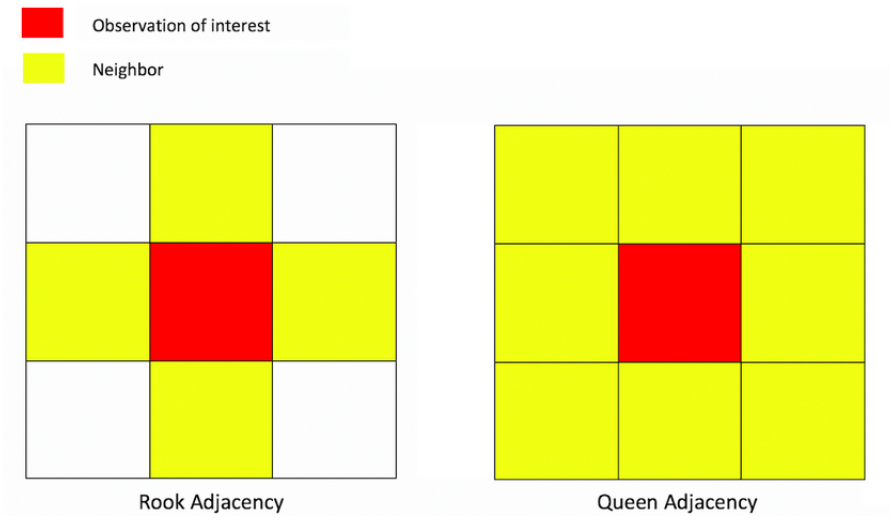


FIGURE 5.2 – Représentation des deux règles majoritaires utilisées pour définir le voisinage (jaune) d'un pixel focal (rouge)

"stats" sous R (v.2023.09.1).

5.2.2 Délimitation des patchs

Sur les cartes classées, l'herbier se répartit sous forme de "patchs". Ces patchs sont des zones continues où l'herbier est détecté. Il faut alors définir ce qu'on va considérer comme continu. Les images classées sont composées de pixels carrés, et peuvent donc s'apparenter à une grille en deux dimensions. Dans le cas des grilles en deux dimensions, on définit généralement la continuité selon deux règles : la règle des 4 voisins (rook's case en anglais) ou des 8 voisins (queen's case en anglais) (5.2).

Ce choix est généralement assez arbitraire, mais dépend aussi du modèle étudié (FLETCHER et FORTIN, 2019). Dans ce travail nous choisirons d'utiliser la règle des 4 voisins, elle permet généralement le découpage d'un plus grand nombre de patchs. Ceci permet l'obtention d'une meilleure statistique en réduisant les intervalles de confiance des métriques calculées et leur sensibilité aux valeurs extrêmes.

5.2.3 Métriques descriptives des patchs

L'utilisation de la règle des 4 voisins produit naturellement le découpage de plus petits patchs, dont certains de très petite taille (<4 pixels). Cependant, ces patchs de très petite taille peuvent s'apparenter à du bruit et introduisent un biais dans certaines des métriques calculées. On décidera donc au préalable d'enlever ces patchs de taille inférieure à 4 pixels dans le calcul des métriques. Une autre solution consisterait à ne calculer que des métriques qui ne considèrent pas les pixels des bordures de patchs (on parle de "core area metrics") (FLETCHER et FORTIN, 2019)

Pour les analyses liées à l'isolation et la proximité des patchs on ne fera le calcul des métriques que sur les images qui présentent au moins 10 patchs. C'est une valeur arbitraire, elle permet cependant de ne pas sur-interpréter certains cas, comme par exemple si seulement deux patchs très éloignés co-existent, ce qui ne serait pas très informatif quant à la structure des patchs dans l'étang.

Les métriques peuvent êtres calculées manuellement dans le cas de besoins très ciblés (avec l'aide néanmoins de packages de visualisation de données spatiale comme raster (HIJMANS et al., 2015) ou rGeos (BIVAND et al., 2017)), ou alors à l'aide de packages déjà disponibles (fragstat (MCGARIGAL, CUSHMAN et al., 2002), SDMtools (VANDERWAL et al., 2014), landscape metrics (HESSELBARTH et al., 2019)) dont l'usage permet de directement calculer les métriques sur des images classées (FLETCHER et FORTIN, 2019). Certains packages fournissent des outils dont l'utilisation peuvent aller jusqu'à la quantification directe des changements dans les motifs spatiaux (MOULDS et al., 2015).

Dans ce chapitre, afin d'étudier les motifs spatiaux, nous utiliseront le package R "landscapemetrics" (`www.cran.r-project.org/web/packages/landscapemetrics/landscapemetrics.pdf`). Il nous permettra de faire l'identification des patchs, ainsi que le calcul des métriques descriptives suivantes.

5.2.3.1 Aire des patchs (taille des patchs)

L'aire des patchs, qui nous renseignera sur leur taille, est calculée grâce à la fonction "lsm _p _area" du package. Il s'agit d'un simple calcul d'aire pour chaque patch, qui est conditionné par la résolution des images. C'est l'une des métriques les plus simples, mais aussi l'une des plus importantes pour caractériser les patchs.

Nous étudierons si la distribution des tailles de patch suit une loi de puissance. Cette distribution peut être décrite à l'aide de la distribution cumulative inverse, qui correspond à la probabilité qu'une taille de patch S soit supérieure ou égale à une valeur donnée s. On note cette probabilité $P(S \geq s)$.

La distribution des tailles de patchs suivrait alors une loi de puissance de paramètre β tel que : $P(S \geq s) \propto s^{-\beta}$.

On calcule la distribution cumulative inverse grâce à la fonction ecdf() du package stats dans r (Empirical Cumulative Distribution Function), et nous ajusterons le paramètre bêta de la loi de puissance sur les données grâce au package poweRlaw.

5.2.3.2 Distance euclidienne au patch voisin le plus proche (isolation / proximité des patchs)

Pour chaque patch et sur chaque image, on calcule la distance euclidienne au patch voisin le plus proche (ENN) grâce à la fonction "lsm _p _enn" du package. Cette métrique nous renseignera sur l'isolation ou la proximité des patchs.

C'est une métrique d'agrégation simple, toujours >0, qui permet de renseigner sur la distance au patch voisin le plus proche de bord à bord. On pourra ensuite regrouper les mesures par images, puis par saisons comme dans les approches précédentes. On fera un histogramme des distributions des ENN pour chaque saison, et ainsi comparer les saisons entre elles.

$$PAFRAC = \frac{2}{\beta}$$

where β *is the slope of the regression of the area against the perimeter* (logarithm) :

$$n_i \sum_{j=1}^{n} \ln a_{ij} = a + \beta\, n_i \sum_{j=1}^{n} \ln p_{ij}$$

where a_{ij} *is the area of each patch,* p_{ij} *is the perimeter of each patch, and* n_i *is the number of patches.*

FIGURE 5.3 – Calcul de la métrique de complexité des patchs (PAFRAC)

5.2.3.3 Dimension fractale périmètre/aire (complexité des patchs)

Pour quantifier la complexité des patchs, on utilisera une métrique de complexité, à savoir la dimension fractale périmètre/aire des patchs (PAFRAC). Elle est calculée grâce à la fonction “lsm _c _pafrac” du package. La formule est présentée en figure 5.3.

Cette métrique varie entre 1 et 2. Une valeur proche de 1 signifie que les patchs sont peu complexes comme par exemple des cercles au bords réguliers, tandis qu’une valeur proche de 2 signifie que les patchs sont plus complexes, avec des bords très irréguliers.

5.3 Résultats

5.3.1 Dynamique de redémarrage local

Un assec contrôlé, supervisé par les gestionnaires, a été effectué entre 2019 et 2020. En revanche, un assec non contrôlé s’est produit entre 2022 et 2023, survenant de manière très précoce dans la saison en raison de conditions exceptionnelles, notamment une période de canicule. Toutes les autres années étudiées n’ont pas fait l’objet de périodes d’assecs.

À l’exception de 2021-2022, pour toutes les comparaisons entre années, on observe

toujours une corrélation négative entre les temps de vies (Tv) et la date de redémarrage de l'herbier (Dr) (5.4).

Pour les quatre premières comparaisons, un coefficient de corrélation élevé est observé en l'absence d'assec, comme pour les années 2017-2018 (cor = -0.45, p-value < 2.2e-16, Rsqr = 0.2), 2018-2019 (cor = -0.65, p-value < 2.2e-16, Rsqr = 0.42) et 2020-2021 (cor = -0.33, p-value < 2.2e-16, Rsqr = 0.11).

Ceci semble indiquer que localement, et en l'absence d'assec, lorsque les temps de vie des herbiers sont longs, leur départ l'année suivante est rapide. En revanche, lorsque l'année est marquée par un assec contrôlé entre 2019 et 2020, cette relation devient moins prononcée (cor = -0.22, p-value < 2.2e-16, Rsqr = 0.05) (5.4).

Les deux dernières comparaisons présentent une interprétation plus complexe. Entre 2021 et 2022, aucune relation significative entre Tv et Dr n'est observée (cor = -0.007, p-value = 0.36). L'assec très précoce de 2022 semble perturber la mesure de la date de redémarrage pour cette année, car l'herbier n'a pas eu le temps de recoloniser l'étang avant l'assec. Par conséquent, la mesure est incomplète pour de nombreux pixels non colonisés, ce qui pourrait expliquer l'absence de relation. De manière similaire, la mesure de temps de vie pour 2022 est également directement impactée par l'assec, comme en témoigne la plage de mesures de Tv, qui est significativement réduite (0 à 150 jours contre 250 jours pour les autres années). Une très faible corrélation négative semble néanmoins émerger pour la période 2022-2023 (cor = -0.06, p-value < 2.2e-16, Rsqr = 0.003).

À mon sens, la sensibilité des mesures à un assec trop précoce limite la possibilité de tirer des conclusions fiables pour les deux dernières saisons.

Pour vérifier si les années d'assecs ont un effet statistique sur cette relation entre Tv et Dr et dans le cas échéant, afin d'en quantifier l'effet, on ajuste le modèle linéaire de la forme Dr $\sim$ Tv + min _ngf + Tv :min _ngf, pour les 4 premières comparaisons d'années (2017-2018, 2018-2019, 2019-2020 et 2020-2021).

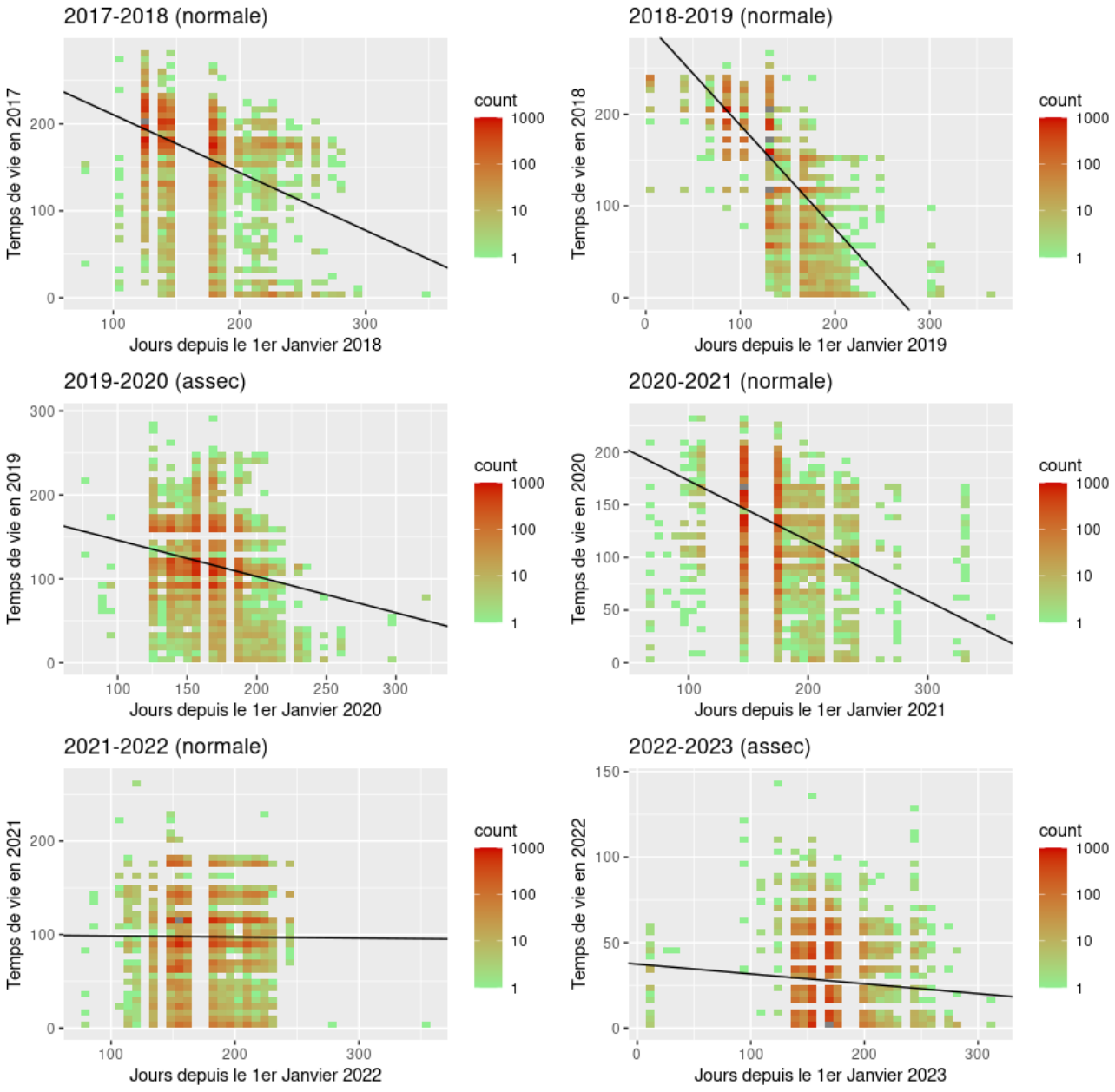


FIGURE 5.4 – Représentation de la densité du nuage de points Dr Tv pour chaque comparaison entre années. La densité de point est représentée sur une échelle logarithmique allant du vert au rouge. On trace la droite de régression Dr Tv en noir sur chaque graphique.

	Estimate	st error	p-value
intercept	188.763	0.356	<2e-16 ***
Tv	-0.274	0.0022	<2e-16 ***
min_ngf	73.489	2.2009	<2e-16 ***
Tv : min_ngf	-0.957	0.016	<2e-16 ***

TABLE 5.1 – Résultats du modèle exprimant la relation entre Tv et Dr, en fonction de la modalité d'assec

L'interaction entre la variable Tv et la co-variable min _ngf à un effet significatif dans le modèle (estimate = -0.957, p-value <2e-16). Elle explique significativement la différence de pente observée entre les années normales et les années d'après assec (5.1).

D'après cette analyse, nous pouvons observer ce qui s'apparente à un motif temporel local, au niveau du pixel, et qui semble dépendre des conditions environnementales.

La reprise de l'herbier est plus rapide aux localisations où l'herbier a vécu longtemps la saison précédente. Ce résultat pourrait souligner l'importance des structures souterraines pour la dynamique de l'herbier, notamment dans ses localisations de départ. Il est donc possible que les zones où l'herbier à accumulé des ressources sur des temps longs puissent être les zones où le démarrage de l'herbier est rapide la saison suivante.

Cette relation semble dépendante de facteurs environnementaux, notamment des perturbations d'assecs.

En effet, les variations de la variable min _ngf "minimum d'eau lors de l'année" semble bien expliquer cette variation inter-annuelle du coefficient de corrélation entre temps de vie et date de redémarrage de l'herbier.

Une explication plausible pourrait être que les structures souterraines de réserves aient moins d'importance dans la reprise de l'herbier lors des années d'après assec. Nous pouvons imaginer que les fortes chaleurs et l'assèchement du sédiment

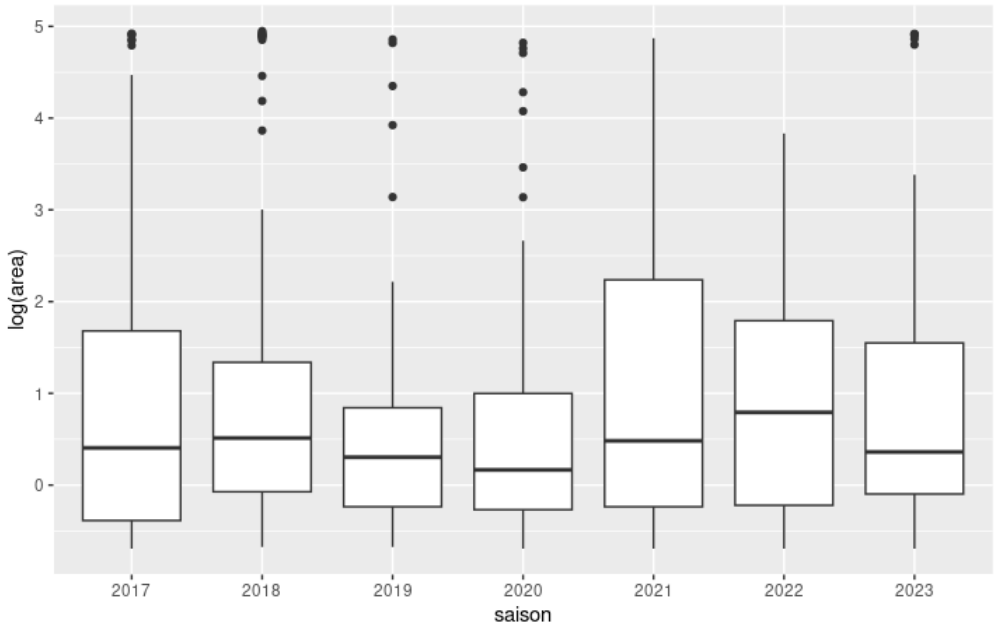


FIGURE 5.5 – Représentation sous forme de boxplot de l'aire des patchs (en échelle logarithmique) pour chaque année entre 2017 et 2023.

rendent la plupart des tubercules non viables. Après ces années difficiles, on observerait alors une recolonisation du milieu par le biais de mécanismes différents. D'autres analyses seraient nécessaires pour vérifier cette hypothèse.

5.3.2 Taille des patchs

La taille des patchs semble varier entre les années, avec des moyennes plus élevées en 2022, par exemple, et plus faibles en 2020 (5.5).

Certaines années montrent également une plus grande hétérogénéité dans la taille des patchs que d'autres. Par exemple, 2017, 2021 et 2022 apparaissent comme particulièrement variables, tandis que 2019 et 2020 semblent plus homogènes, bien qu'avec quelques valeurs extrêmes correspondant à des patchs couvrant presque entièrement l'étang (5.5).

La formation auto-organisée de patchs de biomasse est fréquemment observée dans les écosystèmes lorsque la distribution des tailles de patchs suit une relation de loi de puissance. Cette relation traduit une présence de patchs sur une large gamme

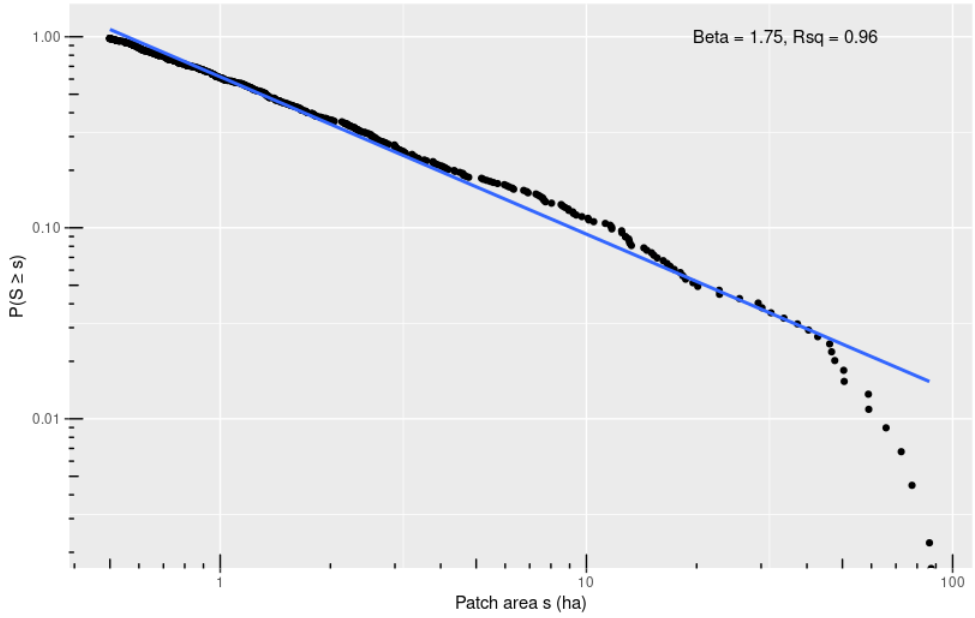


FIGURE 5.6 – Représentation de la loi de puissance que semble suivre la distribution de la taille des patchs. On représente en abscisse les tailles des patchs (s) et en ordonnée la probabilité cumulée $P(S \geq s)$, les deux axes sont en échelle log.

d'échelles de tailles, caractérisée par un grand nombre de petits patchs et un nombre relativement restreint de grands patchs (KÉFI et al., 2007). Une telle distribution, conforme à une loi de puissance, peut être interprétée comme un signe d'auto-organisation spatiale (PASCUAL et al., 2002, SOLÉ et BASCOMPTE, 2012, SCANLON et al., 2007).

On représente en abscisse les tailles des patchs (s) et en ordonnée $P(S \geq s)$, les deux axes sont en échelle logarithmique (5.6). Le paramètre $\beta = 1.75$ représente la valeur optimale pour laquelle la loi de puissance offre le meilleur ajustement aux données (rsq = 0.96). On observe que cette loi correspond bien aux petits patchs, indiquant une répartition fidèle à la relation attendue. Cependant, pour les grands patchs, leur occurrence semble inférieure à celle prédite par le modèle, ce qui se traduit par des points situés en dessous de la courbe bleue. Par ailleurs, on remarque une légère surreprésentation statistique des patchs de taille moyenne, dont l'aire se situe entre 5 et 11 hectares (5.6).

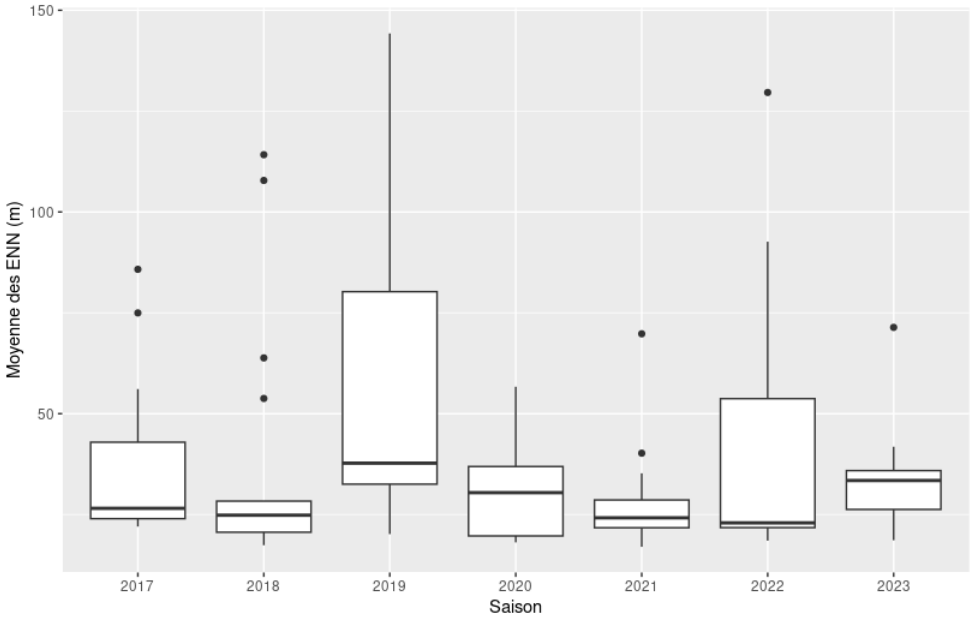


FIGURE 5.7 – Représentation sous forme de boxplot de l'isolation ou proximité des patchs (ENN moyen) pour chaque année entre 2017 et 2023.

5.3.3 Isolation / proximité des patchs

La distance euclidienne au patch le plus proche (ENN) constitue une première métrique pertinente pour décrire la structure générale des distances entre les patchs. Cette distance est calculée individuellement pour chaque patch, en prenant en compte son voisin le plus proche.

Dans un premier temps, nous nous intéressons aux éventuelles différences inter-annuelles. Pour ce faire, nous calculons la moyenne des ENN pour chaque image. Cependant, ce calcul peut perdre en pertinence lorsque le nombre de patchs est faible. Par conséquent, nous limitons cette analyse aux images contenant au moins 10 patchs.

Les résultats montrent une variabilité inter-annuelle des ENN moyens. Par exemple, les distances moyennes entre patchs voisins sont plus élevées en 2019 et 2023, tandis qu'elles semblent plus faibles en 2017 et 2018. De plus, nous observons que la variabilité des ENN semble également fluctuer entre les années. Cette variabilité est

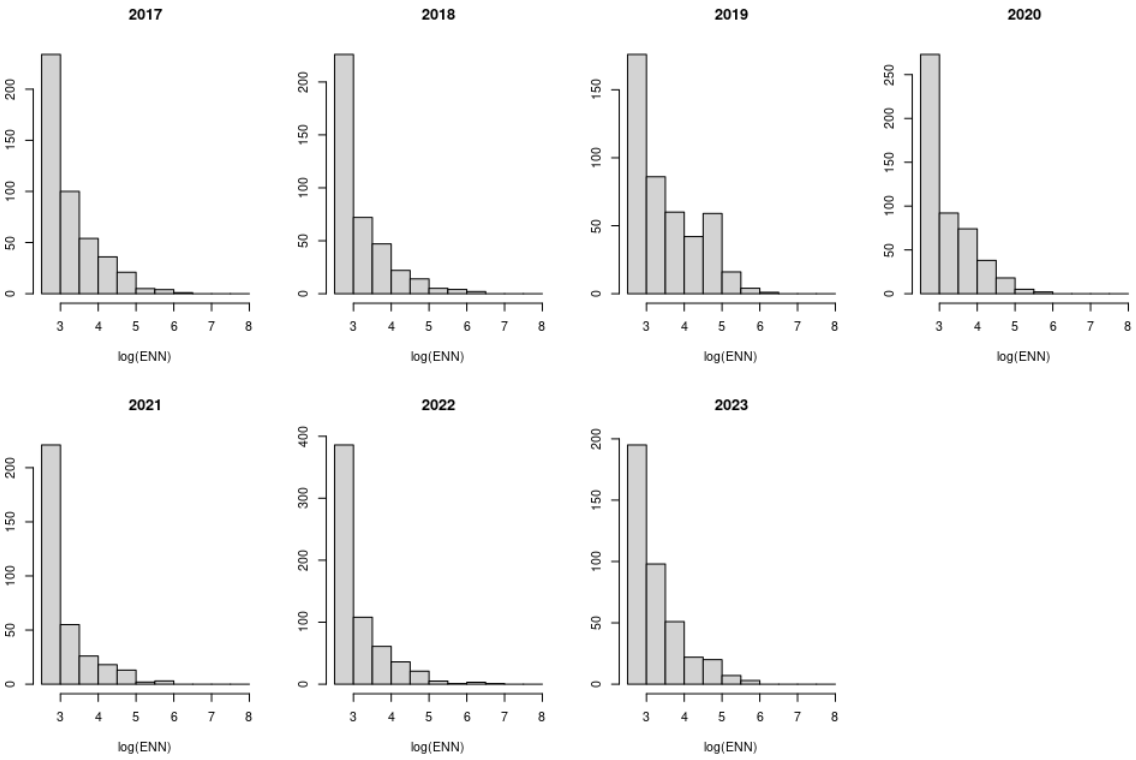


FIGURE 5.8 – Histogrammes des distributions de la mesure de la métrique d'ENN (en échelle logarithmique) pour chaque année entre 2017 et 2023.

particulièrement marquée en 2019 et 2022 par exemple, mais reste beaucoup plus réduite en 2018 et 2021 (5.7).

Pour représenter plus clairement la répartition des valeurs individuelles d'ENN au sein des différentes années, nous pouvons représenter la distribution de cette mesure pour chaque année.

Les distances mesurées (en mètres) sont exprimées en échelle logarithmiques. Les distributions semblent assez similaires d'une année à l'autre, avec une prédominance de distances faibles et une fréquence bien plus faible pour les grandes distances (5.8).

Toutefois, il est à noter que 2019 semble présenter des caractéristiques distinctes, avec des valeurs de distances moyennes plus fréquentes par rapport aux autres années.

Un test du chi2 d'indépendance n'a toutefois révélé aucune différence significative entre les distributions (X-squared = 0.70573, df = 36, p-value = 1).

5.3.4 Complexité des patchs

Pour mesurer et décrire la complexité des patchs, je me suis intéressé à une métrique de complexité, la dimension fractale périmètre-surface des patchs. On la calcule sur toutes les images où des patchs apparaissent, afin d'en décrire une complexité globale par image. Il convient de rappeler que la valeur de cette métrique varie entre 1 et 2, où 1 indique une faible complexité et 2 une grande complexité des patchs dans l'image.

Dans le graphique en figure 5.9, à titre d'exemple, seules trois années présentant des dynamiques phénologiques similaires sont représentées. Pour ces années, l'herbier évolue de manière comparable au fil du temps, avec un développement et un déclin se produisant pendant les mêmes périodes.

On observe que la complexité des patchs varie au cours du temps, en fonction du stade de développement de l'herbier dans l'étang. La métrique de complexité varie entre 1,25 et 1,45. Elle montre systématiquement une augmentation durant les phases de forte variation de l'herbier, à savoir en avril-mai pour la croissance et en septembre-octobre pour le déclin (5.9).

L'apparition de plusieurs patchs aux formes variées au début de la phase de croissance explique probablement cette complexité accrue. Une fois l'herbier ayant colonisé l'ensemble de l'étang, les patchs deviennent moins complexes. Sur certaines images prises au pic de recouvrement, un seul patch (de faible complexité) recouvre tout l'étang. La complexité augmente à nouveau lors de la phase de déclin, lorsque le patch unique se fragmente en plusieurs petits patchs, eux aussi de formes variées, ce qui entraîne une augmentation de la métrique de complexité.

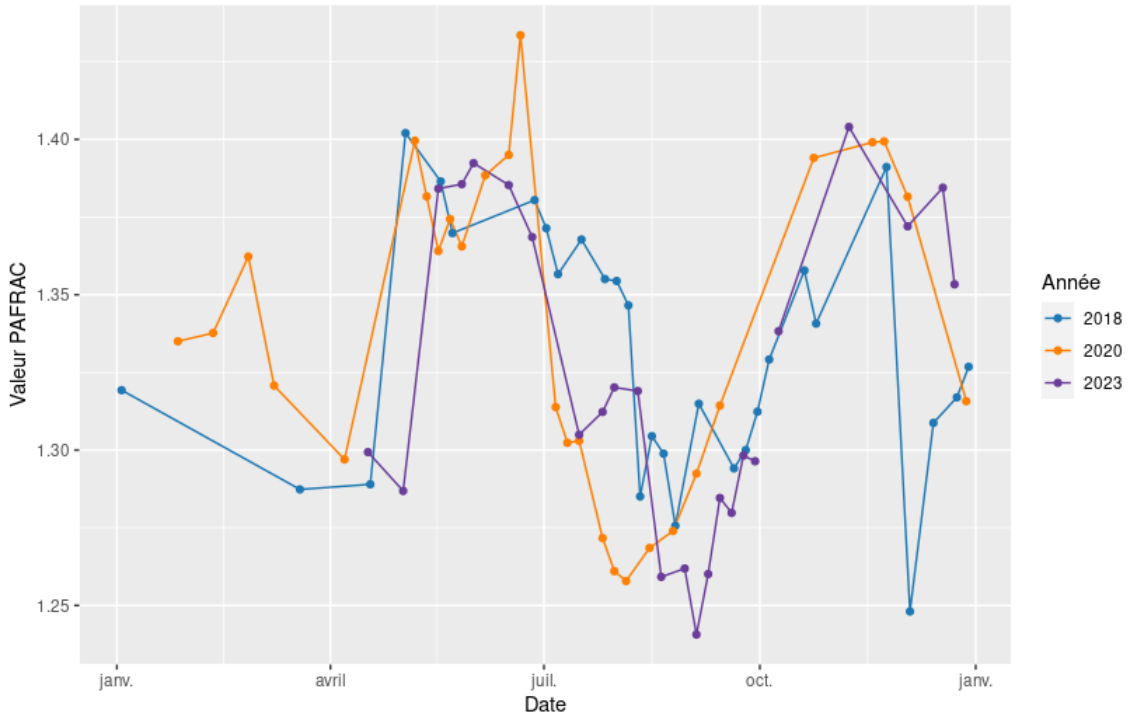


FIGURE 5.9 – Représentation de la métrique de complexité des patchs (PAFRAC) en fonction du temps pour trois années montrant une phénologie de l'herbier semblable (2018, 2020 et 2023).

5.4 Discussion

Dans ce chapitre, nous avons exploré quatre axes principaux : la dynamique temporelle locale de redémarrage de l'herbier, la distribution des tailles des patchs, l'isolation ou proximité des patchs dans l'étang, ainsi que la complexité de la forme des patchs.

Nous allons à présent discuter des résultats obtenus sous différents angles. Dans un premier temps, nous aborderons les limites méthodologiques rencontrées, notamment celles liées aux données utilisées.

Ensuite, nous discuterons des métriques utilisées pour décrire les dynamiques spatiales et temporelles, en abordant leurs limites, ainsi que leur pertinence pour étudier les processus écologiques sous-jacents.

Nous parlerons également des mécanismes biologiques de Stuckenia, pouvant êtres en lien avec les motifs décrits dans ce chapitre.

Enfin, par une perspective générale, nous mettrons en lumière les potentielles suites de ce travail, comme de nouvelles hypothèses à tester, des méthodologies à affiner, ou des pistes de recherche pour approfondir la compréhension des dynamiques spatiales et écologiques du système étudié.

5.4.1 Limites méthodologiques

Dans tout ce chapitre, nous avons calculé des métriques spatiales sur les images classées de l'étang du Bagnas. Nous les calculons en nous basant uniquement sur les images disponibles, et non sur une interpolation entre les images disponibles. Ces métriques sont donc intimement reliées à deux facteurs concernant les séries temporelles d'images.

Le premier facteur est trivialement le nombre d'images. En effet, un nombre plus élevé d'images aurait permis une identification plus robuste des variations des métriques calculées, et donc une meilleurs certitude quant aux motifs spatio-temporels de l'herbier. Dans notre cas, la résolution temporelle moyenne est d'environ deux semaines, avec cela va donc la possibilité d'introduire une certaine erreur sur les métriques calculées.

Le deuxième facteur est la fréquence irrégulière d'images. Dans le premier point nous abordons le sujet de la résolution temporelle moyenne, mais la fréquence d'image disponible est variable dans le temps. On dispose en effet d'un plus grand nombre d'images en été qu'en hiver. L'erreur introduite par le nombre et la fréquence d'images disponibles est donc, elle aussi, variable dans le temps.

Le point important ici serait de réduire l'erreur au moment de la forte variation de l'herbier détecté, donc dans la période de colonisation et de déclin de l'herbier. Un plus grand nombre d'images, ainsi qu'une fréquence plus élevée au printemps et à

la fin de l'été aurait donc été d'une grande aide pour améliorer la précision de ces mesures.

Pour pallier ce manque irrégulier d'images, l'interpolation dans le temps peut constituer une bonne piste. Cependant, elle introduit un autre type d'erreur, celle du modèle d'interpolation. Les modèles simples comme l'interpolation linéaire sont susceptibles d'introduire une forte erreur, surtout compte tenu de la dynamique très irrégulière de l'herbier, et de la classification binaire des images. Une autre méthode pour réaliser une interpolation plus fiable est parfois utilisée dans le domaine de l'étude des usages des sols et leurs changements (land use and land cover changes, LULCC (MOULDS et al., 2015)). L'utilisation de ces packages permettent une interpolation en tenant compte d'autres données spatialisées (bathymétrie, salinité, etc) fournies par l'utilisateur en entrée. A ma connaissance, l'approche n'a cependant jamais été utilisée pour l'étude de la végétation submergée. Elle serait néanmoins plus complète qu'une interpolation linéaire, et permettrait peut-être des résultats plus précis.

5.4.2 Métriques et potentiels liens avec l'écologie

Une première question concerne le choix des métriques utilisées. Il existe un grand nombre de métriques permettant de quantifier des caractéristiques similaires. Prenons, par exemple, la complexité des patchs, pour laquelle plusieurs indices sont disponibles, tels que la dimension fractale ou la dimension fractale périmètre-surface. Bien que je n'aie pas mené d'étude exhaustive sur ce sujet, une problématique fréquemment étudiée est celle de la corrélation entre les métriques. En fonction de l'échelle et du site d'étude, de nombreuses métriques peuvent être corrélées entre elles. Par conséquent, un choix doit être fait parmi ces métriques corrélées. Ce choix est souvent arbitraire ou effectué en regard de contraintes méthodologiques comme le temps de calcul. Dans notre cas, étant donné le volume important d'images analysées, il aurait été intéressant d'approfondir ce processus de sélection de métriques.

Par exemple, nous aurions pu privilégier les métriques présentant une forte variabilité intra-annuelle pour expliquer des processus à l'échelle de l'année, ou, à l'inverse, celles avec une variabilité inter-annuelle marquée afin de mieux comprendre les différences entre années.

Nous n'avons pas utilisé de métriques à l'échelle du paysage dans cette étude. Cela s'explique par le fait que nous ne disposons que de deux classes : présence ou absence d'herbier, avec une seule classe d'intérêt (présence d'herbier). Bien que les métriques à l'échelle du paysage soient généralement très informatives, elles semblent ici d'un intérêt limité dans notre contexte spécifique. Cependant, ces métriques pourraient devenir pertinentes si notre algorithme de classification était entraîné afin de pouvoir identifier d'autres classes sur les images, comme la roselière bordant l'étang ou les zones de sol sec lors des périodes d'assec. Par ailleurs, si nous avions une classe mixte (par exemple, herbier moins développé), il serait alors possible d'étudier d'autres problématiques écologiques, notamment en lien avec la biodiversité (FAHRIG et al., 2011, C. REYNOLDS et al., 2018). En effet, une classe mixte, représentant un herbier moins dense, pourrait avoir une signification écologique importante. Ces zones pourraient constituer des habitats spécifiques pour d'autres espèces photosynthétiques, potentiellement exclues des zones à fort recouvrement de Stuckenia par compétition pour la ressource lumineuse.

Une critique commune des analyses de type réside cependant dans leur nature catégorique, qui ne prend pas en compte les variations continues des paysages. Concevoir les paysages comme une mosaïque de classes discrètes est un paradigme qui peut conduire à des conclusions incomplètes ou simplistes (FLETCHER et FORTIN, 2019). Ce constat conduit à l'utilisation de modèles conceptuels alternatifs, comme le modèle dit "du continuum" (FISCHER et B. LINDENMAYER, 2006) ou encore celui dit "des gradients" (MCGARIGAL, TAGIL et al., 2009). Ces approches apportent un contexte pour définir l'environnement de manière moins simpliste, et introduisent des métriques mieux adaptées pour résumer les variations continues des paramètres

du paysage (MCGARIGAL, TAGIL et al., 2009, HOECHSTETTER et al., 2011).

Si nous avions souhaité nous concentrer sur des zones spécifiques de l'étang, nous aurions pu réaliser le calcul des métriques plus localement, en appliquant une approche en "fenêtre glissante" (moving window). Cette méthode permettrait de capturer les motifs locaux du voisinage écologique de manière approximative (ADDICOTT et al., 1987). Toutefois, cette approche soulève des problématiques méthodologiques importantes, notamment le choix de la taille et de la forme de la fenêtre d'analyse. Le choix de ces paramètres est crucial, car la pertinence des résultats dépend étroitement du modèle écologique étudié et de l'échelle spatiale des données utilisées. Une fenêtre trop petite pourrait biaiser les métriques calculées, tandis qu'une fenêtre trop grande risquerait de diluer les spécificités locales et de masquer les variations pertinentes des motifs spatiaux. De même, la forme de la fenêtre (carrée, circulaire, ou autre) pourrait influencer la manière dont les données sont agrégées et interprétées. Pour maximiser la pertinence de cette méthode, il serait nécessaire de tester différentes configurations de fenêtres en fonction des objectifs de l'étude. Une réflexion approfondie sur l'échelle biologique des motifs à capturer (par exemple, une complexité locale de la structure des patchs) et sur les caractéristiques des données disponibles devrait guider ce choix.

5.4.2.1 Temps de vies (Tv) et dates de redémarrages (Dr)

Les métriques de temps de vie (Tv) et de dates de redémarrage (Dr) se révèlent pertinentes pour analyser les saisons où l'herbier parvient à effectuer un développement complet. Cela inclut les années dites normales ainsi que les années marquées par des assecs contrôlés, gérés par les gestionnaires de la réserve. Cependant, ces métriques montrent leurs limites lors des années caractérisées par des assecs sévères et très précoces. Nous avons noté entre 2022 et 2023, une sensibilité des métriques calculées qui ne permet pas, à mon sens, de tirer des conclusions. En 2022, en raison de l'assec précoce, l'herbier n'a pas eu le temps de coloniser l'ensemble de l'étang.

Cette situation a directement affecté la mesure des dates de redémarrage (Dr) pour 2022, car en effet pour certains pixels, l'herbier de redémarre pas en 2022. Ceci rend la comparaison entre 2021 et 2022 inexploitable. De manière similaire, certains pixels ont enregistré un développement d'herbier tronqué à la suite d'une hausse brutale des températures en milieu d'année 2022, entraînant une mesure des temps de vie (Tv) considérablement réduite en 2022. Ainsi, dans la même logique, ceci a impacté la comparaison entre 2022 et 2023. Pour remédier à ces limites, il serait nécessaire de repenser la façon dont ces métriques sont calculées. Toutefois, cette réflexion est contrainte par la nature discrète des données classées, qui limite les ajustements possibles.

5.4.2.2 Taille des patchs

Nous avons mesuré la taille des patchs ainsi que leur distribution à l'aide d'une métrique simple : l'aire des patchs. Cette métrique, couramment utilisée, ne semble pas être sujette à des biais particuliers dans son calcul. Cependant, en raison de l'irrégularité des images disponibles dans le temps, il est difficile d'établir des conclusions robustes quant aux différences inter-annuelles de tailles des patchs, bien que certaines années semblent visuellement se démarquer.

La distribution des tailles des patchs, quant à elle, s'ajuste bien à une loi de puissance avec un paramètre estimé à = 1.75. Cette observation pourrait témoigner d'un phénomène d'auto-organisation spatiale des patchs (KÉFI et al., 2007, SCHOELYNCK, DE GROOTE et al., 2012), bien que les mécanismes sous-jacents restent à identifier.

Par exemple, un des mécanismes parfois identifié est le mécanisme de percolation (SHANTE et KIRKPATRICK, 1971), qui, dans des modèles simples, donne lieu à des distributions de taille de patchs qui semblent suivre des lois de puissance (HUTH et al., 2014).

Il convient toutefois de noter une limite importante. Les études reliant la distribution des tailles de patchs à une loi de puissance se basent généralement sur une

configuration de l'habitat à un instant donné, autrement dit, sur une seule image. Dans notre cas, nous avons considéré toutes les images dont nous disposons, ce qui signifie que nous tirons une conclusion pour l'ensemble de la série temporelle.

En outre, si nous séparons les années et analysons la distribution des tailles pour chacune, il est probable que le paramètre β varie selon les années. Cette observation pourrait alors ouvrir la voie à une hypothèse sur les sources de variation de ce paramètre, potentiellement liées aux conditions environnementales ou aux dynamiques écologiques spécifiques à chaque année.

5.4.2.3 Isolation / proximité

Nous avons décrit la configuration des patchs dans l'étang à l'aide d'une métrique simple qui quantifie leur isolation ou proximité : la distance euclidienne au patch voisin le plus proche (ENN). Cependant, cette analyse se heurte à plusieurs limites méthodologiques. Tout d'abord, la densité temporelle variable des images entre les années représente une problématique importante. Il est bon de noter que nous ne ciblons pas une période spécifique du cycle de développement de l'herbier pour effectuer les mesures et les comparaisons inter-annuelles. Ce manque d'images, particulièrement lors des phases de forte variation du recouvrement de l'herbier, peut affecter la fiabilité des résultats, malgré l'effort de ne retenir que les images contenant un nombre minimal de patchs (10). A mon avis, un exemple révélateur est la distribution des ENN pour l'année 2019, qui montre une grande fréquence de valeurs intermédiaires. Cette observation pourrait refléter l'effet d'une faible densité temporelle d'images disponibles cette année-là. En effet, les images manquent durant la période de fort développement de l'herbier, une phase où de nombreux patchs rapprochés apparaissent généralement. Cette absence d'images pourrait avoir entraîné une augmentation artificielle de la valeur moyenne de l'ENN pour 2019, en raison d'une sous-représentation des patchs proches formés à cette période.

Pour l'année 2022, la forte variabilité de l'ENN peut être attribuée à la perturbation majeure causée par l'assec non contrôlé. Cette perturbation a empêché l'herbier d'atteindre un développement complet, le limitant à un recouvrement intermédiaire avant son effondrement sous des conditions défavorables. Par conséquent, les mesures obtenues pour 2022 ne reflètent pas des conditions comparables à celles des autres années. Malgré cette variabilité, le test statistique effectué n'a révélé aucune différence significative entre les distributions des ENN des différentes années.

La métrique utilisée se limite par définition à la distance au patch voisin le plus proche. Cette approche ne prend pas en compte les distances à tous les autres patchs, ce qui pourrait restreindre sa capacité à décrire la structure globale de l'agencement des patchs d'herbier dans l'étang. Ainsi, l'ENN seul pourrait ne pas être suffisant pour rendre compte de la configuration spatiale globale.

Afin de consolider notre description, nous pourrions compléter cette mesure de deux façons différentes.

A l'échelle des patchs, nous pourrions intégrer dans nos calculs de distances l'ensemble des patchs voisins, en nous inspirant des méthodes issues de la physique des liquides (HANSEN et MCDONALD, 2013). Une métrique pertinente dans ce contexte est la fonction de distribution radiale (ou fonction de corrélation de paires), notée g(r). Cette fonction décrit comment la densité d'un système varie en fonction de la distance à une entité focale. Appliquée à notre problématique, g(r) représenterait la probabilité qu'un patch focal ait un voisin à une distance donnée r (5.10).

Cette approche peut toutefois être adaptée et appliquée à la problématique de distribution de distances entre patchs (FLETCHER et FORTIN, 2019) et permettrait de prendre en compte l'ensemble des voisins, offrant ainsi une vision plus complète de la structure des patchs. Ce calcul pourrait être réalisé sans l'aide de packages dans le logiciel R, pour chaque image étudiée, afin de caractériser l'agencement global des patchs.

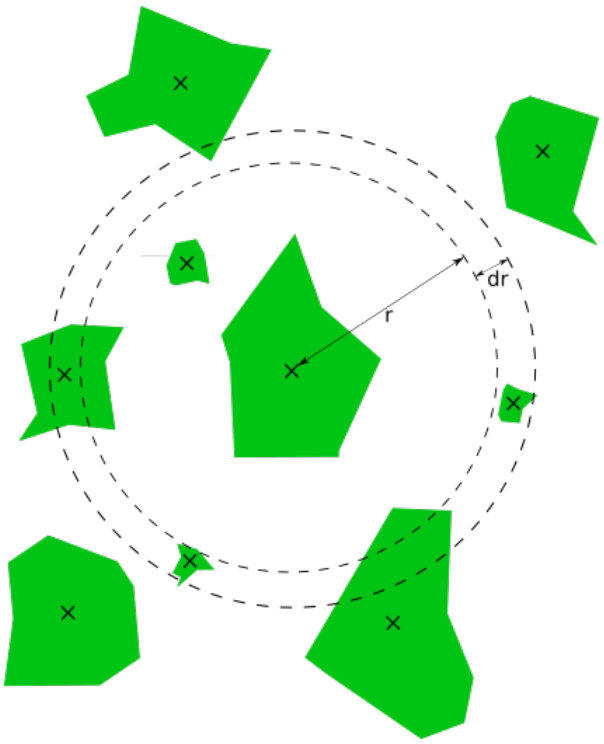


FIGURE 5.10 – Schéma du calcul de la fonction de distribution radiale g(r)

Une autre option serait d'analyser la structure spatiale à l'échelle des pixels, via un corrélogramme. Cette méthode pourrait fournir des informations sur l'autocorrélation spatiale des pixels de présence, révélant ainsi des motifs organisationnels de l'herbier à une résolution plus fine. Une telle approche permettrait d'explorer la distribution et l'homogénéité de l'herbier dans l'étang à l'échelle des pixels, complétant les analyses basées sur les patchs. Ces deux approches, en combinant une vision locale et globale, pourraient approfondir notre compréhension des dynamiques spatiales de l'herbier dans l'étang.

5.4.2.4 Complexité

La complexité des patchs d'herbier varie en fonction du moment dans la saison où les observations sont effectuées, et selon les mécanismes écologiques en jeu, l'interprétation de cette métrique de complexité peut différer.

Pendant la phase de croissance, la complexité des patchs pourrait être largement

influencée par les mécanismes de croissance végétative de Stuckenia. Si cette croissance n'est pas isotrope (identique dans toutes les directions), elle engendrerait des patchs aux formes plus irrégulières et complexes. Cette variabilité pourrait dépendre des stratégies adoptées par la plante pour démarrer et coloniser l'étang. Par exemple, on pourrait observer une complexité des patchs différente en fonction de si la croissance des patchs repose principalement sur les ressources stockées dans les tubercules, ou sur la germination de graines présentes dans le sédiment (notamment après une année d'assec).

Pendant la phase de déclin de l'herbier, plusieurs processus peuvent être décrits sur les images. Ces processus de déclin des patchs peuvent causer plus ou moins de complexité dans les paysages (FLETCHER et FORTIN, 2019).

Un des ces processus peut être décrit comme la fragmentation du large patch (souvent unique) couvrant tout l'étang causant le découpage de plus petits patchs aux formes variables. Par la suite, ces plus petits patchs, causées par la fragmentation du large patch initial, diminuent en taille progressivement par le biais d'un autre processus, celui de régression, jusqu'à disparaître complètement.

La disparition de l'herbier étant parfois causée par des conditions climatiques extrêmes, les processus de déclin pourraient êtres mis en lien avec le type d'année (assec ou non). Lors d'une année normale par exemple, il serait peut-être plus probable d'observer un déclin progressif, et lors d'une année d'assec (même contrôlé par les gestionnaires) une fragmentation plus marquée.

La mesure de la complexité des patchs est directement liée à la résolution des images utilisées. Plus la résolution est fine, plus les aspérités et les détails des contours des patchs sont capturés, augmentant ainsi la complexité mesurée. Une résolution à 10 m, comme dans notre étude actuelle, peut manquer certains détails, donnant des valeurs de complexité plus faibles. En revanche, des images obtenues par drone (avec une résolution plus fine que Sentinel-2) pourraient révéler une gamme plus étendue de complexité, permettant une meilleure caractérisation des patchs. A mon sens, la

priorité serait cependant d'obtenir plus d'images, afin de fluidifier les observations et de pouvoir mieux identifier les processus visuels de croissance et de déclin des patchs.

5.4.3 Implications écologiques et perspectives

5.4.3.1 Mécanisme de recolonisation de Stuckenia

Les motifs spatiaux décrits dans ce chapitre découlent de mécanismes biologiques sous-jacents de Stuckenia. Pour identifier précisément quels mécanismes biologiques de l'herbier sont à l'origine de ces configurations spatiales, il serait indispensable de disposer de données de résolution bien supérieure, telles que des images issues de drones ou de photographies aériennes de haute qualité. De plus, des relevés de terrain complémentaires seraient nécessaires, incluant par exemple des analyses des concentrations en nutriments dans l'étang ou des études détaillées du substrat, notamment sur la densité et la viabilité des tubercules et des graines. Malgré ces limitations méthodologiques actuelles, il est néanmoins possible d'esquisser certaines pistes écologiques d'intérêt à mettre en relation avec certains des motifs observés. Ces hypothèses, bien que préliminaires, ouvrent la voie à des perspectives intéressantes pour mieux appréhender les dynamiques de l'herbier et les processus qui les gouvernent.

Stuckenia peut se développer à partir de deux mécanismes principaux : les tubercules ou la banque de graines. Ces mécanismes distincts de recolonisation pourraient engendrer des motifs spatiaux différents, perceptibles uniquement à l'aide d'images de résolution plus fine. Une perspective de recherche intéressante serait de mettre en relation le mécanisme dominant de recolonisation avec les motifs spatiaux observés. Par exemple, il est envisageable qu'un développement homogène de l'herbier sur l'étang reflète une colonisation principalement issue de la germination des graines.

Lors de nos observations de terrain, nous notons qu'après des saisons post-assec, l'herbier semble se développer de manière plus uniforme dans l'espace, avec des zones de démarrage plus diffuses. En revanche, à la suite d'une saison normale, les localités initiales de développement paraissent plus ciblées et regroupées. Toutefois, les données d'imagerie utilisées dans ce chapitre ainsi que les métriques calculées ne permettent pas de confirmer ces observations de manière rigoureuse.

En se basant sur ces éléments, on peut supposer que des assecs sévères peuvent endommager les structures pérennes de la plante, telles que les rhizomes et les tubercules, les rendant non viables. Cela favoriserait alors une recolonisation majoritairement assurée par la germination d'une partie de la banque de graines lors de la saison suivante. Ainsi, les motifs spatiaux observés dans de telles conditions seraient plus homogènes. À l'inverse, lors de saisons normales, le redémarrage de l'herbier semble principalement assuré par les tubercules, conduisant à une distribution plus localisée et groupée des premières pousses.

Cette hypothèse repose notamment sur l'idée que la banque de graines serait répartie de manière relativement homogène dans le substrat, engendrant une distribution également homogène des jeunes pousses.

Au moment de la floraison et de la production de graines, l'herbier du Bagnas est particulièrement dense et uniforme sur l'ensemble de l'étang. Une telle densité végétale limite les mécanismes de dispersion (KOCH et al., 2009), pouvant conduire à une répartition homogène des graines dans le substrat, à proximité des plantes mères. Cependant, pour valider cette hypothèse, des études de terrain spécifiques seraient nécessaires. Ces recherches devraient notamment évaluer la répartition, la densité et la viabilité des graines dans le substrat.

De manière similaire, un comptage précis du nombre de tubercules et une évaluation de leur viabilité permettraient d'approfondir notre compréhension des motifs

spatiaux observés. Ces données complémentaires constitueraient une base indispensable pour interpréter plus finement les mécanismes écologiques à l'origine des motifs spatiaux visibles sur les images.

Si cette hypothèse venait à être confirmée, elle pourrait être intégrée dans un cadre de modélisation des dynamiques spatiales de l'herbier, notamment pour les années marquées par des chaleurs extrêmes ou des perturbations importantes. Dans un modèle mécaniste, il serait pertinent d'introduire un facteur de bruit stochastique plus élevé pour représenter la probabilité d'apparition de l'herbier sur chaque pixel. Ce facteur pourrait être modulé par l'intensité des perturbations subies au cours de l'année précédente. Une telle approche permettrait de mieux comprendre et prédire les patrons spatiaux de recolonisation dans des conditions environnementales fluctuantes.

5.4.3.2 Hétérogénéité de l'habitat

Les recherches futures n'ont pas nécessairement vocation à rester centrées uniquement sur l'herbier lui-même. En effet, à mesure qu'il se développe dans l'étang, l'herbier peut être considéré comme un habitat. Les patchs d'herbier, en fonction de leur configuration spatiale, constituent un habitat complexe, parfois hétérogène, dont dépendent d'autres enjeux écologiques, comme la biodiversité. Cette question de l'hétérogénéité des habitats est un sujet central en écologie.

L'hétérogénéité structurelle des habitats, qu'il s'agisse de la taille des patchs ou des distances qui les séparent, peut favoriser une biodiversité plus élevée (BENTON et al., 2003) et renforcer la stabilité des écosystèmes (OLIVER et al., 2010). Par exemple, l'étude de la diversité des invertébrés aquatiques, pour lesquels les patchs d'herbier constituent des habitats clés, pourrait fournir des indications précieuses sur les interactions entre la structure de cet habitat et la biodiversité dans l'étang du Bagnas.

Cependant, une telle étude se concentrerait davantage sur les invertébrés et leur diversité que sur les plantes elles-mêmes. Cela nécessite d'adopter une approche différente dans la manière de définir et d'analyser les patchs d'habitat. Certains travaux, comme ceux de SCHOELYNCK, CREËLLE et al., 2018, soulignent que la délimitation des patchs doit être adaptée au contexte et à l'organisme étudié.

Par exemple, dans des environnements aquatiques soumis à un courant, la consideration spatiale du patch d'habitat diffère. Ici, le patch ne se limite pas uniquement à la végétation visible. Il inclut également une zone située en aval, où le courant ralenti par la végétation offre un refuge propice au développement des invertébrés (Sand-Jensen 1998). Dans un tel cas, les zones sans végétation directement derrière les patchs peuvent être considérées comme une extension fonctionnelle de l'habitat. Ces nuances doivent impérativement être prises en compte afin d'interpréter correctement les métriques spatiales des patchs et leur relation avec la diversité des invertébrés. Adapter les méthodologies en fonction des organismes et des dynamiques étudiées serait donc un prérequis essentiel pour tirer des conclusions robustes et pertinentes sur les liens entre la structure des habitats et la biodiversité.

Chapitre 6

Discussion Générale

6.1 Apports et limites méthodologiques

6.1.1 Données de terrain

Les mesures terrain sont déjà d'une régularité conséquente, notamment sachant qu'elles sont relevées à la main par les gestionnaires. Cela représente un effort soutenu pour le suivi des paramètres abiotiques de l'étang du Bagnas. Avoir un relevé plus fréquent serait, je pense, d'une utilité assez relative pour le moment, et à choisir, il y aurait d'autres priorités. Nous en verrons quelques-unes dans la suite de ce chapitre. Un relevé haute fréquence de la température de l'eau à l'aide d'une sonde est actuellement en train d'être testé et mis en place. Cette sonde relève la température de l'eau au niveau du point GB5 toute les 15 minutes depuis le 21 décembre 2022. A mon sens, ces données seront utiles afin d'observer les variations fines de paramètres abiotiques, et leur potentiel effet sur les espèces habitant l'étang. Cependant, il me semble peu probable qu'une telle mise en relation soit possible avec l'herbier de *Stuckenia* détecté sur les images. Il y aurait un trop grand écart de précision et d'échelle entre la méthode de détection de l'herbier sur les images et les données terrain haute fréquence.

Du côté des biais, l'échantillonnage terrain est très maîtrisé et le protocole est strict. Cela dit, il existe peut-être un biais dans les données pour les paramètres relevés

qui sont fortement variables dans la journée, comme la température de l'eau par exemple. Les points ne sont pas tous relevés simultanément, et donc la température de l'eau peut dépendre de l'heure de passage du gestionnaire qui effectue le relevé. Cependant, pour limiter cet effet, tous les relevés sont effectués le matin, et l'ordre de passage entre les points est toujours le même. Pour reprendre l'exemple de la température de l'eau, elle doit être plus faible aux points qui sont relevés en premier le matin, qu'à ceux qui sont relevés en fin de matinée. Et cet écart est probablement creusé en été en raison des plus hautes températures. Dans notre cas ce n'est pas un problème car nous n'utilisons qu'un seul point, toujours relevé aux environs de la même heure, mais il faudra prendre ce biais en compte si on considère un jour une multitude de points de relevés. Ce n'est pas un projet pour l'instant, mais dans cette éventualité, il s'agira alors de normaliser les paramètres par l'heure de la journée, la méthode reste à être déterminée.

Dans ce travail, notamment dans le chapitre 4, nous faisons l'hypothèse que les données collectées au point GB5 sont représentatives des paramètres de l'étang entier. C'est une hypothèse assez forte, mais pour l'instant, cela à permis d'obtenir des résultats de modélisation statistiques convaincants. L'utilisation de différents points de relevés à l'échelle de l'étang pourrait effectivement permettre de préciser les modèles en apportant une vision plus globale des paramètres de l'étang. Cela permettrait de faire moins d'hypothèses quant à la pertinence d'un relevé en un seul point afin de refléter les paramètres de l'étang dans son ensemble.

Les pistes méthodologiques sont vastes. On pourrait penser utiliser les autres points qui font partie de l'étang, jusqu'alors considérés peu représentatifs car périodiquement en eau et/ou trop proches du bord (3.3). L'utilisation de ces points pourraient permettre une interpolation des paramètres relevés sur tous les pixels de l'étang. Néanmoins, il s'agira alors de données estimées, et non mesurées. Une autre idée serait d'inclure les points stratégiquement placés par les gestionnaires aux entrées et sorties d'eau de l'étang du Bagnas, et de modéliser les paramètres de l'eau de

tout l'étang en nous basant sur ces mesures d'entrées et sorties. Cela permettrait sans doute une estimation (moins grossière que l'interpolation) des paramètres abiotiques à l'échelle de l'étang.

Une telle approche permettrait d'obtenir (avec une précision à quantifier) une valeur des paramètres étudiés pour chaque pixels de l'étang, et permettrait ainsi une nouvelle méthode pour modéliser l'herbier. En effet, on pourrait alors construire un modèle à l'échelle du pixel, plutôt qu'un modèle à l'échelle de l'étang comme nous le faisons actuellement (aire totale d'herbier). Il s'agirait alors, par exemple, d'exprimer la présence de l'herbier sur chaque pixel comme une probabilité qui dépendrait des paramètres de l'étang à l'emplacement du pixel.

6.1.2 Données satellite

Un des grands avantages de la télédétection sur image satellite est que l'acquisition et le traitement des images est effectué de manière standardisée. Certaines perturbations nuageuses peuvent néanmoins être présentes sur certaines images, ces dernières ont systématiquement été exclues des séries temporelles utilisées. Seulement, la régularité temporelle s'en retrouve parfois incomplète en hiver, et lors des phases de fortes variations de l'herbier. Un plus grand nombre d'images, notamment pendant ces phases de fortes variations de l'herbier pourraient s'avérer bénéfique pour préciser le suivi, la modélisation, et les conclusions sur la dynamique de l'herbier.

La précision de la méthode est évaluée en regard des données photo interprétées, et de données terrain dites "ground truth". La précision en regard des données photo-interprétées est très bonne (99%). En regard des données terrain, la précision est la meilleure (78%) si on place le seuil présence/absence sur le terrain aux environs de 50% de recouvrement d'herbier (chapitre 3).

Comme expliqué en fin de chapitre 3, cette différence de précision entre les deux validations peut s'expliquer par une possible auto-corrélation des données de photo-interprétation, qui introduirait un biais optimiste dans la précision mesurée. Dans

certaines études, ce biais est estimé à un peu plus de 10% (ZHEN et al., 2013), ce qui correspondrait à la différence que nous observons.

La méthode s'avère globalement assez précise. On peut cependant s'interroger sur la validité de la précision "ground truth", car elle est en effet mesurée sur trois images (et donc trois dates de relevés terrain). Ces dates sont peu étendues sur l'année, elles se situent au milieu du printemps / début été, et cela est donc difficilement représentatif de l'année entière. Il est donc possible que la précision s'en trouve mal évaluée pour les périodes hivernales par exemple. Sur les données photo-interprétées en revanche, le calcul de la précision considère des images prises sur une plus grande partie de l'année (voir chapitre 3), elle est donc moins dépendante de la période de l'année.

À mon sens, le principal facteur qui aurait pu grandement améliorer la méthode aurait été la prise en compte de la turbidité de l'eau. Son intégration ne semble pas capitale dans notre cas bien précis, au Bagnas, en raison de la faible profondeur de l'étang, même en son centre. L'importance de sa considération a cependant été mise en avant, notamment lorsque la profondeur est plus importante (HOSSAIN et al., 2015).

La turbidité serait donc plutôt à considérer en relation avec la taille de la colonne d'eau, on disposerait alors une "turbidité effective" pour l'étude de la végétation du fond.

La turbidité est relevée par les gestionnaires lors de leur suivi hydrologique, on dispose donc de cette donnée. Cependant, pour le moment nous n'utilisons que le point de relevé GB5-centre, situé au milieu de l'étang. Contrairement aux autres paramètres, je doute que la turbidité relevée à cet endroit précis soit représentative de tout l'étang. En effet, il existe sans doute une turbidité "de base" dans l'étang, peu contraignante, et causée par le vent par exemple. Mais nous avons noté des hausses de turbidité très locales, causées par les oiseaux lors de leur recherche de nourriture.

La turbidité locale peut aussi augmenter au niveau des embouchures, lorsque l'eau du canal du midi est elle-même chargée de matière en suspension par exemple.

Pour considérer cette turbidité parfois très locale, les relevés terrains semblent assez inefficaces. Cependant, j'ai récemment pris conscience qu'il existe des possibilités afin de calculer des indices de turbidité sur chaque pixel (LACAUX et al., 2007, GERNEZ, LAFON et al., 2015). Dans de prochains travaux, la méthode pourrait ainsi être améliorée, en appliquant un coefficient d'atténuation sur chaque pixel, qui serait dérivé de ces indices locaux de turbidité. Ces indices pourraient, par exemple, êtres utilisés pour quantifier une incertitude de la détection d'herbier sur chaque pixel.

Néanmoins, dans le chapitre 3, on compare différents modèles Random Forest pour classer les images, l'un d'entre eux (RF2) considère un paramètre environnemental de l'étang : la profondeur d'eau. Ce paramètre, relevé au point GB5 de l'étang, est représentatif du niveau de l'eau sur l'ensemble de l'étang. Nous avons décidé de ne pas l'utiliser en tant que modèle final pour classer les images. D'une part, il apportait une précision assez similaire à celle du modèle le plus parcimonieux, qui est basé seulement sur le signal des 4 bandes spectrales d'intérêt (RF1). D'autre part, il s'agissait aussi d'une contrainte dans l'utilisation future par les gestionnaires. En effet, pour classer toute image, il aurait alors fallu la donnée de profondeur à l'instant de la capture de l'image, ne facilitant pas l'utilisation, notamment en cas d'arrêt du protocole de suivi hydrologique réalisé par les gestionnaires. Finalement, l'utilisation d'un paramètre abiotique tel que la profondeur pour classer les images posait aussi un problème concernant la modélisation statistique. En effet, si le paramètre de profondeur est utilisée dans le modèle de classification des images, il ne peut pas être utilisé à nouveau comme variable explicative dans les modèles statistiques car il n'est alors pas indépendant de la classification.

6.1.3 Classification

Pour classer nos images, nous avons utilisé un algorithme de type Random Forest. Les pixels des images classées ont été répartis en deux catégories : présence d'herbier et absence d'herbier, avec un seuil de détectabilité identifié (Chapitre 3). La première limitation évidente de cette approche réside dans la classification des images en catégories. Bien que les Random Forests soient applicables à la fois en classification et en régression, chaque méthode présente des avantages et des inconvénients. Nous avons choisi de classifier les images en catégories pour plusieurs raisons.

D'une part, une partie du travail de MENU et al., 2021 repose sur des cartes classées en catégories, incluant toutefois une catégorie intermédiaire pour l'herbier (classe mixte). Ce travail constitue une référence essentielle pour cette thèse et, bien que nous n'ayons pas réalisé de comparaison stricte, produire des classifications en catégories permettait une mise en parallèle conceptuelle avec ce volet de MENU et al., 2021.

D'autre part, une classification en catégories, bien que simplificatrice, offre une interprétation simple et intuitive du couvert d'herbier : les pixels sont soit occupés, soit inoccupés. Au début de cette thèse, l'objectif de l'exploitation de telles cartes était de les comparer à des simulations d'occupation sur des matrices de pixels, à l'image du célèbre automate cellulaire du "Jeu de la Vie" (CONWAY et al., 1970). Ces cartes d'occupation, comparées à des sorties similaires issues de modèles simulés d'occupation d'herbier, auraient pu être utilisées pour calibrer ces simulations. Cependant, au cours du projet, la direction scientifique de la thèse a évolué, conduisant à d'autres analyses. Finalement, les cartes classées ont servi à identifier des patchs d'herbier et à calculer des métriques spatiales décrivant la configuration des herbiers dans l'étang. Ces cartes catégorielles étaient nécessaires pour ces calculs et ont simplifié l'évaluation des temps de vie des herbiers sur chaque pixel.

Néanmoins, l'utilisation de Random Forests en régression aurait présenté certains

avantages intéressants. Premièrement, cette approche aurait permis une représentation plus fidèle des pixels présentant un faible recouvrement d'herbier, atténuant ainsi l'une des limites évidentes de la classification catégorielle. Elle aurait amélioré le réalisme de la représentation en offrant une évaluation continue du recouvrement relatif de l'herbier par pixel (par exemple en pourcentage). Cela aurait également facilité des comparaisons avec d'autres études quantifiant la végétation à l'aide d'indices de télédétection continus, tels que le NDVI ou le MSAVI par exemple.

De plus, les pixels des cartes issues de Random Forests en régression auraient pu être interprétés comme des probabilités de présence (valeurs de sorties comprises entre 0 et 1). Cela aurait permis des comparaisons directes avec des modèles simulés dont les sorties sont exprimées en probabilités de présence par pixel. Toutefois, cette nature continue des données aurait compliqué certaines analyses spatiales, notamment celles portant sur les patchs, comme dans le chapitre 5. Dans ce cas, il aurait été nécessaire d'introduire des seuils pour délimiter des catégories, à l'instar de la méthodologie adoptée par MENU et al., 2021.

Enfin, bien que l'approche par régression aurait complexifié l'évaluation des temps de vie des herbiers, elle aurait également enrichi l'analyse en permettant d'inclure les pixels présentant un faible recouvrement d'herbier en début de saison. Cela aurait offert une vision plus complète de la dynamique spatio-temporelle de l'herbier.

6.2 Influence des facteurs abiotiques

Nous avions certains attendus concernant l'effet de certains paramètres abiotiques sur l'herbier du Bagnas. Tout d'abord, la température et la salinité de l'eau sont reliées positivement au recouvrement d'herbier sur l'étang. Le niveau de l'eau quant à lui est relié négativement au couvert d'herbier. Cependant, si on considère le temps d'exposition à un niveau minimum d'eau, le temps de présence de l'herbier augmente lorsque le temps d'exposition est plus long.

Les effets de paramètres abiotiques testés sont discutés en détail dans BERNARD et al., 2025 (Chapitre 4). Les conclusions ne sont pas surprenantes et sont cohérentes avec le fonctionnement de la végétation aquatique submergée. Cependant, on peut noter que les paramètres testés sont reliés. Par exemple, il n'est pas surprenant d'observer une hausse de la température et de la salinité de l'eau lors d'une baisse du niveau de l'étang. Pour tester avec plus de précision l'effet indépendant de ces paramètres sur le développement de *Stuckenia* dans le Bagnas, une étude expérimentale serait recommandable.

Dans le chapitre 4, il y a d'autres facteurs abiotiques non explorés et/ou relevés qui pourraient s'avérer intéressants. Par exemple, la concentration en nutriment de l'eau n'est pas relevée, mais est mise en avant comme un paramètre ayant un effet sur la forme que prennent les plantes aquatiques (BORNETTE et PUIJALON, 2011). Les gestionnaires pensent que les eaux du canal du midi peuvent s'avérer très chargées en nutriments et en matière organique, surtout après de fortes pluies. Mesurer (et potentiellement suivre) son effet sur le développement de l'herbier pourrait être informatif. Cependant, certains auteurs comme Kantrud (KANTRUD, 1990) mettent en avant la grande tolérance de *Stuckenia* face aux fortes concentrations de nutriments, celle-ci étant capable de les absorber à la fois par ses racines mais aussi par ses parties végétatives. *Stuckenia* est effectivement présente voir dominante jusque dans certains milieux eutrophes (PRESTON, 1995).

D'autres facteurs ne sont pas considérés dans cette étude, comme les changements en pH de l'eau par exemple. Le pH n'est en effet pas considéré dans cette étude, alors que *Stuckenia* montre une certaine préférence pour les milieux alcalins, au pH entre 7 et 9. Elle semble toutefois absente lorsque le pH descend en dessous de 6.5, ou passe au-dessus de 10 (KANTRUD, 1990).

Les interactions biotiques ne sont pas considérées non plus, il en existe pourtant un grand nombre d'exemple sur le site du Bagnas. Parmi celles qui pourraient avoir un effet sur *Stuckenia*, la compétition avec d'autres macrophytes pourrait trouver sa

place dans une étude complémentaire. Tout au long de cette thèse, la compétition entre *Stuckenia* et d'autres macrophytes semblait faible, elle n'a néanmoins jamais été mesurée. Compte tenu de sa faculté à obstruer totalement la surface de l'étang, la compétition avec d'autres macrophytes au développement moins intense semble inexistante. Pour mesurer une forme de cette potentielle compétition, il faudra probablement se tourner vers les années après assec, qui permettent une certaine "remise à 0" communautaire, amoindrissant le développement de *Stuckenia* par les tubercules, et libérant de l'espace pour d'autres espèces de macrophytes en début de saison.

Une autre forme d'interaction biotique que l'on observe, et sans doute la plus directe, est l'interaction avec les oiseaux. Cette interaction peut être une interaction trophique, pour les canards par exemple, qui se nourrissent directement des tubercules voir directement des rameaux de *Stuckenia*, portant les fruits. L'autre type d'interaction notable au Bagnas est celle par piétinement du substrat, par les flamants roses notamment. Les résultats préliminaires (en annexe C) semblent peu concluants quant à la corrélation entre le comptage de ces oiseaux et l'occupation de l'herbier. Cela dit, la corrélation est effectuée à l'échelle de l'étang entier. Nous n'avons pas effectué de corrélations plus locales par manque d'hypothèse précise. Pour le moment, nous n'avons pas de raison de penser que les oiseaux ont un plus grand effet à certains endroits de l'étang par rapport à d'autres. Dans les travaux éventuels qui suivront, il s'agira de se demander dans quel cas il serait possible de percevoir un effet local des oiseaux plus fort à certains endroits. On peut par exemple penser aux périodes et aux zones de nidifications. On pourrait alors mettre en avant un potentiel effet local de la présence des oiseaux, qu'il soit géographique ou temporel, sur le développement de l'herbier.

6.3 Description de la dynamique spatiale de l'herbier

L'étude sur la relation entre temps de vies (tv) et les dates de redémarrage (dr) semble convaincante dans les résultats.

Pour les années où le calcul de la métrique est pertinent, les hypothèses se confirment et on observe bien des différences de relation locale entre temps de vie et dates de redémarrage en fonction la modalité d'assec. Nos résultats suggèrent un développement précoce de l'herbier moins localisé sur des zones préférentielles les années d'après assec.

Ces métriques de temps pour mesurer une présence de l'herbier sont informatives, mais atteignent leurs limites lorsque l'herbier s'écroule brutalement suite à un assec de trop forte intensité, affectant directement les plages de durées de vies calculées (cf chapitre 5).

Sur des images de bien meilleure résolution temporelle et spatiale, comme par exemple des images drones, d'autres métriques pourraient être mesurées pour complémenter ces résultats descriptifs, et même possiblement décrire le mécanisme majoritaire source du redémmarage de l'herbier.

La vitesse de croissance est une piste qui paraît intéressante. L'hypothèse serait que la vitesse de croissance serait plus grande lors d'un développement par les tubercules que par les graines. Ceci en raison de l'usage d'une plus grande quantité de ressources stockées dans les tubercules par rapport aux graines, ainsi que la réutilisation du système racinaire déjà présent l'année passée. Dans ce cas, la métrique de vitesse de croissance paraît plus directe qu'une corrélation temps de vie / temps de dormance pour sonder le mécanisme à l'origine du développement précoce de *Stuckenia*.

La vitesse de croissance à l'échelle de chaque pixel serait mesurable si nous avions une classification avec plus de catégories voire une valeur continue de l'herbier,

tandis qu'à une échelle plus large, on pourrait mesurer une vitesse de colonisation spatiale.

Pour l'heure et avec les données actuelles, cette étude ne me paraît pas encore réalisable. A mon sens, nous ne disposons pas de suffisamment d'images pour en tirer une mesure fiable de la vitesse de croissance. En effet, comme abordé plus tôt dans les limites méthodologiques, la majorité de la croissance de l'herbier semble se faire très rapidement, sur environ un mois. Il faudrait mesurer la vitesse de croissance sur cette période et nous ne disposons que de 2 ou 3 images au maximum chaque année. Du coté expérimental, il existe des projets en cours qui mènent des études contrôlées traitant de l'effet des pics de températures sur les herbiers lagunaires, et qui mesurent des paramètres tels que la vitesse de croissance (projet C2ZO : www.umr-marbec.fr/les-projets/c2zo/). Il reste cependant à faire le lien entre vitesse de croissance de la plante (in vivo) et vitesse de croissance des patchs de plantes (par télédétection), et la relation entre les deux ne me semble pas triviale.

Dans la continuité du chapitre 5, nous avons cherché à mesurer différentes métriques permettant de quantifier l'organisation spatiale des patchs d'herbier dans l'étang.

La mesure du plus proche voisin (ENN) apparaît comme une méthode limitée pour évaluer l'homogénéité globale de l'organisation spatiale. Comme son nom l'indique, cette métrique se base uniquement sur la distance séparant chaque patch de son voisin le plus proche, sans tenir compte de l'ensemble des patchs présents sur l'image.

En revanche, le calcul de la fonction de distribution radiale g(r) pourrait constituer une approche plus adaptée. En effet, cette métrique intègre la distribution globale des patchs dans l'espace, offrant une vision plus complète de l'organisation spatiale. Dans ce contexte, l'emplacement de chaque patch pourrait être représenté par son centroïde.

Cependant, cette méthode soulève une problématique importante : pour les petits

patchs, le centroïde constitue une représentation pertinente de leur emplacement. En revanche, pour les patchs de grande taille, le centroïde devient moins informatif, car il ne reflète pas avec précision l'étendue spatiale du patch.

Pour pallier cette limitation, cette méthode pourrait être utilisée spécifiquement dans des contextes où les patchs sont majoritairement de petite taille, par exemple, lors des premières phases de croissance de l'herbier, lorsque les patchs émergent et restent de dimensions réduites. Cette restriction garantirait une pertinence accrue de la métrique pour ce type de configuration.

Si une utilisation plus généralisée de cette méthode devait être envisagée, il serait nécessaire d'adapter le calcul de g(r). Une piste intéressante consisterait à repenser la manière dont l'emplacement des patchs est modélisé, en allant au-delà de la simple représentation par le centroïde. Une telle adaptation permettrait d'étendre l'analyse à des périodes où les patchs atteignent des dimensions plus importantes, rendant ainsi la métrique applicable sur l'ensemble des phases de développement de l'herbier.

6.4 Implications pour la gestion

Ce travail met en avant une méthode pour un suivi précis de l'herbier sur ce site naturel, quelques conclusions concernant la gestion sont à aborder.

Cette méthode ne nous permet pas d'avancer de conclusion quant à la biodiversité du site naturel, et l'effet de la présence d'herbier sur celle-ci. Nous pouvons seulement nous baser sur les fonctions écologiques connues des herbiers en milieu humides. Par exemple, puisque par leurs présence, ils forment un habitat pour les insectes et invertébrés aquatiques, nous pouvons nous attendre à ce qu'une grande surface d'herbier abrite une plus grande quantité ou diversité d'espèces, ce qui serait positif. Cependant, il n'existe pas d'étude formelle pour le Bagnas quant à la

quantité ou diversité de ces organismes et leur variation avec le couvert d'herbier de *Stuckenia* sur l'étang.

Le suivi de l'herbier est maintenant réalisable sur chacune des images Sentinel-2 disponible, et donc de telles études sont à présent possibles à la condition de réaliser parallèlement un suivi des insectes et invertébrés aquatique.

Du point de vue des services écosystémiques, nous avons vu que l'herbier est aussi source de nourriture pour certains oiseaux, directement pour les herbivores comme les canards, mais aussi indirectement pour d'autres espèces comme les flamants roses par exemple. Dans certains cas, les maximums d'oiseaux observés peuvent êtres synchronisés avec les périodes de haute densité d'herbier (ZOFFOLI, GERNEZ, OIRY et al., 2023).

Dans notre cas, et pour l'instant cependant, le lien testé entre ces deux espèces d'oiseaux et le couvert d'herbier semble variable. Il est significatif pour les canards, et non significatif pour les flamants roses (annexe C). Cette question reste à être explorée plus en détail, notamment en la restreignant aux zones les plus occupées par les oiseaux, où un effet potentiel se détectait plus clairement.

Ce que l'on peut déduire du suivi de l'herbier par télédétection en revanche, c'est sa bonne résilience. Manifestement, on observe une bonne régularité en surface détectée tous les ans sans perturbations, mais aussi un très bon maintien de la végétation les années post-perturbations. Même en condition de sécheresse extrême, comme lors des périodes d'assecs, les mécanismes de maintien semblent efficaces et l'herbier recolonise tout le milieu l'année suivante.

Les années d'assec restent cependant très impactantes pour l'herbier, par exemple visible en 2022, l'herbier s'éteint très tôt dans la saison en raison des niveaux d'eau qui chutent drastiquement. Ceci a nécessairement un impact sur les espèces qui en dépendent, totalement ou partiellement.

L'effet des assecs sur le fonctionnement de l'étang du Bagnas est un peu exploré dans l'étude de Papuga et Andrieu (PAPUGA et ANDRIEU, 2018). Dans cette étude, l'effet de telles perturbations était difficilement quantifiable statistiquement mais les auteurs identifiaient une tendance à la décroissance de la biodiversité après assec. Lors de nos observations sur le terrain, accompagné de Xavier Fortuny, nous avons noté une tendance plutôt inverse, avec une plus grande diversité de macrophytes les années après assec. Nous n'avons cependant jamais pu le quantifier. Cette plus grande diversité s'expliquerait notamment par une "remise à 0" écologique du milieu, et surtout pour les plantes au mécanismes pérennes. Les assecs affecteraient négativement les structures de maintien des plantes colonisatrices comme *Stuckenia*, vidant momentanément l'habitat occupé, et permettant le développement plus "équitable" de tous les taxons en début de saison. Cependant, l'effet semble de courte durée, et dans notre cas, l'année n+2 après assec, on observe déjà une vaste dominance de *Stuckenia*. La supposition inverse par Papuga et Andrieu est peut-être le fruit de la comparaison de deux années non consécutives, l'année sans assec est 2013 et l'année post-assec est 2017.

Lors de discussions que nous avons eues, Guillaume Papuga avait suggéré de prélever du sédiment pour essayer de mieux comprendre la banque de graines et les tubercules. Une étude expérimentale descriptive dérivée de cette idée serait extrêmement bénéfique pour la suite de ce projet. On pourrait ainsi mesurer expérimentalement la densité de la banque de graines et de tubercule dans le substrat, et ce à différents points de l'étang. Une telle étude pourrait nous aider à comprendre l'effet direct des assecs sur les structures de maintien de *Stuckenia* dans l'étang du Bagnas.

Même si je ne suis pas spécialiste en conservation, en me basant sur les résultats que je présente dans cette thèse, je suggère que quelques conclusions peuvent déjà aiguiller certains raisonnements de conservation.

Premièrement, les assecs de cette ampleur et de cette régularité (environ une fois

tous les 2 à 3 ans) ne sont à priori pas fatals pour la reprise de l'herbier. La viabilité de la banque de graines semble maintenue et l'herbier se développe jusqu'à un stade d'occupation maximal si l'année suivante présente des conditions qui le permettent. Les assecs sont supposés limiter l'accumulation de matière organique afin d'éviter une potentielle eutrophisation. Je suggère aussi que les assecs puissent être bénéfiques sur un autre aspect, celui de la diversité génétique et de l'adaptation. Si, comme suspecté, les graines sont effectivement à l'origine d'un développement nouveau de l'herbier après assec, une certaine diversité génétique peut alors s'exprimer par la production et le développement par les graines. A mon sens, un tel développement via la reproduction sexuée engendre possiblement la sélection de certains phénotypes favorisés. Ces phénotypes pourraient produire une plus grande quantité d'inflorescences, puis de graines, ou des graines et tubercules moins sensibles à la dessiccation par exemple. En revanche, on notera que certaines études récentes portant sur la plasticité phénotypique de *Stuckenia* tendent à dire que la plasticité ne serait pas toujours génétique (GANIE, RESHI, B. WAFAI et al., 2014). Cependant, les caractères étudiés sont mesurés sur les parties végétatives et racinaires, et ne portent pas sur les inflorescences.

On peut aussi se demander si un léger contrôle du développement de l'herbier dans l'étang du Bagnas ne serait pas bénéfique. En effet, tous les ans, l'herbier se développe et recouvre la quasi-totalité de l'étang, témoignant de sa faculté de colonisation. J'émets la supposition que tenter de le réguler plus fermement engendrerait peut-être la libération momentanée d'habitats occupés, et serait possiblement bénéfique à la diversité. Si de telles mesures sont prises, il faudra cependant surveiller de près les variations des paramètres de l'étang, qui semblent intimement reliés au fort développement de l'herbier chaque année.

Du point de vue de la gestion, d'autres contraintes se dessinent à l'horizon pour les gestionnaires. Dans le contexte de réchauffement climatique, les périodes de sécheresses sont de plus en plus longues et intenses. Les gestionnaires, dans leurs plans de

gestion, sont amenés à composer avec de plus en plus de restrictions du gouvernement vis-à-vis de l'utilisation de l'eau douce provenant du canal du midi. Une perspective de plus en plus probable pour les gestionnaires est celle d'être en nécessité de ré-ouvrir l'irrigation par l'eau de l'étang de Thau pour pallier ce manque d'eau à venir. L'eau de l'étang de Thau étant salée, dans le contexte d'une telle mesure, la salinité de l'étang du Bagnas va naturellement aussi augmenter. Les changements de conditions abiotiques d'une telle éventualité provoqueraient certainement des changements dans la communauté végétale de l'étang, comme le remplacement ou coexistence avec Ruppia (déjà présentes dans d'autres bassins de la réserve). Si un changement de cette ampleur venait à se produire il faudra pour les gestionnaires, suivre le phénomène de près. Cette éventualité a aussi des implications pour le modèle de détection Random Forest présenté dans ce travail. La signature spectrale de Ruppia est possiblement un peu différente de celle de *Stuckenia*, il est possible qu'il soit nécessaire d'ajuster le modèle de détection, ou même d'en développer un nouveau.

Plus généralement, les gestionnaires de la réserve sont à présent en mesure de prédire le couvert d'herbier en fonction de trois paramètres majeurs : la température, la salinité, et le niveau de l'eau. Pour la gestion du Bagnas, un modèle hydrologique existe déjà pour prédire la salinité en fonction des apports des différentes arrivées d'eau. La température de l'eau suit les tendances annuelles de températures de l'air. Le niveau de l'eau quant à lui, est en partie directement en contrôle des gestionnaires, via l'ouverture ou fermeture de différentes écluses. Ces trois paramètres sont donc à priori disponibles, ou au moins estimables, afin de prédire le couvert d'herbier sur l'étang, et ainsi préciser les plans de gestions adoptés.

6.5 Perspectives générales et recherches futures

Plusieurs perspectives seraient intéressantes à explorer dans la suite de ce projet. Sur le plan de la méthode, descendre en résolution spatiale et temporelle, ne peut

être, à mon sens, que bénéfique. Ceci serait réalisable en utilisant par exemple, des images provenant d'autres satellites comme Pléiade ou SPOT. Il serait aussi enviable d'améliorer la résolution temporelle en couplant les données de ces différents satellites afin d'augmenter la fréquence de revisite effective.

La capture de données pourrait prendre d'autres formes, comme par exemple par le moyen d'un drone. Le drone aurait l'avantage de pouvoir fournir une image à une résolution bien plus fine de grandes parties de l'étang. A l'échelle d'une journée d'observation, une image complète de l'étang pourrait être réalisée. Nous manquons cruellement d'images aux périodes de fortes variations de l'herbier, une imagerie drone permettrait de compléter ce manque d'images dans les séries temporelles et pourrait permettre de préciser nos connaissances des mécanismes de colonisations rapides à l'échelle de l'étang. Il faut cependant considérer que certaines restrictions sont en vigueur, et que pour l'instant, il est impossible de faire voler un drone au-dessus de l'étang.

Comme développé plus en détails précédemment, un axe majeur d'amélioration pour la méthode de classification serait que l'on puisse quantifier la turbidité sur les images. Cela permettrait de mesurer la confiance que l'on accorde à la classification de chaque pixel, et précisant ainsi l'interprétation.

La signature des mécanismes de maintien par télédétection est une approche intéressante, même assez novatrice, mais son étude sur image satellite paraît très ambitieuse méthodologiquement pour l'instant. Les résultats ne sont que peu précis et parfois difficilement interprétables. Certains freins méthodologiques sont encore trop présents, comme la résolution des images, ou la classification de l'herbier en deux classes seulement, nous faisons alors de fortes suppositions. Il faudra travailler à relaxer certaines hypothèses fortes dans les travaux qui suivront. La perspective la plus directe serait d'envisager des études de terrain afin de développer une meilleure connaissance, moins spéculative, de la présence de *Stuckenia* dans le substrat. On pourrait par exemple quantifier la densité de tubercules et/ou de

graines dans le substrat de différentes localisations dans l'étang.

Du côté des processus biotiques, quelques perspectives sont aussi envisageables. Les oiseaux constituent une richesse inestimable pour les gestionnaires et sont au centre des préoccupations pour la gestion de la réserve. Une étude par la simple corrélation entre données de comptages d'oiseaux et surface d'herbier sur les cartes classées, et ceci à l'échelle de l'étang entier semble très superficielle pour détecter un lien. Une bonne perspective serait de prévoir une étude à une échelle plus fine. Par exemple un sein d'un cadran que l'on sait régulièrement occupé par des oiseaux. Il s'agirait d'étudier le développement de l'herbier (par télédétection ou non) au sein de ce cadran en regard d'un comptage d'oiseaux spécifiquement à cet endroit. Cela permettrait d'avoir une idée plus précise de l'interaction entre occupation des oiseaux et fonctionnement de l'herbier (JUPP et SPENCE, 1977).

6.5.1 Généralisation

Il est difficilement concevable d'appliquer le modèle présenté dans ce travail à d'autres sites naturels directement, sans aucune adaptation. Certains paramètres qui impactent la télédétection et qui sont propres aux milieux peuvent nécessiter des adaptations du modèle de détection, et donc des données d'entraînement collectées au préalable sur les sites que l'on veut étudier.

Considérant ceci, je pense que la méthode peut être appliquée à d'autres lagunes très similaires dans leur fonctionnement sans trop de préoccupations. Il existe d'autres étangs dans le sud de la France, aux caractéristiques à priori assez similaires à celles du Bagnas. L'étang de Campignol par exemple, est occupé par des eaux avoisinant le taux de salinité du Bagnas, et une profondeur moyenne similaire (LE FUR et al., 2018). L'étang de Vendres, situé près de Narbonne, présente lui aussi une profondeur similaire, mais la salinité de l'eau y est plus variable (LE FUR et al., 2018). Ces deux étangs peuvent constituer des sites potentiels pour l'application de la méthode présentée ici. Il faudra cependant prendre en considération la turbidité respective de

ces deux sites, qui, comme discuté plus tôt, peut constituer une difficulté majeure en télédétection.

Pour les milieux moins similaires, il faudra toutefois considérer re-calibrer le modèle de détection Random Forest pour l'adapter conjointement à l'espèce d'intérêt et aux paramètres du milieu comme la turbidité, la nature du substrat et la profondeur.

L'identification du couvert de *Stuckenia* et de sa variation par télédétection et possiblement pertinent dans d'autres milieux comme dans les canaux d'irrigation par exemple. Il faudrait cependant disposer d'images à une résolution spatiale plus fine, ou alors que les canaux soient assez larges pour être perçus à l'échelle de la résolution spatiale des images Sentinel-2.

Par ailleurs, une collaboration en cours a permis l'application de la méthode dans une étude préliminaire encore en cours sur des lacs vosgiens (annexe D). Ces lacs sont très différents des lagunes comme le Bagnas en termes de profondeur, de composition du substrat, et de turbidité notamment. Aussi, nous tentons d'observer une espèce bien différente de *Stuckenia*, il s'agit de Isoetes lacustris. Le modèle est donc recalibré depuis le début, grâce notamment à des données de photo-interprétation sur les images satellite des sites en question.

Il faudra donc être très prudents lors de l'interprétation des résultats. La précision de ces cartes reste cependant à déterminer grâce au recoupement avec des données terrain en cours de collecte.

6.5.2 Modélisation

Une des perspectives majeures est celle de la modélisation de l'herbier, mais cette fois-ci dans une approche axée sur les processus comme la croissance, décroissance, et colonisation de l'herbier. De tels modèles existent pour les macrophytes, notamment pour expliquer des phénomènes de répartitions liés à des stress perçus par les

plantes (RUIZ-REYNÉS et al., 2017). Pour calibrer de tels modèles, mon travail à permis l'identification d'un certain nombre de métriques cibles comme la dynamique globale de la surface totale d'herbier, les temps de vie et dates de redémarrage (ainsi que leur relation conjointe en regard des perturbations), mais aussi des métriques spatiales mesurées sur les patchs (comme le nombre de patchs, ou leur complexité). Les tendances visibles pourraient, par exemple, servir à déterminer des priors dans le cas d'un ajustement des paramètres d'un modèle par des méthodes bayésiennes.

Une modélisation à l'échelle de la plante serait aussi pertinente, en se basant sur des études sur les flux de ressources entre tubercules et parties végétatives (HODGSON, 1966). Pour le moment, une éventuelle modélisation à l'échelle de la plante parait complexe si on considère tous les flux indépendamment. Pour commencer, il s'agira possiblement de considérer la somme des flux de glucides au niveau de la plante entière.

Un travail préliminaire de modélisation à été réalisé par Abderrahim Ayad, stagiaire dans l'équipe de physique statistique du L2C en 2024. Dans ce travail, il a notamment réussi à retrouver une dynamique saisonnière de surface d'herbier très similaire à celle que nous observons sur les images classées, en faisant varier un paramètre de température duquel dépend son modèle (AYAD, 2024). Les résultats de ce travail sont rapidement présentés en annexe E.

6.6 Conclusions

Cette thèse a permis de combler plusieurs lacunes dans la compréhension des dynamiques spatio-temporelles de *Stuckenia pectinata* au sein des écosystèmes lagunaires, en particulier dans la Réserve Naturelle du Bagnas. À travers des approches interdisciplinaires mêlant l'utilisation de méthodes de télédétection, l'analyse des facteurs environnementaux, ainsi que l'étude que la dynamique spatiale de l'herbier,

ce travail a mis en lumière quelques intérêts de combiner des approches de terrain précises avec des techniques de suivi à large échelle par imagerie satellite.

Les résultats obtenus montrent que la télédétection, grâce à l'imagerie Sentinel-2 et à l'utilisation d'algorithmes Random Forest, peut fournir un outil fiable pour la cartographie et le suivi des herbiers submergés en lagune. Le couplage avec les données de terrain a permis d'une part, de valider la méthode de classification, mais aussi d'offrir une vision plus précise des dynamiques saisonnières de *Stuckenia* en regard des paramètres abiotiques du milieu.

En outre, le calcul de métriques descriptives appliquée aux patchs d'herbiers à permis l'étude de la configuration spatio-temporelle de *Stuckenia* dans l'étang, ainsi que d'en observer des différences inter-annuelles.

Cette dynamique spatiale est conditionnée par les processus de colonisation et de maintien qui jouent un rôle clé dans la résilience de ces écosystèmes face aux perturbations environnementales fortes. La compréhension de ces processus sera essentielle pour anticiper les réponses de la végétation aquatique aux changements climatiques et aux variations des conditions hydrologiques.

Au-delà de son apport scientifique, cette recherche répond à des besoins concrets des gestionnaires de milieux naturels, en leur fournissant des outils de suivi des herbiers de *Stuckenia* dans la réserve naturelle, permettant le développement de plans de gestion plus adaptés pour préserver ce milieu.

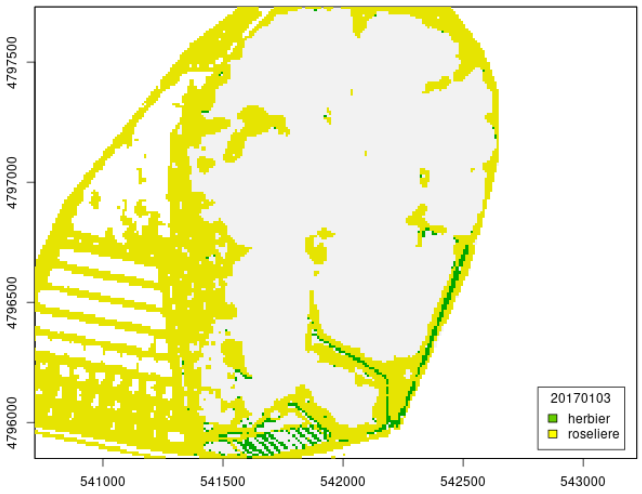
Ce travail n'est qu'une étape vers une meilleure compréhension des écosystèmes lagunaires. Des pistes de recherches futures pourraient consister à affiner les modèles de télédétection pour mieux distinguer le recouvrement de *Stuckenia*, ou encore à explorer les interactions, biotiques cette fois, avec les espèces d'oiseaux peuplant la réserve par exemple. De plus, l'intégration de nouvelles sources de données, telles que des images satellite à plus haute résolution ou des relevés par drones, pourrait enrichir encore les approches de suivi.

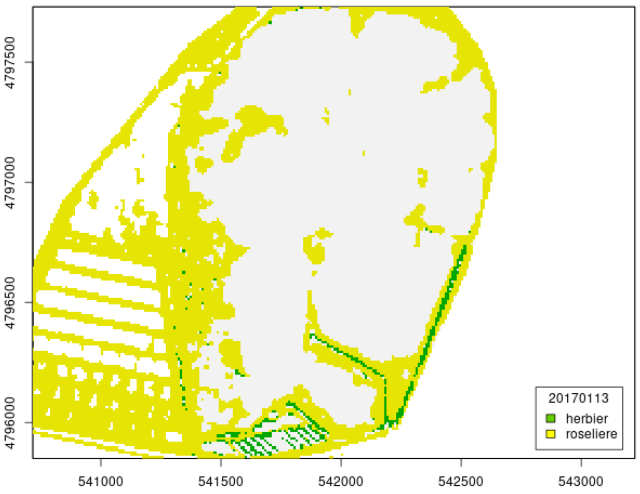
Cette thèse contribue à l'avancée des connaissances sur les herbiers aquatiques et leur dynamique dans les lagunes méditerranéennes, tout en offrant des applications pratiques pour la gestion des milieux naturels. Cette compréhension accrue de *Stuckenia pectinata* dans son environnement offre des perspectives de conservation des écosystèmes lagunaires, qui s'avèreront essentielles dans un contexte de changement climatique global et de pressions anthropiques croissantes. Ce travail souligne l'importance de la science et des méthodologies nouvelles au service de la préservation de la nature, et ouvre la voie à de nouvelles collaborations entre chercheurs et gestionnaires afin de mieux protéger ces milieux.

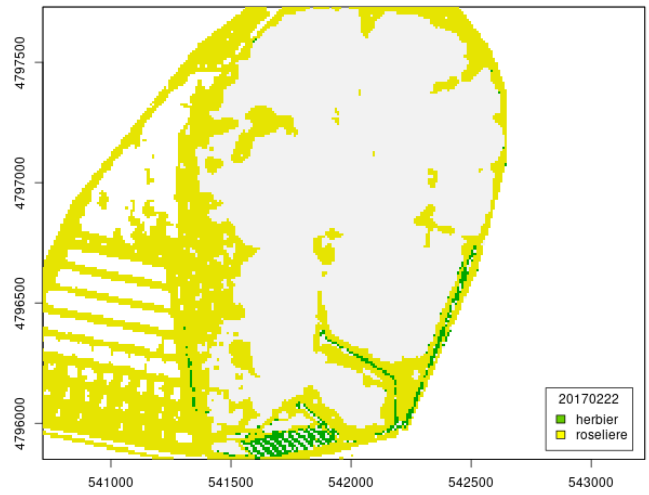
Annexe A

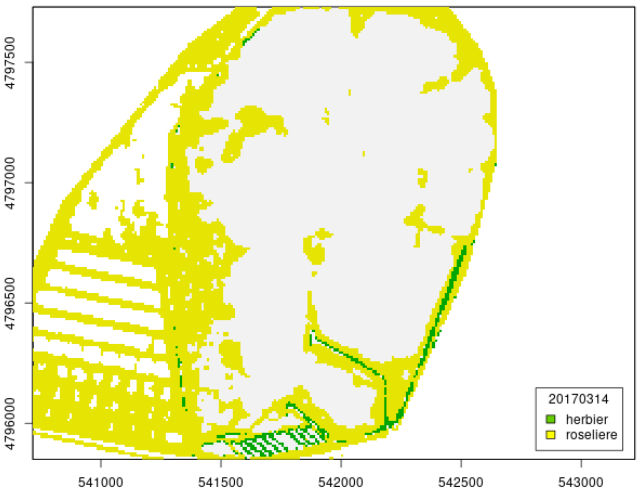
Images classées

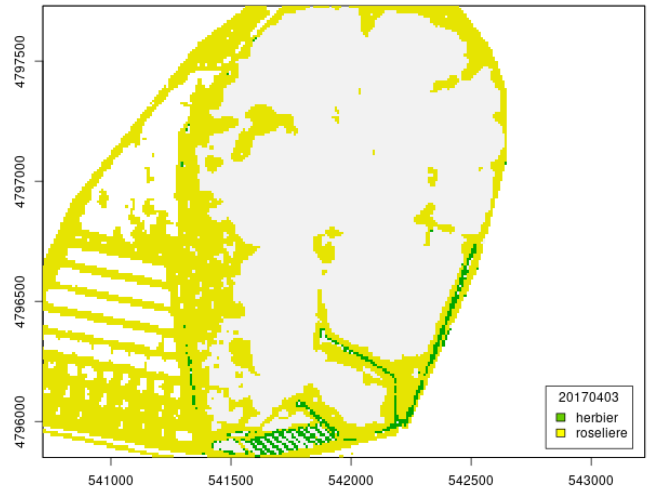
A.1 2017

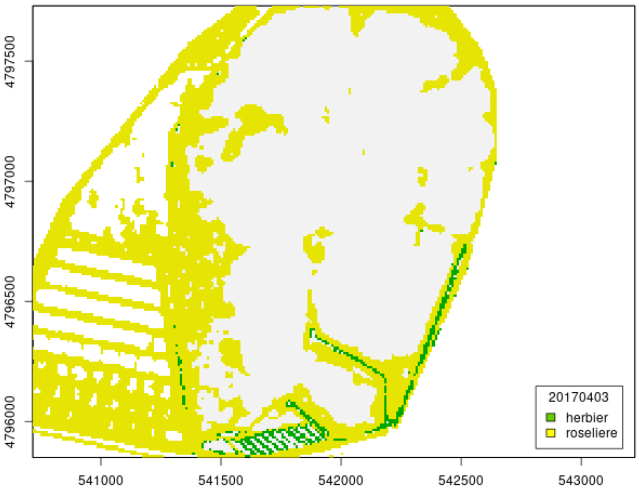


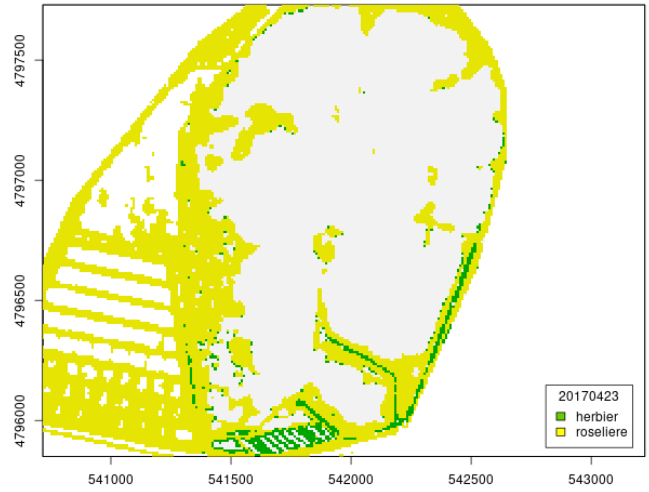


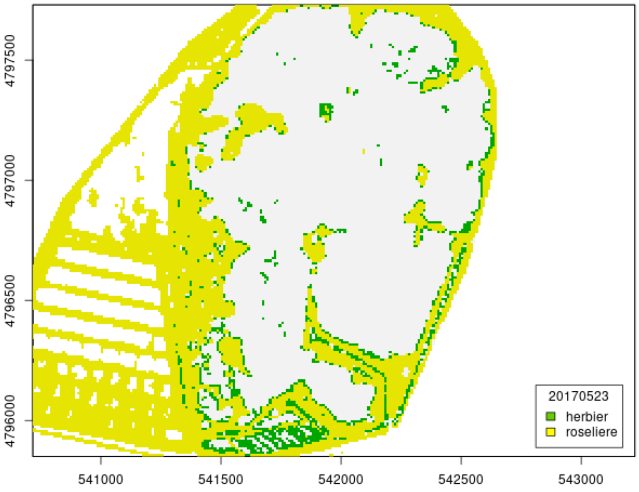

20170222
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

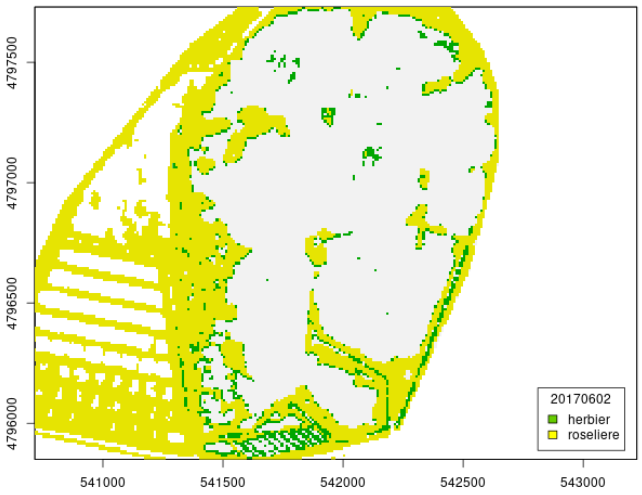

20170314
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

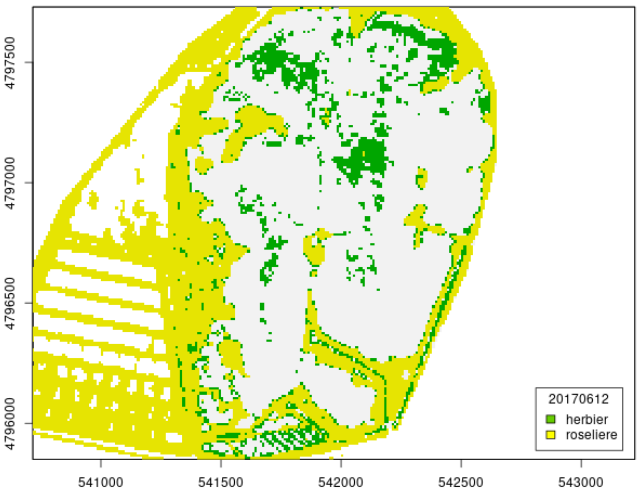

20170403
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

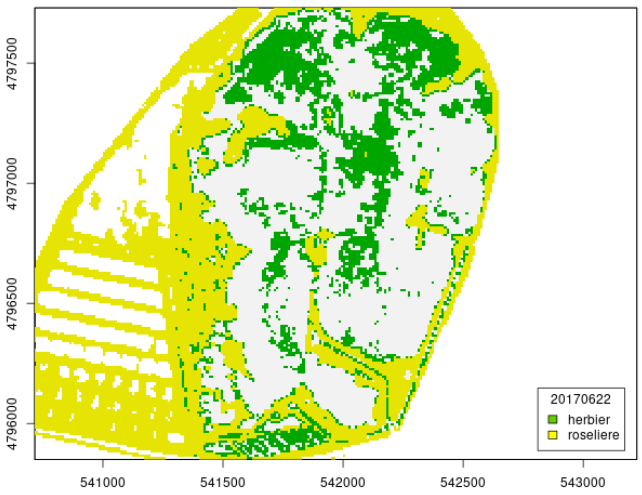

20170403
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

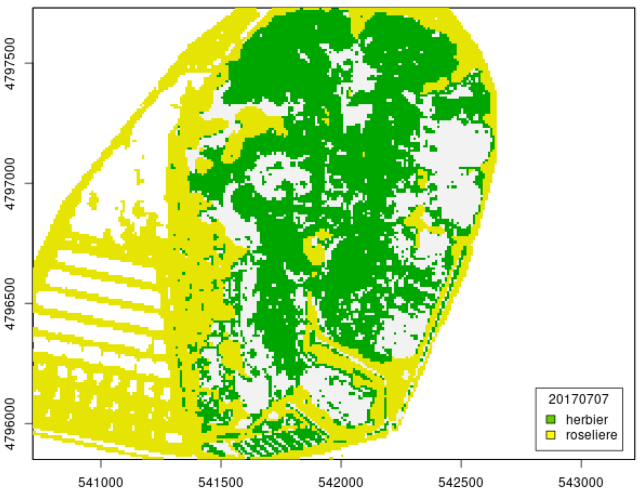

20170423
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

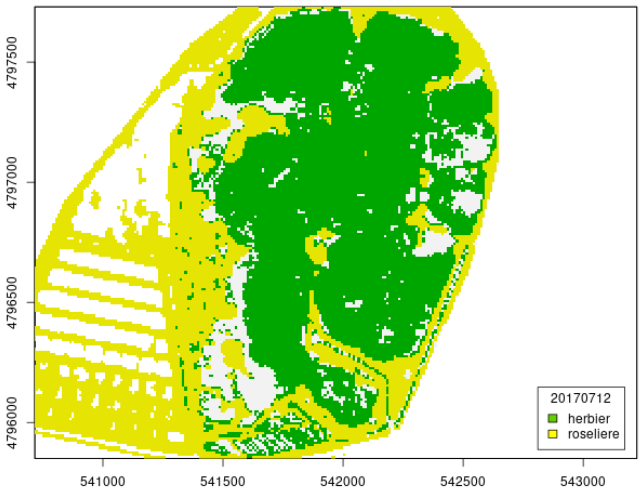

20170523
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

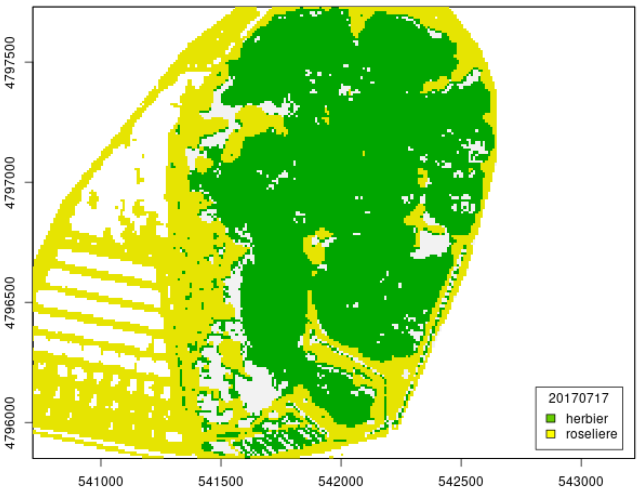

20170602
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

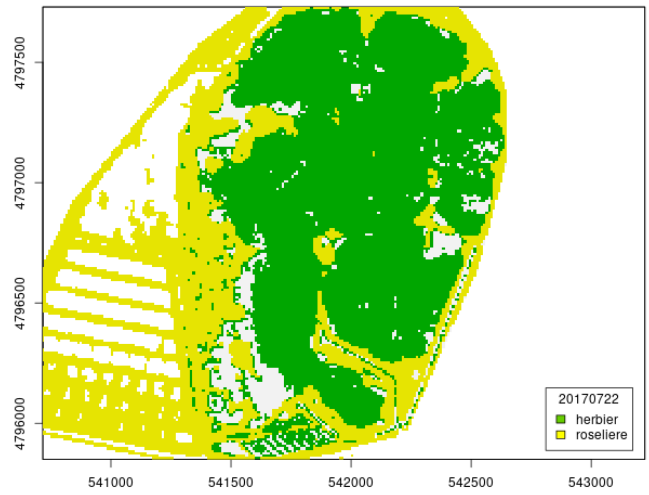

20170612
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

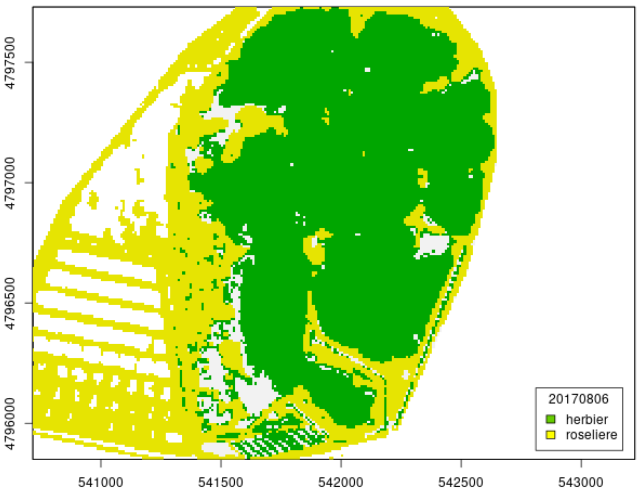

20170622
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

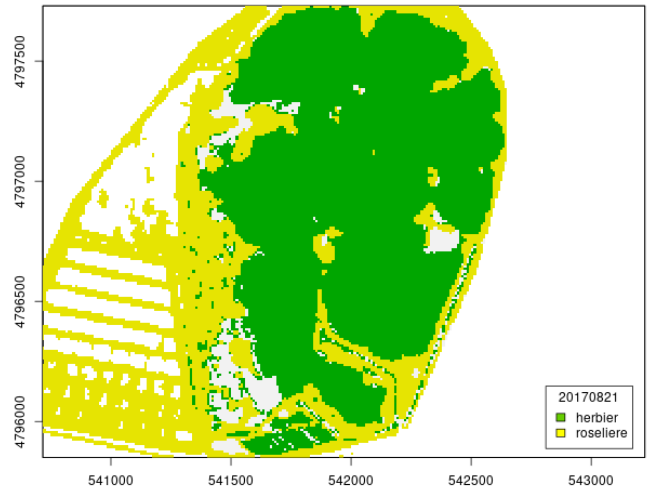

20170707
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

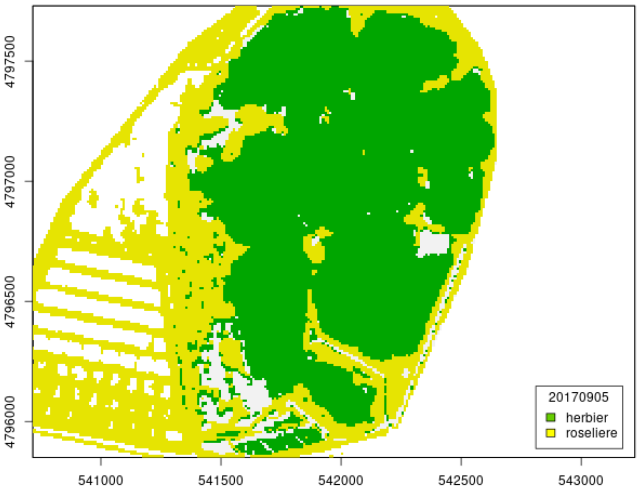

20170712
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

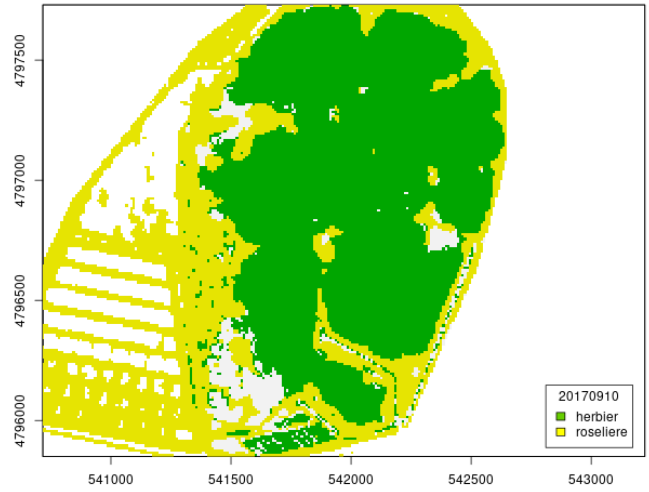

20170717
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

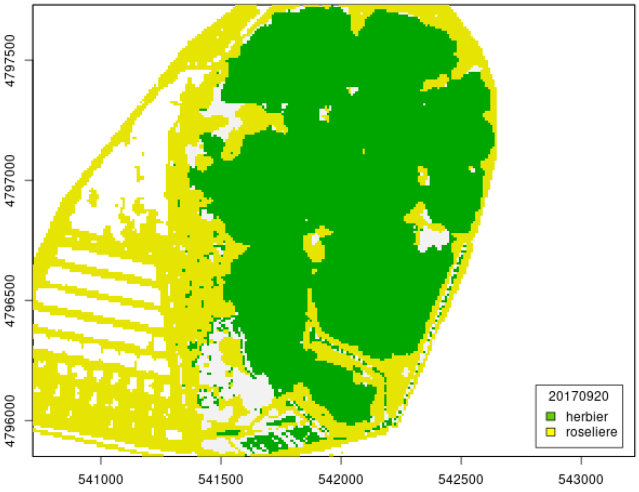

20170722
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

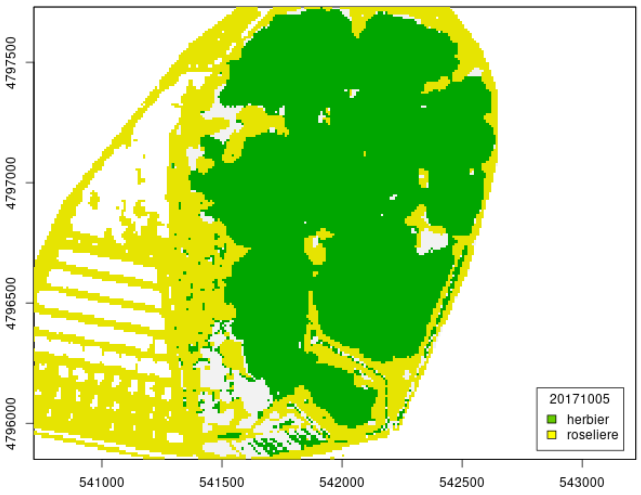

20170806
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

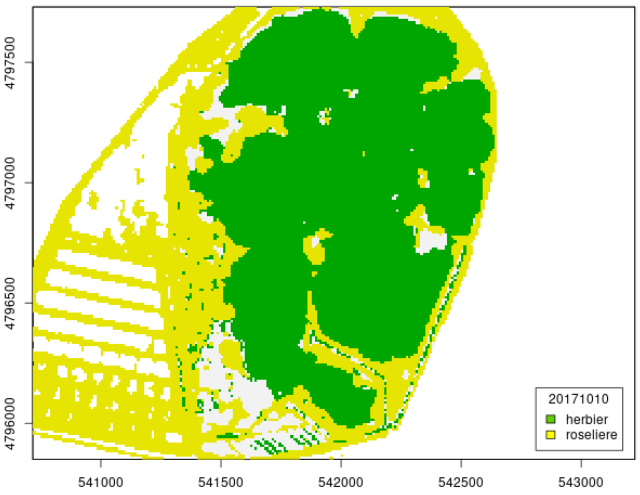

20170821
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

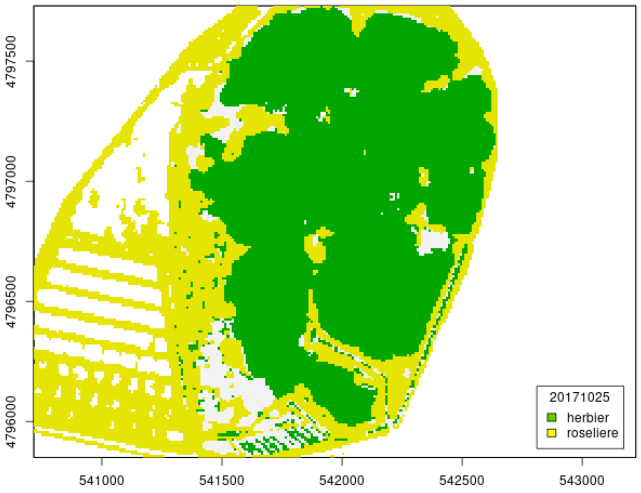

20170905
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

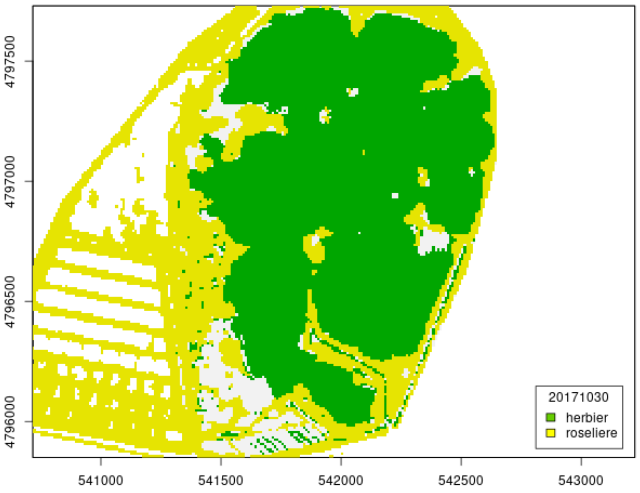

20170910
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

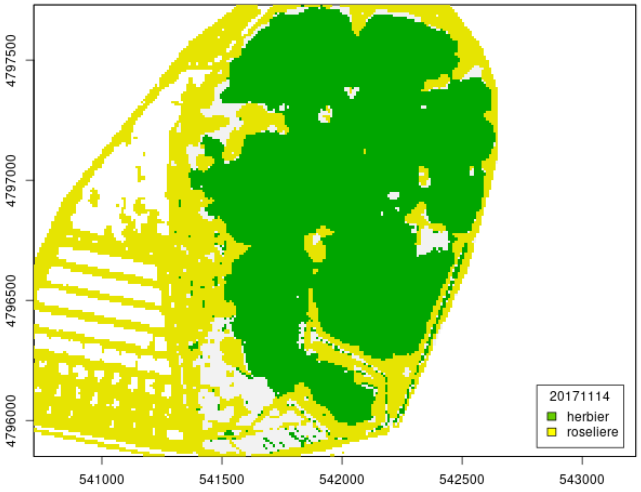

20170920
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

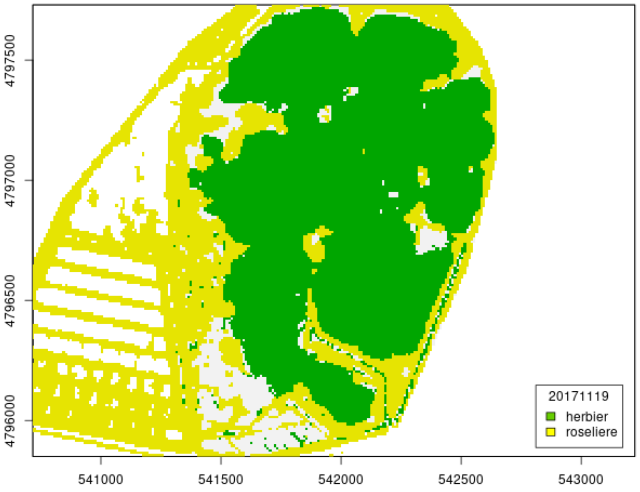

20171005
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

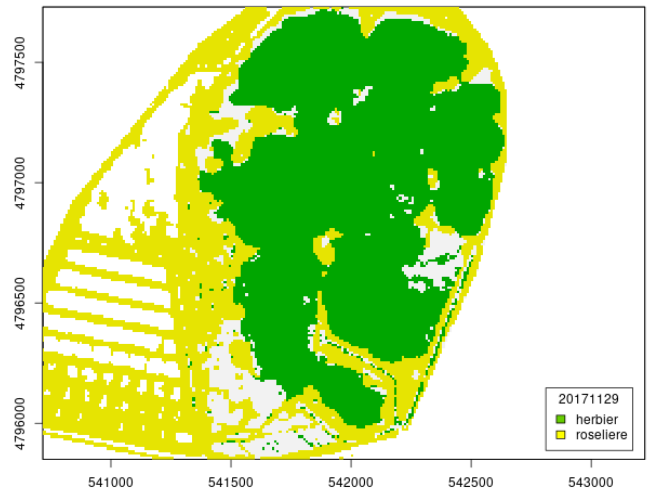

20171010
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

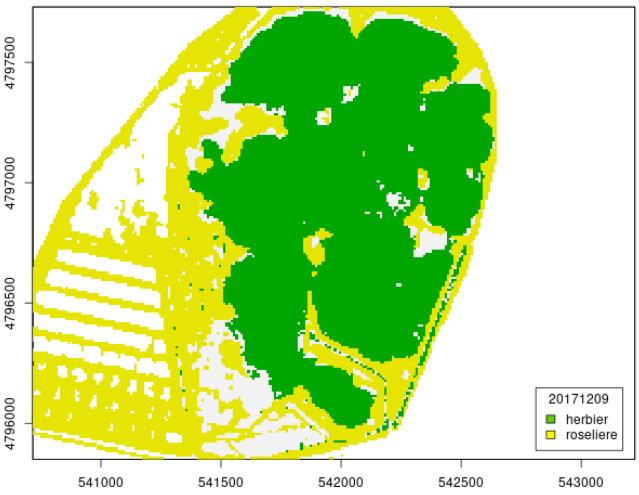

20171025
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

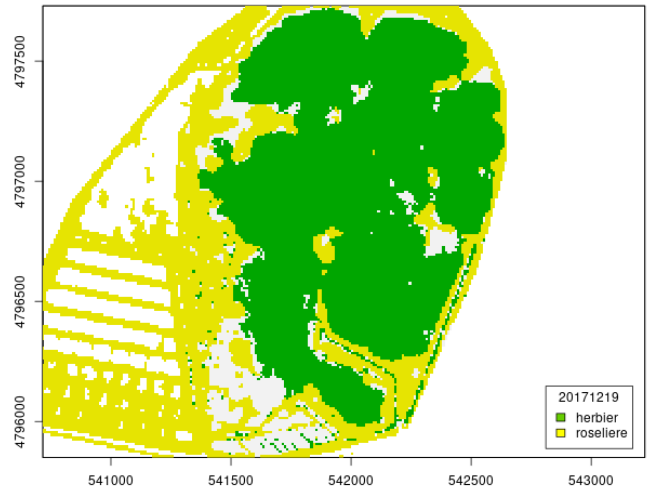

20171030
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

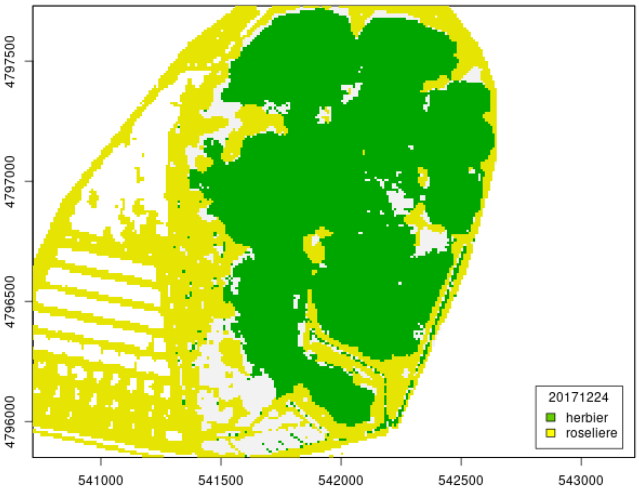

20171114
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000


20171119
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

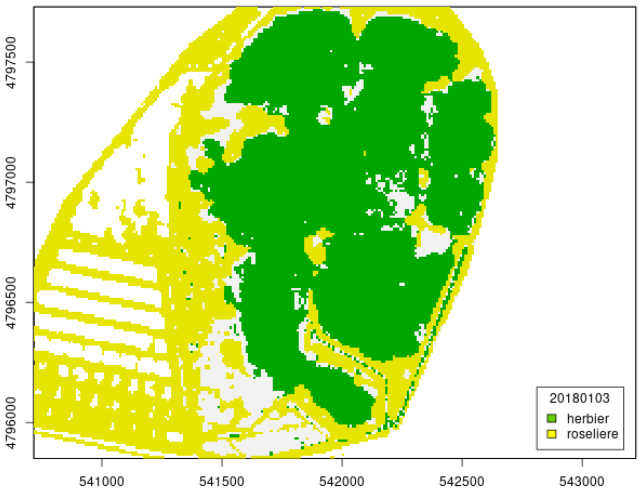

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20171129
herbier
roseliere

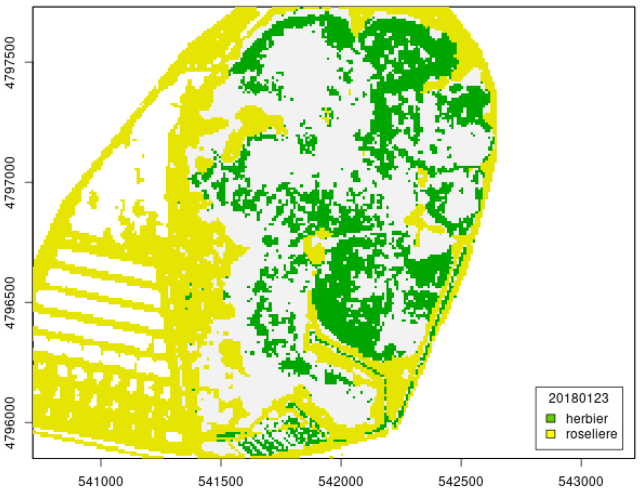

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20171209
herbier
roseliere

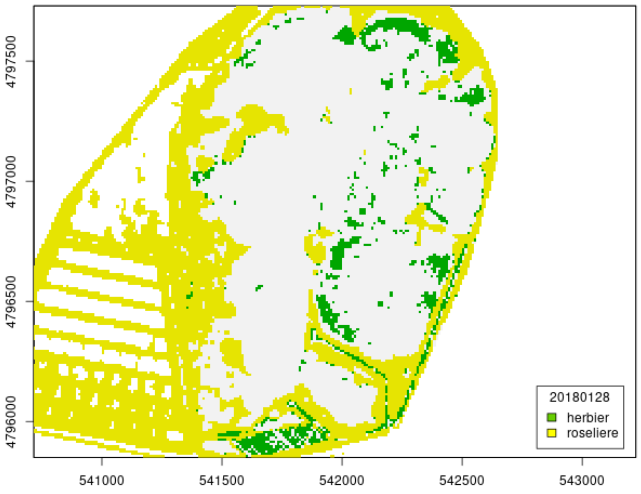

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20171219
herbier
roseliere

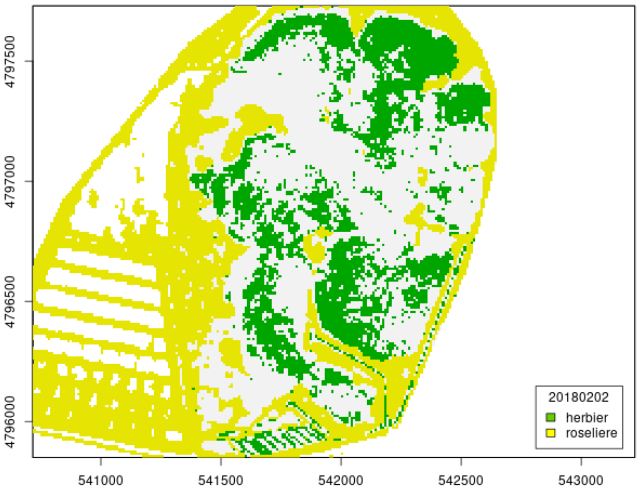

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20171224
herbier
roseliere

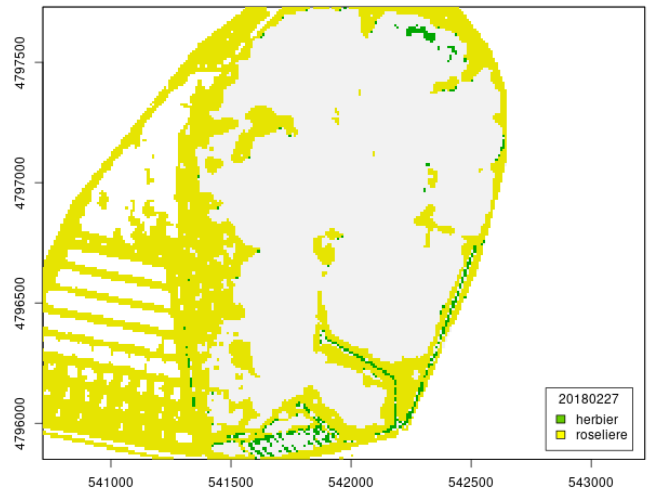
A.2 2018

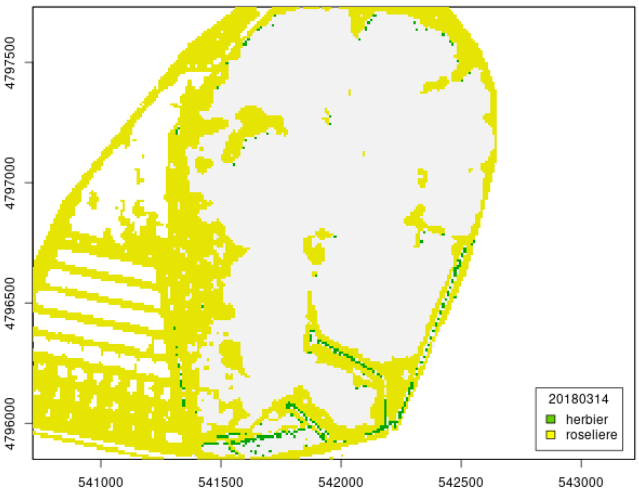

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20180103
herbier
roseliere

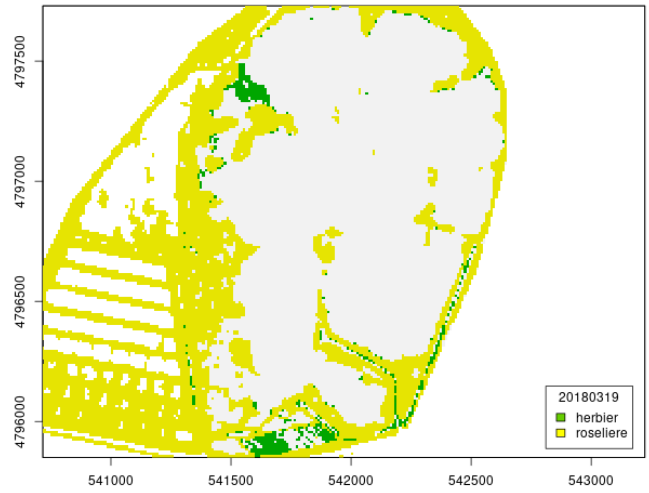

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20180123
herbier
roseliere

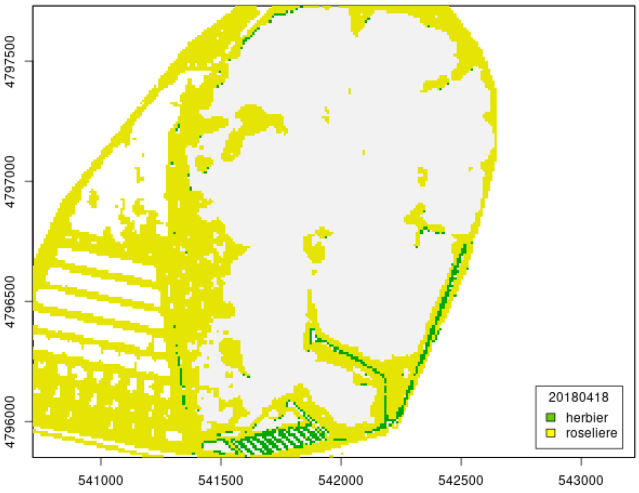

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20180128
herbier
roseliere

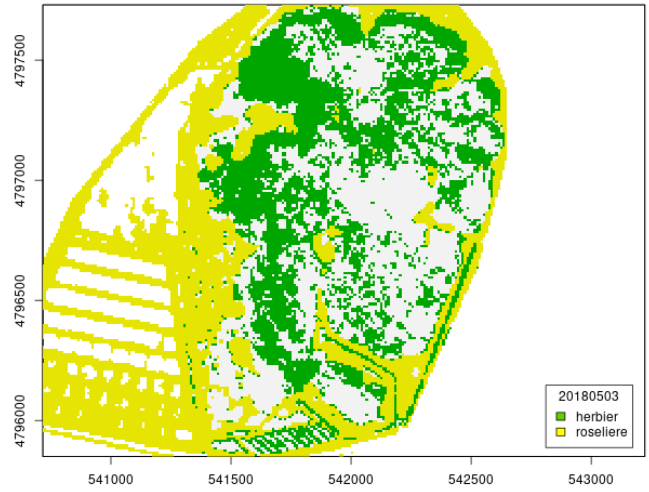

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20180202
herbier
roseliere

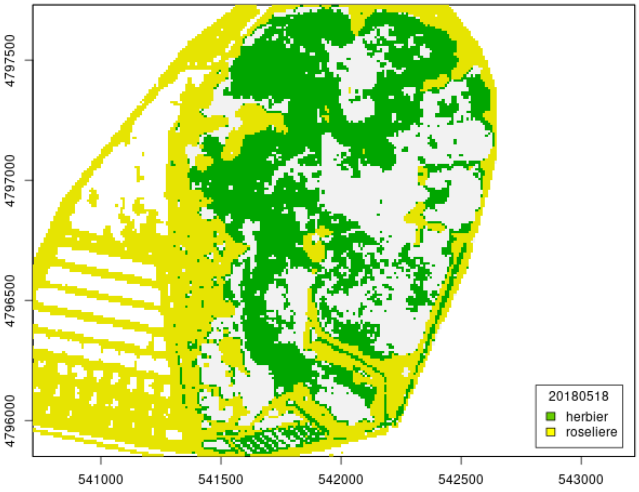

20180227
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

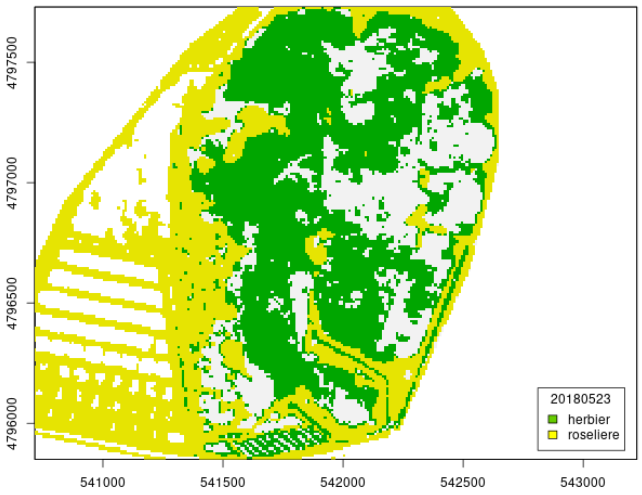

20180314
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

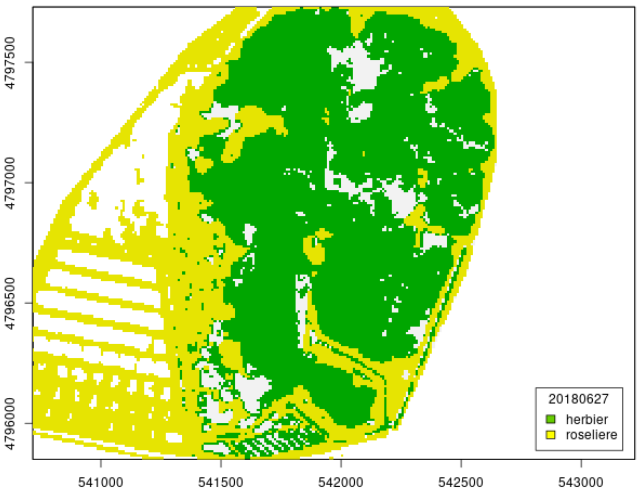

20180319
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

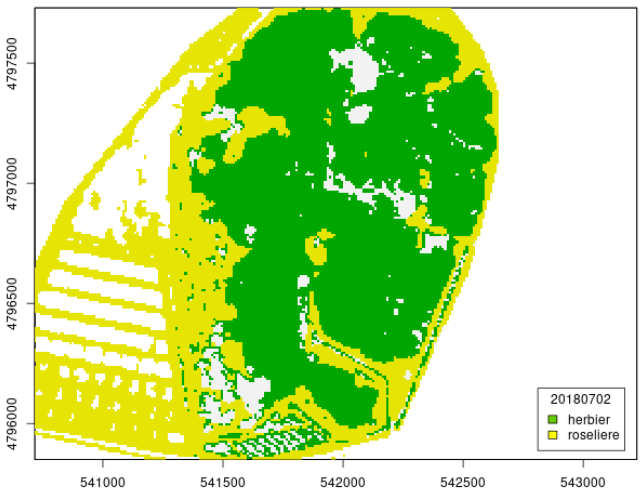

20180418
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

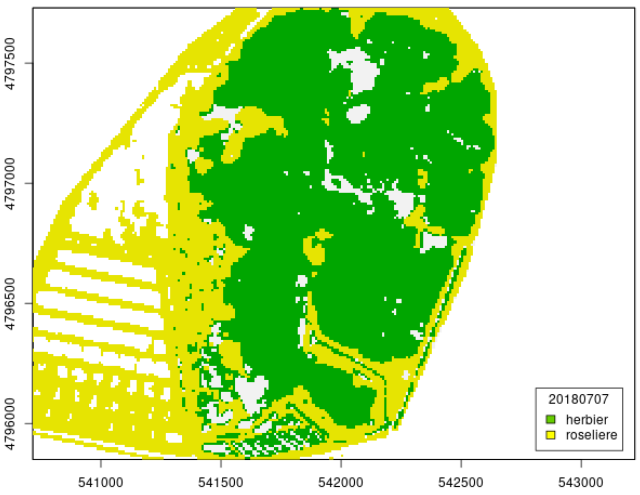

20180503
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

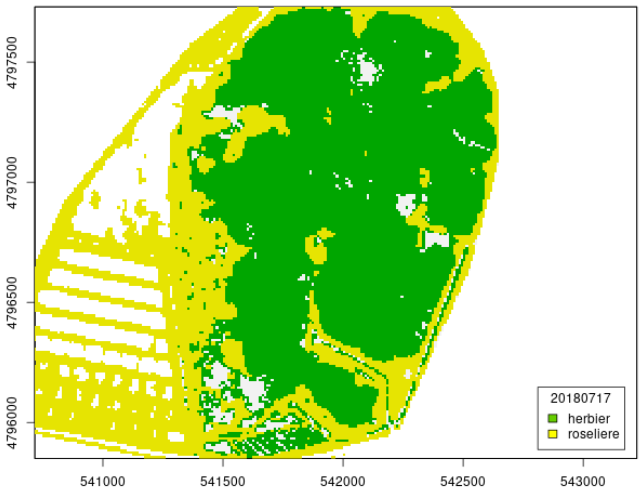

20180518
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

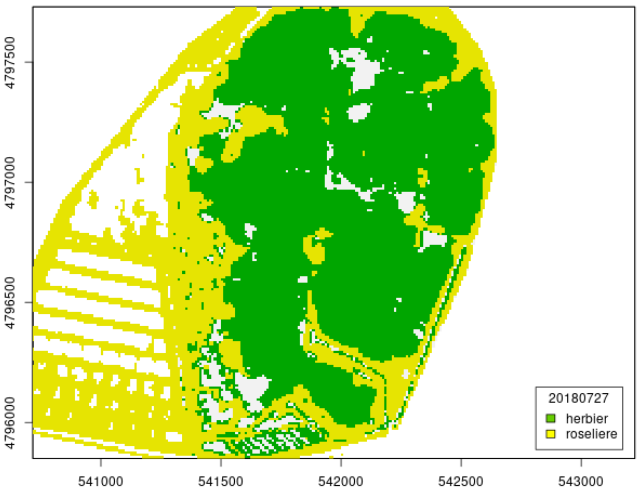

20180523
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

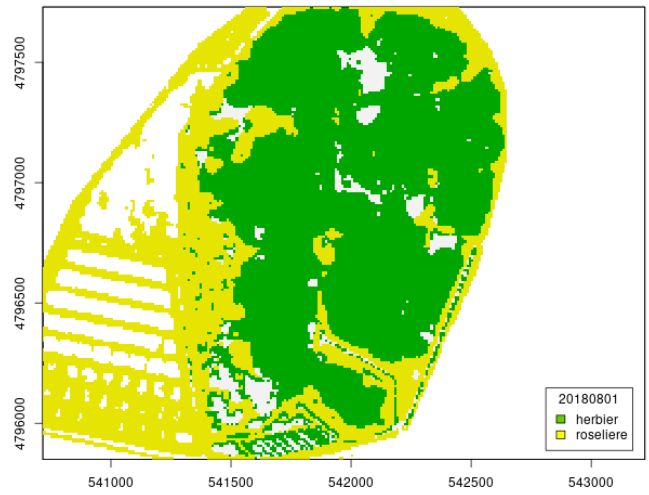

20180627
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

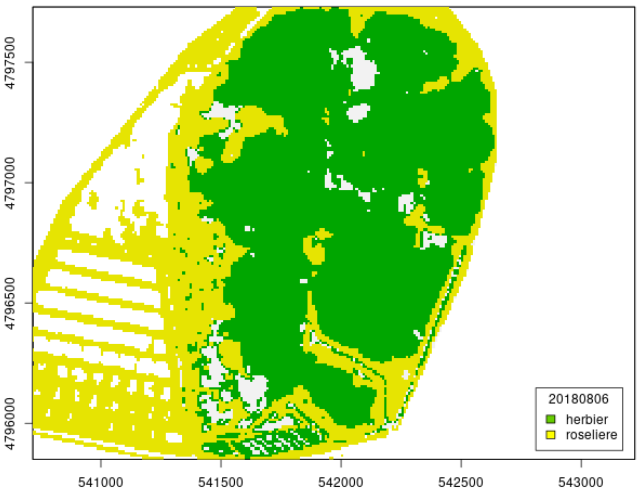

20180702
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

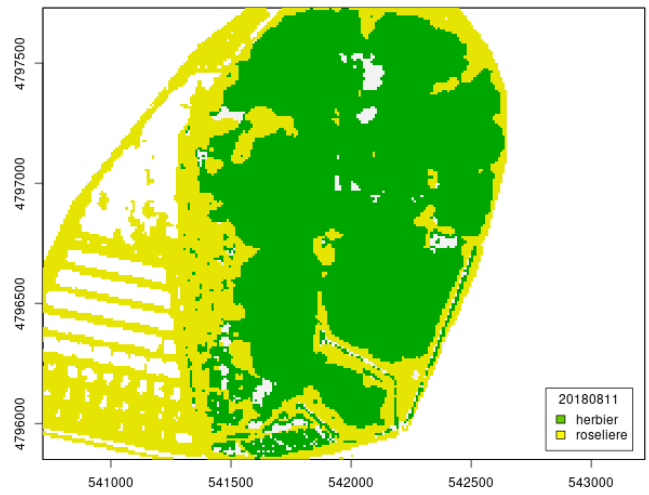

20180707
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

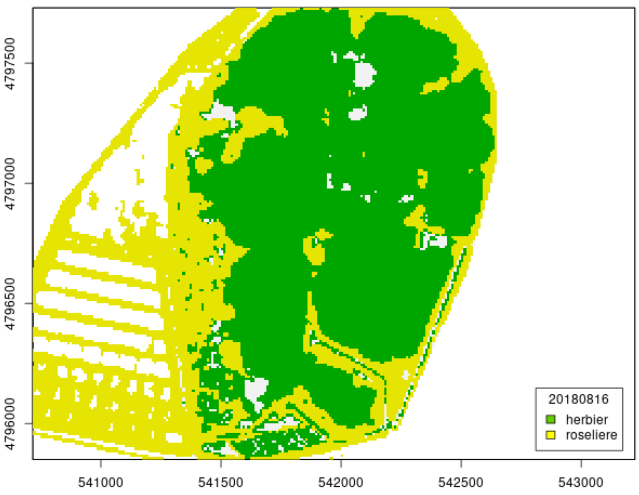

20180717
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

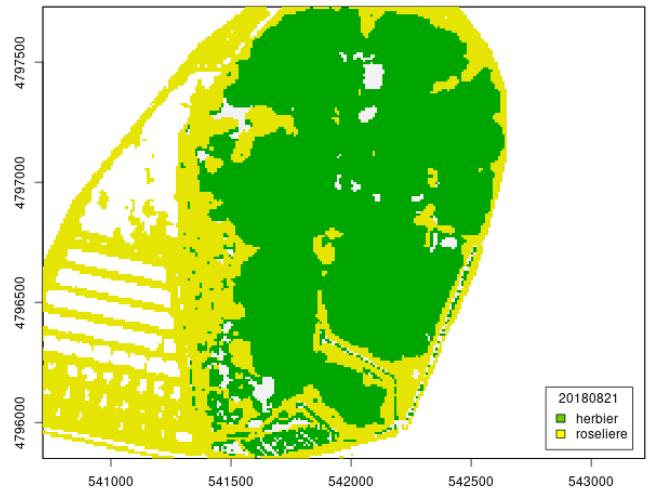

20180727
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

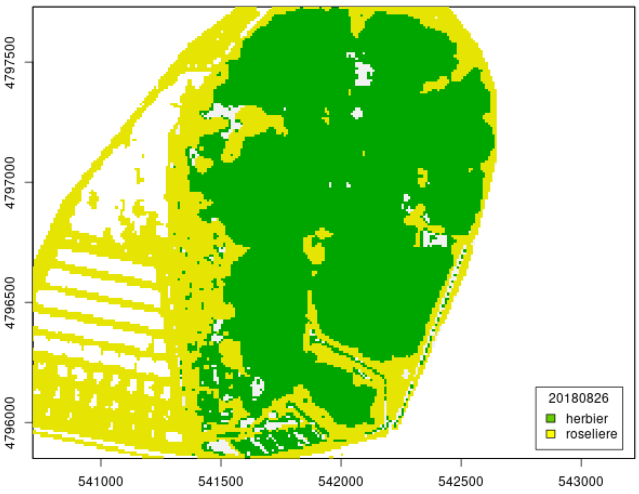

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20180801
herbier
roseliere

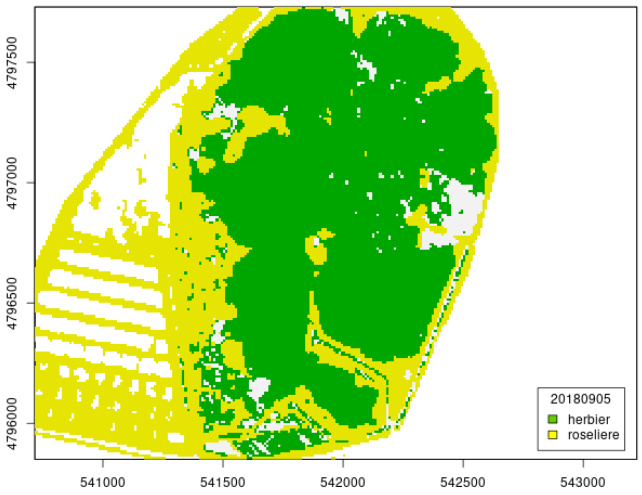

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20180806
herbier
roseliere

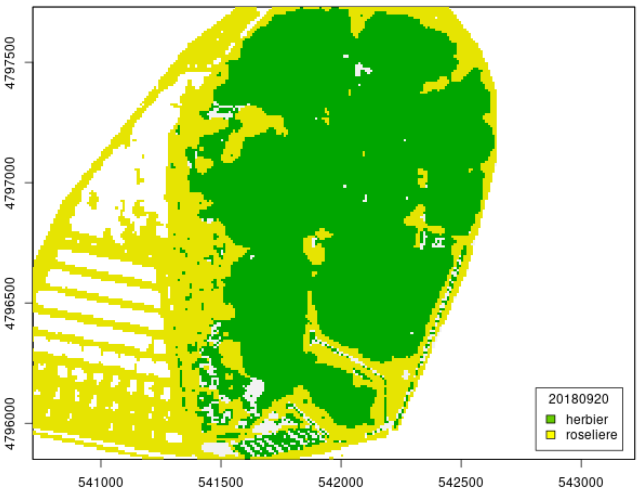

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20180811
herbier
roseliere

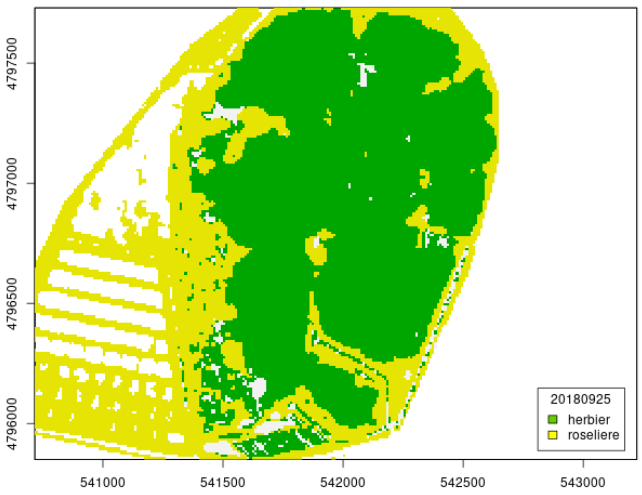

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20180816
herbier
roseliere

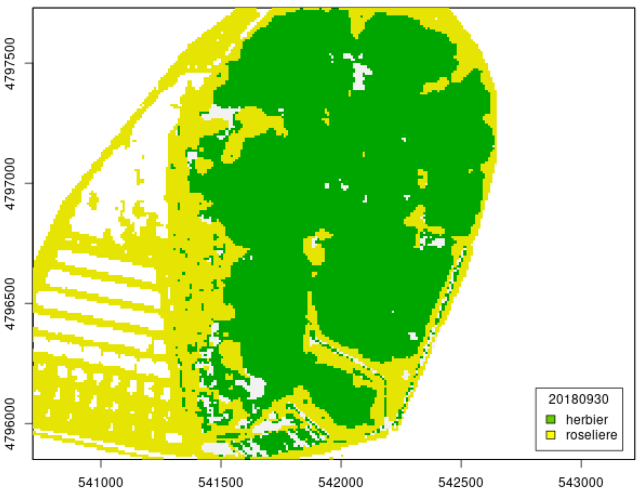

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20180821
herbier
roseliere

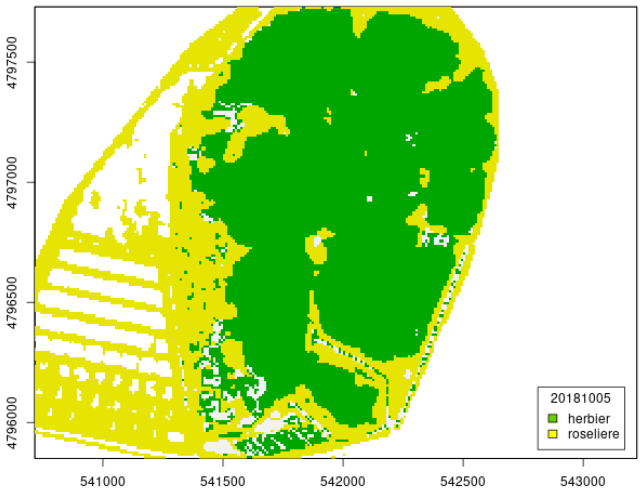

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20180826
herbier
roseliere

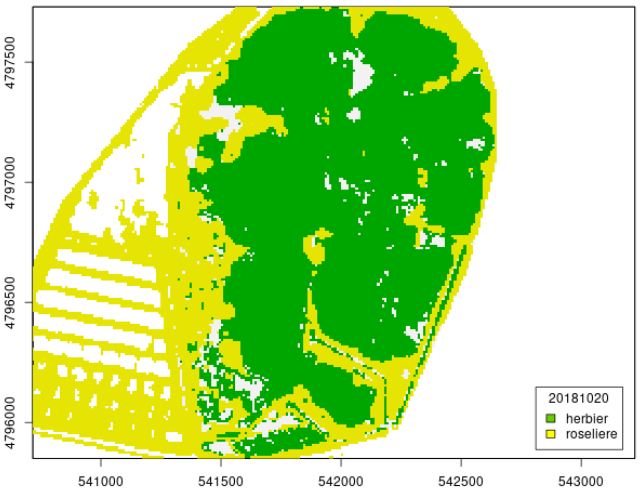

20180905
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

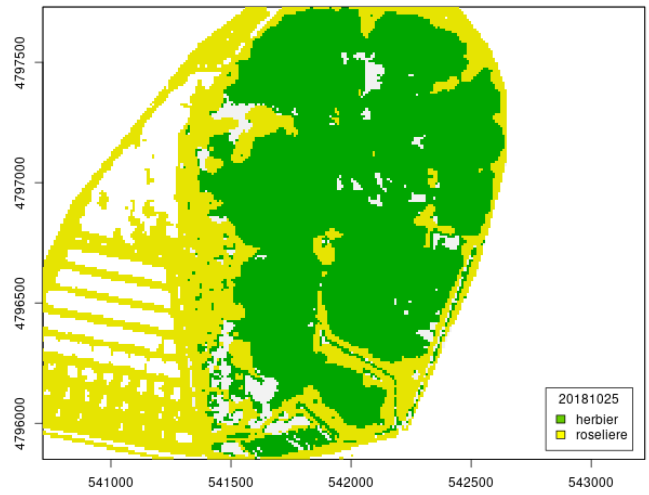

20180920
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

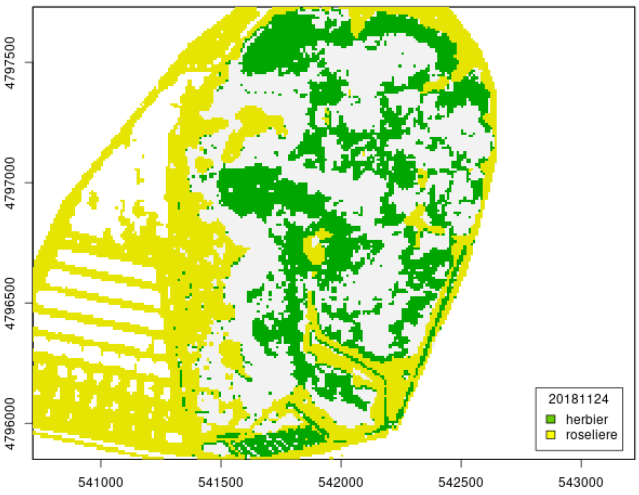

20180925
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

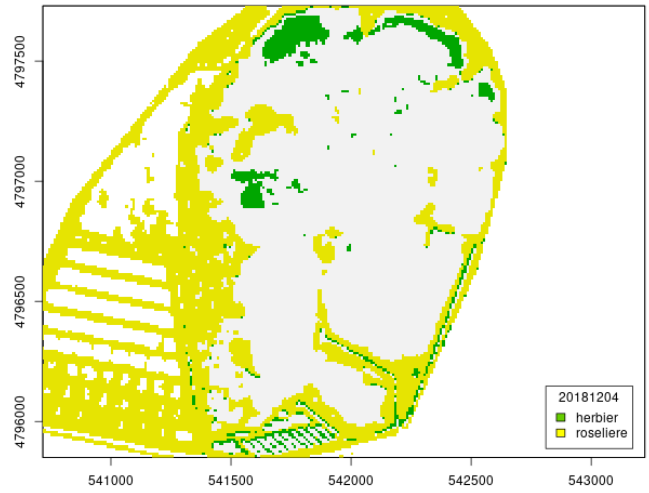

20180930
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

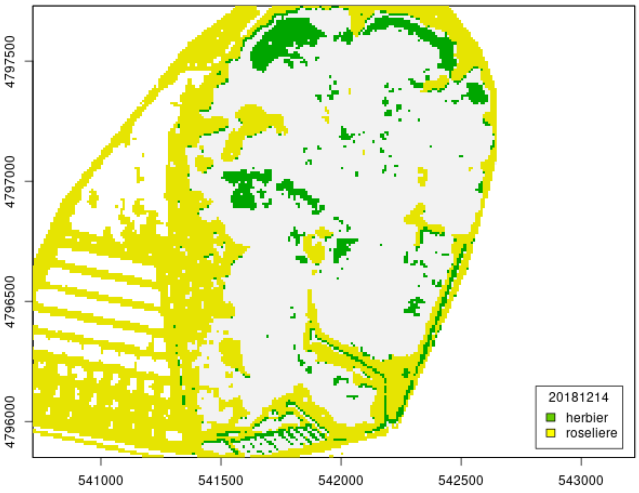

20181005
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

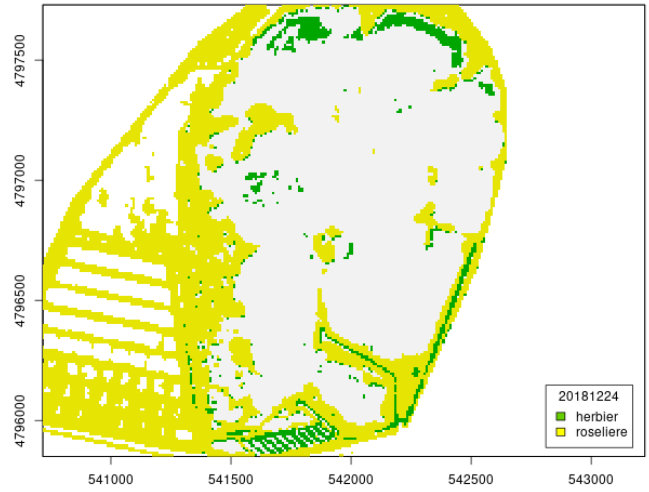

20181020
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

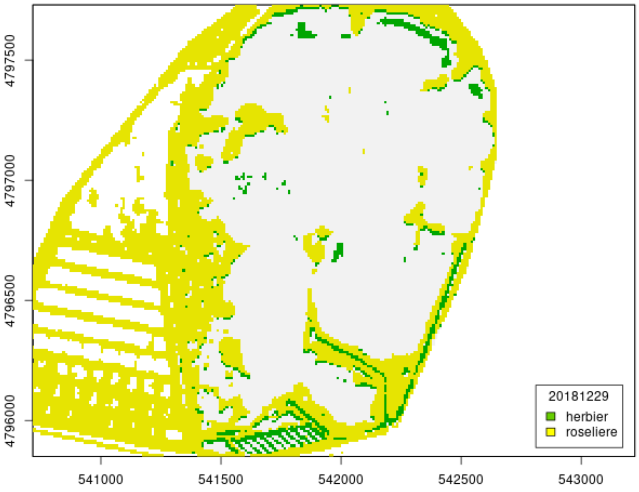

20181025
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000


20181124
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

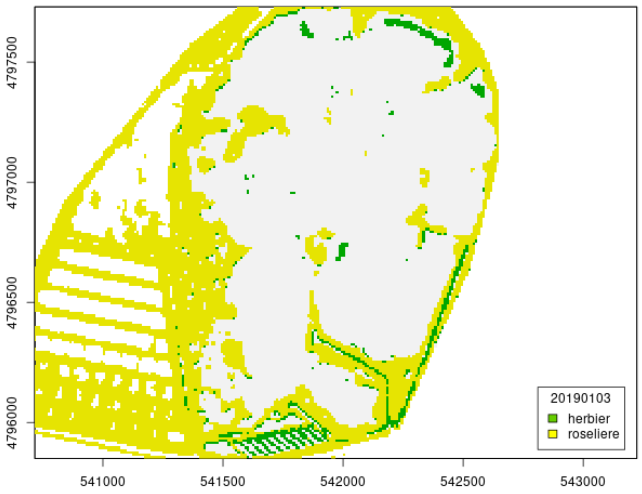

20181204
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

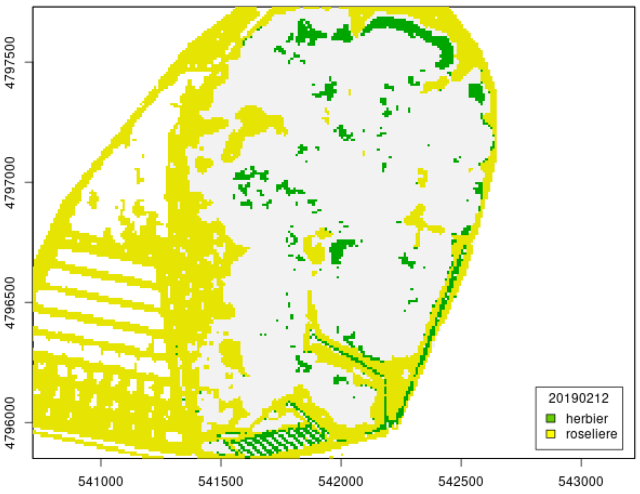

20181214
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

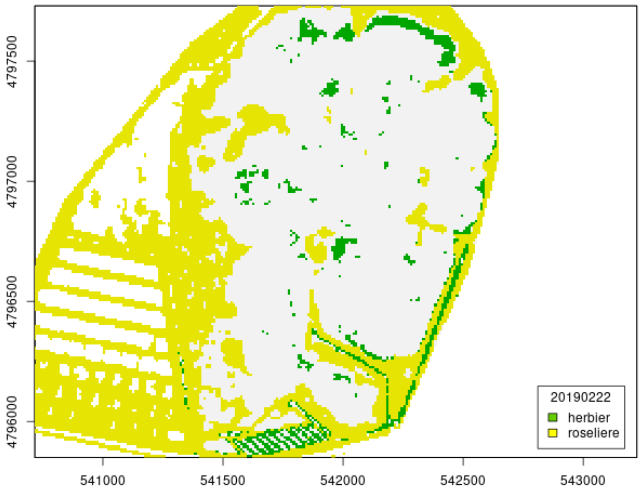

20181224
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

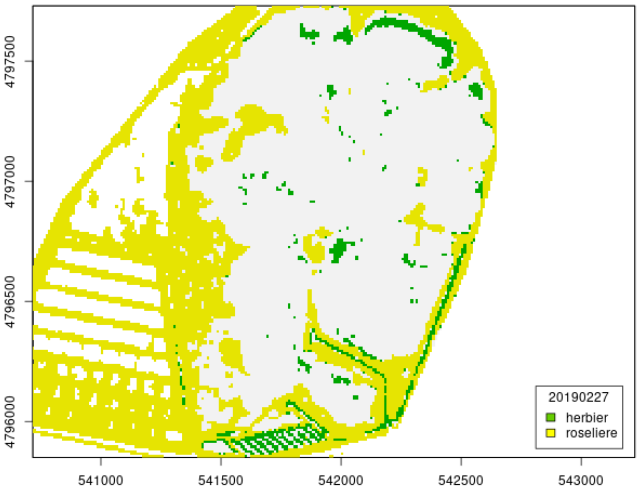

20181229
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

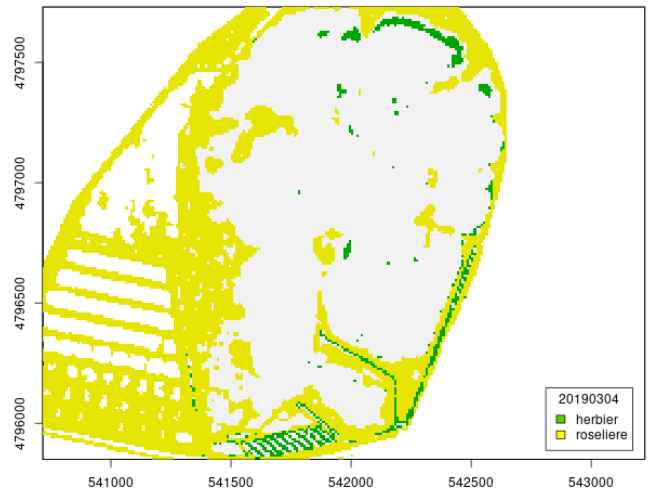
A.3 2019

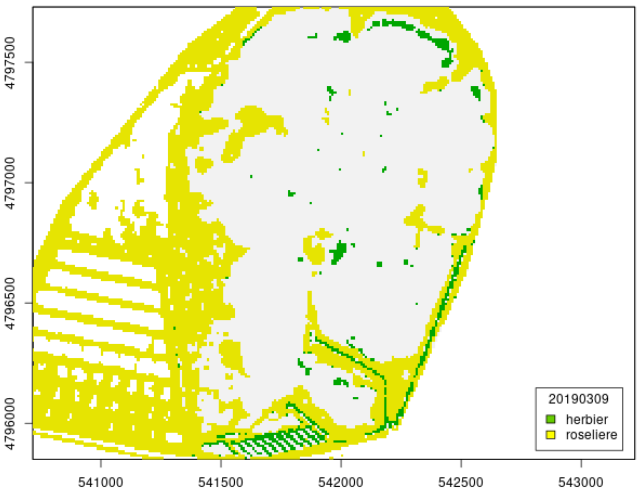

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20190103
herbier
roseliere


4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20190212
herbier
roseliere

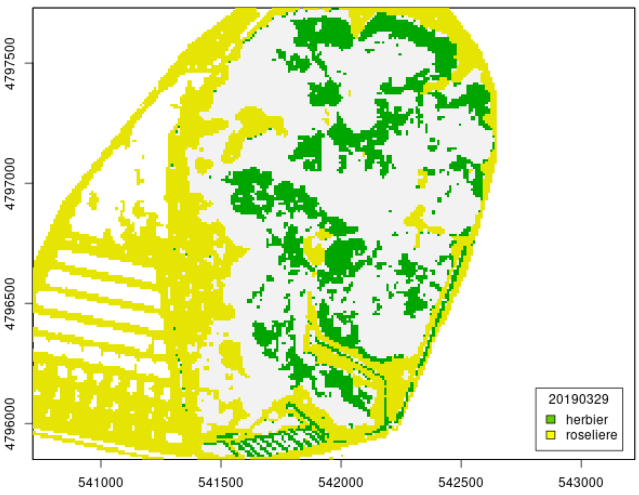

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20190222
herbier
roseliere

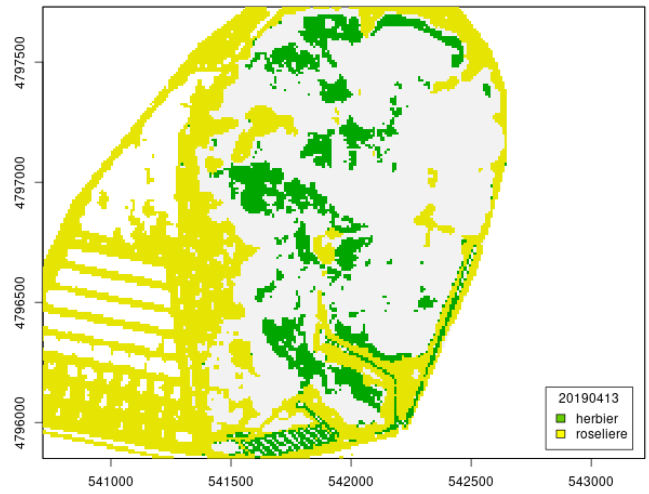

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20190227
herbier
roseliere

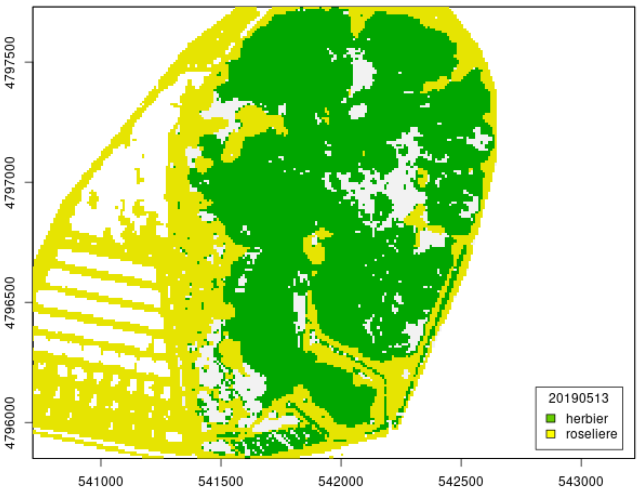

20190304
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

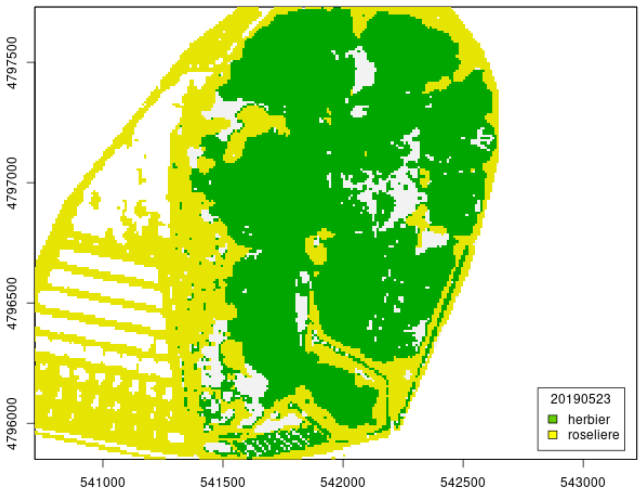

20190309
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

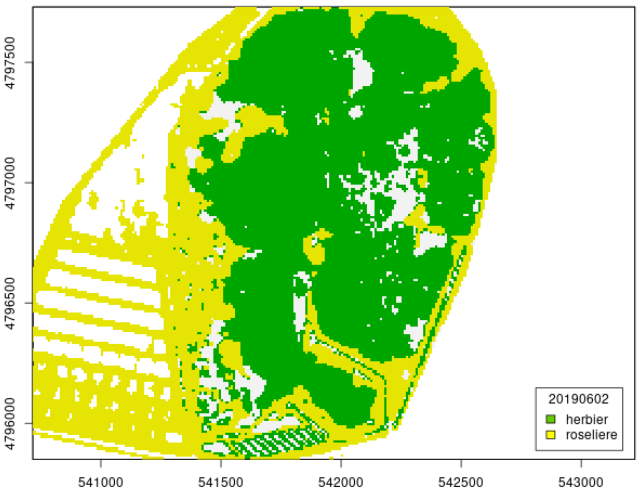

20190324
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

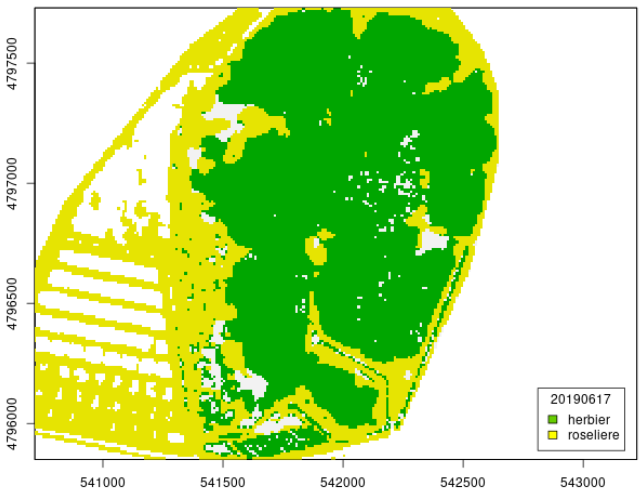

20190329
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

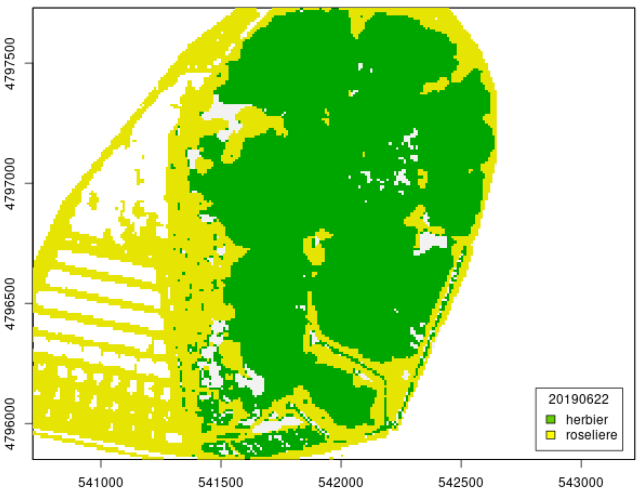

20190413
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

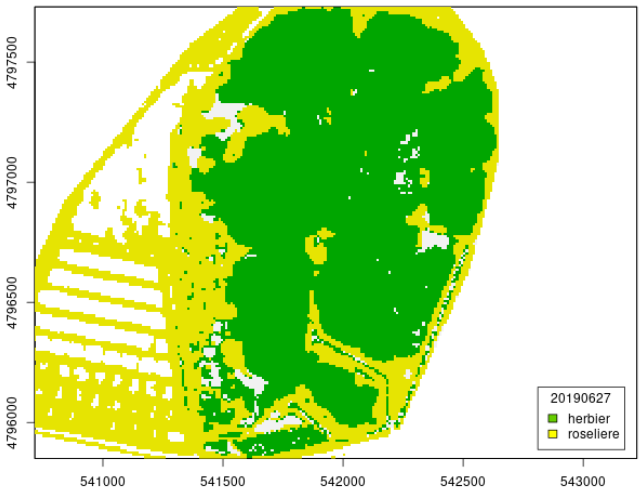

20190513
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

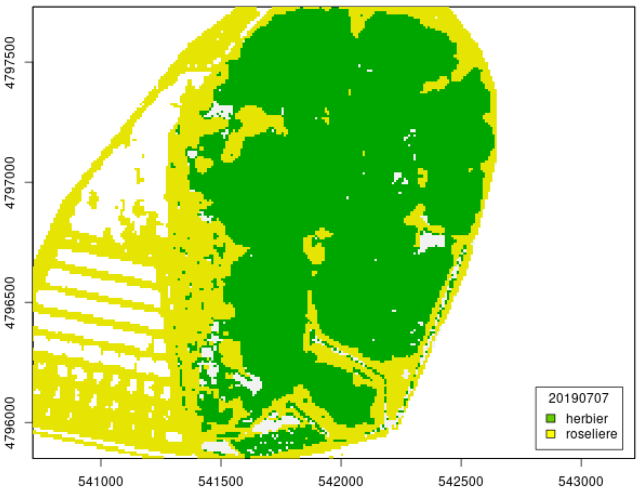

20190523
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

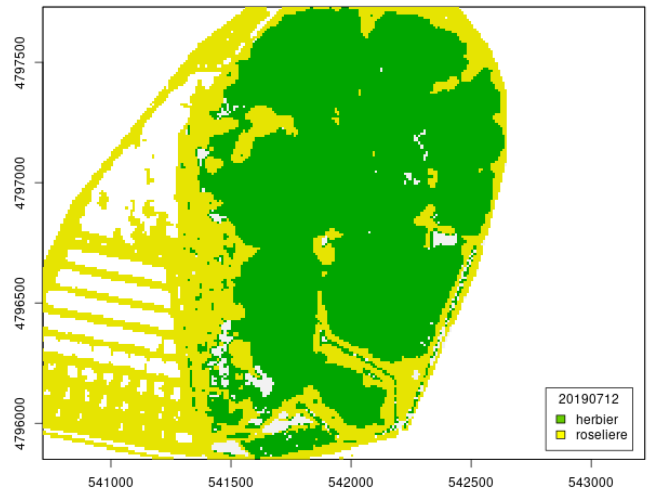

20190602
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

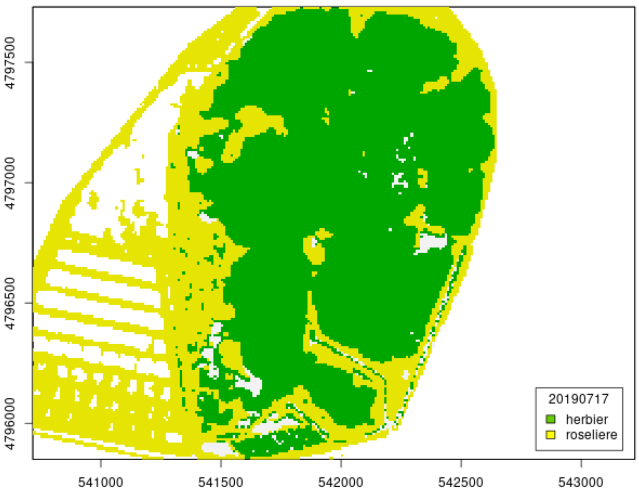

20190617
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

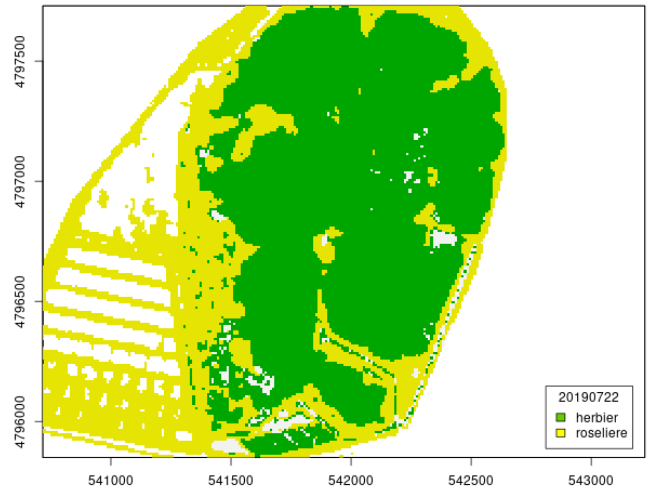

20190622
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

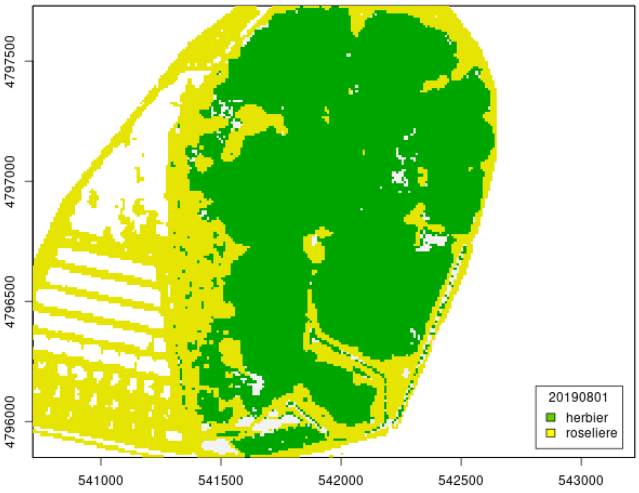

20190627
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

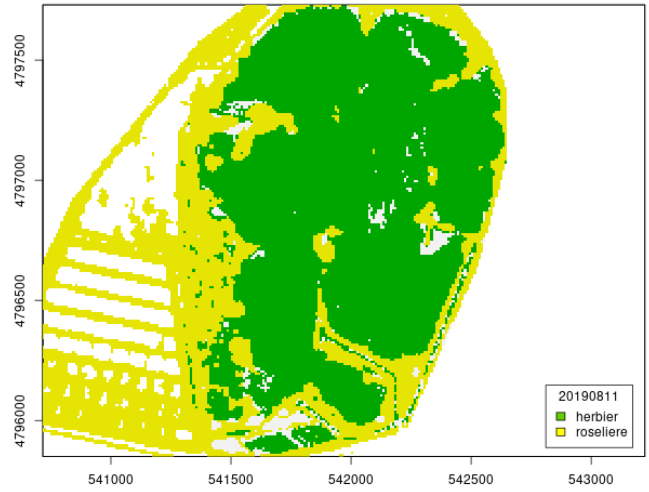

20190707
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

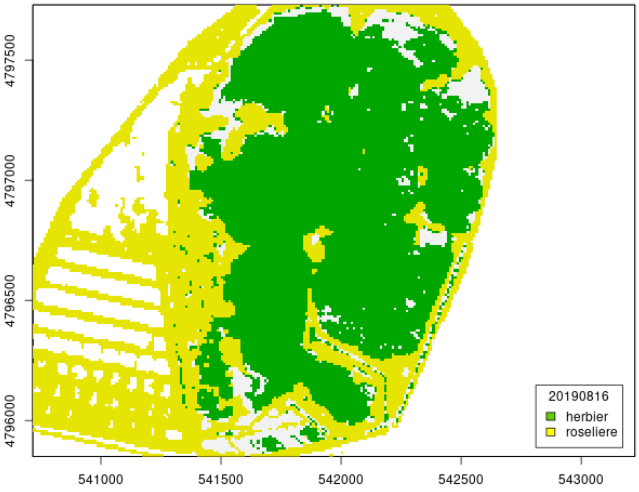

20190712
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

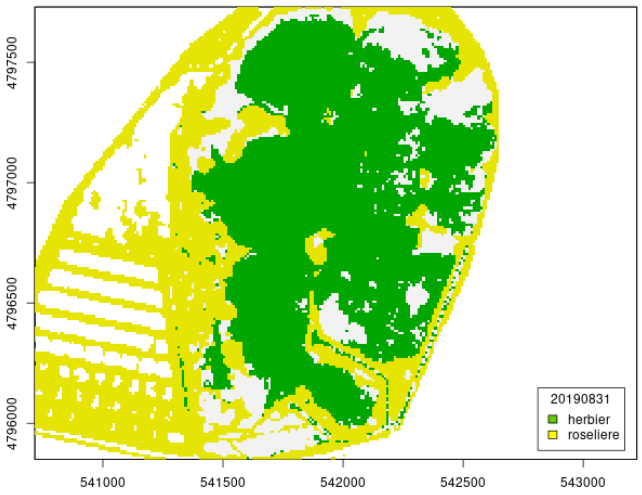

20190717
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

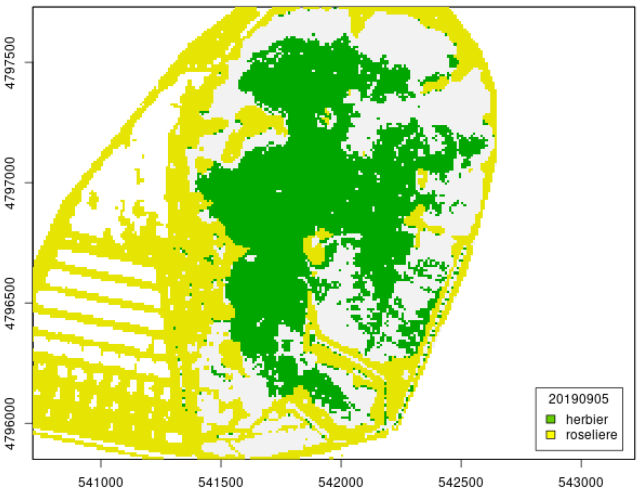

20190722
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

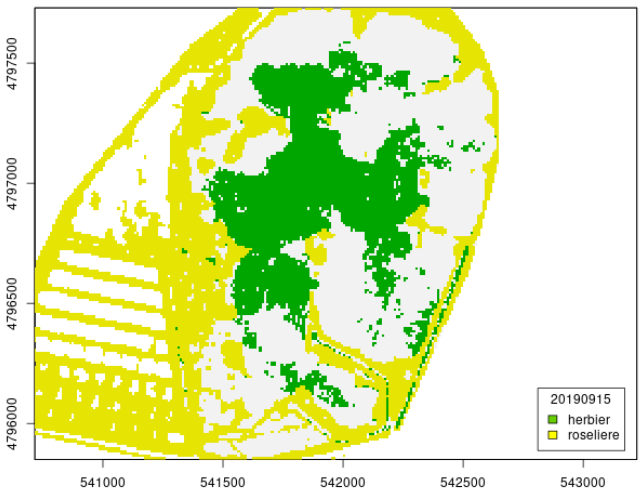

20190801
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

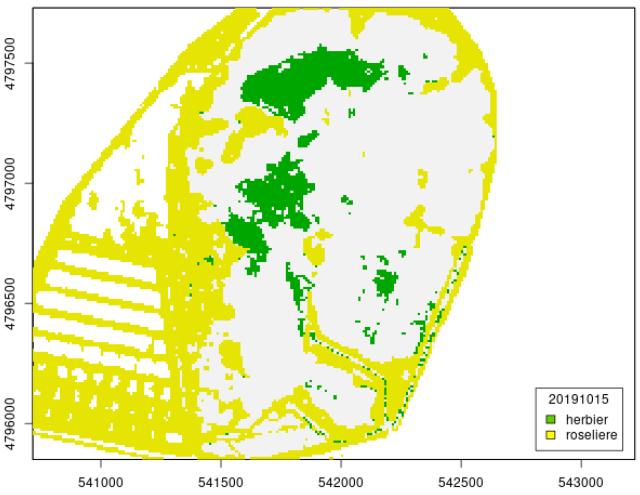

20190811
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

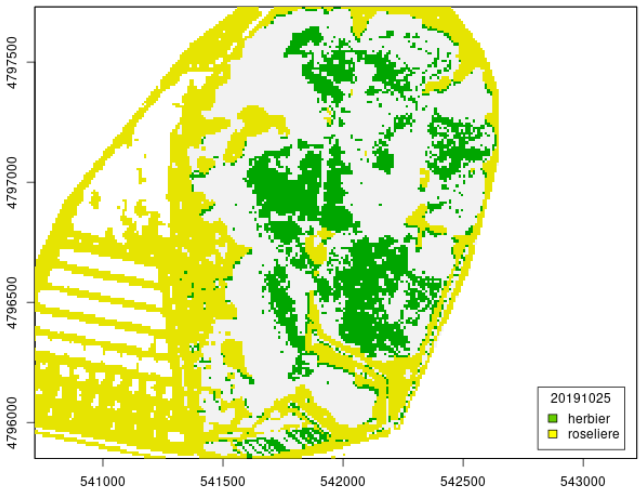

20190816
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

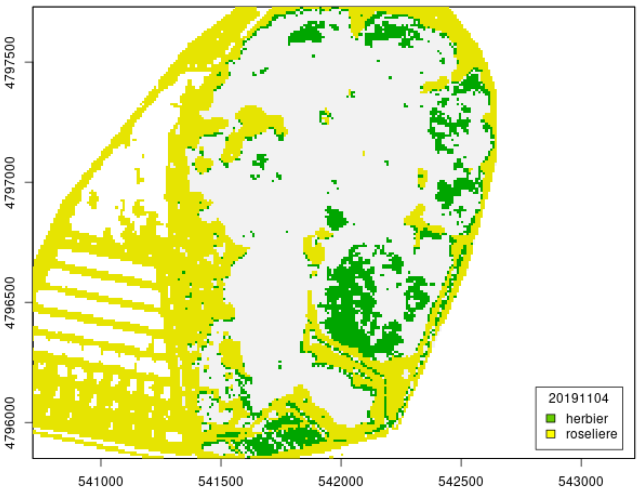

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20190831
herbier
roseliere

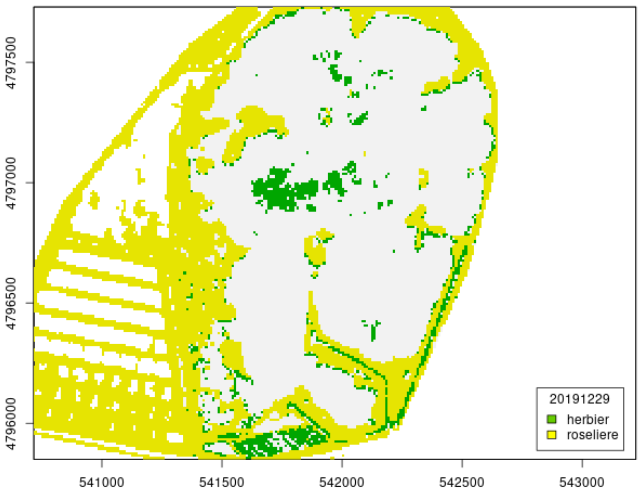

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20190905
herbier
roseliere


4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20190915
herbier
roseliere

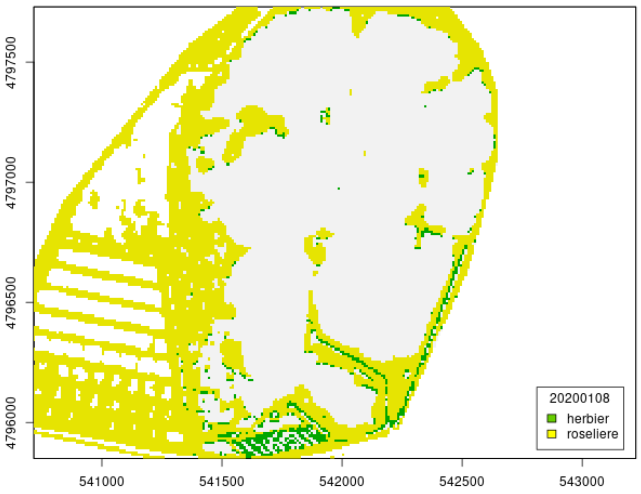

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20191015
herbier
roseliere

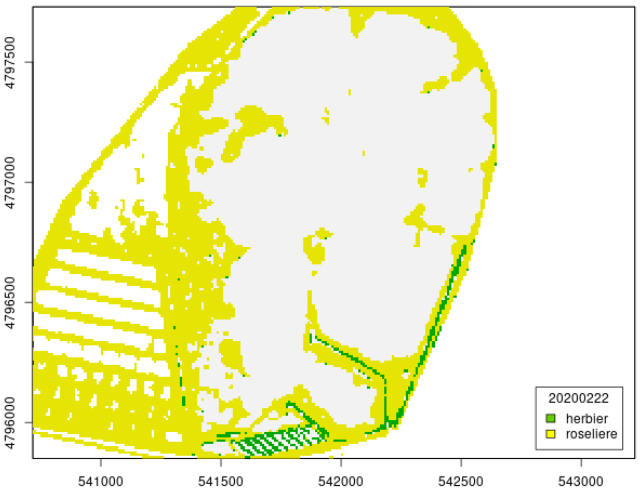

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20191025
herbier
roseliere

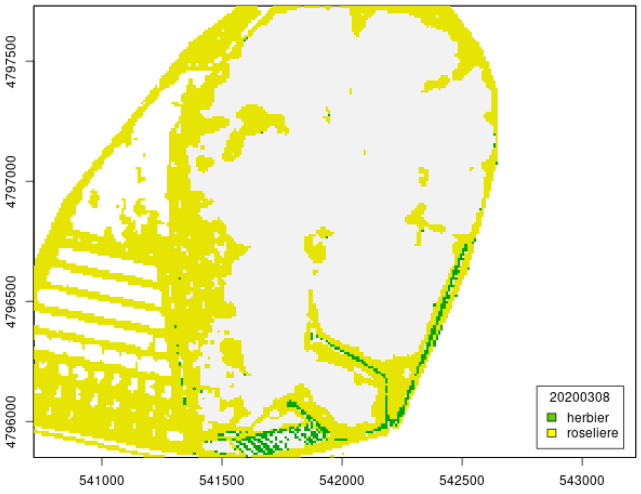

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20191104
herbier
roseliere

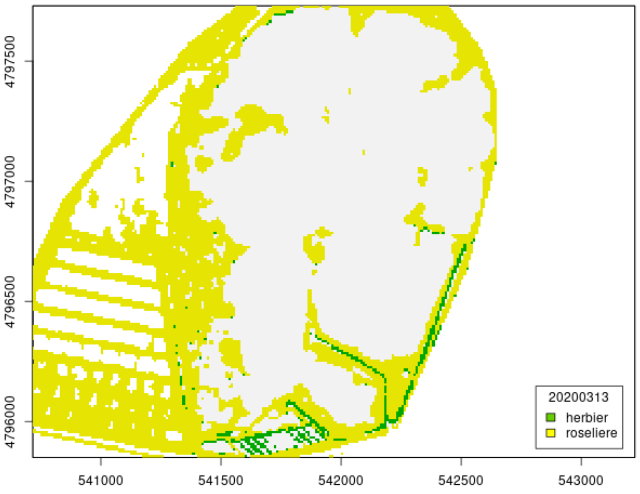

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20191229
herbier
roseliere

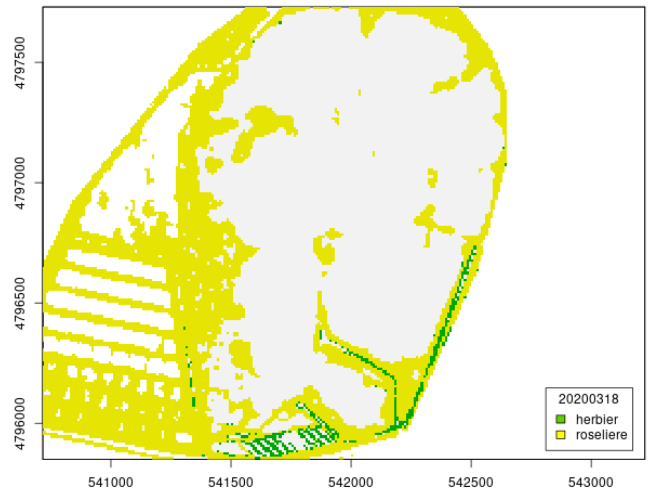
A.4 2020

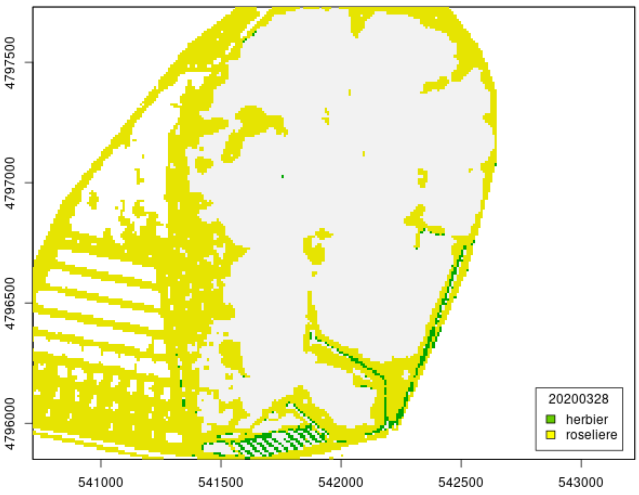

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200108
herbier
roseliere

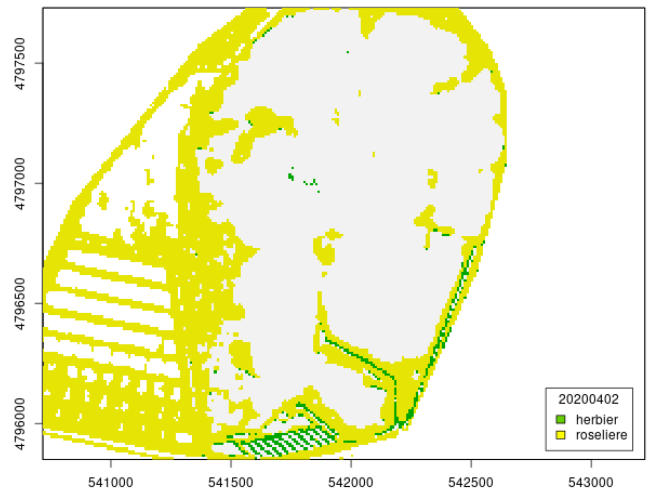

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200222
herbier
roseliere

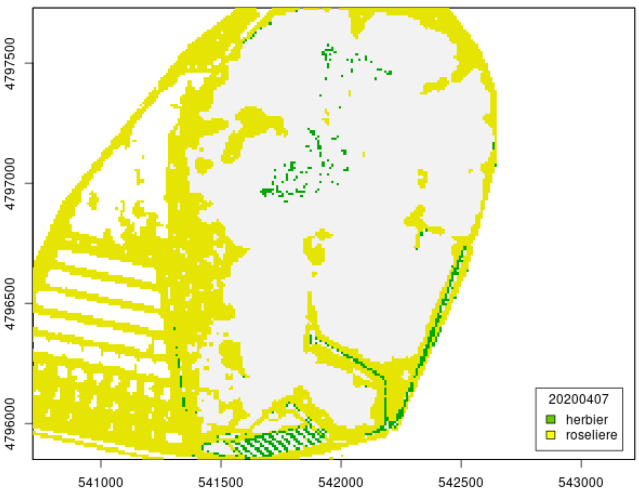

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200308
herbier
roseliere

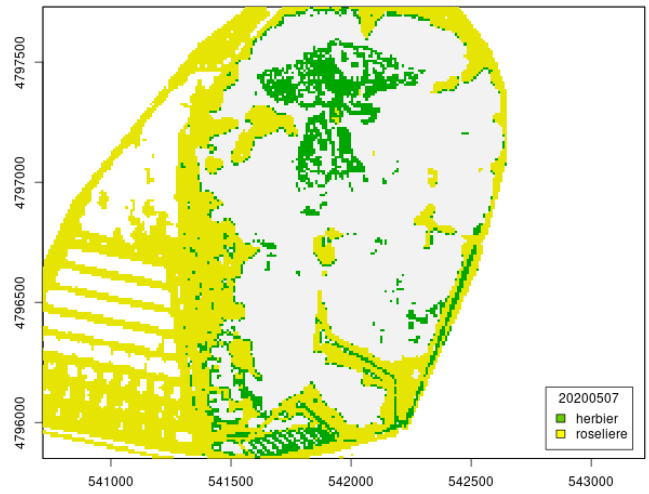

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200313
herbier
roseliere

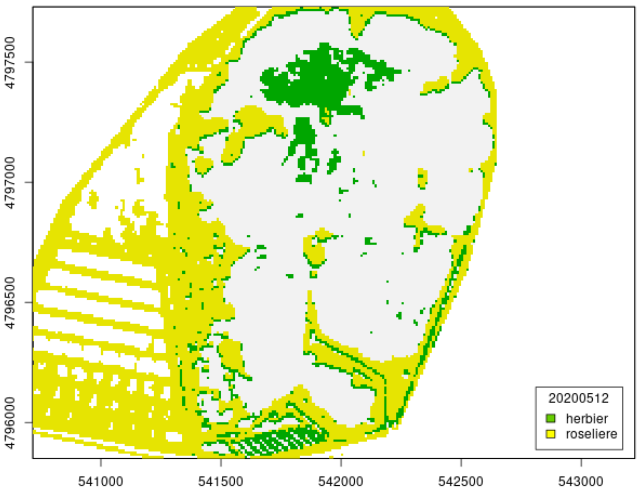

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200318
herbier
roseliere

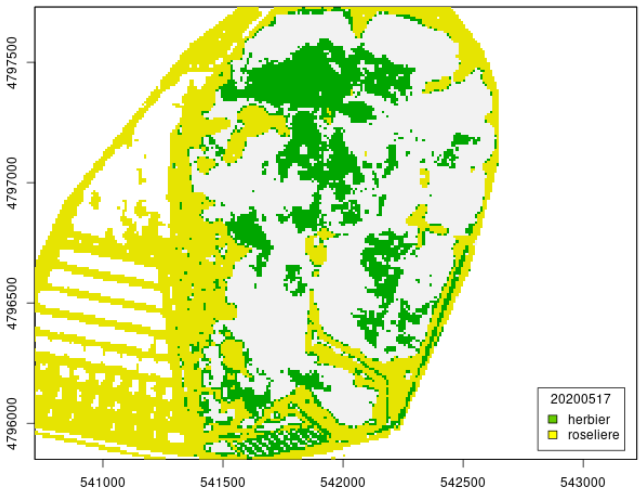

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200328
herbier
roseliere

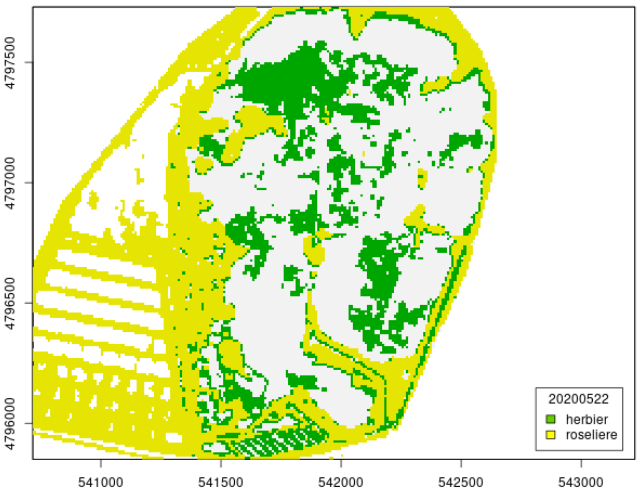

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200402
herbier
roseliere

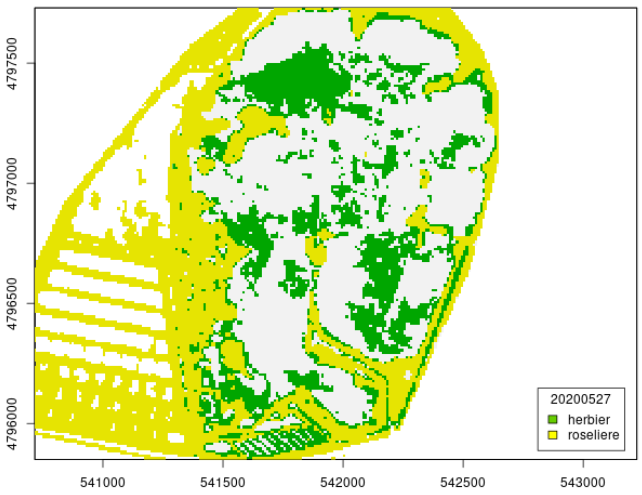

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200407
herbier
roseliere

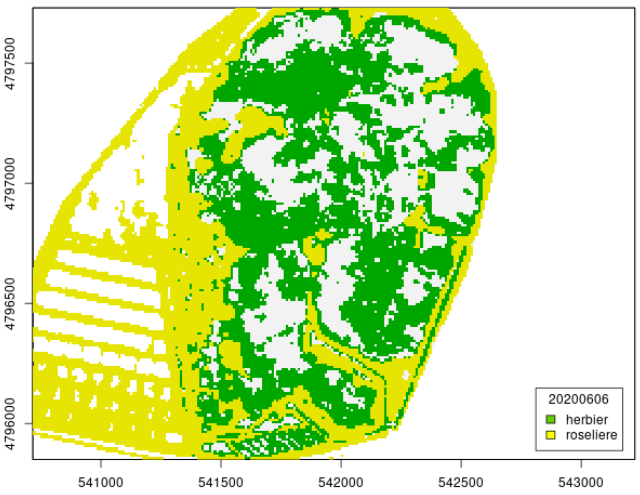

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200507
herbier
roseliere

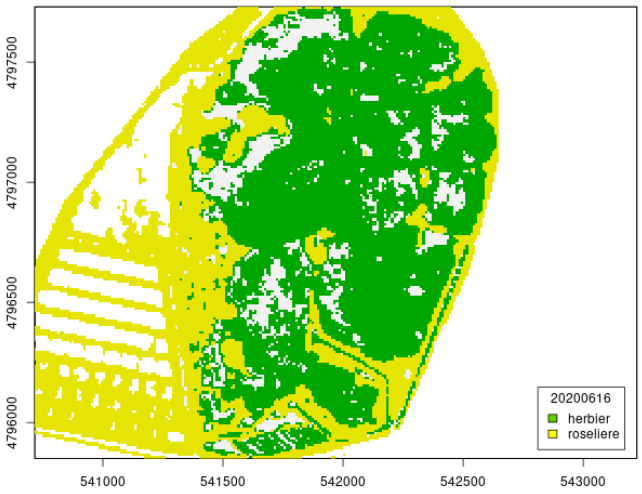

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200512
herbier
roseliere

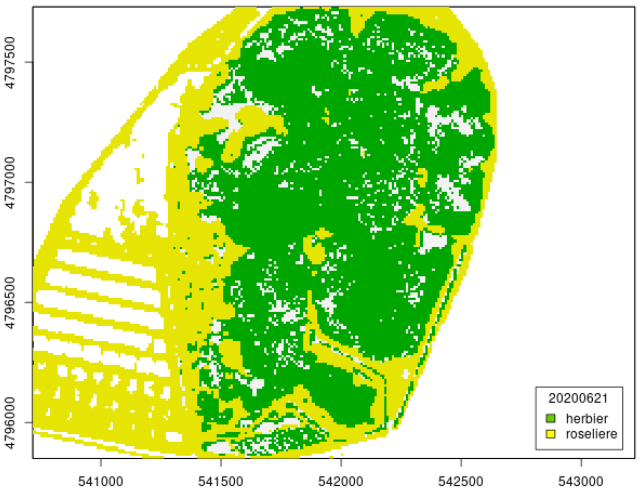

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200517
herbier
roseliere

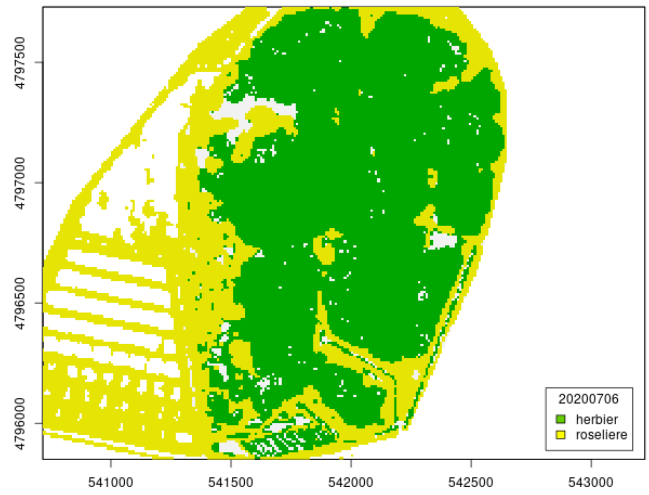

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200522
herbier
roseliere

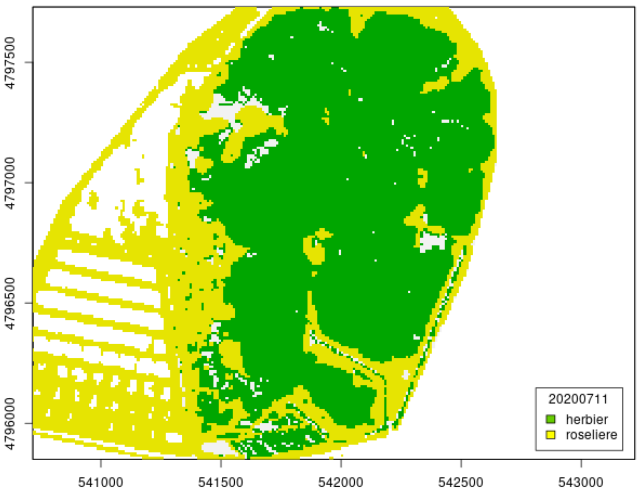

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200527
herbier
roseliere

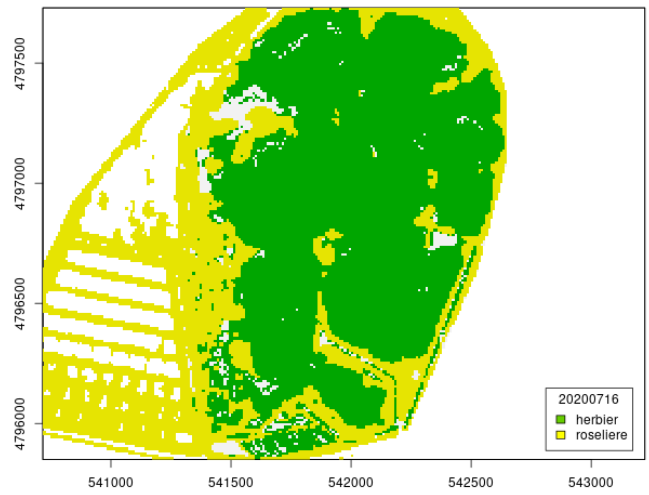

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200606
herbier
roseliere

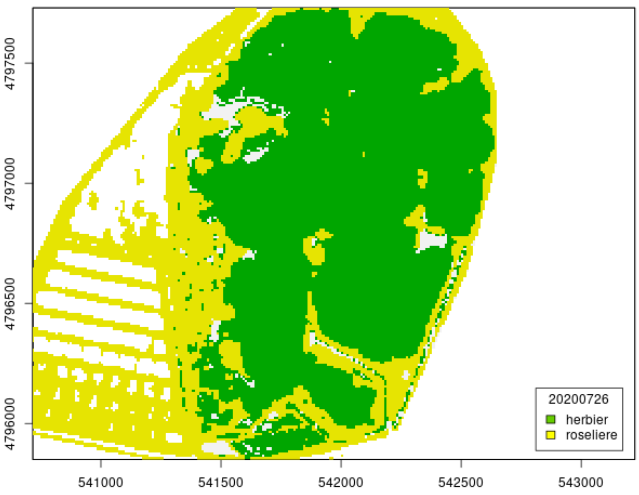

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200616
herbier
roseliere

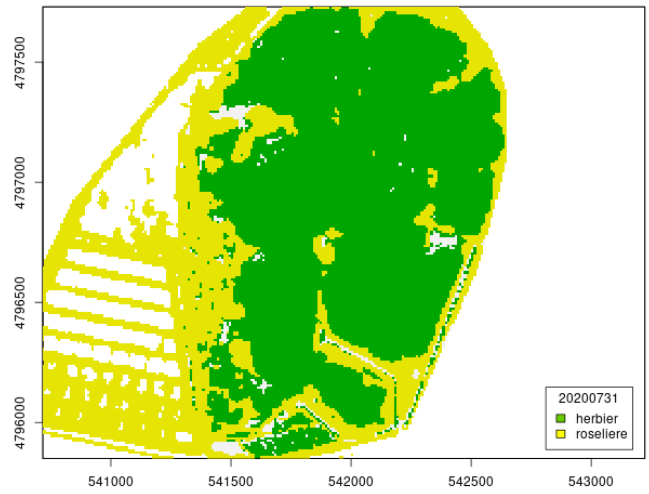

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200621
herbier
roseliere

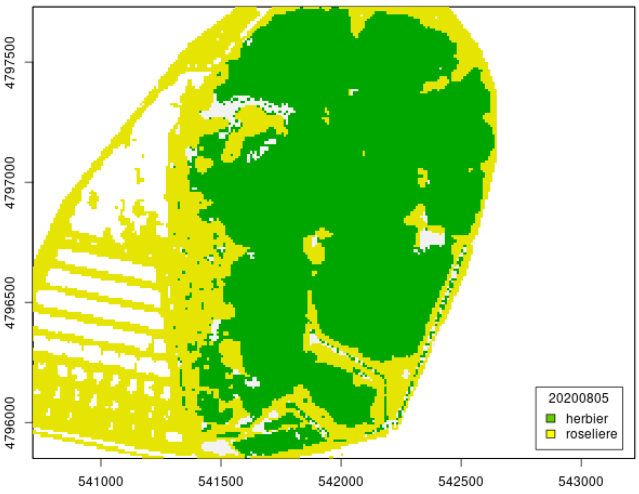

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200706
herbier
roseliere

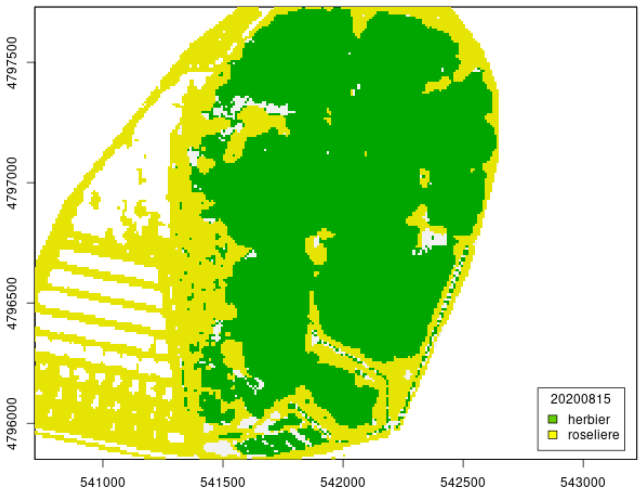

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200711
herbier
roseliere

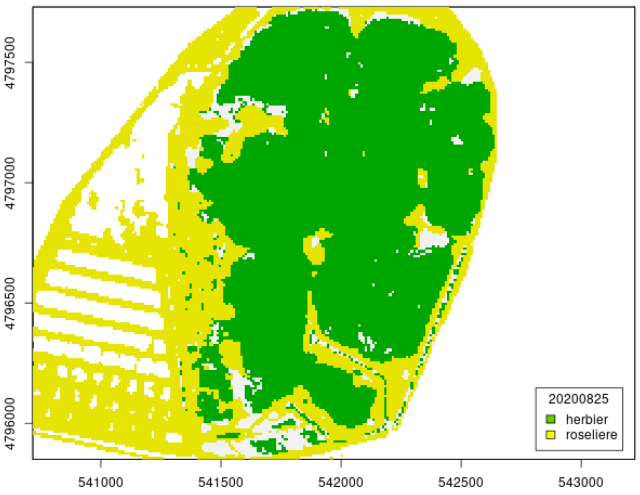

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200716
herbier
roseliere

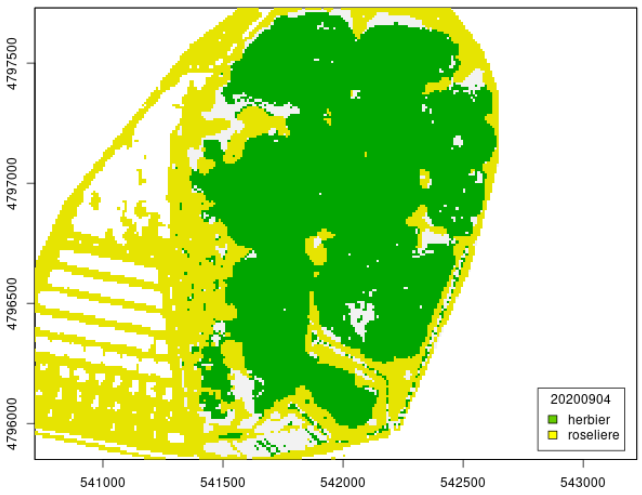

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200726
herbier
roseliere

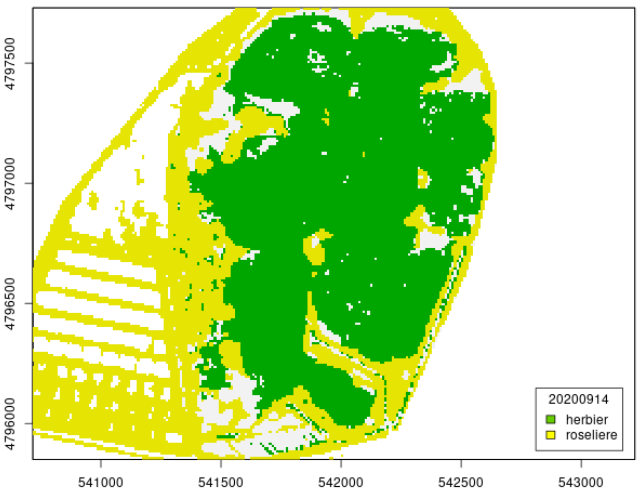

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200731
herbier
roseliere

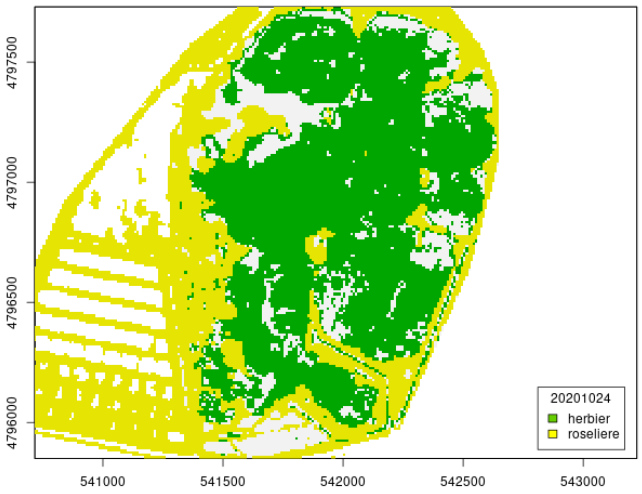

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200805
herbier
roseliere

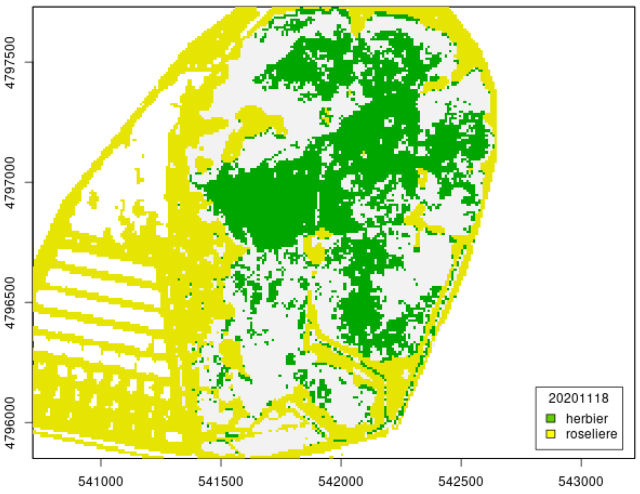

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200815
herbier
roseliere

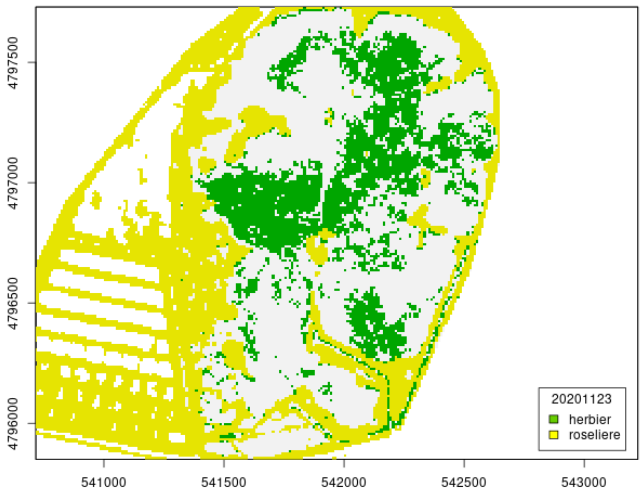

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200825
herbier
roseliere

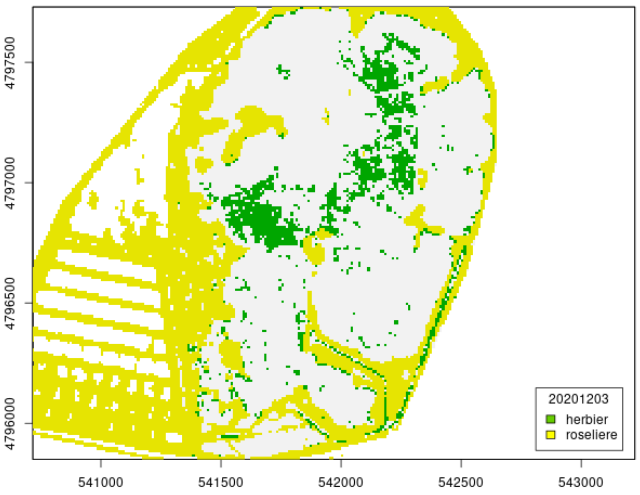

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200904
herbier
roseliere

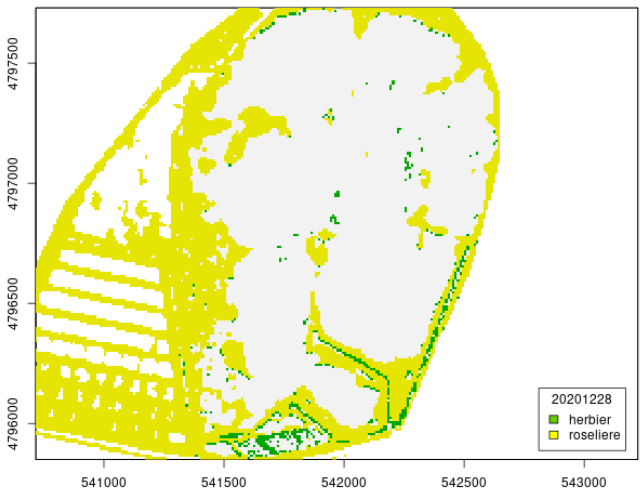

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20200914
herbier
roseliere


4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20201024
herbier
roseliere

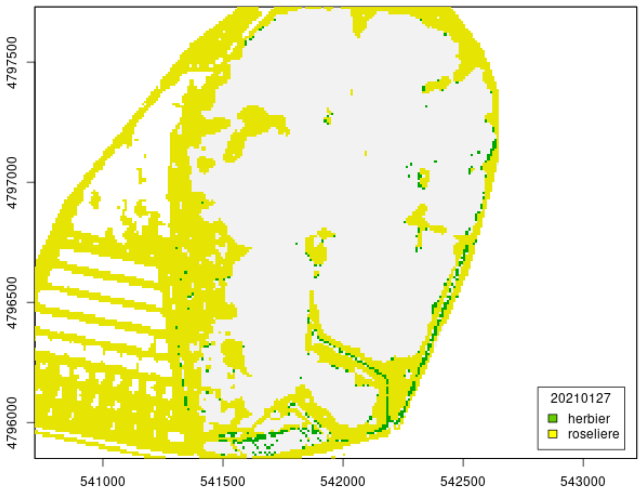

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20201118
herbier
roseliere

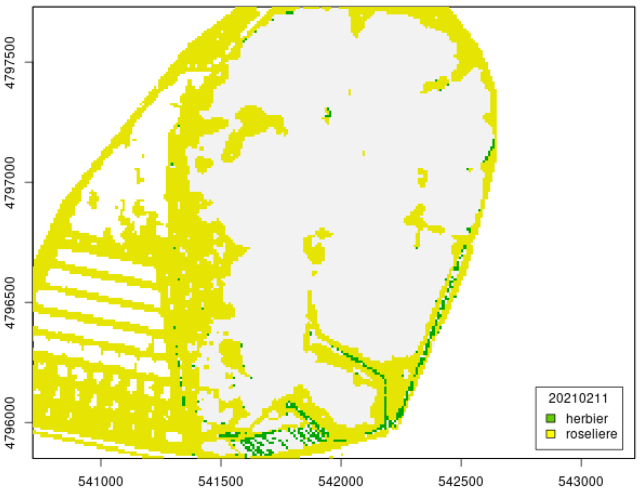

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20201123
herbier
roseliere

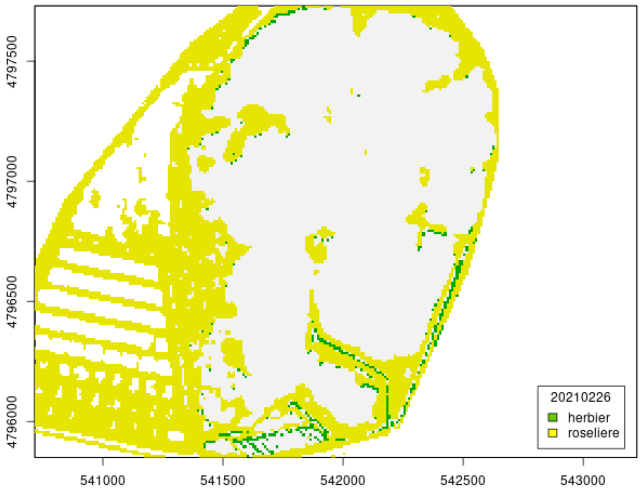

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20201203
herbier
roseliere

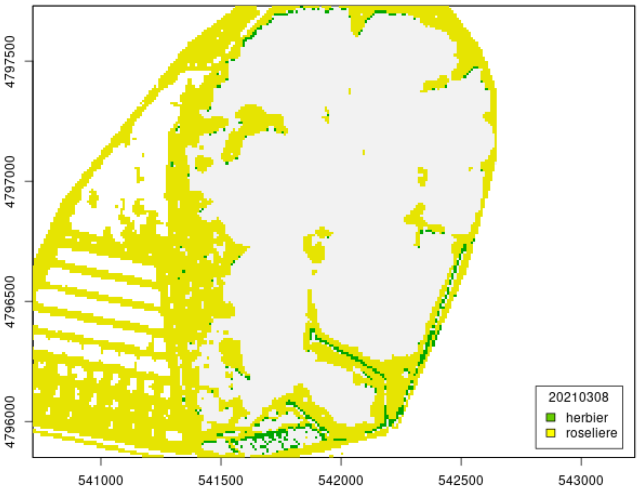

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20201228
herbier
roseliere

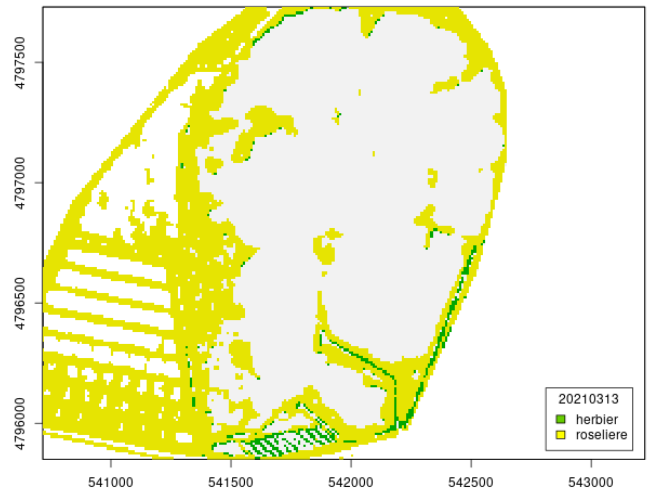
A.5 2021

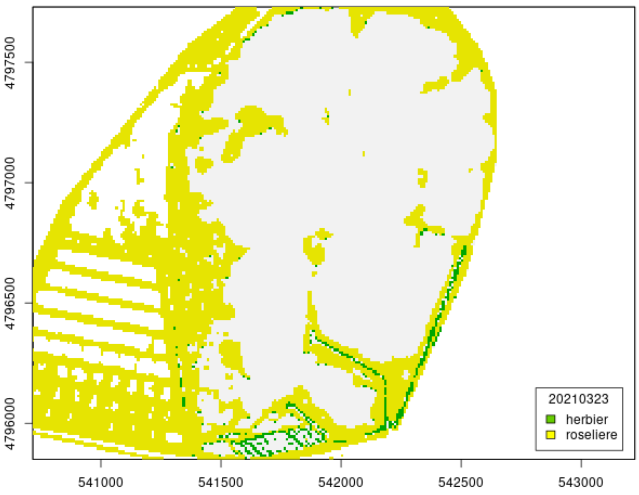

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210127
herbier
roseliere

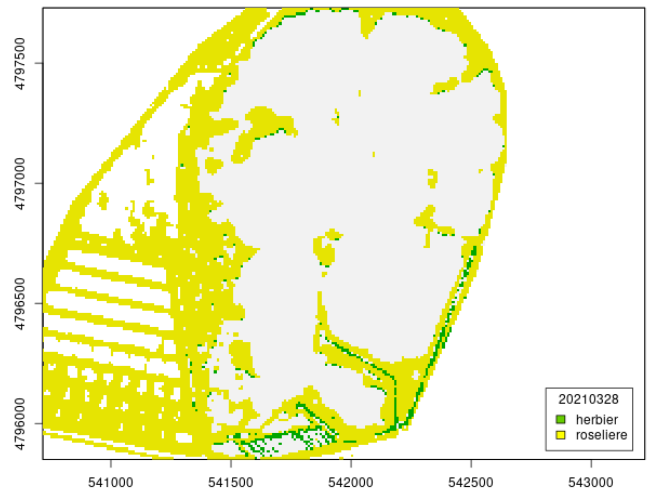

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210211
herbier
roseliere

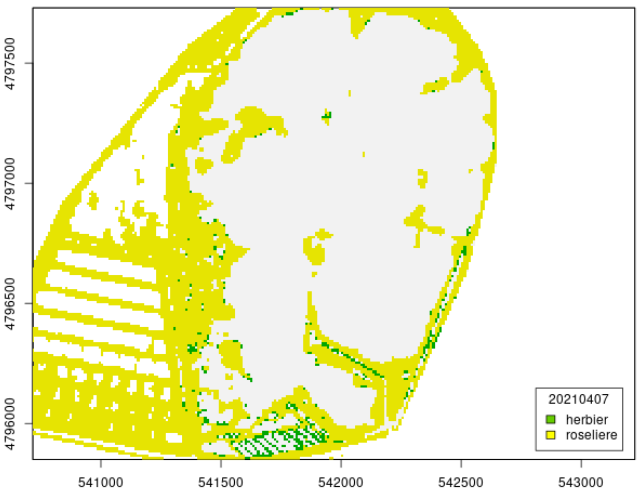

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210226
herbier
roseliere

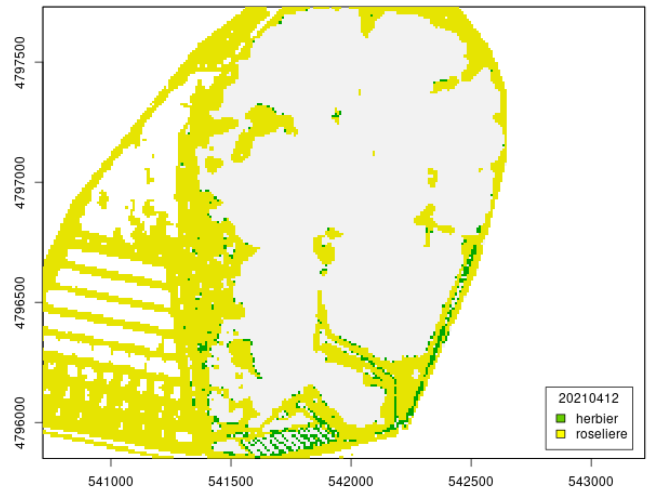

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210308
herbier
roseliere

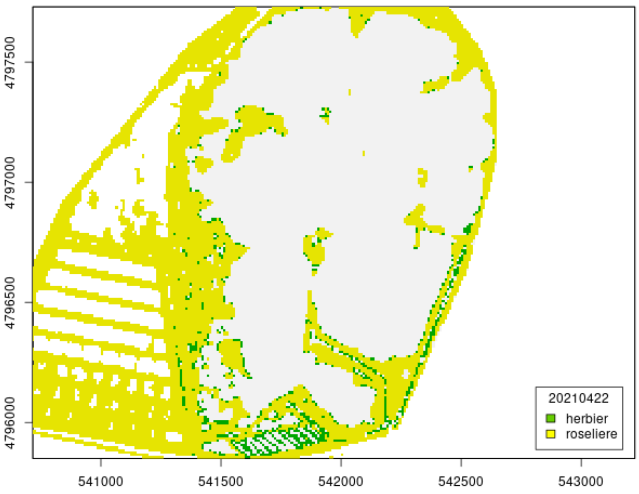

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210313
herbier
roseliere

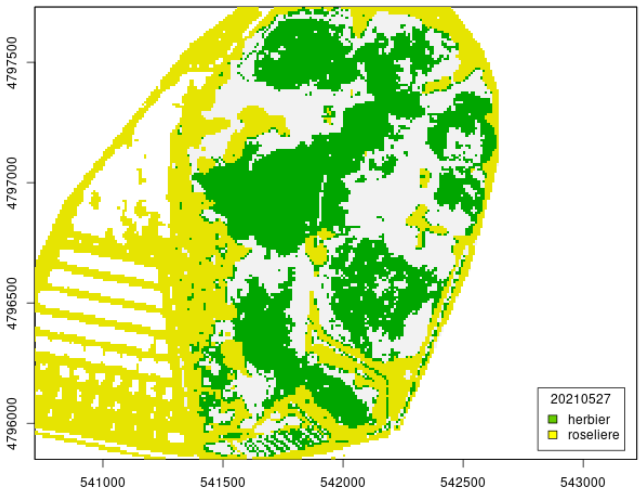

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210323
herbier
roseliere

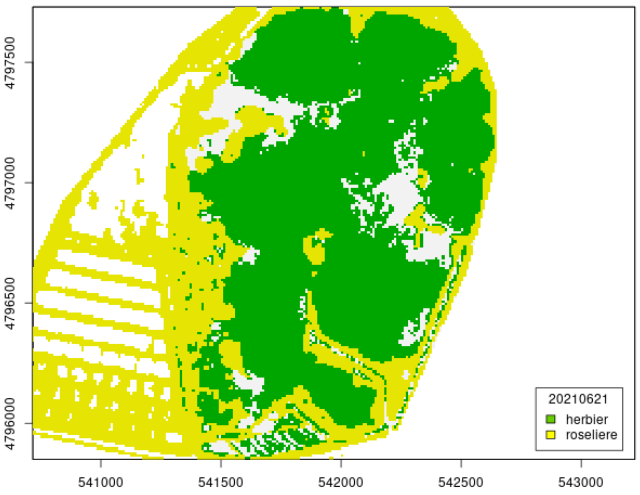

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210328
herbier
roseliere

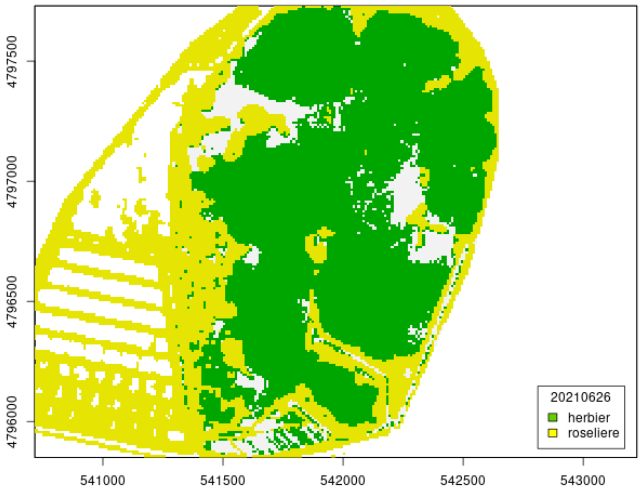

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210407
herbier
roseliere

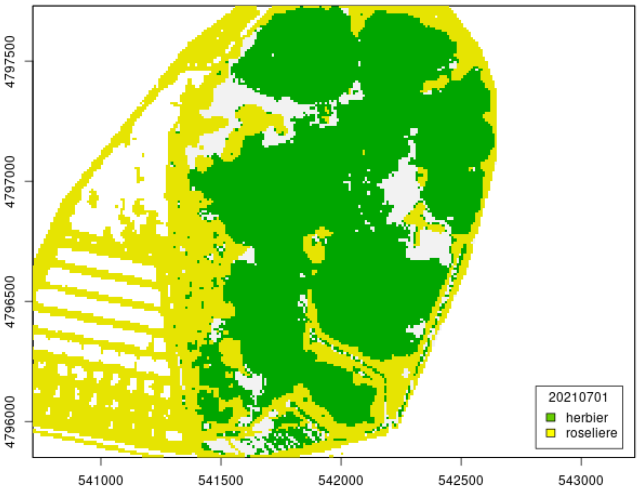

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210412
herbier
roseliere

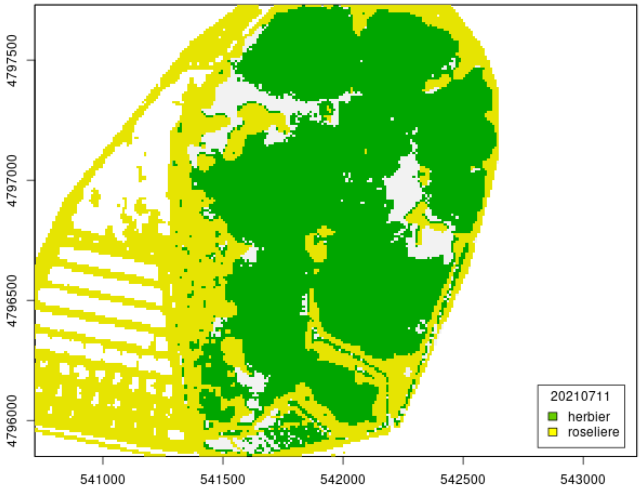

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210422
herbier
roseliere

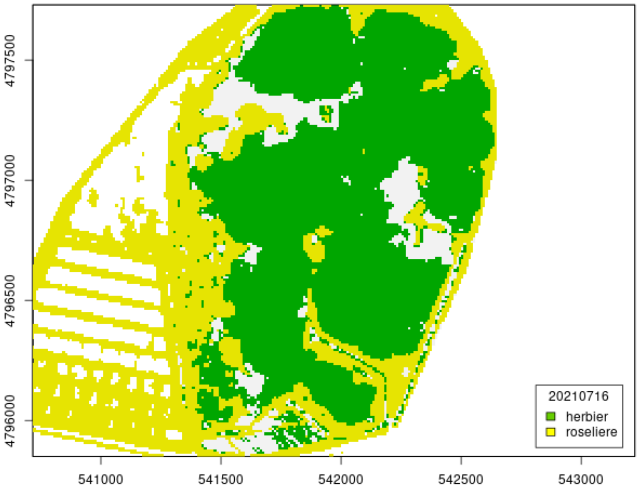

20210527
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

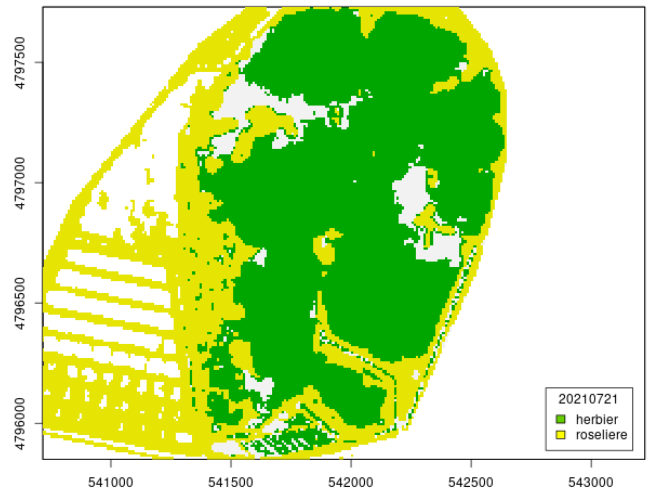

20210621
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

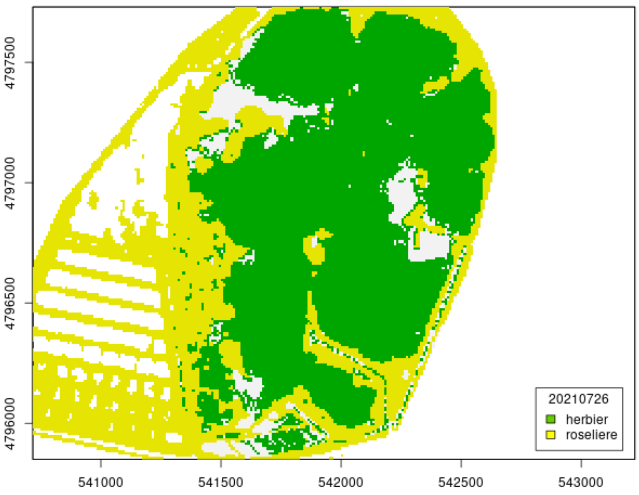

20210626
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

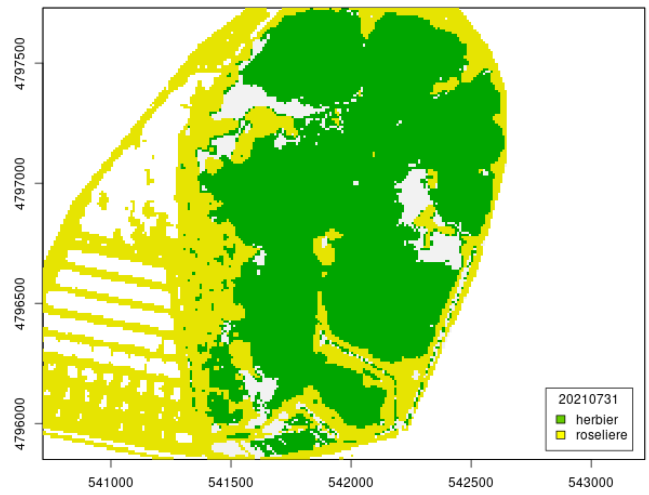

20210701
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

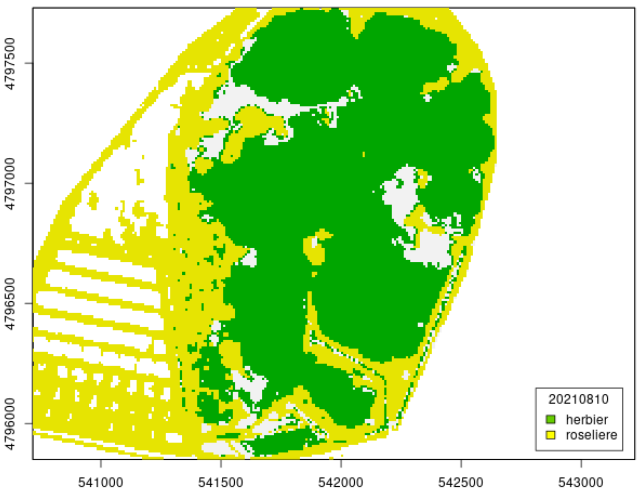

20210711
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

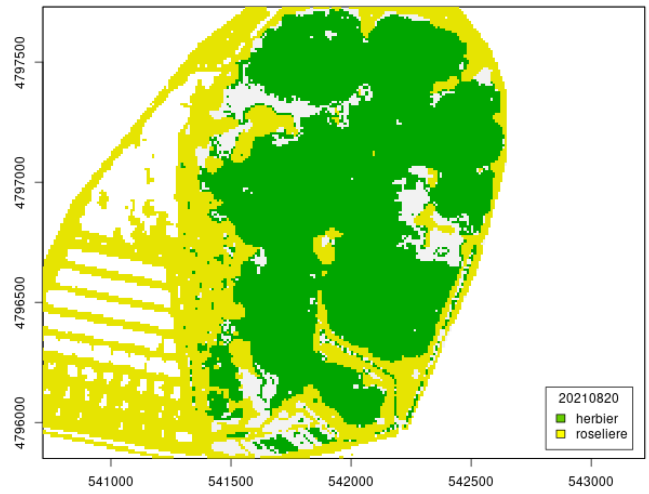

20210716
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

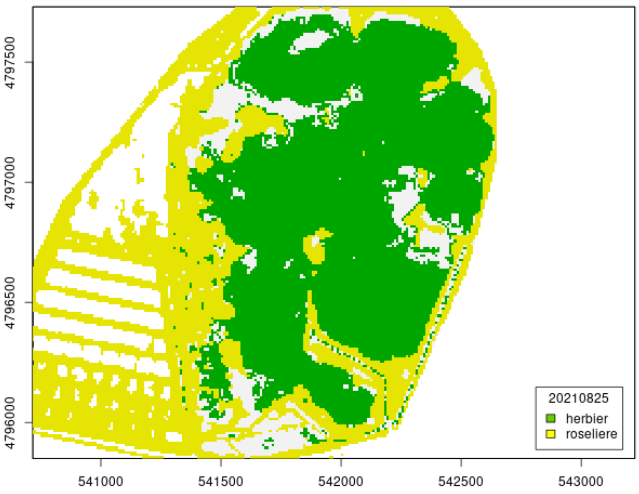

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210721
herbier
roseliere

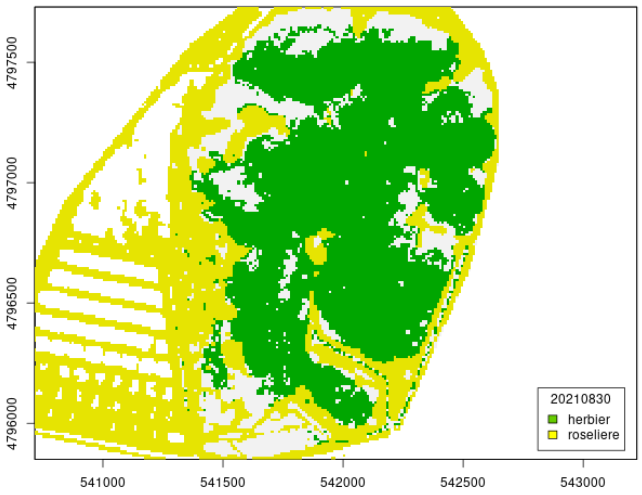

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210726
herbier
roseliere

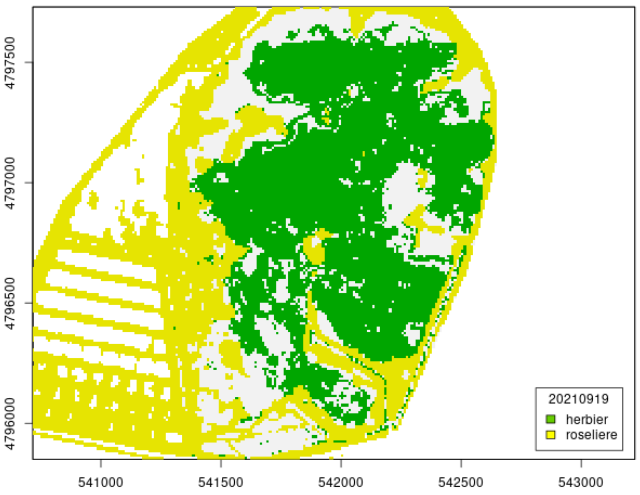

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210731
herbier
roseliere

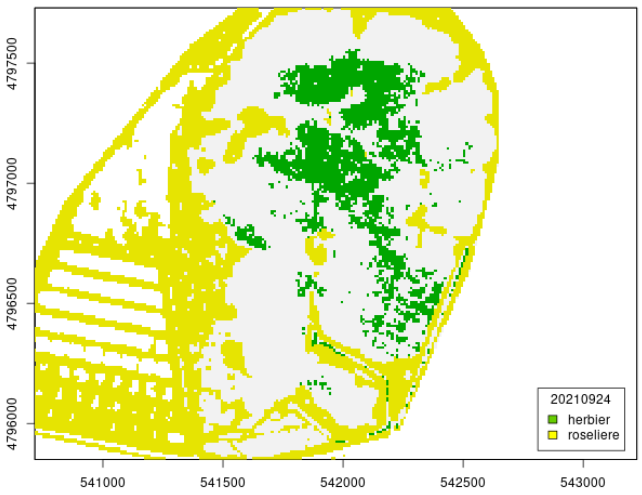

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210810
herbier
roseliere

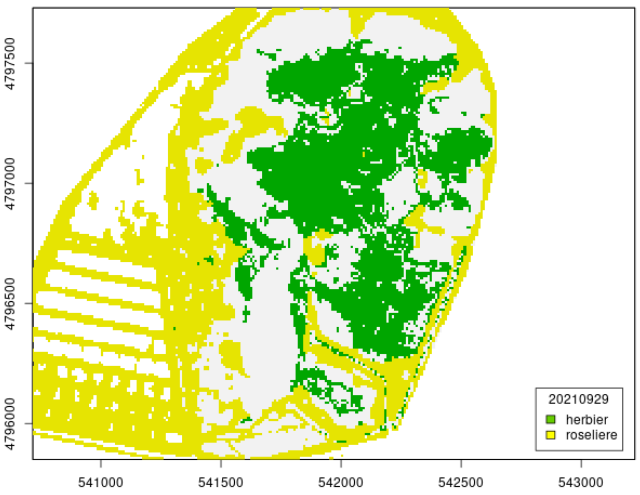

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210820
herbier
roseliere

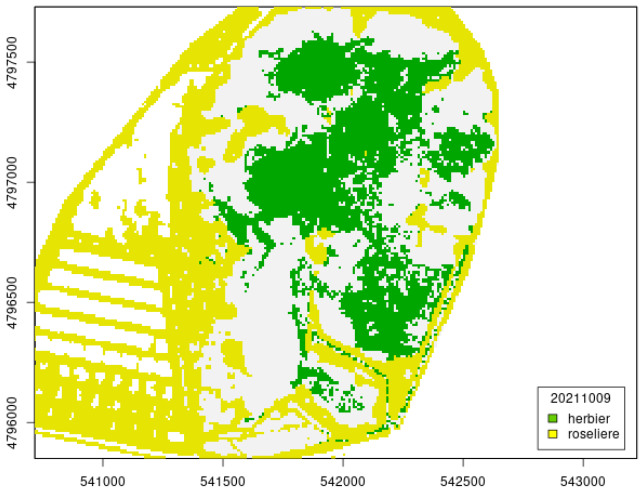

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210825
herbier
roseliere

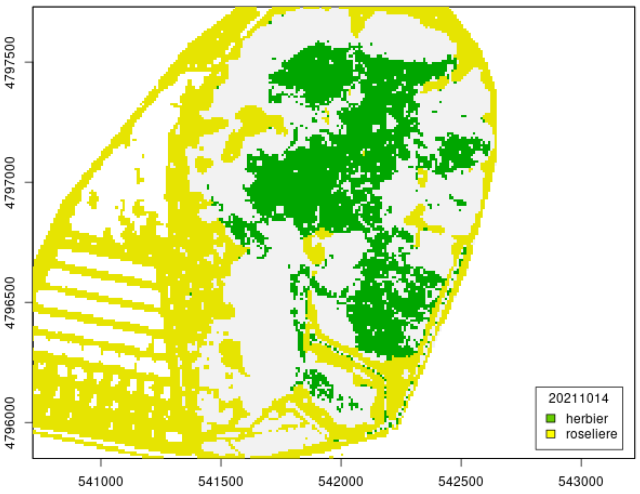

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210830
herbier
roseliere

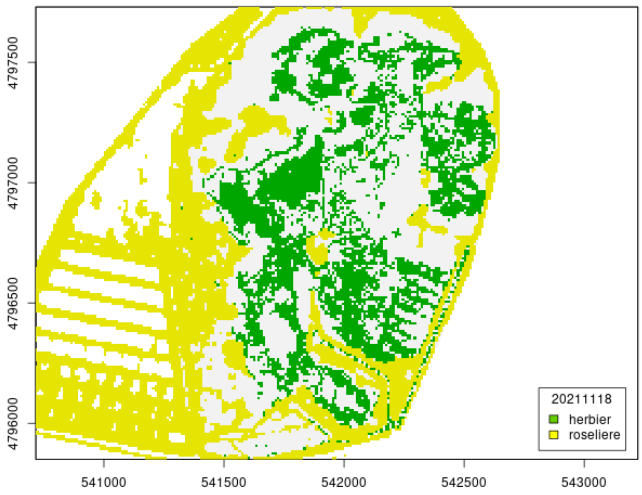

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210919
herbier
roseliere

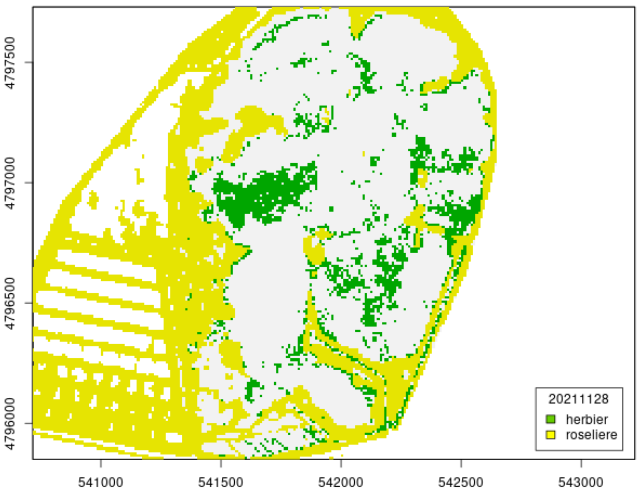

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210924
herbier
roseliere

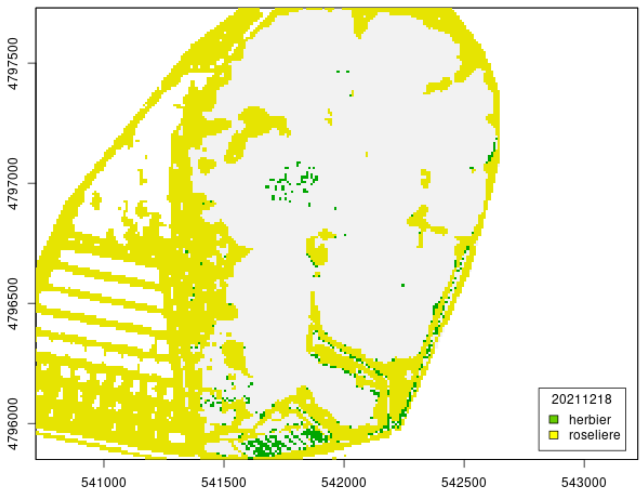

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20210929
herbier
roseliere


4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20211009
herbier
roseliere

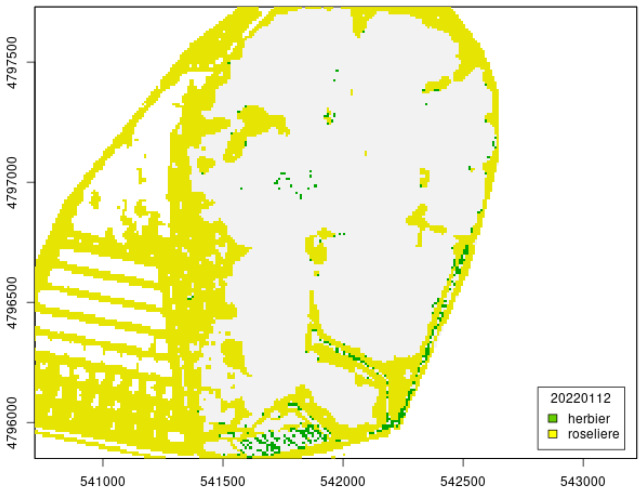

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20211014
herbier
roseliere

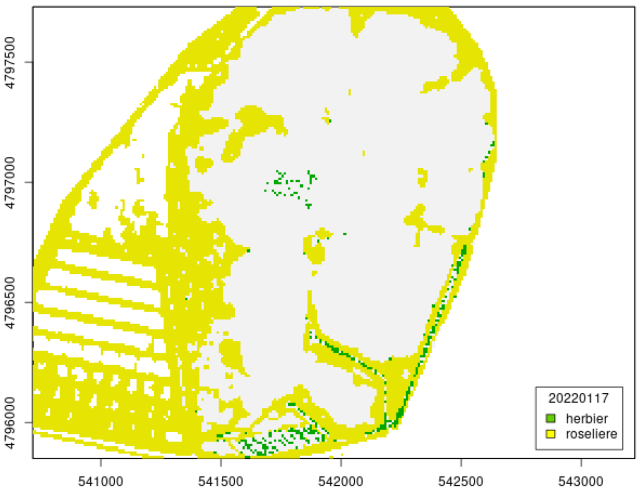

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20211118
herbier
roseliere

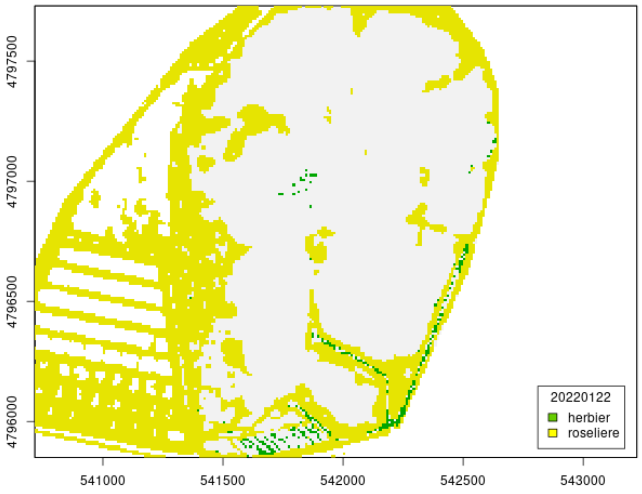

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20211128
herbier
roseliere

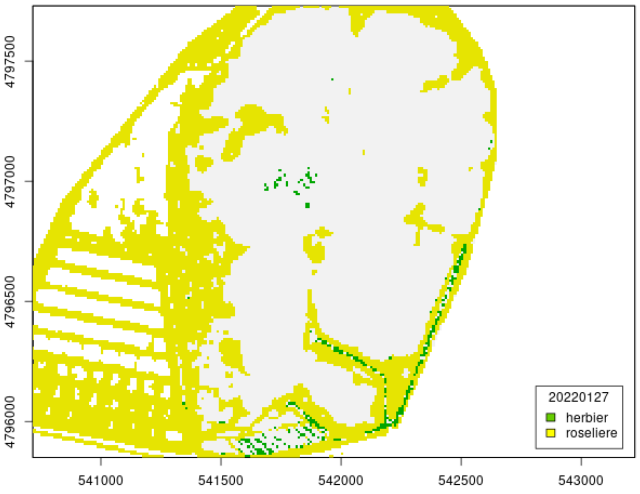

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20211218
herbier
roseliere

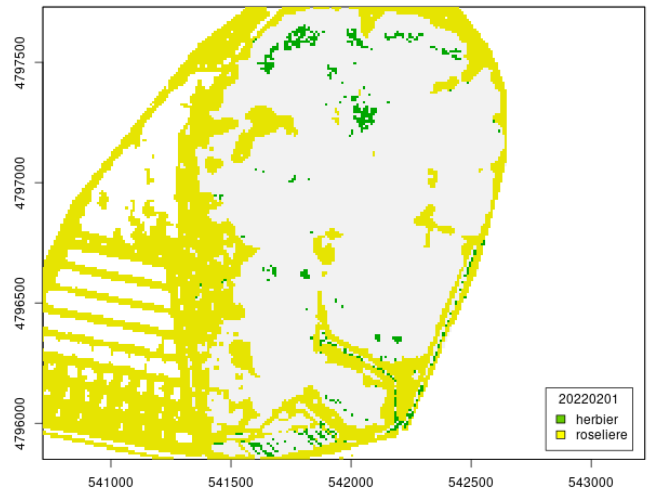
A.6 2022

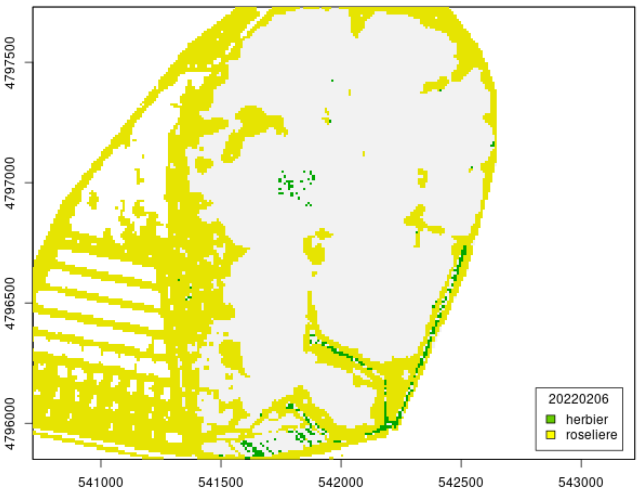

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220112
herbier
roseliere

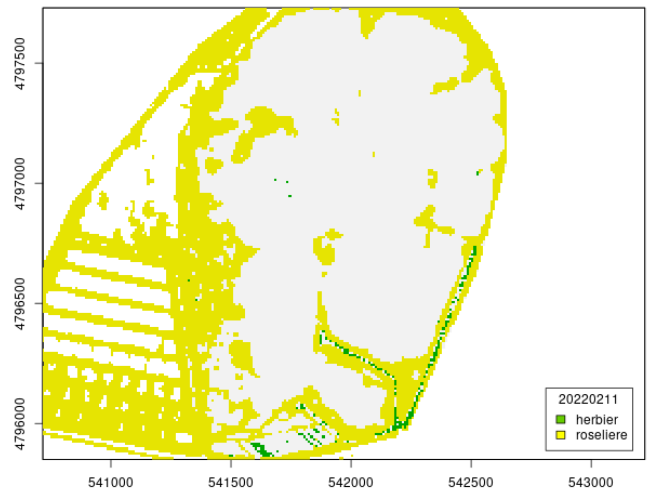

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220117
herbier
roseliere

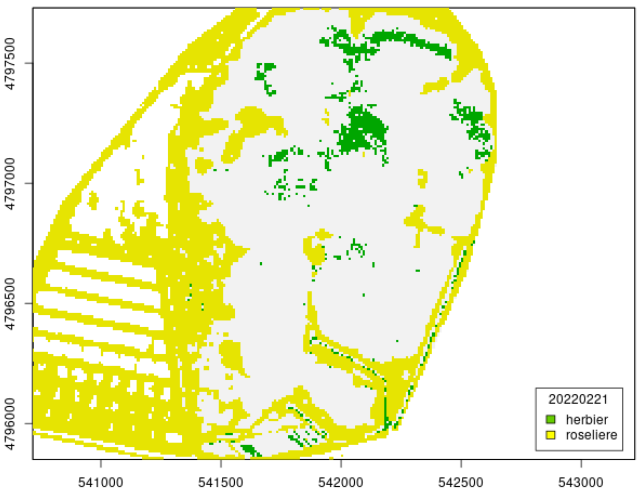

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220122
herbier
roseliere

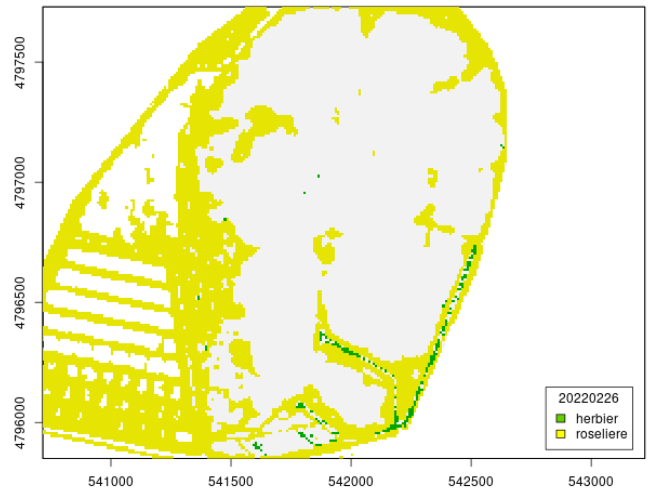

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220127
herbier
roseliere

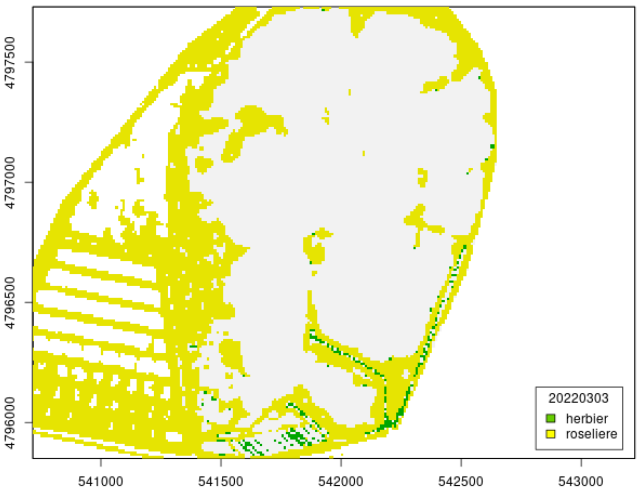

20220201
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

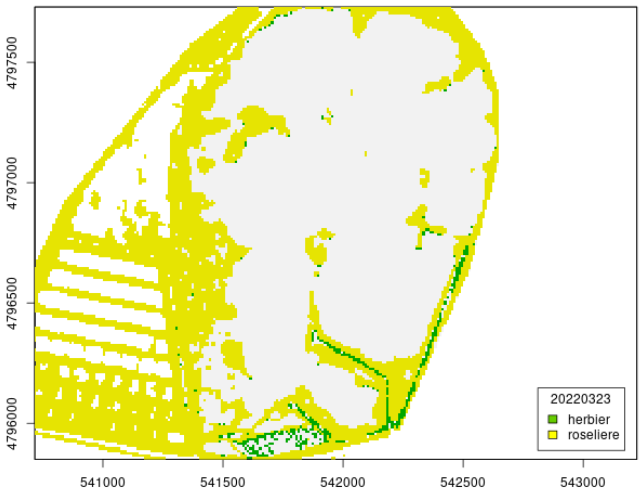

20220206
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

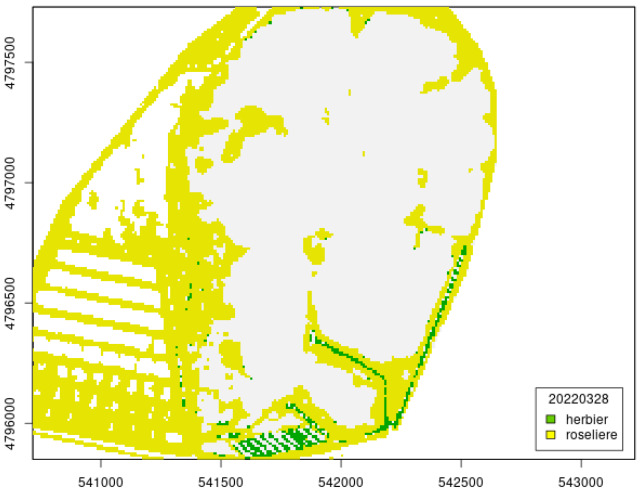

20220211
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

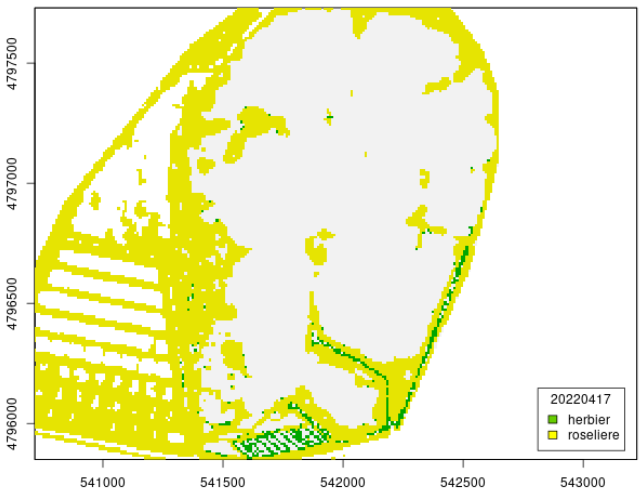

20220221
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

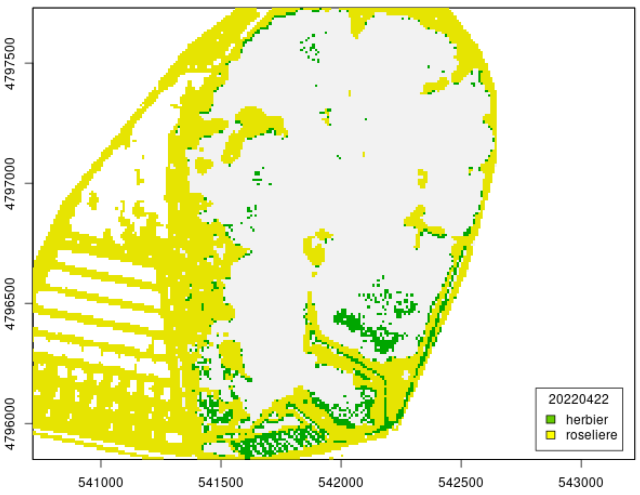

20220226
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

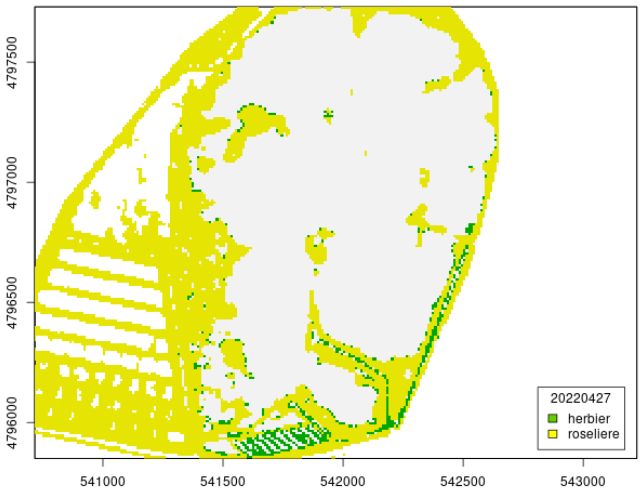

20220303
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

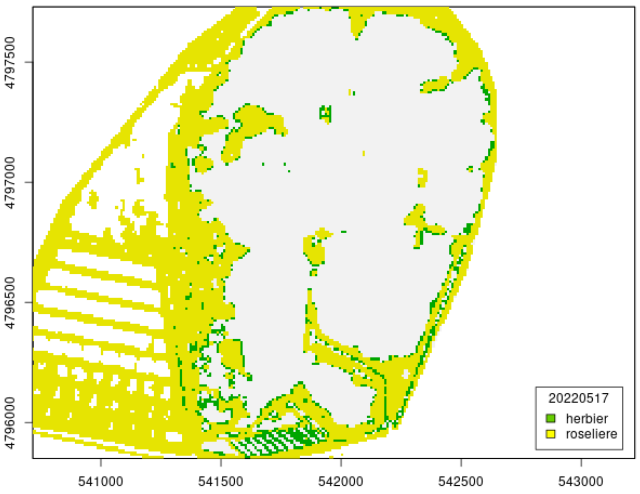

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220323
herbier
roseliere

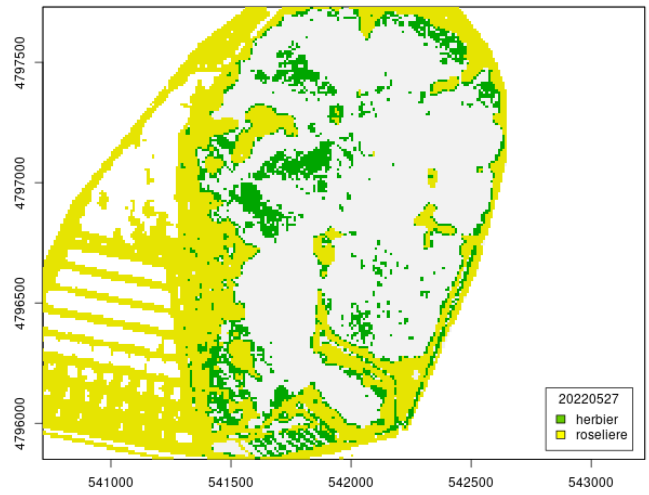

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220328
herbier
roseliere

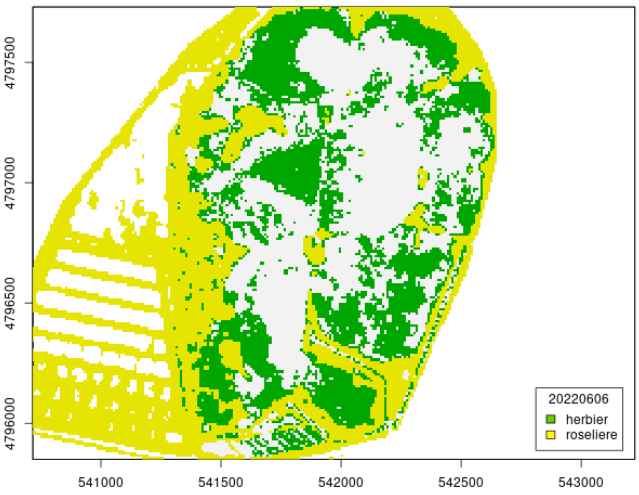

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220417
herbier
roseliere

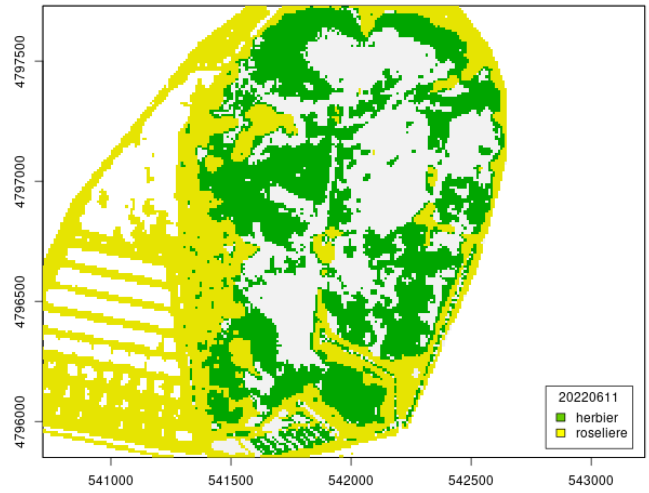

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220422
herbier
roseliere

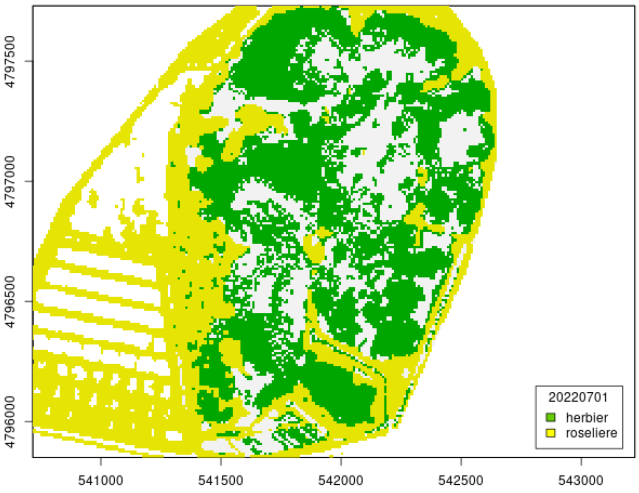

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220427
herbier
roseliere

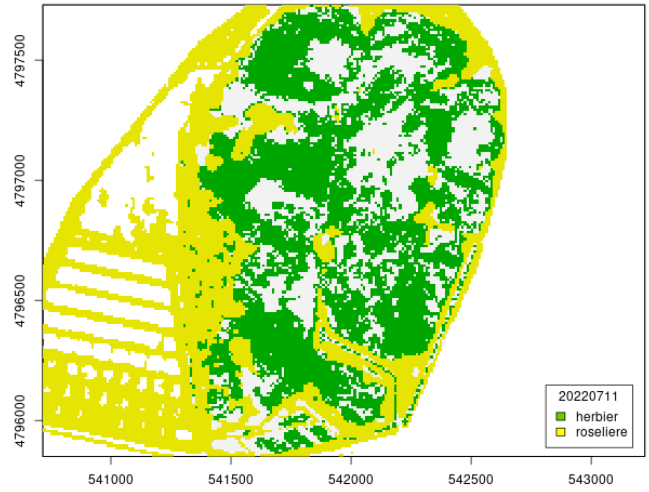

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220517
herbier
roseliere

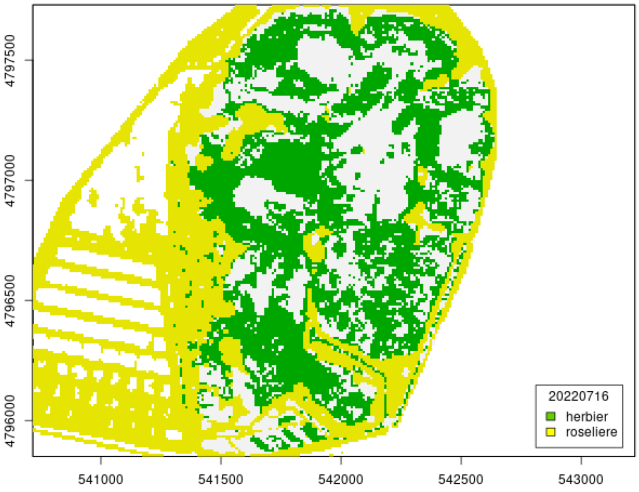

20220527
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

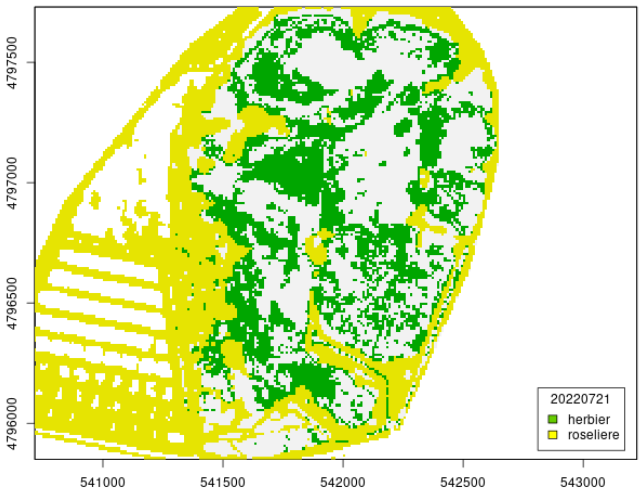

20220606
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

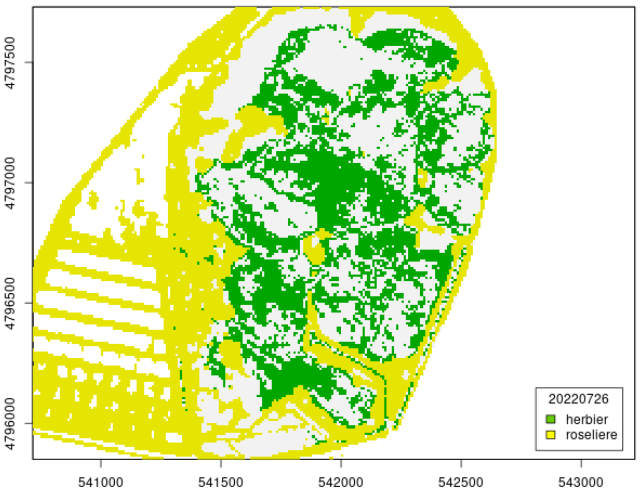

20220611
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

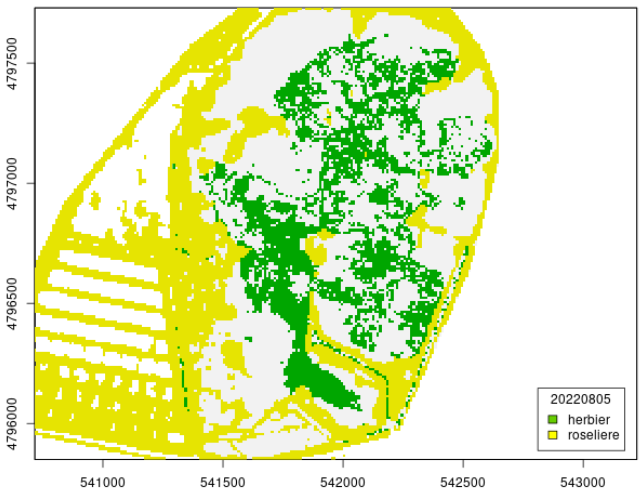

20220701
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

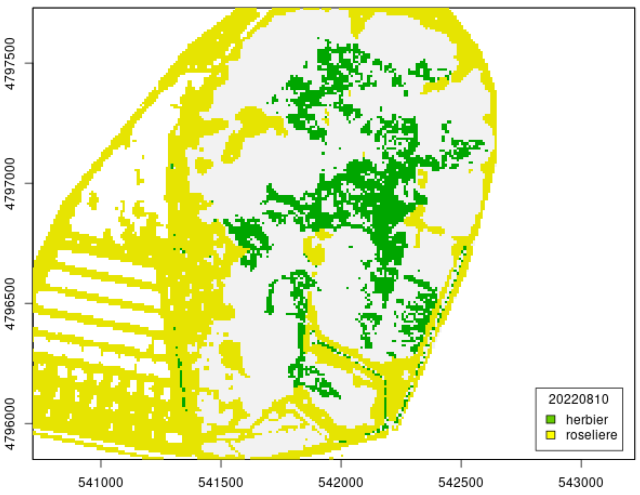

20220711
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

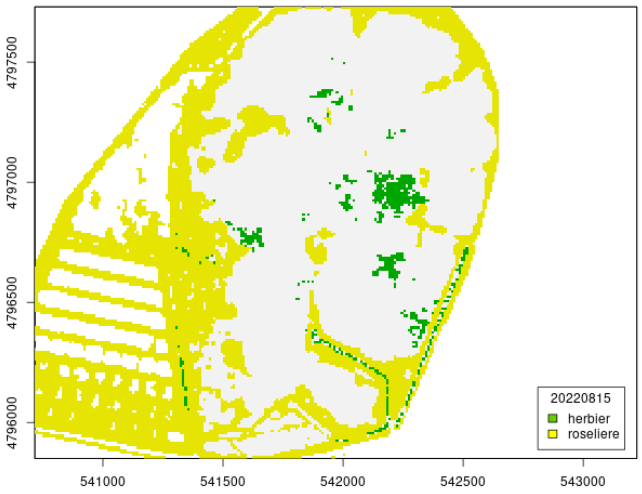

20220716
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

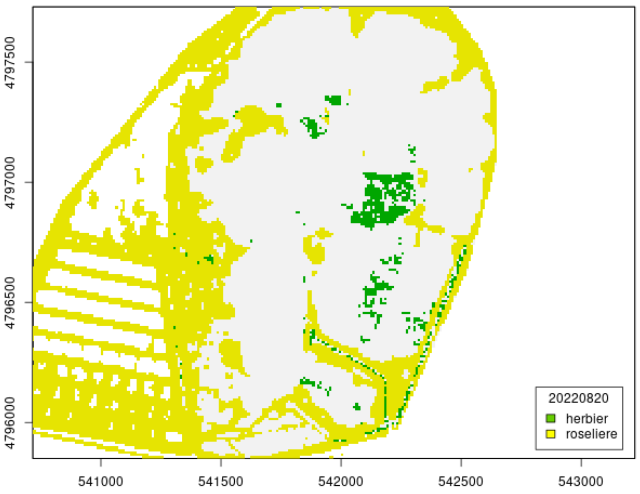

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220721
herbier
roseliere

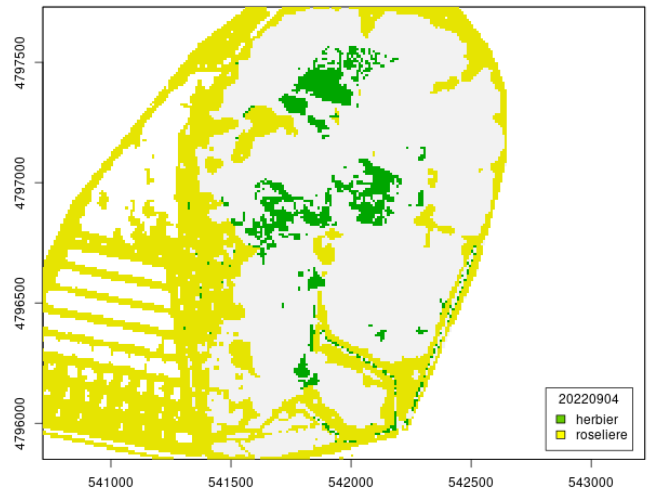

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220726
herbier
roseliere

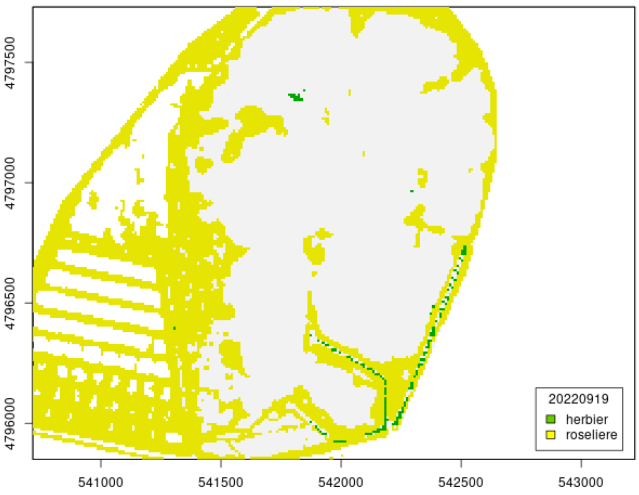

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220805
herbier
roseliere

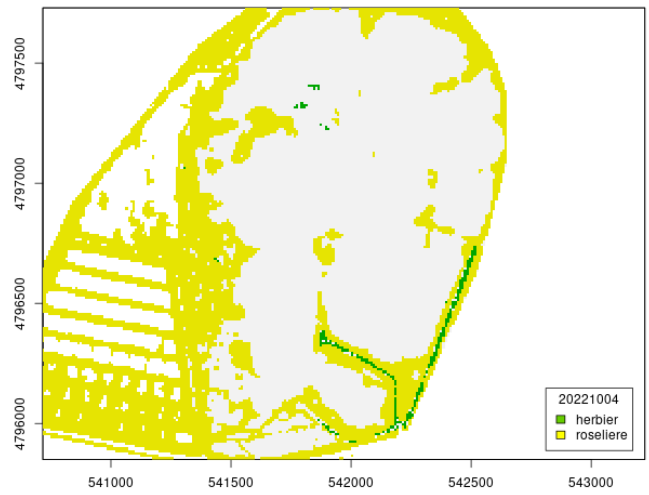

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220810
herbier
roseliere

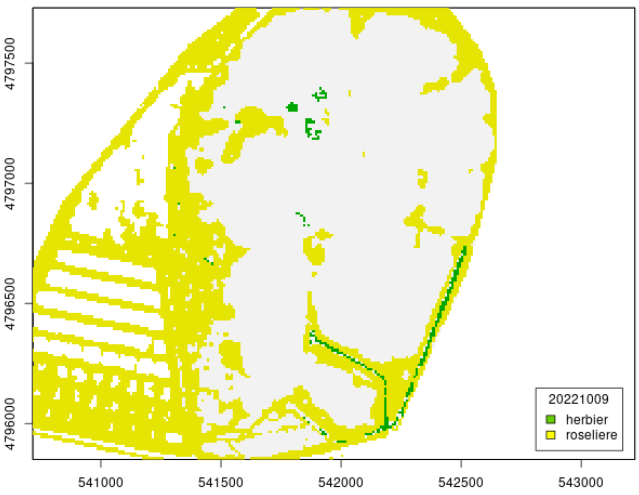

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220815
herbier
roseliere

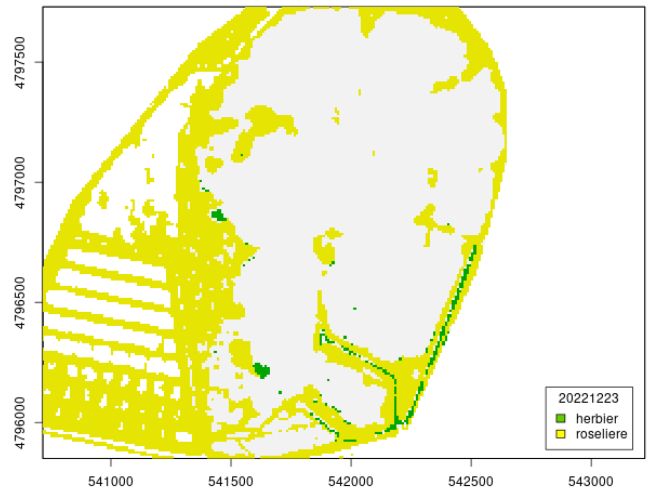

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20220820
herbier
roseliere


20220904
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

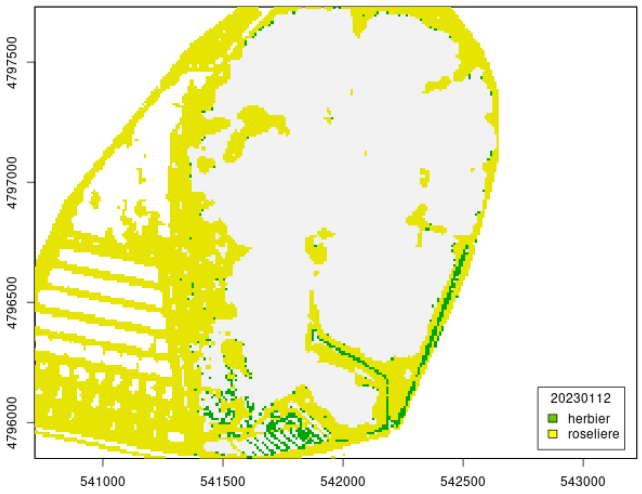

20220919
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

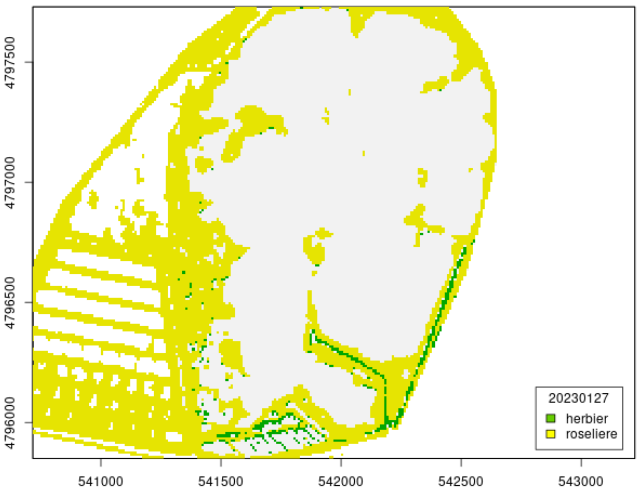

20221004
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

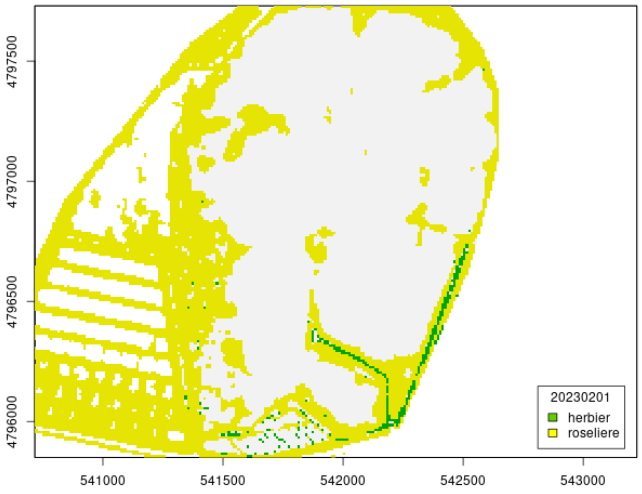

20221009
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

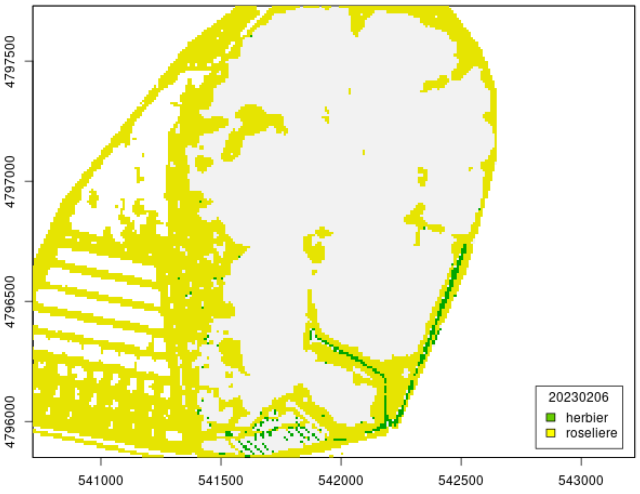

20221223
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

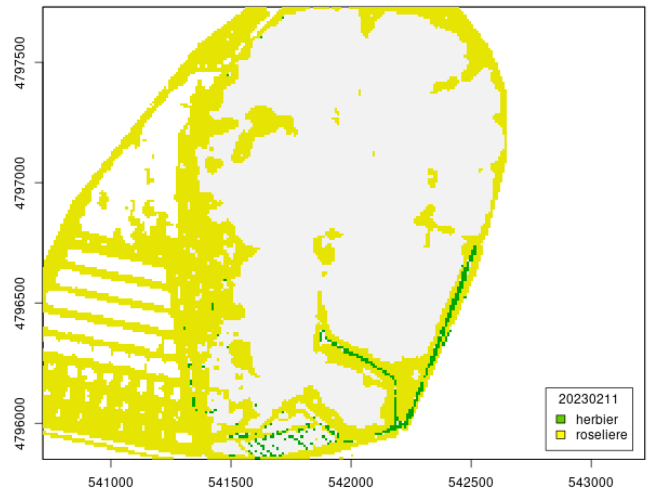
A.7 2023

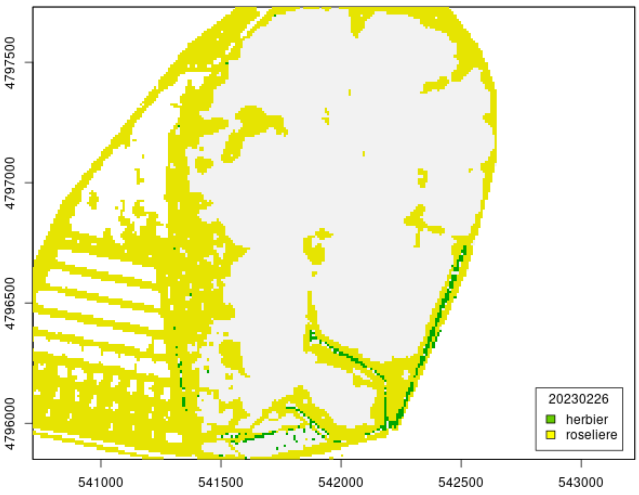

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230112
herbier
roseliere

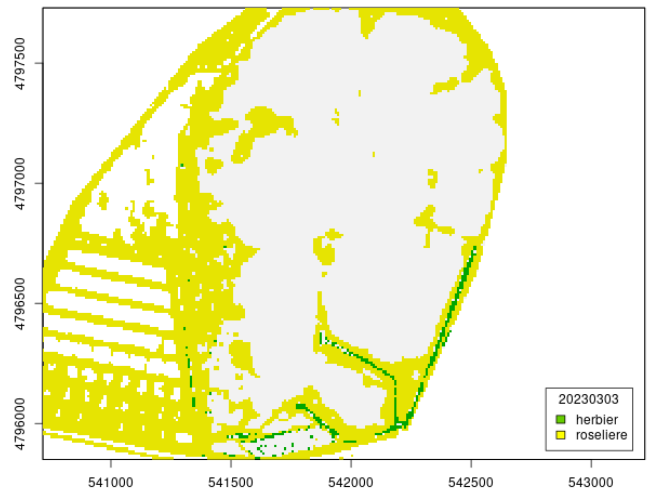

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230127
herbier
roseliere

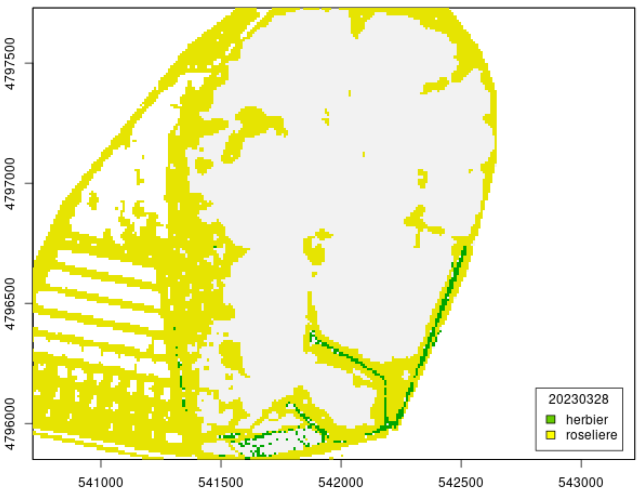

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230201
herbier
roseliere

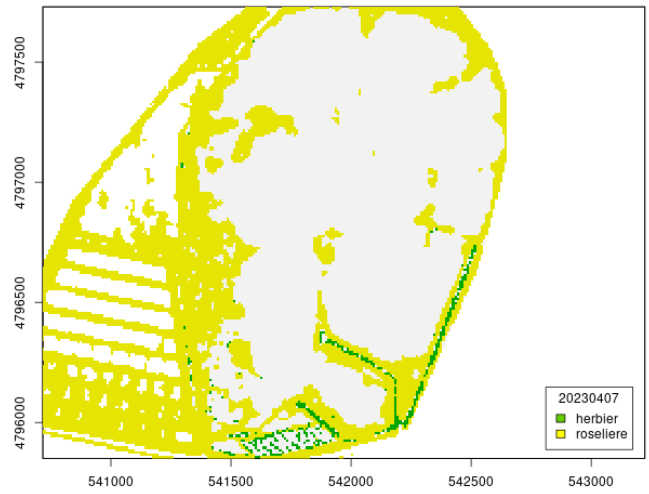

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230206
herbier
roseliere

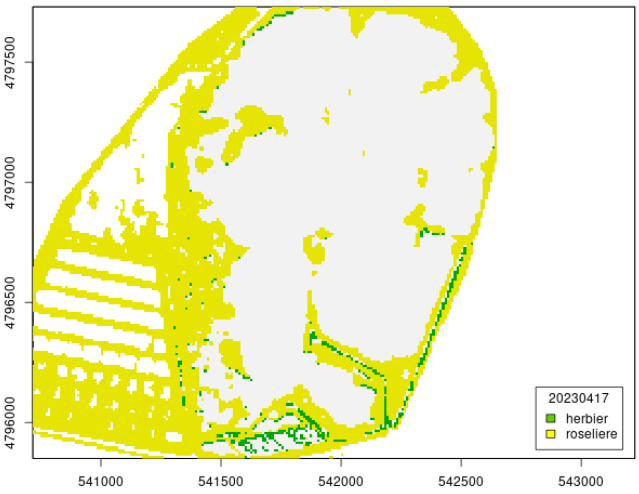

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230211
herbier
roseliere

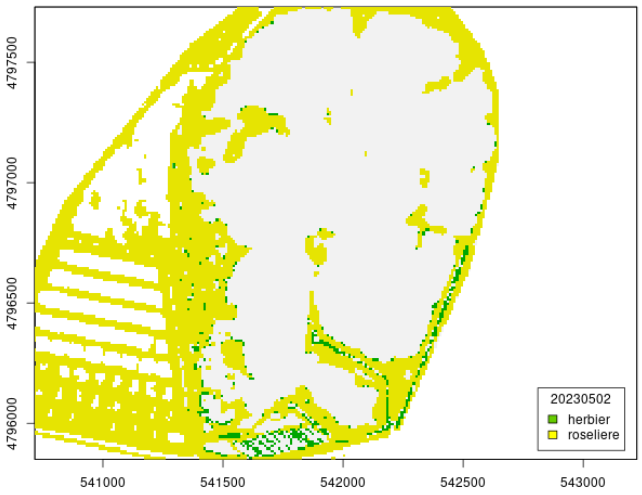

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230226
herbier
roseliere

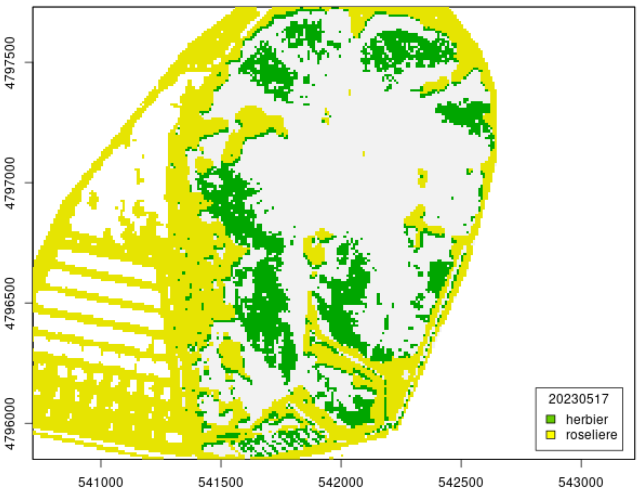

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230303
herbier
roseliere

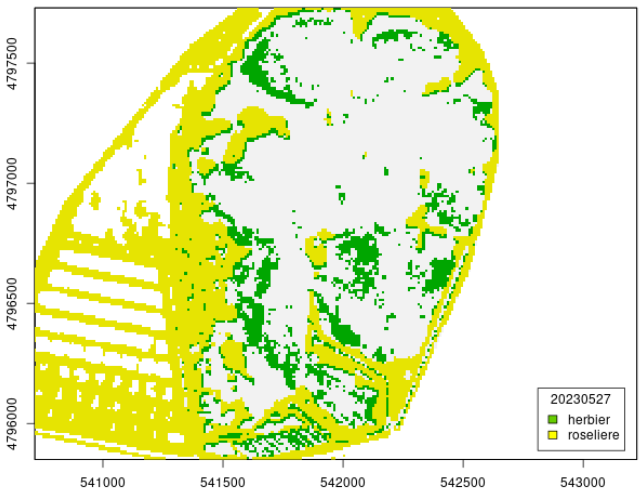

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230328
herbier
roseliere

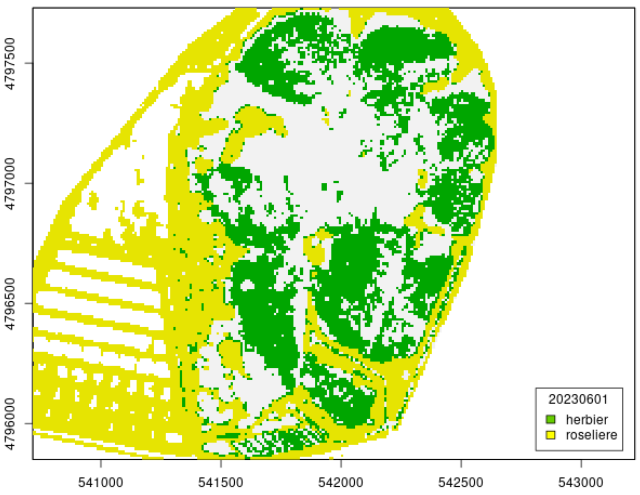

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230407
herbier
roseliere

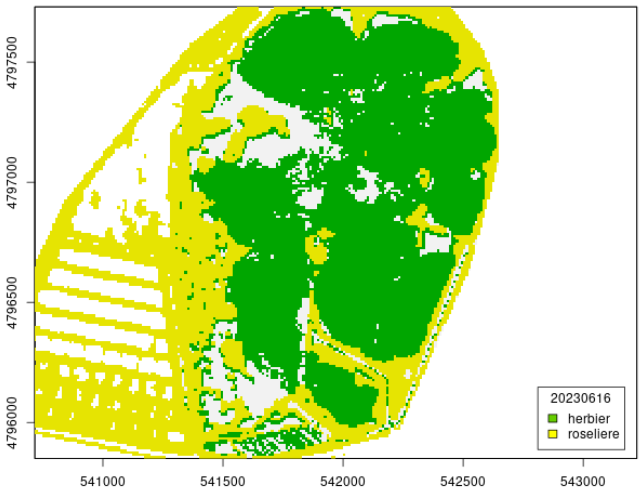

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230417
herbier
roseliere

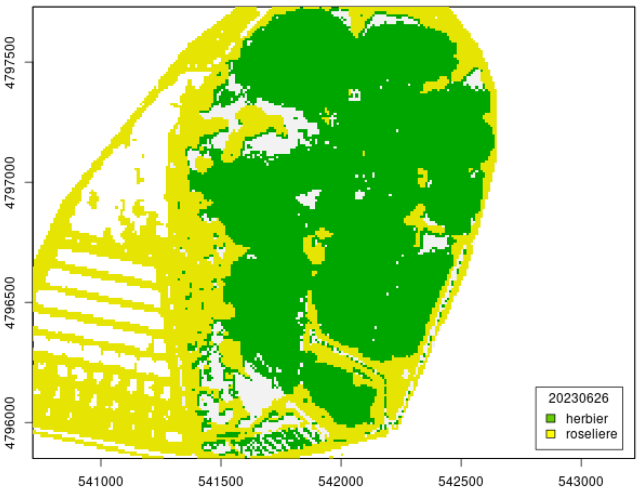

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230502
herbier
roseliere

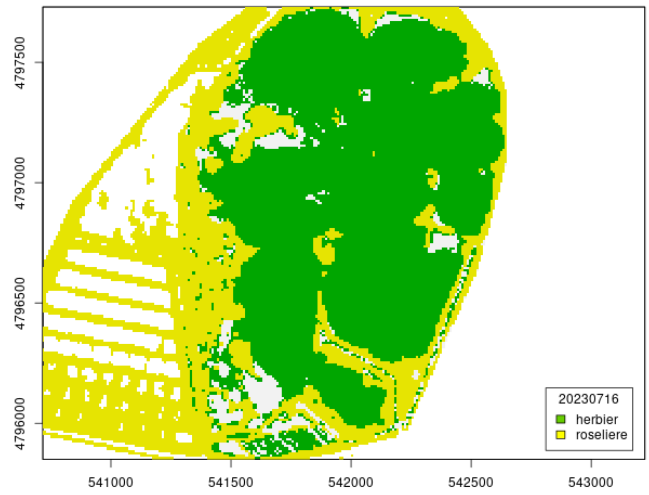

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230517
herbier
roseliere

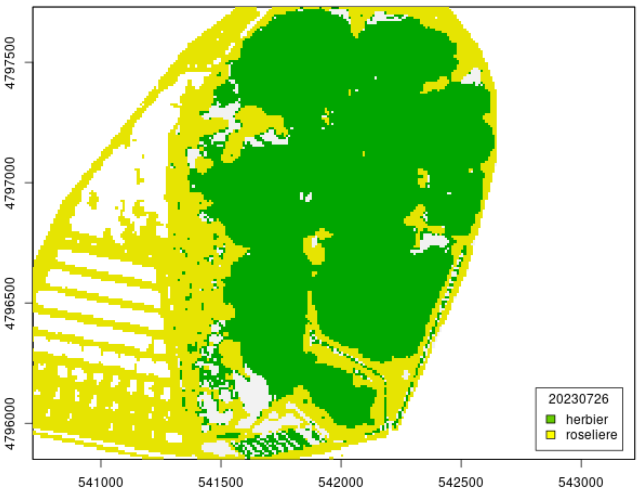

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230527
herbier
roseliere

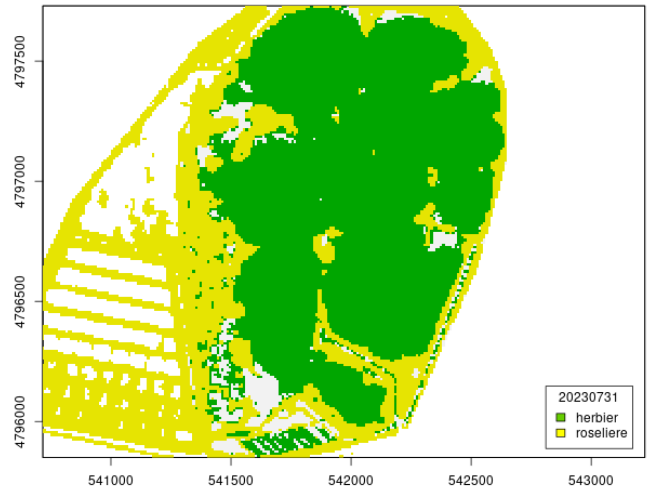

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230601
herbier
roseliere

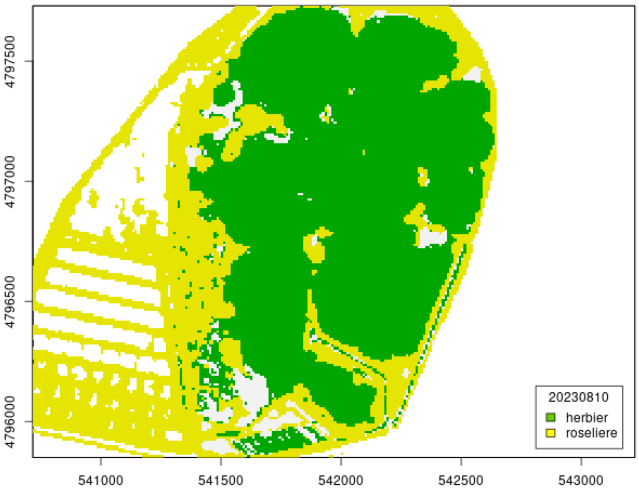

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230616
herbier
roseliere

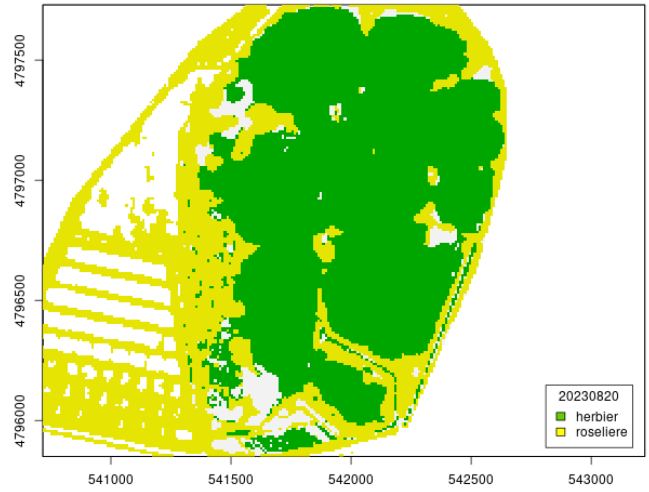

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230626
herbier
roseliere

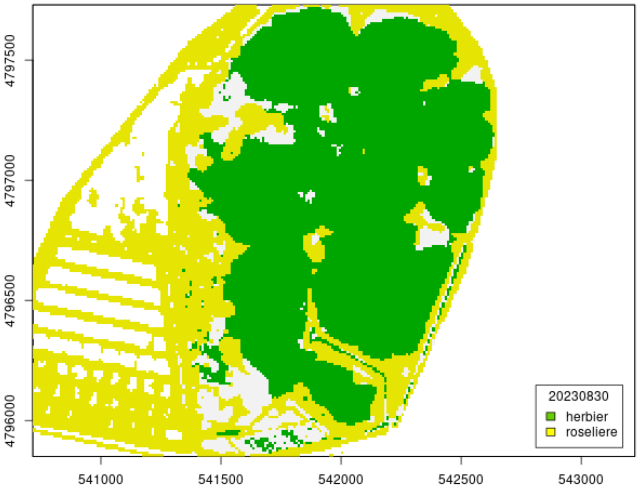

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230716
herbier
roseliere

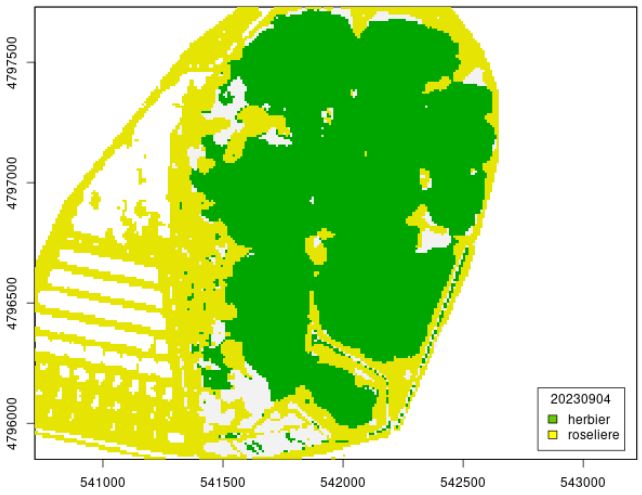

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230726
herbier
roseliere

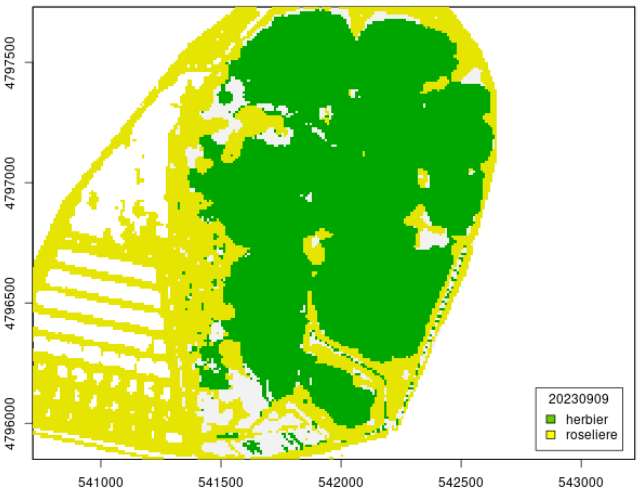

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230731
herbier
roseliere

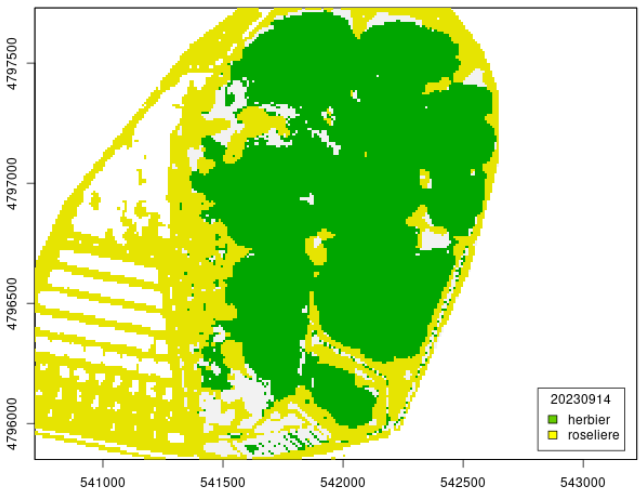

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230810
herbier
roseliere

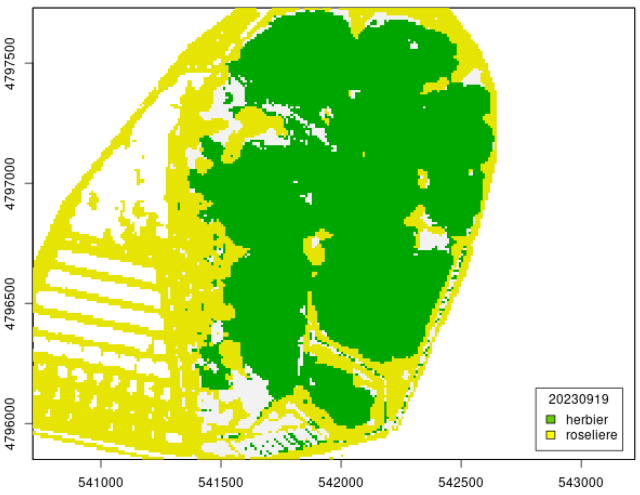

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230820
herbier
roseliere

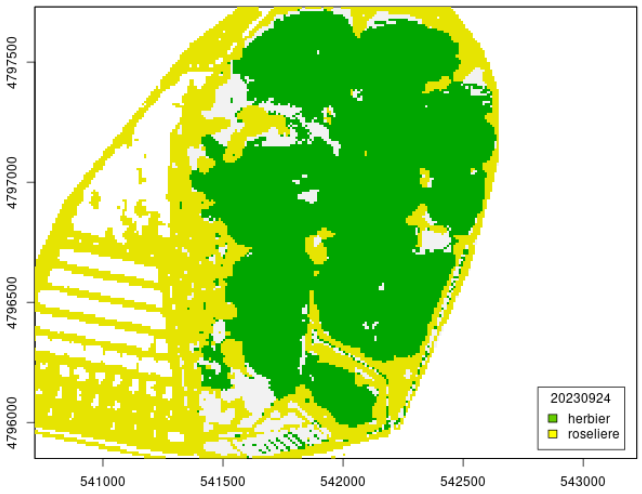

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230830
herbier
roseliere

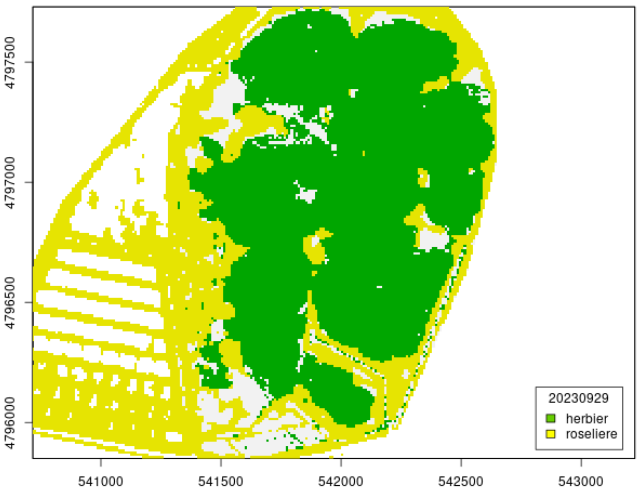

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230904
herbier
roseliere

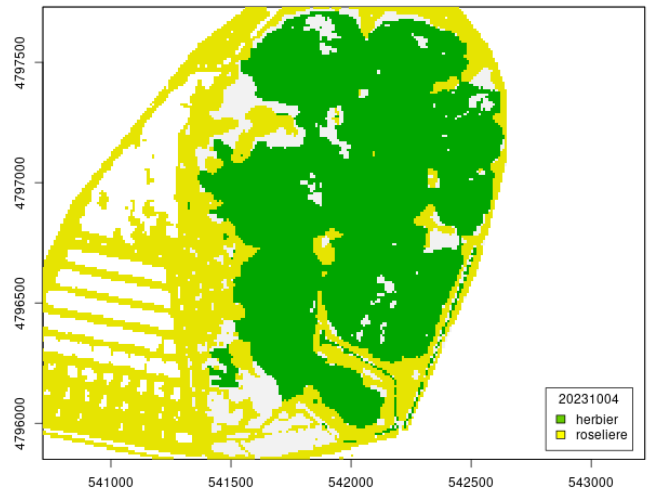

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230909
herbier
roseliere

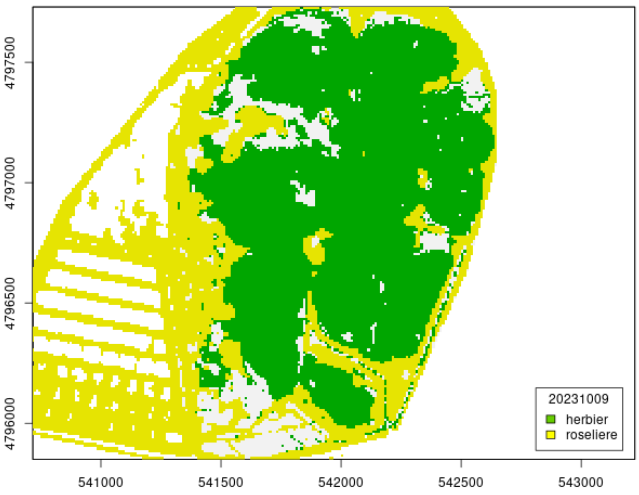

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230914
herbier
roseliere

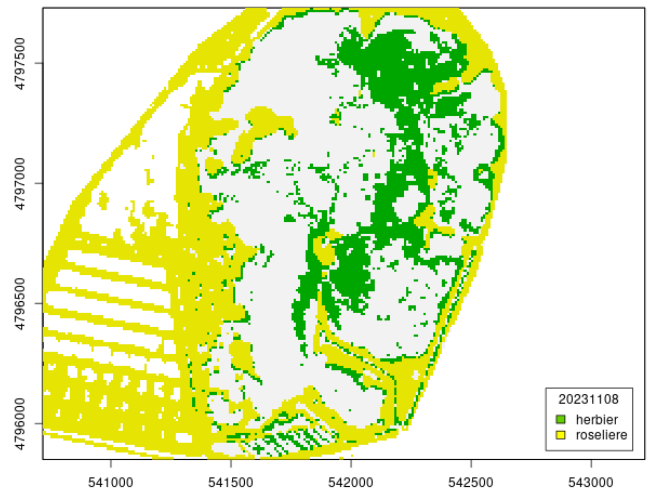

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230919
herbier
roseliere

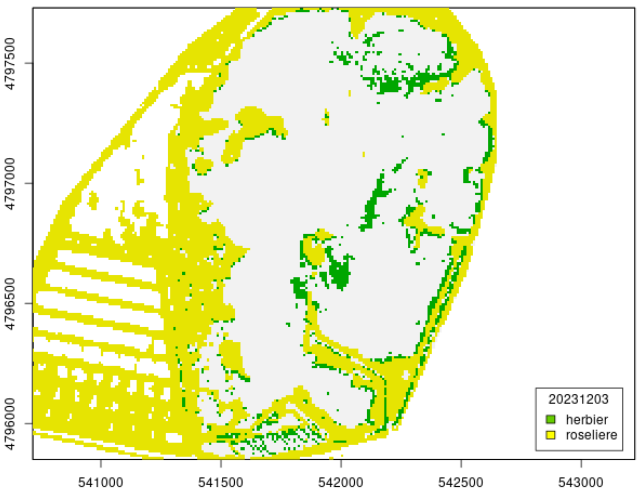

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230924
herbier
roseliere

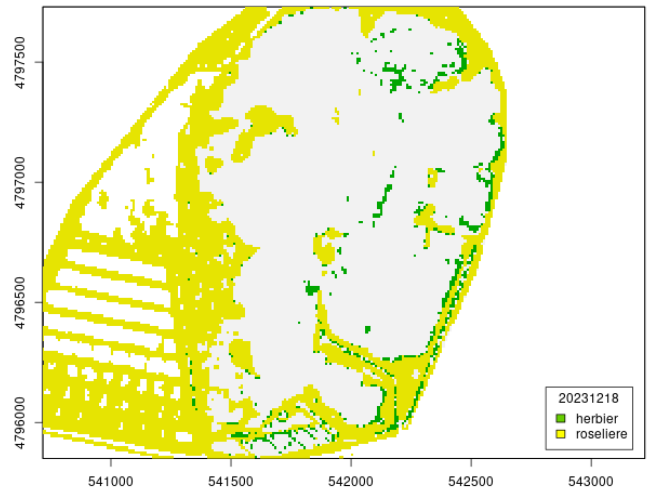

4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000
20230929
herbier
roseliere

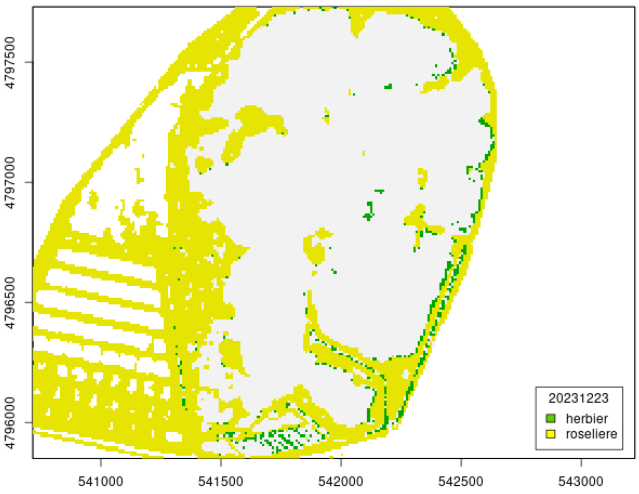

20231004
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000


20231009
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000


20231108
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000


20231203
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000


20231218
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000


20231223
herbier
roseliere
4797500
4797000
4796500
4796000
541000
541500
542000
542500
543000

Annexe B

Application de la classe de présence d'herbier en fonction de la catégorie de polygones

Pour construire les jeux de données d'entraînement utilisés par les algorithmes Random Forest, on délimite des polygones de photo-interprétation (comme expliqué dans le chapitre 2). On extrait les données radiométriques utilisées par les algorithmes Random Forest, et on attribue la classe présence ou absence d'herbier pour chaque pixel extrait.

	Eau	Herbier precoce	Herbier tardif
2017/03/14	0	0	0
2017/04/03	0	0	0
2017/05/23	0	0	0
2017/06/12	0	1	0
2017/07/07	0	1	0
2017/08/06	0	1	1
2017/09/05	0	1	1
2023/02/26	0	0	0
2023/03/28	0	0	0
2023/04/17	0	0	0
2023/05/17	0	1	0
2023/06/01	0	1	0
2023/06/26	0	1	1
2023/07/16	0	1	1

TABLE B.1 – Tableau des images utilisées pour la construction des jeux de données d'entraînement Random Forest, ainsi que des attributions présence-absence d'herbier (1 pour présence, 0 pour absence) en fonction de la catégorie de polygones photo-interprétés.

Annexe C

Corrélations surface d'herbier / Comptages d'oiseaux

Parmi les espèces qui ont des interactions biotiques avec *Stuckenia*, les oiseaux tiennent une place importante (JUPP et SPENCE, 1977, KANTRUD, 1990). Pour le Bagnas, nous disposons de données de comptages d'oiseaux effectués par les gestionnaires. Nous pouvons utiliser ces données pour tenter de comprendre s'il existe un lien entre présence d'oiseaux et surface d'herbier détecté.

Les données de comptages d'oiseaux dans l'étang du Bagnas regroupent un grand nombre d'espèces. Dans cette annexe, on se focalisera sur deux espèces en particulier : les canards colverts, qui semblent avoir un effet direct via leur consommation d'herbier, et les flamants roses qui semblent avoir un effet sur l'herbier par piétinement.

Par manque d'hypothèses plus précises, nous allons corréler les données dans leur ensemble, sans tenter d'observer une relation par zones de l'étang.

Nous avons ainsi construit deux modèles linéaires (un pour chaque espèce d'oiseaux) de la forme : Nombre d'oiseaux $\sim$ Surface d'herbier

Du modèle linéaire résulte une corrélation positive et significative entre herbier et comptages de canards dans l'étang (C.1), le modèle est cependant assez mal ajusté

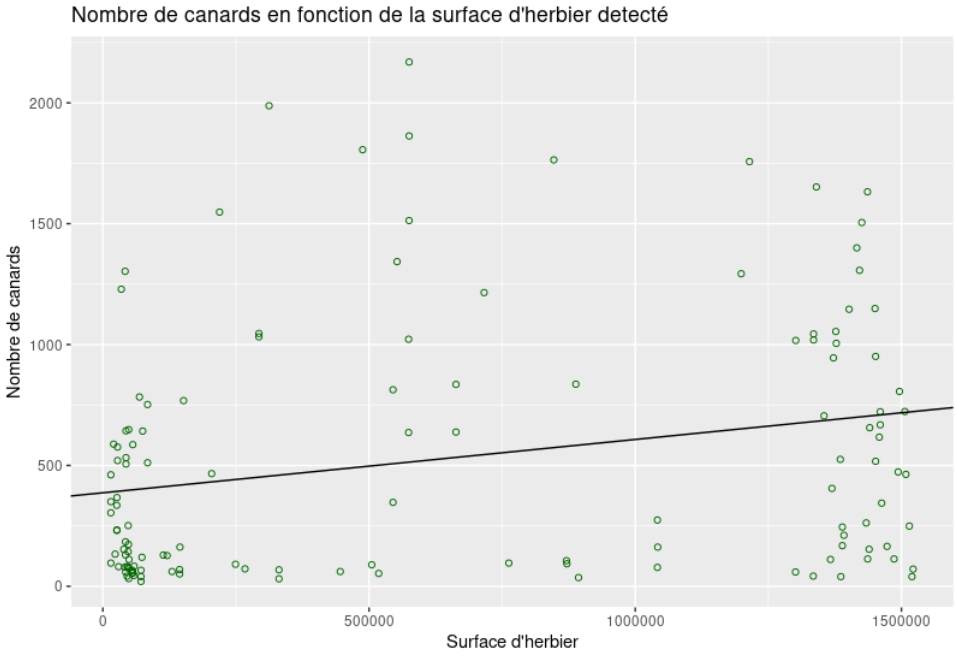


FIGURE C.1 – Graphique du nombre de canards colverts en fonction de la surface d'herbier détecté. La droite noire est la droite de régression du modèle linéaire associé.

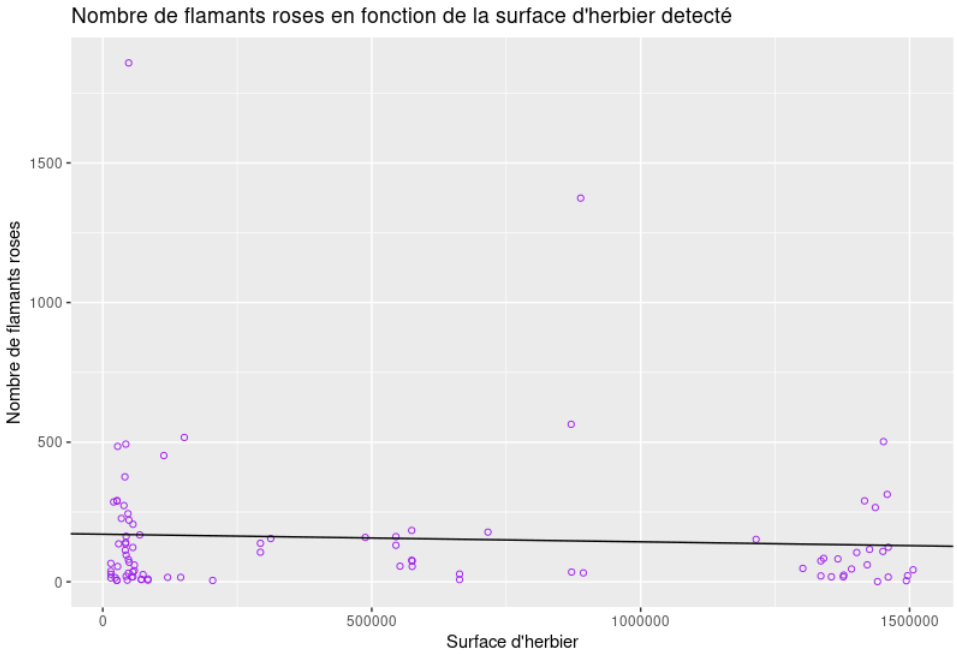


FIGURE C.2 – Graphique du nombre de flamants roses en fonction de la surface d'herbier détecté. La droite noire est la droite de régression du modèle linéaire associé.

	Estimate	Error	P-value
Intercept	3.869e+02	6.543e+01	2.79e-08 ***
Surface_Herbier	2.207e-04	7.467e-05	0.00371 **

TABLE C.1 – Résultats du modèle pour les canards

	Estimate	Error	P-value
Intercept	1.704e+02	3.735e+01	1.63e-05 ***
Surface_Herbier	-2.726e-05	4.782e-05	0.57

TABLE C.2 – Résultats du modèle pour les flamants roses

(rsquared = 0.06). Il est donc assez difficile de faire une conclusion précise.

En revanche pour les flamants roses, aucune relation ne ressort du modèle (C.2). Il ne semble donc pas y avoir de corrélation significative entre surface d'herbier et nombre de flamants roses.

Pour préciser cette courte analyse préliminaire, et comme suggéré dans le chapitre 6, il me semblera nécessaire dans le futur de construire un protocole spécifique à cette étude des interactions biotiques Oiseaux-Herbier avant d'émettre plus de conclusions à ce sujet. Nous pourrons aussi préciser les hypothèses quant à un effet plus local des oiseaux sur l'herbier, près des zones de nidifications par exemple.

Annexe D

Application de la méthode au cas des lacs Vosgiens

D.1 Contexte et Problématique

Pendant la thèse, j'ai eu la chance de pouvoir collaborer avec Thibaut Couturier, ingénieur au CEFE de Montpellier ainsi que Thibault Hingray, chargé de missions scientifiques au Conservatoire d'Espaces Naturels (CEN) de Lorraine.

Ils s'intéressent à la présence des communautés de macrophytes habitant les grands lacs des Vosges, ainsi qu'aux différents facteurs conditionnant leur présence et répartition.

Deux principaux lacs sont concernés : Longemer (0,75 km2, profondeur max de 30m), et Gerardmer (1,16 km2, profondeur max de 35m). Leurs niveau de turbidité sont estimés à 3-4 m avec disque de Secchi. Les lacs gèlent l'hiver, mais de moins en moins fréquemment à cause du réchauffement climatique. Les variations du niveau de l'eau dans l'année peuvent êtres assez fortes, avec un marnage de 5 à 6 m.

Du coté des espèces, on note la présence d'Isoètes lacustris, espèce à enjeu, associée aux milieux froids, qui forme des pelouses entre 2 et 4 m de fond. Les Litorelles y sont aussi présentes entre 1 et 3 m de profondeur. Il est bon de noter que les deux espèces montrent une dynamique assez lente. Sans perturbations notoires, on ne

s'attend pas à des variations intra-annuelles de niche. Il existe toutefois une hypothèse de compétition entre les deux espèces. Certaines renoncules et myriophylles occupent aussi quelquefois la colonne d'eau.

Pour la conservation, on constate une baisse de l'occupation des Isoètes avec le réchauffement climatique. Les Isoète sont également menacées sur les secteurs de baignade dans les lacs, par l'action de piétinement par les baigneurs.

Les objectifs du CEN sont de dresser une cartographie pour (1) identifier les secteurs de présence de ces herbiers et vérifier ensuite la composition en espèces sur le terrain, et (2) comprendre les tendances inter-annuelles si quelques unes sont visibles. Les applications sont fortes en termes de recommandations de gestion/conservation.

D.2 Données de relevés

Une cartographie de ces herbiers à été réalisée en 2017 avec des points aléatoires puis avec une vérification sur le terrain. Cette étude présentait une limite conscernant le trop faible nombre de points pour obtenir une cartographie satisfaisante (D.1). En 2023, un stage pour tester une méthode d'estimation de recouvrement des espèces de macrophytes est appliquée sur quelques secteurs des deux lacs. La méthode consiste en un relevé visuel grâce à l'utilisation d'un radeau et d'un bathyscope (D.2). Les données prennent la forme d'une grille de points d'observation avec recouvrement des espèces estimé.

D'autres données abiotiques sont mobilisables, on dispose de la température via des capteurs sur le lac et des variations de marnage.

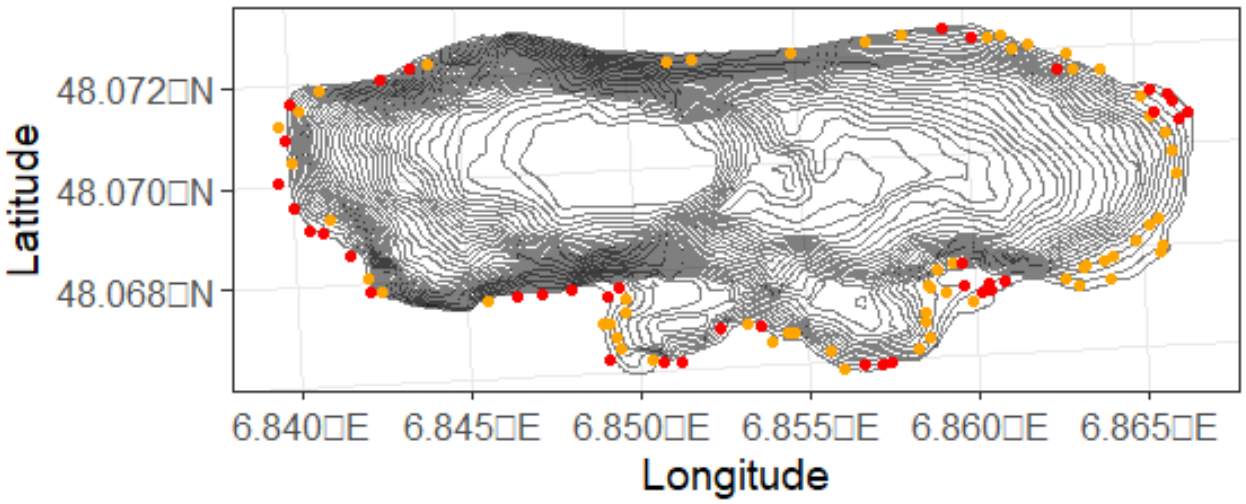


FIGURE D.1 – Relevé des points de présences (orange) et absences (rouge) de macrophytes dans le lac Gerarmer

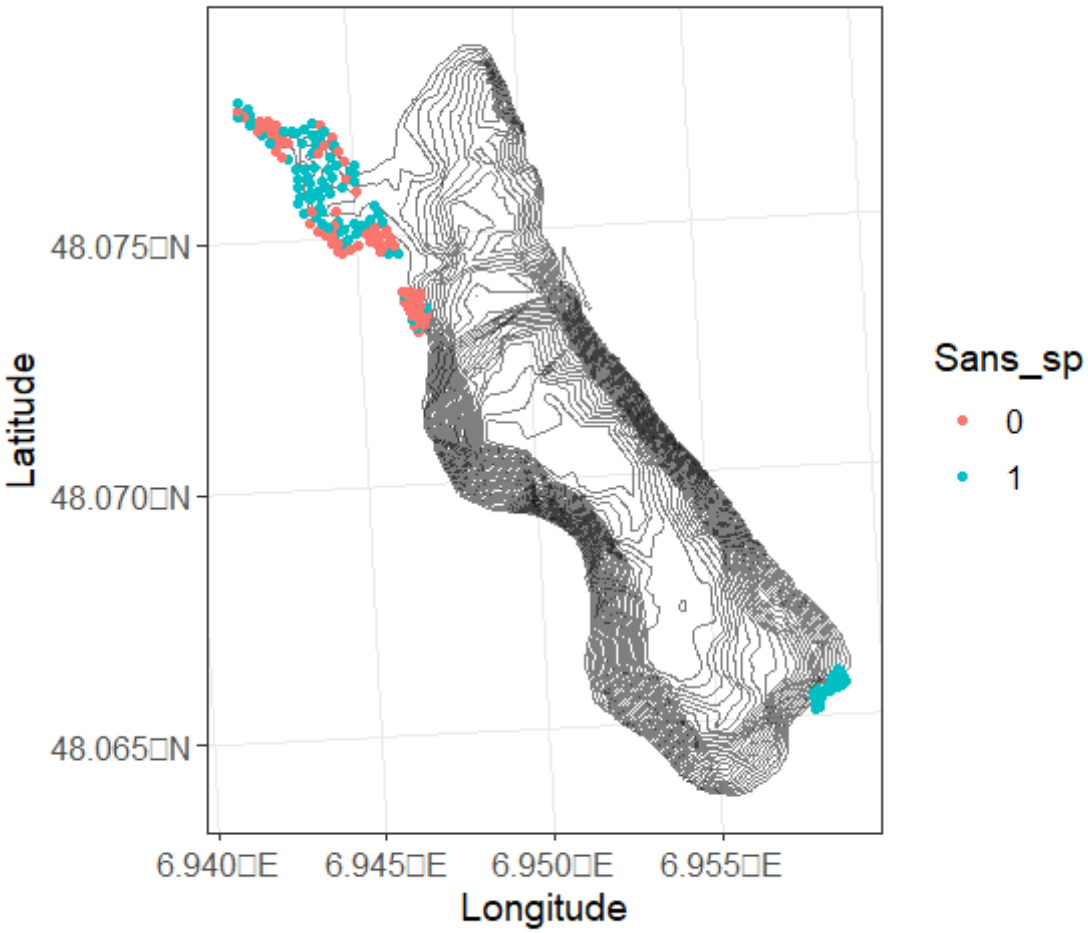


FIGURE D.2 – Relevé des points de présences (orange) et absences (bleu) de macrophytes dans le lac Longemer

D.3 Jeux de données d'entraînement et performances

Dans le cadre de l'application de ma méthode à cette problématique, Thibaut Couturier a téléchargé les tuiles Sentinel-2 correspondantes aux dates des relevés effectuées en 2017 et 2023.

Les jeux de données d'entraînement sont construits grâce à l'extraction des données radiométriques sur les images satellite aux emplacements de relevés terrain. Sans toutefois dessiner de polygones comme dans mon travail. Les données sont donc relativement restreintes en nombre de points.

D'après les gestionnaires, les lacs semblent sont trop différents les uns des autres, en terme de turbidité, de substrat, et de profondeurs. Nous avons donc entraîné un algorithme de détection par lac, mais on se focalisera seulement sur le lac de Gerarmer dans la suite de cet exemple.

Suite à l'entraînement de l'algorithme Random Forest sur le jeu de données pour le lac Gerarmer, on obtient une précision de 74%. Les variables les plus importantes parmis les bandes spectrales de Sentinel-2 semblent êtres le vert et le rouge, suivies du bleu et du proche infra-rouge (D.3). L'ordre d'importance est dont assez diffèrent de ce que j'observe dans mon travail sur l'étang du Bagnas. Ceci est, à mon sens, très probablement du à deux facteurs : le faible nombre de points dans le jeu de données d'entraînement, et les différences de paramètres du milieu entre un étang lagunaire de faible profondeur et les lacs vosgiens de plus grande profondeur.

D.4 Classification

Nous pouvons donc à présent classer n'importe quelle image Sentinel-2 du lac Gerarmer, en voici un exemple en figure D.4.

Pour l'instant, une interprétation précise reste difficile. On notera cependant une répartition majoritaire des points de détection près des berges, ce qui est attendu.

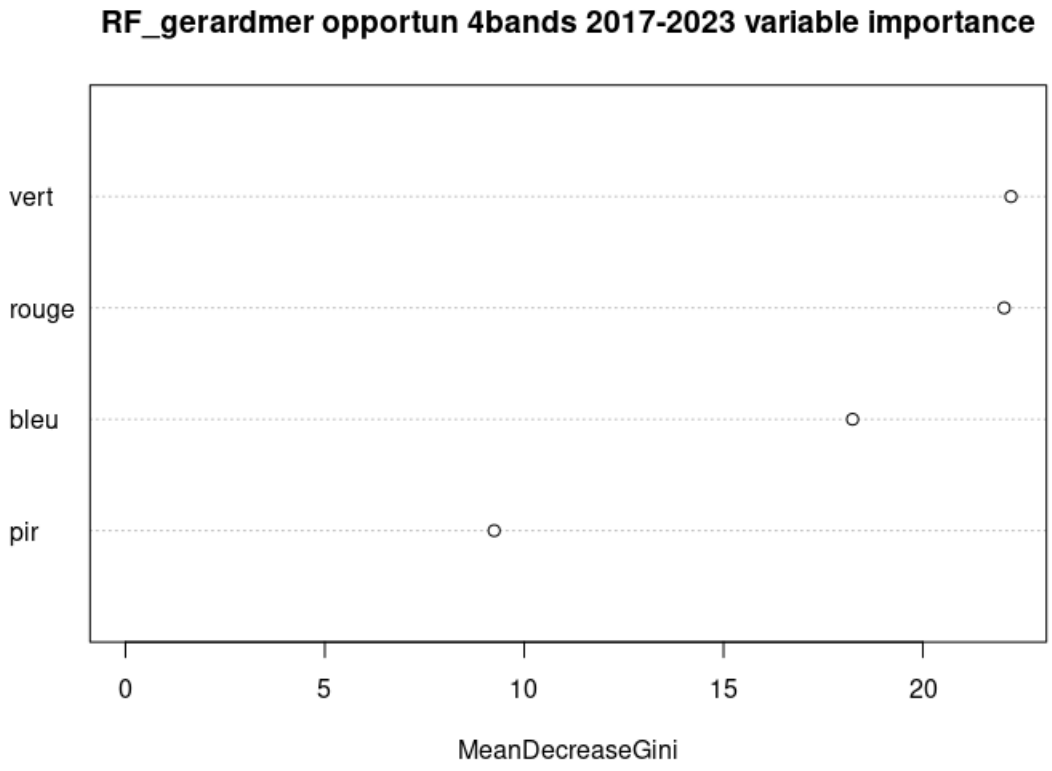


FIGURE D.3 – Représentation de l'importance relative des variables du modèle de détection pour le lac Gerarmer

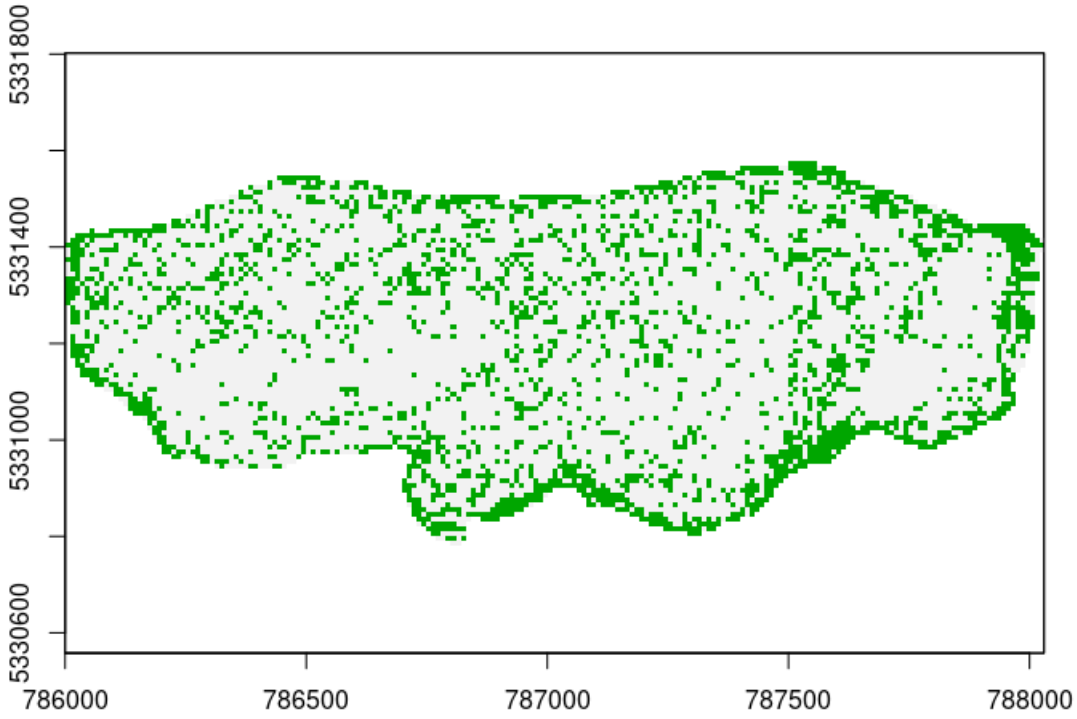


FIGURE D.4 – Image classée du lac Gerarmer

En effet, on s'attend a ce que des pixels de présence ne soient localisés que sur les bords, en raison du gradient bathymétrique très prononcé du lac.

Dans cette image classée, on relèvera que des pixels de présence sont visibles au milieu du lac, où la profondeur est trop importante pour effectuer une détection, c'est donc que le modèle est assez imprécis sur de tels milieux et données pour l'instant.

Une campagne de terrain est actuellement en cours pour d'une part, localiser d'autres points de présences qui permettrons d'enrichir les jeux de données d'entraînements, et d'autre part tenter de quantifier une erreur terrain de l'actuelle classification.

Annexe E

Modèle mécaniste

Pendant son stage au L2C, Abderrahim Ayad, un étudiant en première année du master IDIL "Modeling Biological and Environnemental Systems", a eu l'occasion de développer un modèle non spatialisé pour tenter de reproduire la dynamique temporelle observée de *Stuckenia pectinata* dans l'étang du Bagnas (AYAD, 2024).

Ce modèle prend en compte deux populations couplées. Une population qui représente les parties photosynthétiques des plantes, et présente des dynamiques intrinsèques de naissance et de mort. La deuxième population quant à elle, représente les rhizomes, qui agissent comme un réservoir de nutriments, fournissant un mécanisme de sauvetage après extinction des parties végétatives. Dans la suite de son travail, il y intégrera également la notion de saisonnalité (TAYLOR et al., 2013, WHITE et HASTINGS, 2020, MARREC et BANK, 2023) pour obtenir des dynamiques oscillantes par le biais d'un paramètre "d'affinité" qui représentera les conditions (favorables ou non) du milieu.

Dans ce modèle déterministe, on notera P le nombre de plantes et R le nombre de rhizomes. Ici, par le terme « rhizomes », nous désignons le compartiment de réserves de la plante (et prennent la forme de tubercules) (E.1).

Différents taux affectent ces compartiments P et R (E.2), on nommera :

— b le taux de naissance (une plante donne vie à une autre plante)

— d le taux de mortalité d'une plante (une plante disparaît)

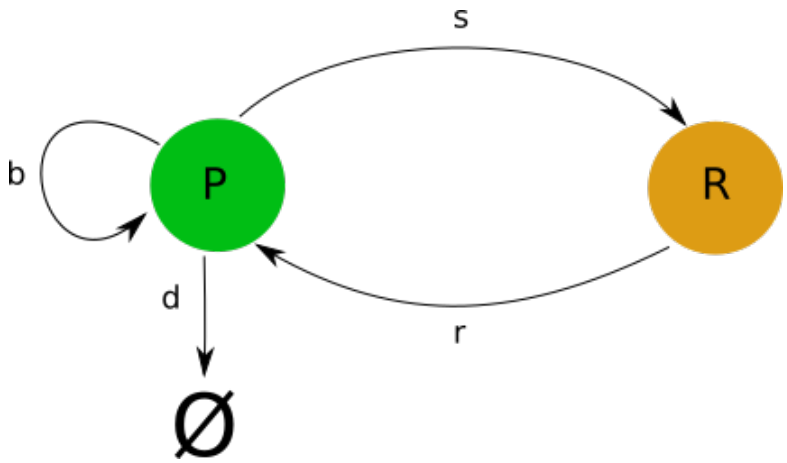


FIGURE E.1 – Schéma du fonctionnement du modèle. Les compartiment P (plantes) et R (rhizomes) sont représentés en vert et orange respectivement. Les différents taux b, d, s et r qui les affectent sont représentés par des flèches.

— r le taux de "régénération" (un rhizome disparaît et donne une plante)

— s le taux de "stockage" (une plante disparaît et donne un rhizome)

Le système est alors décrit par les équations différentielles suivantes :

$$\frac{dP}{dt} = bP - dP - sP + rR \tag{E.1}$$

$$\frac{dR}{dt} = sP - rR \tag{E.2}$$

Pour rendre le modèle stochastique, le système est réécrit sous forme d'équations maîtresses. Sans entrer dans les détails, elles expriment la probabilité d'avoir un couple donné (n,m), n étant le nombre total de plantes, et m le nombre total de rhizomes, à un instant t donné.

Dans le modèle, il n'existe pour l'instant pas de limite en capacité maximale du milieu, souvent nommé "carrying capacity (K), ni de saisonnalité. La dynamique du système est alors assez simple, soit il croit indéfiniment (E.3), soit il décroît indéfiniment (et va à l'extinction), soit il est à l'équilibre.

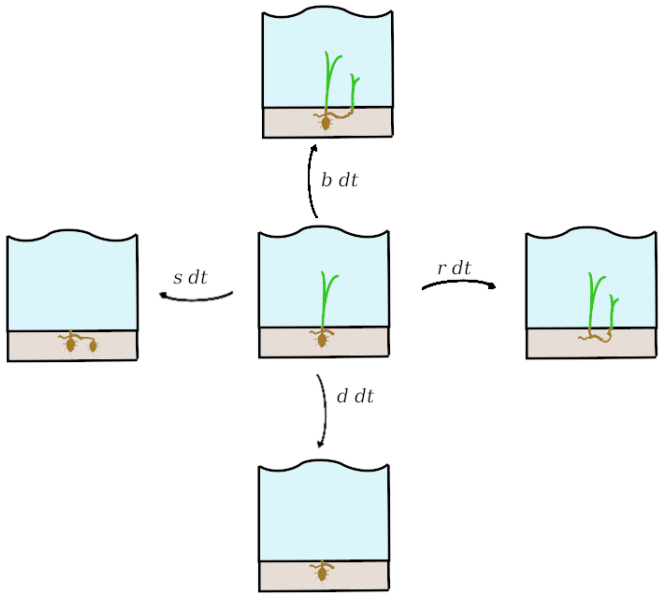


FIGURE E.2 – Illustration des différentes "directions" que peut prendre le modèle dans un état donné (image centrale) à chaque instant t.

Dans un second temps, une limite maximale du nombre de plantes peut alors être incluse, à la valeur de 1000 plantes, c'est la capacité d'accueil maximale du milieu.

Pour constituer une première approche simple de la saisonnalité dans le modèle on peut faire dépendre les paramètres b, d, r et s du temps. Afin de simplifier cette approche, b et r prendront deux valeurs possibles (une pour l'automne et l'hiver, et une autre pour le printemps et l'été), tandis que d et s resteront constants. Ceci se fera par le biais d'une fonction d'affinité qui prendra la valeur 1 pour la moitié de l'année, et 0 pour l'autre moitié :

$$\text{Affinity}(t) = \begin{cases} 1, & \text{si } 0 < t < \frac{\pi}{2} \\ 0, & \text{si } \frac{\pi}{2} < t < \pi \end{cases}$$

Les résultats obtenus correspondent alors mieux aux dynamiques que l'on observe sur les images satellite. Par le moyen de ce modèle, on observe une population de plante qui se développe jusqu'à la capacité maximale d'accueil du milieu, modélisant ainsi la dynamique observée lors des saisons normales sur le site du Bagnas,

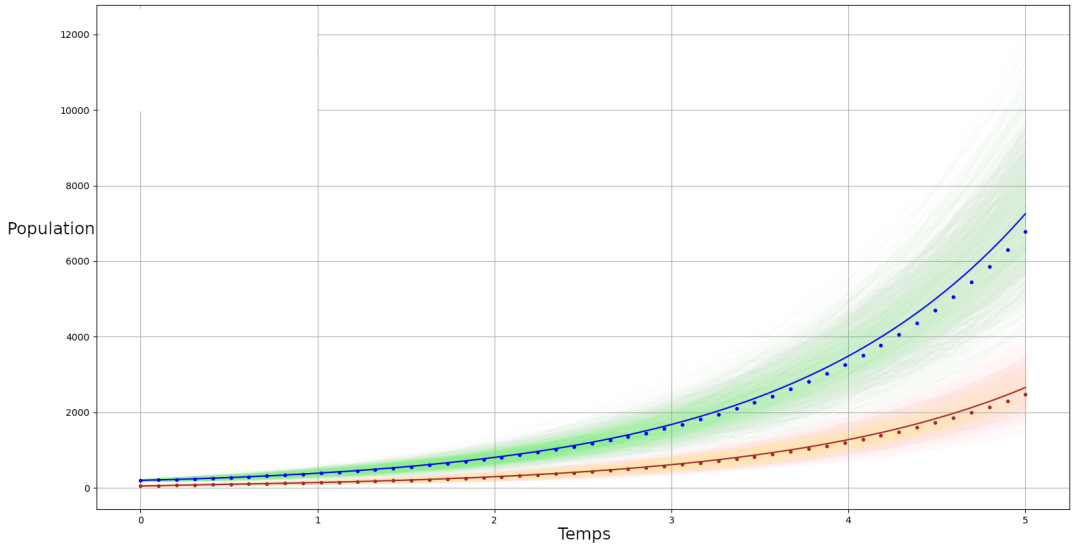


FIGURE E.3 – Évolutions du modèle pour le jeu de paramètres b = 5, d = 4, r = 2 et s = 1. La solution analytique pour le nombre moyen de plantes et de rhizomes sont représentés par les traits continus en bleu et en orange respectivement. Leurs solutions numérique (par simulation) sont représentées par les points. Les différentes trajectoires individuelles (une par simulation) du nombre de plantes sont représentées en vert. Celles du nombre de rhizomes sont en orange.

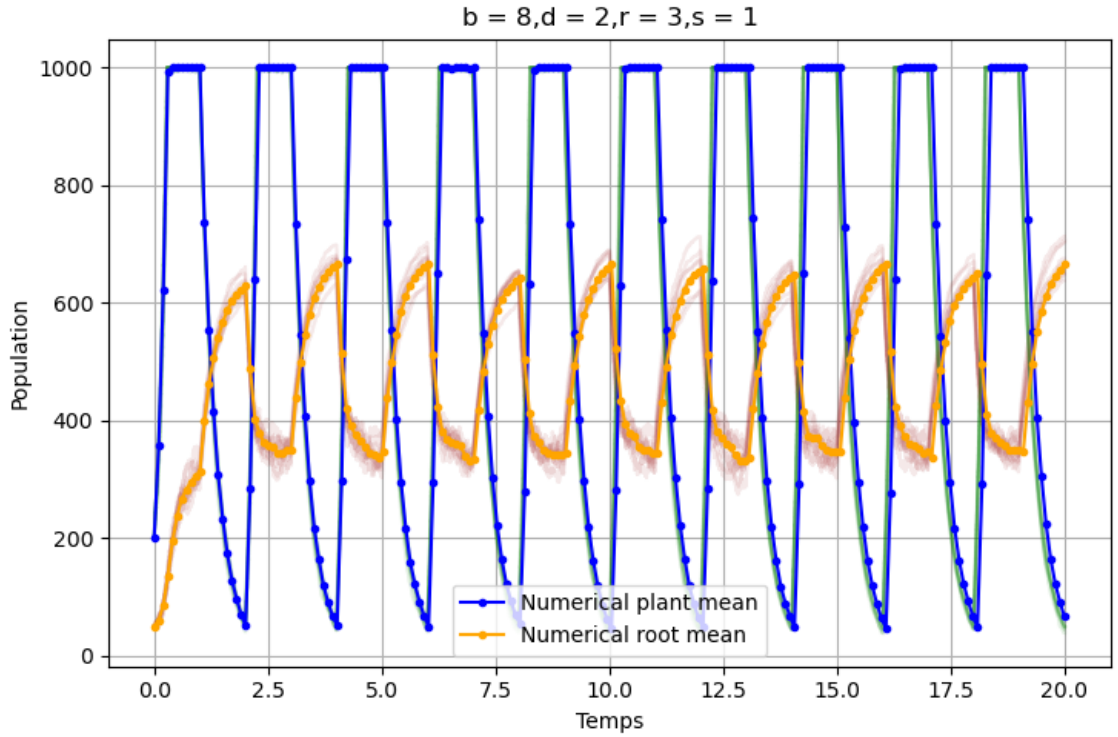


FIGURE E.4 – Évolution du modèle final (avec saisonnalité et limite maximale à 1000 plantes) pour les paramètres b = 8, d = 2, r = 3 et s = 1. Le nombre de plantes moyen est représenté en bleu, le nombre de rhizomes moyen en orange.

lorsque aucun assec n'a lieu (E.4). On notera aussi que dans les simulations, le compartiment de réserves arrive dans une phase de croissance lors du début de la décroissance des plantes. C'est assez réaliste, sachant que *Stuckenia* forme généralement ses tubercules après la floraison, soit après la phase de développement maximale (VAN WIJK, 1988).

Dans le futur, d'autres modèles mécanistes pourraient introduire l'aspect spatial, en s'inspirant par exemple du modèle de Ruiz-Reynes (RUIZ-REYNÉS et al., 2017) qui permet, par la modulation de ses paramètres, d'obtenir différentes structures spatiales de végétation.

Bibliographie

ADDICOTT, J. F. et al. (1987). « Ecological Neighborhoods : Scaling Environmental Patterns ». en. In : *Oikos* 49.3, p. 340. DOI : 10.2307/3565770.

ARCHAMBEAU, R. (2015). *Développement d'une méthodologie de suivi par télédétection des herbiers de zostères sur l'hydrosystème Vaccarès.* fr. Rapp. tech.

AYAD, A. (2024). *Population Dynamics with Birth/Death Processes and Recovery from Extinction*. Rapp. tech.

BAKKER, E. S. et al. (2016). « Herbivory on freshwater and marine macrophytes : A review and perspective ». en. In : *Aquatic Botany* 135, p. 18-36. DOI : 10.1016/j.aquabot.2016.04.008.

BARILLÉ, L. et al. (2010). « Increase in seagrass distribution at Bourgneuf Bay (France) detected by spatial remote sensing ». en. In : *Aquatic Botany* 92.3, p. 185-194. DOI : 10.1016/j.aquabot.2009.11.006.

BARKO, J. W. et W. F. JAMES (1998). « Effects of Submerged Aquatic Macrophytes on Nutrient Dynamics, Sedimentation, and Resuspension ». In : *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Sous la dir. d'E. JEPPESEN et al. New York, NY : Springer New York, p. 197-214. DOI : 10.1007/978-1-4612-0695-8_10.

BENSETTITI F. Bioret F., R. J. L. J.-P. (2004). *Cahiers d'habitats : Habitats côtiers*. fr. tome 2. Paris : Documentation française.

BENTON, T. G., J. A. VICKERY et J. D. WILSON (2003). « Farmland biodiversity : is habitat heterogeneity the key ? » en. In : *Trends in Ecology & Evolution* 18.4, p. 182-188. DOI : 10.1016/S0169-5347(03)00011-9.

BERNARD, A. et al. (2025). « Environmental factors governing spatio-temporal series of aquatic vegetation in the Bagnas lagoon ». en. In : *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 319.109261, p. 109261.

BEWLEY, J. D. (1997). « Seed Germination and Dormancy. » en. In : *The Plant Cell*, p. 1055-1066. DOI : 10.1105/tpc.9.7.1055.

BIVAND, R. et al. (2017). « Package 'rgeos' ». In : *The comprehensive R archive network (CRAN)*.

BLAIR, R. B. (1996). « Land use and avian species diversity along an urban gradient ». In : *Ecological applications* 6.2, p. 506-519.

BORG, J. A., M. A. MICALLEF et P. J. SCHEMBRI (2006). « Spatio-temporal variation in the structure of a deep water *Posidonia oceanica* meadow assessed using non-destructive techniques ». en. In : *Marine Ecology* 27.4, p. 320-327. DOI : 10.1111/j.1439-0485.2006.00085.x.

BORNETTE, G. et S. PUIJALON (2011). « Response of aquatic plants to abiotic factors : a review ». en. In : *Aquatic Sciences* 73.1, p. 1-14. DOI : 10.1007/s00027-010-0162-7.

BRANDO, V. E. et al. (2009). « A physics based retrieval and quality assessment of bathymetry from suboptimal hyperspectral data ». en. In : *Remote Sens. Environ.* 113.4, p. 755-770.

BREIMAN (2001). « Random Forests ». In : *Machine Learning*.

BROCK, M. A. et al. (2003). « Drought and aquatic community resilience : the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands ». en. In : *Freshwater Biology* 48.7, p. 1207-1218. DOI : 10.1046/j.1365-2427.2003.01083.x.

BROCKERHOFF, E. G. et al. (2008). « Plantation forests and biodiversity : oxymoron or opportunity ? » en. In : *Biodiversity and Conservation* 17.5, p. 925-951. DOI : 10.1007/s10531-008-9380-x.

CASE, M. L. et J. D. MADSEN (2004). « Factors Limiting the Growth of *Stuckenia pectinata* (Sago Pondweed) in Heron Lake, Minnesota ». en. In : *Journal of Freshwater Ecology* 19.1, p. 17-23. DOI : 10.1080/02705060.2004.9664507.

CAVANAUGH, K. et al. (2010). « Scaling giant kelp field measurements to regional scales using satellite observations ». en. In : *Marine Ecology Progress Series* 403, p. 13-27. DOI : 10.3354/meps08467.

CHAMBERS, J. C. et J. A. MACMAHON (1994). « A DAY IN THE LIFE OF A SEED : Movements and Fates of Seeds and Their Implications for Natural and Managed Systems ». en. In : *Annual Review of Ecology and Systematics* 25.1, p. 263-292. DOI : 10.1146/annurev.es.25.110194.001403.

CHAMBERS, P. A. et al. (2008). « Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater ». en. In : *Hydrobiologia* 595.1, p. 9-26. DOI : 10.1007/s10750-007-9154-6.

COLLINGS, S., N. A. CAMPBELL et J. K. KEESING (2019). « Quantifying the discriminatory power of remote sensing technologies for benthic habitat mapping ». en. In : *International Journal of Remote Sensing* 40.7, p. 2717-2738. DOI : 10.1080/01431161.2018.1531316.

CONWAY, J. et al. (1970). « The game of life ». In : *Scientific American* 223.4, p. 4.

COOK, C. D. (1999). « The number and kinds of embryo-bearing plants which have become aquatic : a survey ». In : *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2.1, p. 79-102.

CORNACCHIA, L. et al. (2018). « Landscapes of facilitation : how self-organized patchiness of aquatic macrophytes promotes diversity in streams ». en. In : *Ecology* 99.4, p. 832-847. DOI : 10.1002/ecy.2177.

CRONQUIST, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. en. New York, NY : Columbia University Press.

CUSHMAN, S. A., K. GUTZWEILER et al. (2010). « The Gradient Paradigm : A Conceptual and Analytical Framework for Landscape Ecology ». In : *Spatial Complexity, Informatics, and Wildlife Conservation*. Sous la dir. de S. A. CUSHMAN et F. HUETTMANN. Tokyo : Springer Japan, p. 83-108. DOI : 10.1007/978-4-431-87771-4_5.

CUSHMAN, S. A., K. MCGARIGAL et M. C. NEEL (2008). « Parsimony in landscape metrics : Strength, universality, and consistency ». en. In : *Ecological Indicators* 8.5, p. 691-703. DOI : 10.1016/j.ecolind.2007.12.002.

DE VLAMING, V. et V. W. PROCTOR (1968). « DISPERSAL OF AQUATIC ORGANISMS : VIABILITY OF SEEDS RECOVERED FROM THE DROPPINGS OF CAPTIVE KILLDEER AND MALLARD DUCKS ». en. In : *American Journal of Botany* 55.1, p. 20-26. DOI : 10.1002/j.1537-2197.1968.tb06939.x.

DEKKER, BRANDO et ANSTEE (2006). « Remote Sensing of Seagrass Ecosystems : Use of Spaceborne and Airborne Sensors ». en. In : *Seagrasses : Biology, Ecology and Conservation*. T. 7.

DEVILLERS, B. et al. (2019). « Holocene coastal environmental changes and human occupation of the lower Hérault River, southern France ». en. In : *Quaternary Science Reviews* 222, p. 105912. DOI : 10.1016/j.quascirev.2019.105912.

DHOTE, S. et S. DIXIT (2009). « Water quality improvement through macrophytes—a review ». en. In : *Environmental Monitoring and Assessment* 152.1-4, p. 149-153. DOI : 10.1007/s10661-008-0303-9.

DOYLE, R. D. (2001). « Effects of waves on the early growth of *Vallisneria americana* ». en. In : *Freshwater Biology* 46.3, p. 389-397. DOI : 10.1046/j.1365-2427.2001.00668.x.

DOYLE, R. D. et R. M. SMART (2001). « Effects of drawdowns and dessication on tubers of hydrilla, an exotic aquatic weed ». en. In : *Weed Science* 49.1, p. 135-140. DOI : 10.1614/0043-1745(2001)049[0135:EODADO]2.0.CO;2.

DUFFY, J. P. et al. (2018). « Spatial assessment of intertidal seagrass meadows using optical imaging systems and a lightweight drone ». en. In : *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 200, p. 169-180. DOI : 10.1016/j.ecss.2017.11.001.

ESPEL, D. et al. (2020). « Submerged macrophyte assessment in rivers : An automatic mapping method using Pléiades imagery ». en. In : *Water Research* 186, p. 116353. DOI : 10.1016/j.watres.2020.116353.

ETTEMA, C. (2002). « Spatial soil ecology ». en. In : *Trends in Ecology & Evolution* 17.4, p. 177-183. DOI : 10.1016/S0169-5347(02)02496-5.

EWERS, R. M. et R. K. DIDHAM (2007). « The Effect of Fragment Shape and Species' Sensitivity to Habitat Edges on Animal Population Size ». en. In : *Conservation Biology* 21.4, p. 926-936. DOI : 10.1111/j.1523-1739.2007.00720.x.

EWERS, R. M., J. P. W. SCHARLEMANN et al. (2009). « Do increases in agricultural yield spare land for nature ? » en. In : *Global Change Biology* 15.7, p. 1716-1726. DOI : 10.1111/j.1365-2486.2009.01849.x.

FAHRIG, L. (2001). « How much habitat is enough ? » en. In : *Biological Conservation* 100.1, p. 65-74. DOI : 10.1016/S0006-3207(00)00208-1.

FAHRIG, L. (2003). « Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity ». en. In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34.1, p. 487-515. DOI : 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419.

FAHRIG, L. (2013). « Rethinking patch size and isolation effects : the habitat amount hypothesis ». en. In : *Journal of Biogeography* 40.9. Sous la dir. de K. TRIANTIS, p. 1649-1663. DOI : 10.1111/jbi.12130.

FAHRIG, L. et al. (2011). « Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes ». en. In : *Ecology Letters* 14.2, p. 101-112. DOI : 10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x.

FERWERDA, J. G. et al. (2007). « Satellite-based monitoring of tropical seagrass vegetation : current techniques and future developments ». en. In : *Hydrobiologia* 591.1, p. 59-71. DOI : 10.1007/s10750-007-0784-5.

FISCHER, J. et D. B. LINDENMAYER (2006). « Beyond fragmentation : the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes ». en. In : *Oikos* 112.2, p. 473-480. DOI : 10.1111/j.0030-1299.2006.14148.x.

FISCHER, J. et D. B. LINDENMAYER (2007). « Landscape modification and habitat fragmentation : a synthesis ». en. In : *Global Ecology and Biogeography* 16.3, p. 265-280. DOI : 10.1111/j.1466-8238.2007.00287.x.

FLETCHER, R. et M.-J. FORTIN (2019). *Spatial ecology and conservation modeling*. en. 1re éd. Cham, Switzerland : Springer Nature.

GADE, M., W. WANG et L. KEMME (2018). « On the imaging of exposed intertidal flats by single- and dual-co-polarization Synthetic Aperture Radar ». en. In : *Remote Sensing of Environment* 205, p. 315-328. DOI : 10.1016/j.rse.2017.12.004.

GANIE, A. H., Z. A. RESHI et B. A. WAFAI (2016). « Reproductive ecology of Potamogeton pectinatus L. (= Stuckenia pectinata (L.) Börner) in relation to its spread and abundance in freshwater ecosystems of the Kashmir Valley, India ». en. In : *Tropical Ecology*, p. 17.

GANIE, A. H., Z. A. RESHI, B. WAFAI et al. (2014). « Phenotypic plasticity : Cause of the successful spread of the genus Potamogeton in the Kashmir Himalaya ». en. In : *Aquatic Botany* 120, p. 283-289. DOI : 10.1016/j.aquabot.2014.09.007.

GARRABOU, J., J. RIERA et M. ZABALA (1998). « Landscape pattern indices applied to Mediterranean subtidal rocky benthic communities ». en. In : *Landscape Ecology* 13, p. 225-247.

GERNEZ, P., V. LAFON et al. (2015). « Toward Sentinel-2 High Resolution Remote Sensing of Suspended Particulate Matter in Very Turbid Waters : SPOT4 (Take5) Experiment in the Loire and Gironde Estuaries ». en. In : *Remote Sensing* 7.8, p. 9507-9528. DOI : 10.3390/rs70809507.

GERNEZ, P., S. C. J. PALMER et al. (2021). « Editorial : Remote Sensing for Aquaculture ». en. In : *Frontiers in Marine Science* 7, p. 638156. DOI : 10.3389/fmars.2020.638156.

GERNEZ, P., M. L. ZOFFOLI et al. (2023). « The many shades of red tides : Sentinel-2 optical types of highly-concentrated harmful algal blooms ». en. In : *Remote Sensing of Environment* 287, p. 113486. DOI : 10.1016/j.rse.2023.113486.

GIBBINS, C., D. VERICAT et R. J. BATALLA (2007). « When is stream invertebrate drift catastrophic ? The role of hydraulics and sediment transport in initiating drift during flood events ». en. In : *Freshwater Biology* 52.12, p. 2369-2384. DOI : 10.1111/j.1365-2427.2007.01858.x.

GRILLAS, P. et T. DAVID (2010). *Etude pilote pour une évaluation de l'état des macrophytes des lagunes méditerranéennes oligo et méso-halines*. Rapp. tech.

GRILLAS, P. et V. DEROLEZ (2016). *Adaptation des grilles DCE de qualité nutriments et phytoplancton (abondance et biomasse) pour les lagunes oligo et mésohalines*. fr. Rapp. tech.

GRIMM, N. B. et al. (2008). « Global Change and the Ecology of Cities ». en. In : *Science* 319.5864, p. 756-760. DOI : 10.1126/science.1150195.

GROSS, E. M., R. L. JOHNSON et N. G. HAIRSTON JR (2001). « Experimental evidence for changes in submersed macrophyte species composition caused by the herbivore Acentria ephemerella (Lepidoptera) ». en. In : *Oecologia* 127.1, p. 105-114. DOI : 10.1007/s004420000568.

GULLSTRÖM, M. et al. (2006). « Assessment of changes in the seagrass-dominated submerged vegetation of tropical Chwaka Bay (Zanzibar) using satellite remote sensing ». en. In : *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67.3, p. 399-408. DOI : 10.1016/j.ecss.2005.11.020.

HAMMOND, T. O. et D. L. VERBYLA (1996). « Optimistic bias in classification accuracy assessment ». en. In : *International Journal of Remote Sensing* 17.6, p. 1261-1266. DOI : 10.1080/01431169608949085.

HANSEN, J.-P. et I. R. MCDONALD (2013). « Statistical Mechanics ». en. In : *Theory of Simple Liquids*. Elsevier, p. 13-59. DOI : 10.1016/B978-0-12-387032-2.00002-7.

HANSKI, I. (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford University Press.

HESSELBARTH, M. H. K. et al. (2019). « *landscapemetrics* : an open-source *R* tool to calculate landscape metrics ». en. In : *Ecography* 42.10, p. 1648-1657. DOI : 10.1111/ecog.04617.

HIJMANS, R. J. et al. (2015). « Package 'raster' ». In : *R package* 734, p. 473.

HODGE, A. (2004). « The plastic plant : root responses to heterogeneous supplies of nutrients ». en. In : *New Phytologist* 162.1, p. 9-24. DOI : 10.1111/j.1469-8137.2004.01015.x.

HODGSON, R. H. (1966). « Growth and Carbohydrate Status of Sago Pondweed ». en. In : *Weeds* 14.3, p. 263. DOI : 10.2307/4040928.

HOECHSTETTER, S., U. WALZ et N. X. THINH (2011). « Adapting lacunarity techniques for gradient-based analyses of landscape surfaces ». en. In : *Ecological Complexity* 8.3, p. 229-238. DOI : 10.1016/j.ecocom.2011.01.001.

HOLUB, J. (1997). « Stuckenia Börner 1912 - the correct name for Coleogeton (Potamogetonaceae) ». en. In.

HOSSAIN, M. et al. (2015). « Application of Landsat images to seagrass areal cover change analysis for Lawas, Terengganu and Kelantan of Malaysia ». en. In : *Continental Shelf Research* 110, p. 124-148. DOI : 10.1016/j.csr.2015.10.009.

HOUNGNANDAN, F., S. KÉFI et J. DETER (2020). « Identifying key-conservation areas for Posidonia oceanica seagrass beds ». en. In : *Biological Conservation* 247, p. 108546. DOI : 10.1016/j.biocon.2020.108546.

HOVEL, K. A. et R. N. LIPCIUS (2001). « Habitat fragmentation in a seagrass landscape : Patch size and complexity control blue crab survivalcomplexity control blue crab survival ». en. In : *Ecology* 82.7, p. 1814-1829. DOI : 10.1890/0012-9658(2001)082[1814:HFIASL]2.0.CO;2.

HUMAN, L. R. et al. (2015). « The role of submerged macrophytes and macroalgae in nutrient cycling : A budget approach ». en. In : *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 154, p. 169-178. DOI : 10.1016/j.ecss.2015.01.001.

HUTCHINGS, M. J. et D. K. WIJESINGHE (2008). « Performance of a clonal species in patchy environments : effects of environmental context on yield at local and whole-plant scales ». en. In : *Evolutionary Ecology* 22.3, p. 313-324. DOI : 10.1007/s10682-007-9178-4.

HUTH, G. et al. (2014). « Correlated percolation models of structured habitat in ecology ». In : *Physica A : Statistical Mechanics and its Applications* 416, p. 290-308. DOI : https://doi.org/10.1016/j.physa.2014.08.006.

IRLANDI, E. A., W. G. AMBROSE et B. A. ORLANDO (1995). « Landscape Ecology and the Marine Environment : How Spatial Configuration of Seagrass Habitat Influences Growth and Survival of the Bay Scallop ». en. In : *Oikos* 72.3, p. 307. DOI : 10.2307/3546115.

IRLANDI, E. A. (1997). « Seagrass Patch Size and Survivorship of an Infaunal Bivalve ». en. In : *Oikos* 78.3, p. 511. DOI : 10.2307/3545612.

JACOBSEN, D. et K. SAND-JENSEN (1992). « Herbivory of invertebrates on submerged macrophytes from Danish freshwaters ». en. In : *Freshwater Biology* 28.3, p. 301-308. DOI : 10.1111/j.1365-2427.1992.tb00588.x.

JUPP, B. J. et D. H. N. SPENCE (1977). « Limitations of Macrophytes in a Eutrophic Lake, Loch Leven : II. Wave Action, Sediments and Waterfowl Grazing ». en. In : *The Journal of Ecology* 65.2, p. 431. DOI : 10.2307/2259493.

KABUANGA, J. M. et al. (2021). « Historical Changes and Future Trajectories of Deforestation in the Ituri-Epulu-Aru Landscape (Democratic Republic of the Congo) ». en. In : *Land* 10.10, p. 1042. DOI : 10.3390/land10101042.

KALKMAN, L. et R. VAN WIJK (1984). « On the variation in chromosome number in Potamogeton pectinatus L. » en. In : *Aquatic Botany* 20.3-4, p. 343-349. DOI : 10.1016/0304-3770(84)90098-6.

KANTRUD (1990). « Sago Pondweed (Potamogeton pectinatus L.) : A Literature Review ». In : *Resource Publication*.

KAPLAN, Z. (2008). « A Taxonomic Revision of Stuckenia (Potamogetonaceae) in Asia, with Notes on the Diversity and Variation of the Genus on a Worldwide Scale ». en. In : *Folia Geobotanica* 43.2, p. 159-234. DOI : 10.1007/s12224-008-9010-0.

KEDDY, P. et L. H. FRASER (2000). « Four general principles for the management and conservation of wetlands in large lakes : The role of water levels, nutrients, competitive hierarchies and centrifugal organization ». en. In : *Lakes & Reservoirs : Science, Policy and Management for Sustainable Use* 5.3, p. 177-185. DOI : 10.1046/j.1440-1770.2000.00111.x.

KÉFI, S. et al. (2007). « Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems ». en. In : *Nature* 449.7159, p. 213-217. DOI : 10.1038/nature06111.

KOCH, E. W. et al. (2009). « The Role of Currents and Waves in the Dispersal of Submersed Angiosperm Seeds and Seedlings ». en. In : *Restoration Ecology* 18.4, p. 584-595. DOI : 10.1111/j.1526-100X.2010.00698.x.

KOEDSIN, W. et al. (2016). « An Integrated Field and Remote Sensing Method for Mapping Seagrass Species, Cover, and Biomass in Southern Thailand ». en. In : *Remote Sensing* 8.4, p. 292. DOI : 10.3390/rs8040292.

LACAUX, J. et al. (2007). « Classification of ponds from high-spatial resolution remote sensing : Application to Rift Valley Fever epidemics in Senegal ». en. In : *Remote Sensing of Environment* 106.1, p. 66-74. DOI : 10.1016/j.rse.2006.07.012.

LANCASTER, J. et A. G. HILDREW (1993). « Characterizing In-stream Flow Refugia ». en. In : *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50.8, p. 1663-1675. DOI : 10.1139/f93-187.

LARY, D. J. et al. (2016). « Machine learning in geosciences and remote sensing ». en. In : *Geoscience Frontiers* 7.1, p. 3-10. DOI : 10.1016/j.gsf.2015.07.003.

LAURANCE, W. F. (1991). « Edge effects in tropical forest fragments : Application of a model for the design of nature reserves ». en. In : *Biological Conservation* 57.2, p. 205-219. DOI : 10.1016/0006-3207(91)90139-Z.

LE FUR, I. et al. (2018). « Submerged benthic macrophytes in Mediterranean lagoons : distribution patterns in relation to water chemistry and depth ». en. In : *Hydrobiologia* 808.1, p. 175-200. DOI : 10.1007/s10750-017-3421-y.

LES, D. H., M. A. CLELAND et M. WAYCOTT (1997). « Phylogenetic Studies in Alismatidae, II : Evolution of Marine Angiosperms (Seagrasses) and Hydrophily ». In : *Systematic Botany* 22.3, p. 443. DOI : 10.2307/2419820.

LI, H. et J. F. REYNOLDS (1995). « On Definition and Quantification of Heterogeneity ». en. In : *Oikos* 73.2, p. 280. DOI : 10.2307/3545921.

LIAW, A. et M. WIENER (2002). « Classification and Regression by randomForest ». en. In : *R News* 2.

LINDSTROM, E. et al. (2012). *A Framework for Ocean Observing*. en. Rapp. tech. Edition : 1. European Space Agency. DOI : 10.5270/OceanObs09-FOO.

MACARTHUR, R. H. et E. O. WILSON (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton : Princeton University Press.

MADSEN, J. D. et al. (2001). « The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes ». en. In : *Hydrobiologia*.

MARQUEZ, L. et al. (2022). « Artificial intelligence convolutional neural networks map giant kelp forests from satellite imagery ». en. In : *Scientific Reports* 12.1, p. 22196. DOI : 10.1038/s41598-022-26439-w.

MARREC, L. et C. BANK (2023). « Evolutionary rescue in a fluctuating environment : periodic versus quasi-periodic environmental changes ». en. In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 290.1999, p. 20230770. DOI : 10.1098/rspb.2023.0770.

MCGARIGAL, K., S. A. CUSHMAN et al. (2002). « FRAGSTATS : spatial pattern analysis program for categorical maps ». In : *Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst*. 6.

MCGARIGAL, K., S. TAGIL et S. A. CUSHMAN (2009). « Surface metrics : an alternative to patch metrics for the quantification of landscape structure ». en. In : *Landscape Ecology* 24.3, p. 433-450. DOI : 10.1007/s10980-009-9327-y.

MENU, M. et al. (2021). « Towards a better understanding of grass bed dynamics using remote sensing at high spatial and temporal resolutions ». en. In : *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 251, p. 107229. DOI : 10.1016/j.ecss.2021.107229.

MENU MARION, VAZ SANDRINE et OUISSE VINCENT (2019). *Rapport final du projet CHAMILA : Cartographie des habitats en milieu lagunaire méditerranéen*. fr. Rapp. tech. Ifremer.

MIDDELBOE, A. L. et S. MARKAGER (1997). « Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes ». en. In : *Freshwater Biology* 37.3, p. 553-568. DOI : 10.1046/j.1365-2427.1997.00183.x.

MILLARD, K. et M. RICHARDSON (2015). « On the Importance of Training Data Sample Selection in Random Forest Image Classification : A Case Study in Peatland Ecosystem Mapping ». en. In : *Remote Sensing* 7.7, p. 8489-8515. DOI : 10.3390/rs70708489.

MOILANEN, A. et I. HANSKI (2001). « On the use of connectivity measures in spatial ecology ». en. In : *Oikos* 95.1, p. 147-151. DOI : 10.1034/j.1600-0706.2001.950116.x.

MOORE, E. (1915). *The potamogetons in relation to pond culture*. en. Washington : Govt. print. off. DOI : 10.5962/bhl.title.35225.

MOULDS, S., W. BUYTAERT et A. MIJIC (2015). « An open and extensible framework for spatially explicit land use change modelling : the lulcc R package ». en. In : *Geoscientific Model Development* 8.10, p. 3215-3229. DOI : 10.5194/gmd-8-3215-2015.

NADEN, P. et al. (2006). « The influence of macrophyte growth, typical of eutrophic conditions, on river flow velocities and turbulence production ». en. In : *Hydrological Processes* 20.18, p. 3915-3938. DOI : 10.1002/hyp.6165.

O'HARE, M. T. (2015). « Aquatic vegetation – a primer for hydrodynamic specialists ». en. In : *Journal of Hydraulic Research* 53.6, p. 687-698. DOI : 10.1080/00221686.2015.1090493.

O'HARE, M. T., F. C. AGUIAR et al. (2018). « Plants in aquatic ecosystems : current trends and future directions ». en. In : *Hydrobiologia* 812.1, p. 1-11. DOI : 10.1007/s10750-017-3190-7.

O'HARE, M. T., K. A. HUTCHINSON et R. T. CLARKE (2007). « The drag and reconfiguration experienced by five macrophytes from a lowland river ». en. In : *Aquatic Botany* 86.3, p. 253-259. DOI : 10.1016/j.aquabot.2006.11.004.

OLIVER, T. et al. (2010). « Heterogeneous landscapes promote population stability ». en. In : *Ecology Letters* 13.4, p. 473-484. DOI : 10.1111/j.1461-0248.2010.01441.x.

ORTH, R. J., M. C. HARWELL et G. J. INGLIS (2006). « Ecology of Seagrass Seeds and Seagrass Dispersal Processes ». en. In : *Seagrasses : Biology, Ecology and Conservation*. Berlin/Heidelberg : Springer-Verlag, p. 111-133. DOI : 10.1007/1-4020-2983-7_5.

ORTH, R. J., M. L. LUCKENBACH et al. (2006). « Seagrass recovery in the Delmarva Coastal Bays, USA ». en. In : *Aquatic Botany* 84.1, p. 26-36. DOI : 10.1016/j.aquabot.2005.07.007.

PAPUGA et ANDRIEU (2018). *Les macrophytes et les végétations aquatiques de la Réserve Naturelle Nationale du Bagnas. Inventaires, état de conservation et indicateurs de suivis des lagunes temporaires et permanentes*. Rapp. tech. Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles.

PASCUAL, M. et al. (2002). « Cluster size distributions : signatures of self–organization in spatial ecologies ». en. In : *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences* 357.1421. Sous la dir. de R. V. SOLÉ et S. A. LEVIN, p. 657-666. DOI : 10.1098/rstb.2001.0983.

PASQUALINI, V., C. PERGENT-MARTINI, P. CLABAUT et G. PERGENT (1998). « Mapping ofPosidonia oceanicausing Aerial Photographs and Side Scan Sonar : Application off the Island of Corsica (France) ». en. In : *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 47.3, p. 359-367. DOI : 10.1006/ecss.1998.0361.

PASQUALINI, V., C. PERGENT-MARTINI, P. CLABAUT, H. MARTEEL et al. (2001). « Integration of Aerial Remote Sensing, Photogrammetry, and GIS Technologies in Seagrass Mapping ». en. In : *PHOTOGRAMMETRIC ENGINEERING*.

PASQUALINI, V., C. PERGENT-MARTINI, G. PERGENT et al. (2005). « Use of SPOT 5 for mapping seagrasses : An application to Posidonia oceanica ». en. In : *Remote Sensing of Environment* 94.1, p. 39-45. DOI : 10.1016/j.rse.2004.09.010.

PHINN, S. et al. (2008). « Mapping seagrass species, cover and biomass in shallow waters : An assessment of satellite multi-spectral and airborne hyper-spectral imaging systems in Moreton Bay (Australia) ». en. In : *Remote Sens. Environ.* 112.8, p. 3413-3425.

PICCOLROAZ, S., M. TOFFOLON et B. MAJONE (2013). « A simple lumped model to convert air temperature into surface water temperature in lakes ». en. In : *Hydrology and Earth System Sciences* 17.8, p. 3323-3338. DOI : 10.5194/hess-17-3323-2013.

PILON, J. (2002). *Fennel pondweed : a world citizen : geographic variation in life-cycle characteristics of the clonal water plant Potamogeton pectinatus L.* Wageningen University et Research.

PILON, J. et L. SANTAMARÍA (2002a). « Clonal variation in morphological and physiological responses to irradiance and photoperiod for the aquatic angiosperm Potamogeton pectinatus ». In : *Journal of Ecology* 90.5, p. 859-870.

PILON, J. et L. SANTAMARÍA (2002b). « Clonal variation in the thermal response of the submerged aquatic macrophyte Potamogeton pectinatus ». In : *Journal of Ecology* 90.1, p. 141-152.

PILON, J., L. SANTAMARÍA et al. (2003). « Latitudinal variation in life-cycle characteristics of Potamogeton pectinatus L. : vegetative growth and asexual reproduction ». In : *Plant Ecology* 165, p. 247-262.

PRESTON, C. D. (1995). *Pondweeds of great Britain and Ireland*. en. BSBI Handbooks for Field Identification. Penrith, England : BSBI Publications.

PUECH, C., M. DESHAYES et Y. NAVARRO (2005). « Images, modèles et biomasse immergée. Cartographie des herbiers de zostères en Camargue à partir d'images SPOT-5 ». fr. In : *Revue internationale de géomatique* 15.2, p. 143-157. DOI : 10.3166/rig.15.143-157.

REYNOLDS, C. et al. (2018). « Inconsistent effects of landscape heterogeneity and land-use on animal diversity in an agricultural mosaic : a multi-scale and multi-taxon investigation ». en. In : *Landscape Ecology* 33.2, p. 241-255. DOI : 10.1007/s10980-017-0595-7.

ROELFSEMA, C. M. et al. (2014). « Multi-temporal mapping of seagrass cover, species and biomass : A semi-automated object based image analysis approach ». en. In : *Remote Sens. Environ.* 150, p. 172-187.

RUIZ-REYNÉS, D. et al. (2017). « Fairy circle landscapes under the sea ». en. In : *Science Advances* 3.8, e1603262. DOI : 10.1126/sciadv.1603262.

SAHA, A., S. BASU et A. DATTA (2022). « RandomForestsGLS : An R package for Random Forests fordependent data ». en. In : *Journal of Open Source Software* 7.71, p. 3780. DOI : 10.21105/joss.03780.

SAHA, A., S. BASU et A. DATTA (2023). « Random Forests for Spatially Dependent Data ». en. In : *Journal of the American Statistical Association* 118.541, p. 665-683. DOI : 10.1080/01621459.2021.1950003.

SAHOO, G. B. et al. (2016). « Climate change impacts on lake thermal dynamics and ecosystem vulnerabilities : Climate change impacts ». en. In : *Limnology and Oceanography* 61.2, p. 496-507. DOI : 10.1002/lno.10228.

SANTAMARÍA, L., J. FIGUEROLA et al. (2003). « Plant performance across latitude : the role of plasticity and local adaptation in an aquatic plant ». In : *Ecology* 84.9, p. 2454-2461.

SANTAMARÍA, L. et W. VAN VIERSSEN (1997). « Photosynthetic temperature responses of fresh- and brackish-water macrophytes : a review ». en. In : *Aquatic Botany* 58.2, p. 135-150. DOI : 10.1016/S0304-3770(97)00015-6.

SANTOS, M. J. et al. (2016). « Measuring landscape-scale spread and persistence of an invaded submerged plant community from airborne remote sensing ». en. In : *Ecological Applications* 26.6, p. 1733-1744. DOI : 10.1890/15-0615.

SASTROUTOMO, S. S. (1981). « Turion formation, dormancy and germination of curly pondweed, Potamogeton crispus L. » en. In : *Aquatic Botany*.

SAURA, S. (2002). « Effects of minimum mapping unit on land cover data spatial configuration and composition ». en. In : *International Journal of Remote Sensing* 23.22, p. 4853-4880. DOI : 10.1080/01431160110114493.

SCANLON, T. M. et al. (2007). « Positive feedbacks promote power-law clustering of Kalahari vegetation ». en. In : *Nature* 449.7159, p. 209-212. DOI : 10.1038/nature06060.

SCHOELYNCK, J., S. CREËLLE et al. (2018). « What is a macrophyte patch ? Patch identification in aquatic ecosystems and guidelines for consistent delineation ». en. In : *Ecohydrology & Hydrobiology* 18.1, p. 1-9. DOI : 10.1016/j.ecohyd.2017.10.005.

SCHOELYNCK, J., T. DE GROOTE et al. (2012). « Self-organised patchiness and scale-dependent bio-geomorphic feedbacks in aquatic river vegetation ». en. In : *Ecography* 35.8, p. 760-768. DOI : 10.1111/j.1600-0587.2011.07177.x.

SHANTE, V. K. et S. KIRKPATRICK (1971). « An introduction to percolation theory ». In : *Advances in Physics* 20.85, p. 325-357. DOI : 10.1080/00018737100101261.

SHORT, F. et al. (2007). « Global seagrass distribution and diversity : A bioregional model ». en. In : *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350.1-2, p. 3-20. DOI : 10.1016/j.jembe.2007.06.012.

SHORT, F. T. et al. (2016). « Impacts of climate change on submerged and emergent wetland plants ». en. In : *Aquatic Botany* 135, p. 3-17. DOI : 10.1016/j.aquabot.2016.06.006.

SLEEMAN, J. C. et al. (2005). « Measuring fragmentation of seagrass landscapes : which indices are most appropriate for detecting change ? » en. In : *Marine and Freshwater Research* 56.6, p. 851. DOI : 10.1071/MF04300.

SOLÉ, R. et J. BASCOMPTE (2012). « Self-Organization in Complex Ecosystems.(MPB-42) ». In : *Self-Organization in Complex Ecosystems.(MPB-42)*. Princeton University Press.

SPENCER, D. F. (1986). « Early growth of Potamogeton pectinatus L. in response to temperature and irradiance : Morphology and pigment composition ». en. In : *Aquatic Botany* 26, p. 1-8. DOI : 10.1016/0304-3770(86)90002-1.

STRAND, J. A. et S. E. B. WEISNER (2001). « Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*) ». en. In : *Journal of Ecology* 89.2, p. 166-175. DOI : 10.1046/j.1365-2745.2001.00530.x.

TAYLOR, R. A., A. WHITE et J. A. SHERRATT (2013). « How do variations in seasonality affect population cycles ? » en. In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 280.1754, p. 20122714. DOI : 10.1098/rspb.2012.2714.

TEMPLE, S. A. et J. R. CARY (1988). « Modeling Dynamics of Habitat-Interior Bird Populations in Fragmented Landscapes ». en. In : *Conservation Biology* 2.4, p. 340-347. DOI : 10.1111/j.1523-1739.1988.tb00198.x.

TOMING, K. et al. (2016). « First experiences in mapping lake water quality parameters with Sentinel-2 MSI imagery ». en. In : *Remote Sens. (Basel)* 8.8, p. 640.

TOPOUZELIS, K. et al. (2016). « The use of Sentinel-2 imagery for seagrass mapping : Kalloni Gulf (Lesvos Island, Greece) case study ». en. In : Paphos, Cyprus, 96881F. DOI : 10.1117/12.2242887.

TRAGANOS, D., B. AGGARWAL et al. (2018). « Towards global-scale seagrass mapping and monitoring using Sentinel-2 on Google Earth Engine : The case study of the Aegean and Ionian Seas ». en. In : *Remote Sens. (Basel)* 10.8, p. 1227.

TRAGANOS, D. et P. REINARTZ (2018). « Mapping Mediterranean seagrasses with Sentinel-2 imagery ». en. In : *Marine Pollution Bulletin* 134, p. 197-209. DOI : 10.1016/j.marpolbul.2017.06.075.

VALLE, M. et al. (2015). « Mapping estuarine habitats using airborne hyperspectral imagery, with special focus on seagrass meadows ». en. In : *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 164, p. 433-442. DOI : 10.1016/j.ecss.2015.07.034.

VAN WIJK, R. (1988). « Ecological studies on Potamogeton pectinatus L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions ». en. In : *Aquatic Botany* 31.3-4, p. 211-258. DOI : 10.1016/0304-3770(88)90015-0.

VAN WIJK, R. (1989). « Ecological studies on Potamogeton pectinatus L. III. Reproductive strategies and germination ecology ». en. In : *Aquatic Botany* 33.3-4, p. 271-299. DOI : 10.1016/0304-3770(89)90042-9.

VAN WIJK, R., E. VAN GOOR et J. VERKLEY (1988). « Ecological studies on Potamogeton pectinatus L. II. Autecological characteristics, with emphasis on salt tolerance, intraspecific variation and isoenzyme patterns ». en. In : *Aquatic Botany* 32.3, p. 239-260. DOI : 10.1016/0304-3770(88)90119-2.

VANDERWAL, J. et al. (2014). « Package 'SDMTools' ». In : *R package (R Foundation for Statistical Computing, 2014)*.

VEETTIL, B. K. et al. (2020). « Opportunities for seagrass research derived from remote sensing : A review of current methods ». en. In : *Ecological Indicators* 117, p. 106560. DOI : 10.1016/j.ecolind.2020.106560.

VIELFAURE, S. (2017). *Sur les traces du Bagnas*. fr. Rapp. tech.

VITOUSEK, P. M. (1994). « Beyond Global Warming : Ecology and Global Change ». en. In : *Ecology* 75.7, p. 1861-1876. DOI : 10.2307/1941591.

VOGT, P. et al. (2007). « Mapping Spatial Patterns with Morphological Image Processing ». en. In : *Landscape Ecology* 22.2, p. 171-177. DOI : 10.1007/s10980-006-9013-2.

WALZ, U. et al. (2016). « Integrating time and the third spatial dimension in landscape structure analysis ». en. In : *Landscape Research* 41.3, p. 279-293. DOI : 10.1080/01426397.2015.1078455.

WELLS, C. L. et M. PIGLIUCCI (2000). « Adaptive phenotypic plasticity : the case of heterophylly in aquatic plants ». en. In : *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3.1, p. 1-18. DOI : 10.1078/1433-8319-00001.

WHITE, E. R. et A. HASTINGS (2020). « Seasonality in ecology : Progress and prospects in theory ». en. In : *Ecological Complexity* 44, p. 100867. DOI : 10.1016/j.ecocom.2020.100867.

ZHEN, Z. et al. (2013). « Impact of training and validation sample selection on classification accuracy and accuracy assessment when using reference polygons in object-based classification ». en. In : *International Journal of Remote Sensing* 34.19, p. 6914-6930. DOI : 10.1080/01431161.2013.810822.

ZOFFOLI, M. L., P. GERNEZ, S. OIRY et al. (2023). « Remote sensing in seagrass ecology : coupled dynamics between migratory herbivorous birds and intertidal meadows observed by satellite during four decades ». en. In : *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 9.3. Sous la dir. de K. SCALES et A. JONES, p. 420-433. DOI : 10.1002/rse2.319.

ZOFFOLI, M. L., P. GERNEZ, P. ROSA et al. (2020). « Sentinel-2 remote sensing of Zostera noltei-dominated intertidal seagrass meadows ». en. In : *Remote Sensing of Environment* 251, p. 112020. DOI : 10.1016/j.rse.2020.112020.