

**BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE
DES ESPÈCES VÉGÉTALES
PROLIFÉRANT EN FRANCE**



**SYNTHÈSE
BIBLIOGRAPHIQUE**

DÉCEMBRE 1997

SOMMAIRE

	Page
1 RESUME	2
2 INTRODUCTION	4
3 INVENTAIRE DES MACROPHYTES PROLIFERANTS	10
4 BIOLOGIE ET ECOLOGIE DES VEGETAUX	15
Cyanobactéries	17
Algues filamenteuses	29
Hydrophytes immergées indigènes : Renoncles, Potamots, Myriophylles, Ceratophylles	55
Hydrophytes immergées introduites : Elodées, Lagarosiphon, Egeria, Jussie, Myriophylle aquatique	81
Hydrophytes flottantes : Lemna, Azolla	111
Hélophytes : Phragmites australis, Typha, Scirpus lacustris, Sparganium erectum, Phalaris arundacea, Glyceria maxima,	125
Espèces rivulaires : Fallopia, Impatiens	133
5 BILAN	140
6 CONCLUSION	163
7 LISTE BIBLIOGRAPHIQUE GENERALE	164
8 GLOSSAIRE	184
9 ANNEXE 1 Liste bibliographique France	188
10 ANNEXE 2 Index systématique	198
ANNEXE 3 Index géographique	199





Les macrophytes aquatiques sont capables d'occuper de très grandes surfaces disponibles dans les écosystèmes aquatiques, colonisant rives et zones peu profondes, voire des zones de profondeur importantes, conduisant à des proliférations végétales. Cette occupation importante de l'espace les rend alors pleinement visibles pour l'ensemble des usagers et peut les faire considérer comme nuisibles vis-à-vis des utilisations humaines de ces milieux.

Ces fortes occupations des milieux sont souvent engendrées par des modifications de certains paramètres des environnements aquatiques, physiques et/ou chimiques et sont généralement le fait d'une espèce ou d'un petit groupe d'espèces adaptées à ces modifications. Elles peuvent également être la conséquence de l'apparition d'espèces nouvelles présentant de fortes dynamiques d'expansion, susceptibles d'occuper des biotopes libres ou de remplacer les espèces autochtones.

Une des principales limites de l'appréciation des nuisances signalées est la part variable, parfois importante, de subjectivité de l'analyse qui est alors réalisée : une gêne ou une entrave à un usage est généralement déterminée en considérant les implications vis-à-vis de cet usage particulier, ce qui conduit à examiner une part très restreinte du fonctionnement de l'écosystème en question. Par conséquent, l'analyse qui devrait déboucher éventuellement sur des mesures de gestion de ces nuisances présente souvent de notables lacunes, réduisant ainsi la compréhension et l'efficacité globale de la gestion.

Compte tenu de l'extrême diversité des écosystèmes aquatiques, de nombreuses espèces macrophytes peuvent, dans un contexte particulier, être jugées proliférantes. Toutefois, dans un souci de sélection des principales espèces dont le caractère proliférant pouvait être admis à l'échelle du territoire métropolitain, une enquête bibliographique a été réalisée, qui a permis de faire un choix parmi différents types de végétaux aquatiques. Les efforts de recherche d'information ont donc porté sur plusieurs groupes strictement aquatiques comme les algues macrophytes et les cyanobactéries, les phanérogames, autochtones comme les renoncules, potamots, myriophylles et lentilles d'eau, ou exotiques comme les élodées, jussie, myriophylle du Brésil ou lagarosiphon. Les principales hélophytes autochtones et deux espèces rivulaires exotiques invasives, la renouée du Japon et la balsamine de l'Himalaya, ont également été examinées.

Le développement important, voire la prolifération d'une espèce ou d'un petit groupe d'espèces dans un contexte donné, sont directement liés à la capacité d'adaptation de ces organismes : la prise en compte de leurs stratégies

biologiques permet de mieux cerner les conditions expliquant ces performances.

Parmi ces caractères adaptatifs figurent la possibilité de présenter des formes variables (phénoplasticité) permettant la survie de l'espèce dans divers environnements, - par exemple en présence ou en absence de courant -, la capacité de propagation dans les milieux, par bouturage ou production de formes de résistances hivernales. Peuvent aussi être cités l'efficacité de la photosynthèse dans des conditions de faible luminosité et de l'assimilation des éléments nutritifs présents dans les eaux et dans les sédiments.

D'autres caractéristiques, enfin, comme par exemple les adaptations morphologiques de certaines espèces immergées leur permettant une couverture importante des biotopes, peuvent également contribuer à assurer la dominance de ces espèces dans les communautés végétales.

Les analyses portant sur les relations entre les macrophytes et leur environnement abiotique montrent que la présence des plantes est généralement la conséquence d'une conjonction de facteurs favorables et non seulement d'un seul de ces facteurs.

Parmi les paramètres de l'environnement pouvant favoriser les proliférations végétales, un des plus importants est l'éclairement. Les secteurs fortement éclairés des écosystèmes aquatiques sont généralement des sites à potentialité élevée de croissance des plantes, d'autant plus que la profondeur des eaux est faible puisque la conjonction de ces deux facteurs permet des élévations quelquefois notables de la température des eaux.

Les régimes hydrauliques des milieux sont également très largement déterminants. Les marnages des plans d'eau, les événements hydrologiques brutaux comme les crues, la durée et l'intensité des étiages dans les cours d'eau, sont autant de facteurs agissant sur la répartition et la production de biomasse des communautés végétales. La nature et la structure des sédiments, comme sites d'ancrage des végétaux enracinés et sources d'éléments nutritifs sont aussi des paramètres jouant des rôles déterminants.

La qualité des eaux peut présenter des impacts très variables sur les proliférations végétales. Dans un grand nombre de cas, les milieux concernés sont moyennement à fortement minéralisés. Les principaux nutriments que sont le phosphore et l'azote jouent des rôles importants, la forte trophie des eaux favorisant généralement les proliférations.

Une synthèse présente les principaux facteurs favorables en fonction des espèces jugées proliférantes à l'échelle

R E S U M E

nationale. Elle peut permettre le début d'une analyse globale dans ce domaine.

Les relations inter-spécifiques sont également multiples, liées en particulier à la compétition pour les ressources, mais aussi aux performances relatives des diverses stratégies biologiques existantes. Par exemple, les plantes flottantes sont généralement favorisées dans les milieux stagnants de dimensions réduites par rapport aux plantes immergées dont les besoins en lumières peuvent rester insatisfaits. Citons également les relations de compétition entre phanérogames et les macro-algues ou le phytoplancton, sans oublier les autres compartiments de l'écosystème.

Intégrant l'ensemble des informations accumulées dans le présent travail, les notions d'espèce à risque de prolifération et de milieu à risque sont abordées et discutées. La conjonction de ces deux notions crée les conditions po-

tentielles d'une prolifération et permet de définir des situations de risques minimal et maximal.

Enfin, les connaissances accumulées sur les caractéristiques biologiques et écologiques des plantes permettent de préciser les conditions et les limites d'application des techniques de gestion et de contrôle des proliférations de plantes. Une des conclusions importantes sur ce point est d'ailleurs l'impossibilité de proposition d'une recette de gestion généralisable à une échelle supérieure à la situation considérée, rendant indispensable la réalisation dans chaque cas, d'une analyse particulière comportant les caractéristiques du milieu et de la plante, et des usages humains concernés.

Le recours à une démarche de gestion concertée devrait permettre d'aborder ces problèmes avec un maximum d'opportunité et d'efficacité.

Décembre 1997



PRÉSENTATION DE L'ÉTUDE

Cette *"Synthèse bibliographique à caractère opérationnel sur l'écologie des espèces végétales aquatiques proliférantes en France"* correspond à une demande de la structure Inter-Agences de l'Eau. Elle a été réalisée par les membres du G.I.S. Macrophytes des Eaux Continentales et coordonnée par le Centre de Recherches Ecologiques de l'Université de Metz, avec la participation du Cemagref de Lyon pour l'étude des Cyanobactéries et du Cemagref de Bordeaux pour le suivi des espèces introduites.

Ce document est présenté dans l'ordre chronologique correspondant aux trois étapes du rendu de l'étude après une introduction générale qui définit le thème de l'étude, le contexte historique et quelques définitions de termes essentiels à la définition du terme de prolifération.

- La première phase de ce travail a consisté en un **inventaire des espèces végétales "à risque de prolifération"** se développant en milieu aquatique continental, stagnant et courant, et manifestant de façon régulière ou occasionnelle, à l'échelle nationale ou régionale, des phénomènes de développement exacerbé susceptibles d'engendrer ou de participer à des déséquilibres du fonctionnement de l'écosystème.

Ces perturbations induisent en effet des modifications d'ordre biologique, physique ou chimique pouvant se répercuter sur les usages souhaités. Sont pris en compte les aspects suivants (voir l'article 2 de la convention): l'altération du patrimoine biologique national par introduction d'espèces étrangères, une perte de richesse spécifique, une modification de la qualité physico-chimique de l'eau, une modification du milieu physique, une gêne dans l'écoulement des eaux ou dans la pratique des loisirs nautiques, un surcoût dans la fabrication d'eau potable, des mortalités floristiques et faunistiques....

Une revue de la bibliographie a porté essentiellement sur le constat des proliférations végétales aquatiques recensées sur le territoire français, capables d'engendrer par leur prolifération des nuisances importantes sur les différents usages de l'eau. Elle fait l'objet d'un listing bibliographique spécifique situé en annexe du document.

Ce balayage a permis d'établir une **liste des espèces proliférantes** qui sont l'objet de l'étude, au vu des critères précités.

- La deuxième phase de l'étude a pour but de recueillir des informations sur les **caractéristiques biologiques et écologiques** de ces espèces en vue d'identifier leurs conditions de développement et de prolifération.

Les zones de *répartition géographique* sur le territoire français des développements importants recensés de ces végétaux sont précisées ainsi que leurs évolutions récentes.

Les *caractéristiques biologiques* permettant à ces espèces d'exprimer de forts développements (reproduction, cycles saisonniers, productivité...) sont étudiées.

Les *facteurs environnementaux*, tant physiques que chimiques, susceptibles de favoriser ces phénomènes sont analysés, sans oublier les interactions entre les différents facteurs et les relations inter-spécifiques.

- La dernière phase du travail est un bilan des informations recueillies. Elle comporte notamment une **synthèse** des stratégies biologiques induisant le potentiel proliférant de ces espèces ainsi que des paramètres environnementaux et des types de milieux susceptibles de les favoriser.

Une approche de l'appréciation des risques de prolifération est abordée.

Il sera également montré à travers une approche succincte des divers modes de contrôle de ces proliférations, l'intérêt de la connaissance de ces caractéristiques au service de la **gestion** des milieux aquatiques.

Les références des auteurs cités sont présentées en une liste bibliographique unique à la fin du document. Un glossaire y est adjoint. Les lecteurs pourront y trouver la majorité des termes ne figurant pas dans le vocabulaire courant.

CONTEXTE HISTORIQUE

Une histoire assez récente

Des nuisances occasionnées par les proliférations des plantes aquatiques en France ont été signalées depuis plusieurs décennies dans divers types de milieux aquatiques, dont principalement les milieux stagnants (plans d'eau, zones humides). La mise en œuvre des premières opérations de faucardage remonte par exemple au milieu des années vingt, essentiellement sur des étangs de production piscicole, milieux à forte valeur ajoutée.

Mais c'est surtout depuis près de deux décennies que les demandes d'aide en matière de gestion des plantes aquatiques se sont très fortement multipliées. Cette croissance de la demande dans ce domaine est liée à plusieurs phénomènes. L'évolution quantitative et qualitative des milieux (modifications du partage des ressources quantitatives, eutrophisation, aménagements divers) en constitue une première explication. L'évolution des usages et des pratiques humaines sur les milieux (développement des gestions multi-usages en particulier) explique également une part notable des demandes. Enfin l'augmentation de la sensibilité des usagers représente une part croissante des origines de ces demandes. Cette évolution se traduit en effet par un refus de plus en plus fréquent des contraintes naturelles engendrées par le fonctionnement intrinsèque des hydrosystèmes : l'usager s'attend à obtenir une certaine qualité dans la pratique de ses loisirs, ce d'autant plus que ses loisirs comportent des aspects financiers tels que accès ou stationnement payant, achat ou lo-

INTRODUCTION

cation de matériel destiné à la pratique de ce loisir, etc. La recherche de ce que l'on pourrait nommer des "normes de confort" par les usagers conduit donc les gestionnaires des milieux à mettre en œuvre des opérations d'entretien des milieux pouvant éventuellement permettre de parvenir à ces normes.

Il reste difficile de dater le début des réflexions et des interventions de gestion des plantes aquatiques comportant une approche globale. Pendant plusieurs décennies, avant que la problématique de gestion de notre environnement ne commence à prendre corps, les travaux étaient réalisés sans analyse préalable globale, comme si l'objet de la gestion se réduisait à la plante jugée nuisible.

Des efforts de coordination

Toutefois, les premiers efforts de coordination dans ce domaine, ayant fait l'objet de réunions de spécialistes, datent du début des années 60, avec la mise en place d'un groupe de travail européen, « European Weed Research Council », créé en 1960, qui s'est ultérieurement transformé en « European Weed Research Society ». Cette association a organisé depuis lors différents symposiums consacrés à la gestion des plantes aquatiques. Un examen des publications montre une nette évolution dans l'approche de ces difficultés de gestion, donnant tout d'abord la part belle aux traitements des plantes pour passer progressivement à des recherches sur la biologie et l'écologie des plantes. Les symposiums se déroulent tous les deux ou trois ans à chaque fois dans des pays européens différents. Celui de 1964 s'est déroulé à La Rochelle et les travaux français de l'époque portaient principalement sur l'entretien des marais de l'Ouest.

Au niveau français, une association traitant des techniques de lutte contre les mauvaises herbes en agriculture, le COLUMA, s'est dotée d'un groupe "plantes aquatiques" qui a rédigé et édité dès 1973 le premier document français consacré au contrôle des plantes aquatiques. Ce document, réédité par l'ACTA en 1987, comporte des clés de détermination sur la plupart des plantes aquatiques du territoire français, des dessins, des informations sur les plantes et une synthèse sur les techniques de contrôle des plantes jugées nuisibles. Réalisé dans une optique de large diffusion, ce dossier ne cherchait pas en revanche à faire un bilan sur les plantes proliférantes (Montégut, 1987).

Entre 1987 et 1994 un groupe informel "Plantes aquatiques" s'est également réuni sous l'égide du COLUMA. Constitué d'une part plus importante de botanistes et de biologistes (dont une partie des signataires de ce document), ce groupe a orienté ses travaux vers une gestion plus globale des nuisances imputables aux plantes aquatiques.

En fait, la première tentative de constitution d'un bilan au niveau national sur les proliférations de plantes date d'environ une décennie.

L'enquête de 1986-1988

La principale difficulté rencontrée dans la mise au point d'un bilan à l'échelle nationale réside sans conteste dans l'extrême diversité des gestionnaires des milieux et des services de l'Etat chargés de la gestion des eaux.

Une première tentative d'établissement d'un tel bilan a été réalisée à la fin des années 80. Une fiche d'enquête a été rédigée par un groupe de travail puis diffusée aux Services Régionaux d'Aménagement des Eaux, aux Services de la Protection des Végétaux et à divers interlocuteurs déjà repérés, soit au total une cinquantaine d'adresses. Une centaine de réponses au questionnaire a été reçue entre novembre 86 et juin 1987 : elle a fait l'objet d'un mémoire de stage (Desmoulin, 1987) et d'une publication dans un colloque (Dutartre, 1988).

L'analyse des réponses a permis de constater que les difficultés imputables à des développements importants de plantes aquatiques étaient relativement bien réparties dans l'ensemble des régions, mis à part les zones montagneuses. Bien que ne constituant pas en soi une découverte, cette large répartition est toutefois une bonne illustration de la diversité de ces difficultés.

L'analyse de la typologie des milieux concernés a permis d'observer que près des deux tiers des milieux concernés étaient des écosystèmes stagnants (lacs, retenues, étangs ou groupes d'étangs). Pour les systèmes *a priori* lotiques, la différenciation "cours d'eau / canaux" laisse subsister une ambiguïté, dans la mesure où certaines fiches de "canaux" correspondent en fait à des drains de zones humides, telles que le Marais Poitevin.

L'analyse en termes d'usages des milieux a montré la prédominance de la pêche et des loisirs nautiques.

Tous les types de plantes ont été signalés comme pouvant causer des nuisances. La répartition des réponses montrait une prédominance des algues planctoniques ou filamenteuses (près de la moitié des réponses), une relative importance des hydrophytes immergés (environ un quart des réponses) et une part plus faible des hydrophytes à feuilles flottantes, des hydrophytes flottants et des héliophytes (à peine plus d'un quart des réponses pour ces trois types végétaux).

Dans la liste d'espèces citées dans les fiches figuraient des espèces indigènes hydrophytes telles que *Myriophyllum* sp et *Ceratophyllum* sp, des héliophytes comme *Typha* sp ou *Phragmites* sp et certaines espèces exotiques comme *Ludwigia peploides* ou *Lagarosiphon major*.

L'analyse des réponses a également porté sur les modes de contrôle de ces développements. Près des deux tiers des interventions étaient mécaniques (faucardage, récolte). Le faible nombre de réponses n'a pas permis de réaliser une approche de l'efficacité des techniques employées.

Cette enquête a sans doute le mérite d'exister. Il n'en reste pas moins que l'établissement d'un bilan plus exhaustif

reste encore à faire, car l'examen des cartes de répartition constituées à partir des réponses montraient à l'évidence que des régions réputées abriter des proliférations végétales, comme par exemple le Marais Poitevin, n'étaient pas répertoriées.

Parmi les remarques figurant dans la publication de 1988, nous avons indiqué que certaines difficultés provenaient de la grande diversité des milieux concernés et des espèces susceptibles de proliférer, ainsi que de la faiblesse des informations disponibles. Ces remarques sont toujours d'actualité. En effet, depuis l'époque de cette enquête, des efforts importants ont été faits sur l'étude des milieux et des plantes, ce qui a permis d'accumuler des informations sur ces difficultés. Mais ces informations restent pour la plupart éparses et non valorisées, ce qui limite fortement leur transfert dans la littérature spécialisée ou grand public.

Analyse de 1992

L'analyse d'une cinquantaine de nouvelles fiches établies entre 1988 et 1991, ayant fait l'objet d'une expertise rapide en 1992 (Dutartre, 1992), confirme cette lacune persistante. Elle montre qu'une partie des difficultés rencontrées continue de provenir de la méconnaissance des fonctionnements écologiques des milieux. D'autres nuisances sont les conséquences directes du désir des gestionnaires de développer une gestion multi-usages, en négligeant la capacité des milieux concernés à satisfaire cette demande. Parmi les lacunes importantes figure également la taxonomie des espèces concernées, ce qui peut conduire à des erreurs notables en matière de gestion.

Enquêtes régionales

Depuis un certain nombre d'années, diverses enquêtes ont également été menées par les Agences de l'Eau au niveau régional par l'intermédiaire des D.D.A.F. Elles portent sur des constats de proliférations végétales fixées et planctoniques. Celles-ci ont été établies par l'appréciation du pourcentage de recouvrement des végétaux, ainsi que des potentialités des bassins versants (par le calcul des charges potentielles en nutriments) à être sujets à des phénomènes d'eutrophisation. Ces enquêtes sont généralement globales à l'échelle des bassins versants et précisent rarement les espèces végétales responsables des proliférations. Ce mode d'approche permet la constitution de cartes de risques mais limite l'efficacité de ces recueils d'informations vis-à-vis de la gestion concrète des plantes.

Colloque de 1996 ⁽¹⁾

Le séminaire organisé en 1996 par le Ministère de l'Environnement et le GIP Hydrosystèmes sur les espèces introduites, animales et végétales, dans les milieux aquatiques continentaux, a permis d'analyser ces phénomènes, avec notamment un point sur les macrophytes (Dutartre & al., 1997) et un essai de synthèse sur les conséquences écolo-

giques des introductions dans les hydrosystèmes (Haury & Pattee, 1997).

Remarques finales

Il subsiste donc un très fort déficit en matière de diffusion des informations concernant l'ensemble des difficultés de gestion des macrophytes. Ces informations restent encore trop souvent confidentielles (la suprématie de la littérature "grise" dans ce domaine est incontestable) pour que des réflexions globales sur la gestion de ces proliférations puissent véritablement s'instaurer à toutes les échelles souhaitables (locale, régionale, par espèce, par type de milieu, par usage).

De plus, une part notable des informations disponibles se trouve dans les quotidiens régionaux ou nationaux qui se font l'écho du désarroi des usagers, par exemple, ou rapportent de manière très prosaïque les travaux engagés. Dans une proportion qu'il est difficile de préciser mais qui apparaît relativement importante, les informations contenues dans ces articles sont de plus tronquées, voire fausses, ce qui rend leur utilisation en tant que référence directe plutôt aléatoire.

La part de subjectivité dans l'analyse des difficultés est toujours importante : en effet, dans la quasi-totalité des cas, la hiérarchie d'objectifs repose exclusivement sur la satisfaction des usages, sans que les possibilités de satisfaction de ces usages par le milieu soient envisagées comme des éléments majeurs. Par exemple, vouloir traiter la totalité des herbiers d'un plan d'eau "multi-usages" parce que ces herbiers gênent la pratique des loisirs nautiques risque d'entraîner des dégradations de l'habitat piscicole. La localisation de la nuisance dans l'espace est donc nécessaire : déterminer où elle est ressentie devrait amener, dans certains cas, une redéfinition des zonages des usages et réduire ainsi les obligations d'intervention.

La détermination de cette nuisance dans le temps peut également être un élément de relativité complémentaire : l'importance relative d'une nuisance est liée à la durée de la gêne, une nuisance de courte durée peut devenir acceptable.

Les contraintes économiques toujours présentes dans ces opérations de gestion devraient amener à une nouvelle analyse complète des difficultés, prenant en compte, comme élément indissociable des choix à faire, les caractéristiques des milieux.

La diversité floristique des milieux aquatiques est largement ignorée par les gestionnaires : en première approximation toutes les plantes aquatiques sont des algues ! Les déterminations sont donc presque toujours sujettes à caution. Il n'est bien sûr pas possible que chaque gestionnaire ait une connaissance suffisante des plantes aquatiques, mais dans la mesure où la détermination de la plante peut avoir une incidence directe sur le choix de la technique de contrôle, il s'agit d'un élément indispensable à la mise au

(1) Édité dans le "Bulletin de la Pêche et de la Pisciculture", 1997, 344/345



point d'une gestion cohérente des plantes et des milieux. C'est pourquoi il nous semble nécessaire que des efforts importants soient faits en matière d'informations dans ce domaine : informer les gestionnaires sur les avantages d'une détermination correcte des plantes jugées nuisibles et leur donner des moyens d'obtenir ces déterminations.

Une autre difficulté d'ordre général provient du fait que la plupart des opérations de gestion des plantes aquatiques ne font pas l'objet d'un recueil d'informations qui pourrait éclairer d'autres gestionnaires sur les possibilités de contrôle de ces nuisances.

Réalisée voici une dizaine d'année, la fiche d'"aide au diagnostic" ayant servi aux enquêtes peut être considérée comme un moyen de stocker des informations de ce type. Elle comporte diverses rubriques concernant les caractéristiques des milieux où se produisent ces difficultés, les usages et nuisances, des questions sur le type de plante responsable des nuisances et sur les moyens déjà employés pour réduire ou faire disparaître ces nuisances.

Enfin, à l'heure actuelle, les travaux réalisés dans les milieux aquatiques peuvent être réalisés par n'importe quelle société, sans qu'elle ait à produire un quelconque référentiel, ce qui conduit dans divers cas à des échecs ; dans d'autres cas où l'efficacité du traitement semble avérée, des inconnues quelquefois importantes subsistent qui concernent, par exemple, la formulation des herbicides ou certaines caractéristiques des engins employés, ce qui ne permet pas de tirer des enseignements éventuellement généralisables de ces travaux.

L'exemple récent du référentiel sur les bioadditifs réalisé pour le compte de l'Inter-Agences (Goubault de Brugière & Dutartre, 1995) illustre très bien les difficultés d'analyses de l'efficacité et de l'inocuité de l'application des techniques de gestion opérationnelle des hydrosystèmes.

Dans la problématique de gestion des végétaux aquatiques, nous nous trouvons dans les mêmes difficultés, inhérentes au défaut de réglementation en matière de contrôle des capacités des entreprises à intervenir de manière cohérente.

De même nous nous trouvons souvent devant les mêmes transferts de rôle où une entreprise privée peut servir de conseiller technique à des gestionnaires généralement sous-informés puis proposer ses prestations. Comme dans d'autres domaines, ce double rôle de "juge et partie" présente des risques notables pour le maître d'ouvrage, d'autant plus importants que les représentants des sociétés sont des commerciaux et non des techniciens.

Comme cela figure dans les remarques finales du référentiel « bioadditifs », la mise en place d'une déontologie spécifique aux travaux concernant les hydrosystèmes serait sans doute une sécurité complémentaire pour les gestionnaires ; elle pourrait passer par la définition et l'application de règles d'habilitation pour les entreprises réalisant des travaux d'entretien sur les milieux aquatiques. Une réflexion similaire, à l'instigation du Ministère de l'Environnement,

est actuellement menée par l'Association Française des Ingénieurs Ecologues sur les bureaux d'études réalisant les études d'impacts.

1.3 QUELQUES DÉFINITIONS

La définition de quelques termes essentiels pour la détermination du phénomène de **prolifération** semble nécessaire, de façon à ce qu'il n'y ait pas d'ambiguïté dans l'utilisation de ces termes, ceux-ci ne recouvrant pas toujours les mêmes notions selon les rédacteurs.

Nuisance

Le terme de nuisance a conservé au fil du temps une relative continuité de définition. Il semble toutefois indispensable de faire un point sur son emploi dans le domaine de la gestion des milieux aquatiques.

Les auteurs de dictionnaires récents spécifiquement adaptés à l'environnement sont relativement convergents sur cette définition. Parent (1991) indique qu'une nuisance "*désigne tout facteur qui a une incidence négative sur la santé et l'environnement*". Ramade (1993) reprend partiellement cette définition tout en la précisant : "*toute dégradation de l'environnement ayant pour conséquence d'induire une gêne pour les personnes qui la subissent*".

Si la définition de Parent reste vague, Ramade introduit la notion de gêne. Il précise ensuite que "*A la différence des pollutions, les nuisances ne provoquent pas nécessairement d'effet néfaste sur la santé humaine et (ou) au plan économique. Toutefois elles sont perçues, à juste titre, par ceux qui y sont exposés, comme une modification défavorable de l'environnement*". Il termine sa définition en citant des exemples de nuisances telles que "*nuisances esthétiques*" ou "*nuisances sonores*".

Afin de préciser un peu plus ce qu'est **une nuisance**, il semble indispensable de poser comme postulat qu'elle est **le résultat de l'appréciation subjective d'une difficulté rencontrée dans la pratique d'une des activités humaines développées dans le contexte examiné**. Cette difficulté correspond généralement à la rencontre d'une contrainte dans la pratique en question, ce qui est très souvent traduit par l'usager comme une non-satisfaction totale de cette activité.

Les nuisances peuvent être d'ampleur et de nature variables, selon le degré d'artificialisation du milieu, la sensibilité intrinsèque et la multiplicité de ses usages. Elles peuvent être la conséquence d'une modification de l'environnement, au sens où Parent et Ramade l'emploient, mais aussi le résultat d'une modification des usages ou d'une modification de la sensibilité des usagers dans le milieu considéré.

En ce qui concerne les macrophytes, il est probable que les informations relayées par les médias sur l'invasion des rives de la Méditerranée par l'algue *Caulerpa* expliquent partiellement les réactions récentes de divers interlocu-

teurs de la gestion des plantes aquatiques. La présence de plantes en quantités notables dans divers milieux, tacitement acceptée jusqu'alors comme un élément de l'environnement, apparaît alors comme une contrainte à réduire voire à éliminer.

Dans d'autres cas, l'évolution de la perception des nuisances peut être liée, par exemple, à l'occupation croissante du milieu par des herbiers d'hydrophytes ou d'hélophytes ou à l'implantation d'une zone de baignade dans un site qui n'en possédait pas : dans le premier cas, les usagers peuvent percevoir la réduction des zones où la pratique de la baignade est facile, dans le second, de nouveaux usagers rencontrent une contrainte. Dans les deux cas, les plantes sont alors jugées nuisibles...

Les nuisances occasionnées par les macrophytes sont en fait l'expression des rôles et des potentialités des macrophytes poussés à leur extrême : par exemple, la densité de certains herbiers gêne ou empêche la pratique des loisirs nautiques ou de la pêche, modifie l'esthétique des milieux, entrave la circulation des eaux, etc...

Enfin, le dernier point à aborder concerne l'analyse des nuisances dans un contexte donné. Pour diverses raisons, elle est rarement réalisée de manière globale, ce qui aboutit souvent à la mise en place d'actions de gestion partielles, d'un faible niveau de cohérence. Dans d'autres cas on assiste même à l'émergence de nouvelles nuisances, conséquences de cette faiblesse d'analyse. La recherche de la cohérence et de l'objectivité maximale dans l'analyse des difficultés rencontrées peut être le garant d'une meilleure efficacité des interventions.

Prolifération végétale

Le terme de prolifération est assez régulièrement employé pour décrire des développements jugés excessifs d'espèces végétales ou animales. Toutefois cette définition est une extension d'emploi. En effet, Robert (1971), comme Parent (1991), présente comme sens originel "*l'apparition d'une production surnuméraire*" sur un organe végétal qui en est partiellement dépourvu. Robert précise que par extension il s'agit de la "*multiplication rapide d'êtres vivants*". La connotation négative de ce terme dans cette seconde définition est confortée par la seconde définition du verbe proliférer dans le même ouvrage : "*se multiplier en abondance,.... pulluler (souvent en parlant d'espèces nuisibles)*".

Tout comme dans le cas de la nuisance, il s'agit donc d'une appréciation plus ou moins subjective d'un phénomène. En l'occurrence, il s'agit d'un jugement sur la dynamique apparente d'une population : une plante proliférante est une espèce occupant rapidement un site donné, en colonisant les habitats disponibles, souvent au détriment des espèces présentant une moindre vitalité.

La notion de prolifération englobe également le processus d'expansion d'une espèce d'un site propice à son déve-

loppement à un autre : la zone de répartition de l'espèce s'étend rapidement.

Cette notion reste donc suffisamment vague pour permettre des interprétations diverses, et, à ce titre, elle est donc à manier avec précaution.

Afin de la rendre plus "objective", il semble souhaitable de fournir des précisions sur l'ampleur et la rapidité du développement en question. Ces précisions peuvent être des références "spatiales" et "temporelles" indiquant la progression de l'espèce dans un site ou dans une région donnée, comme les superficies occupées à des intervalles de temps définis. Elles peuvent également être des références en terme d'occupation de l'espace à un instant donné, comme des valeurs de biomasse ou des éléments de phénologie des peuplements.

Eutrophisation

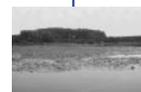
Ce concept a été utilisé pendant plusieurs décennies dans la même acception, à savoir un "enrichissement naturel des milieux aquatiques stagnants en nutriments et en matières organiques". Il décrivait l'évolution théorique des écosystèmes lenticques vers le climax forestier.

Puis, comme l'indique l'ouvrage de l'OCDE (OCDE, 1982), à partir du début des années soixante, **l'accroissement de la fertilité** de nombreux lacs et réservoirs est devenue évident, principalement dans les pays industrialisés. Les causes de cette évolution rapide étaient bien repérées : il s'agissait de **l'augmentation des apports d'eaux usées et d'eaux de ruissellement, riches en nutriments, dans les écosystèmes aquatiques.**

Cette **eutrophisation provoquée** ou **accélérée** par les sous produits des activités humaines se traduit, selon le groupe de travail de l'OCDE, "*par divers symptômes, tels qu'apparition de fleurs d'eau, forte croissance de plantes aquatiques enracinées, formation de tapis d'algues, désoxygénation et, parfois, odeurs désagréables ; ces manifestations nuisent souvent à la plupart des utilisations de l'eau liées aux besoins de l'homme,...*".

Depuis environ deux décennies, la définition de ce concept d'eutrophisation a subi un certain nombre de modifications qui constituent des indices des difficultés de sa délimitation.

Il a, par exemple, été proposé de réserver ce terme aux processus naturels et de dénommer différemment les évolutions trophiques provoquées par les activités humaines. C'est ainsi que le terme "**eutrophication**", directement extrait de la langue anglaise, a été introduit dans certains ouvrages ; c'est par exemple le cas du dictionnaire de Parent (1991) où l'eutrophication est le "*phénomène de prolifération des plantes aquatiques et des bactéries anaérobies dans une étendue d'eau en raison des déversements d'égouts et d'effluents...*". Dans le même ouvrage, l'eutrophisation est un "*enrichissement naturel en matières organiques en raison de la prolifération et de la dégradation de*



végétaux aquatiques". Les vocables anglais de référence sont "cultural eutrophication" dans le premier cas et "eutrophication" dans le second.

Le terme de dystrophisation a été également proposé par de nombreux auteurs pour bien séparer une évolution naturelle de ce qui était provoqué par l'homme. Ramade (1993) donne comme définition de la dystrophisation, "phénomène caractérisé par un enrichissement excessif par des éléments minéraux nutritifs des eaux d'un lac ou même d'un biotope lotique dont le cours est lent...". Selon cet auteur, l'eutrophisation est le "phénomène d'enrichissement des eaux continentales ou littorales en sels minéraux nutritifs" ; il décrit ensuite les symptômes du phénomène "prolifération d'algues et de plantes supérieures aquatiques..." ; il insiste enfin sur la confusion possible avec la dystrophisation.

Une extension de définition de ces concepts est rappelée dans la première définition de Ramade : il s'agit de leur application à des systèmes lotiques, alors que le concept originel concernait exclusivement les plans d'eau. L'apparition progressive dans divers cours d'eau de symptômes similaires à ceux des plans d'eau a amené à étendre le concept d'eutrophisation aux cours d'eau.

Cette extension de définition n'engendrerait pas de difficultés particulières si elle n'avait pas été suivie à diverses reprises par une confusion entre le phénomène et ses symptômes observables.

En effet, dans divers travaux, on a considéré que les manifestations végétales pouvant être engendrées par l'eutrophisation, telles que fleurs d'eau ou développements importants de macrophytes, étaient l'eutrophisation elle-même. Dans certains cas, ceci a conduit à indiquer que

l'eutrophisation était «saisonnnière», selon les rythmes des développements des végétaux.

En ce qui concerne les macrophytes, cette schématisation des modèles de fonctionnement des écosystèmes fait l'impasse sur l'ensemble des combinaisons des multiples paramètres physiques, chimiques et biologiques qui peuvent expliquer la répartition et l'importance des développements de végétaux.

L'amalgame entre "développements végétaux" et "eutrophisation" présente le risque de laisser penser aux gestionnaires qu'il suffit d'agir sur les flux de nutriments dans les hydrosystèmes pour limiter ou faire disparaître ces manifestations jugées nuisibles. Si cette approche peut être couronnée de succès dans certains cas (comme celui du Vair, où la relation entre les développements d'algues filamenteuses et les flux de phosphore semble assez évidente), il ne peut par exemple en être de même pour les développements de renoncules à l'aval des barrages hydroélectriques sur le Lot ou la Dordogne.

Les développements de macrophytes dans les milieux aquatiques, dès lors qu'ils sont jugés trop importants par les usagers ou les gestionnaires, ne peuvent donc pas pour autant être systématiquement assimilés à des indices d'eutrophisation ; on ne doit pas confondre cause et conséquence : il est indispensable d'analyser au cas par cas et de manière globale, les paramètres de développements des macrophytes. La généralisation dans ce domaine, comme dans beaucoup d'autres, est source fréquente d'erreur. Une analyse incomplète d'une situation donnée peut amener à un diagnostic erroné et engager les gestionnaires et les collectivités publiques dans des interventions inutiles et coûteuses.



INVENTAIRE DES MAC

Au cours de la première phase du travail, un inventaire des espèces végétales (principalement) aquatiques susceptibles de proliférer a été réalisé. Il se base sur une revue bibliographique orientée principalement sur les connaissances disponibles au niveau du territoire français, sur les végétaux aquatiques capables d'engendrer par leur prolifération des nuisances importantes sur les différents usages de l'eau et également sur la répartition géographique des proliférations recensées.

Une proposition de liste des principales espèces végétales aquatiques proliférantes en découle.

REMARQUES GENERALES

Un tour d'horizon de différentes structures a permis de récolter un certain nombre d'informations : la bibliographie "France" a été établie principalement à partir des bases de données des Agences de l'Eau qui s'étaient engagées à fournir l'information disponible au sein de leurs structures, et du Cemagref, groupement de Bordeaux pour les plantes exotiques et de Lyon pour les Cyanobactéries. Elle a été complétée en interrogeant d'autres organismes.

Elle n'est pas totalement exhaustive, car certains n'ont pas répondu à notre demande (exemples de mémoires universitaires). D'autre part tous les organismes susceptibles de détenir des informations n'ont pas toujours pu être identifiés de manière précise, comme par exemple des Syndicats Mixtes, Régions, Départements, délégations régionales du Conseil Supérieur de la Pêche, Services des Voies Navigables...).

Il n'a pas toujours été simple d'extraire de la littérature des informations précises sur les proliférations. Certaines difficultés pour identifier les proliférations végétales et sélectionner les références bibliographiques sont apparues à la lecture des différents rapports d'étude :

- En effet de nombreuses études ont été réalisées avec un objectif différent de celui d'un constat de prolifération : par exemple, inventaire global d'un cours d'eau avec quelques informations sur la végétation fixée. Les espèces citées n'apparaissent alors pas comme présentant un risque de prolifération.

- De plus, en cas de description claire d'un phénomène de prolifération, une des difficultés, soulignée notamment en Loire-Bretagne, réside en l'hétérogénéité des informations et les critères retenus pour la description de ces proliférations.

A ce sujet on peut noter l'importance de l'intérêt et de l'effort de chaque Agence de l'Eau par rapport à la problématique de la végétation proliférante : certaines Agences, telle Rhône-Méditerranée-Corse, se sont intéressées depuis longtemps à ce sujet et ont déjà élaboré des cartographies détaillées des secteurs touchés. Il en existe également d'autres sur le bassin Artois-Picardie et en Loire-Bretagne. Toutefois, comme ces investigations

avaient comme objectif prioritaire de permettre une cartographie de l'occupation des milieux par les macrophytes à l'échelle des bassins versants, une partie notable de ces investigations a été réalisée avec des niveaux de précision taxonomique insuffisants pour statuer précisément sur les espèces responsables des proliférations. La quantité d'informations recueillie n'est donc qu'en partie le reflet du problème.

- Une autre difficulté concerne la terminologie systématique employée. Ainsi dans la recherche de la documentation concernant les cyanobactéries, les mots-clés fréquemment utilisés dans les bases de données générales se limitent parfois au terme "phytoplancton", terme qui dans d'autres références ne concerne que les autres espèces phyto-planctoniques (chlorophycées, diatomées, péridiniens etc...)

Autre exemple : sous le terme de macrophyte, sont souvent intégrés les groupes des macro-algues, des bryophytes et des ptéridophytes car ils correspondent au même compartiment biologique. Dans d'autres cas le terme de macrophyte est réservé aux seules plantes supérieures, englobant en termes botaniques les Monocotylédones et les Dicotylédones, en terme d'écologie les plantes hydrophytes et héliophytes.

- En outre, nous avons remarqué que les termes employés pour la définition d'une prolifération végétale ne recouvraient pas toujours les mêmes notions d'une étude à l'autre selon l'époque, l'objectif du travail, le commanditaire..., ce qui a justifié la redéfinition de ce vocabulaire.

REPARTITION DES PROLIFERATIONS RECENSEES EN FRANCE

Le tour d'horizon des proliférations végétales recensées montre que la plupart des espèces considérées est en cause sur une grande partie du territoire français, à part les espèces récemment introduites dont la progression concerne actuellement des secteurs plus restreints, soit que la colonisation d'autres milieux soit encore en cours, soit que les conditions climatiques limitent leur développement.

Les Cyanobactéries et les algues ne présentent pas d'exigences climatiques précises et se développent partout dans les régions tempérées. Ainsi les blooms à Cyanobactéries planctoniques peuvent-ils apparaître dans les plans d'eau des différentes régions.

Les macro-algues des genres *Cladophora* et *Vaucheria* présentent des épisodes proliférants sur les cours d'eau de nombreuses régions (les bassins Seine-Normandie, Rhin-Meuse, Loire-Bretagne, Adour-Garonne, Rhône-Méditerranée-Corse) et sont notamment très connus des rivières jurassiennes. La spirogyre est décrite dans de nombreux milieux lenticulaires français.

ROPHYTES PROLIFERANTS

Le potamot pectiné, à caractère eutrophe marqué, peut proliférer du Nord au Sud et de l'Est à l'Ouest en cours d'eau comme en plan d'eau.

Les lentilles d'eau se développent sur de nombreux milieux stagnants français, comme le Marais Breton. Elles sont sans doute plus souvent citées dans des régions comme Artois-Picardie du fait de la présence de nombreux canaux.

Les élodées sont largement répandues (bien que l'élodée de Nuttall paraisse prendre le pas sur l'élodée du Canada), de même que les héliophytes, la zannichelle des marais, les nénuphars.

Par contre des proliférations de certaines espèces ne sont pas signalées dans toutes les régions. Citons *Ranunculus fluitans* créant des herbiers conséquents sur de nombreux cours d'eau, rare et même protégée dans la région Artois-Picardie.

L'algue *Hydrodictyon reticulatum* ne semble pas poser de problèmes dans cette même région, pas plus que *Ceratophyllum demersum* et *Myriophyllum spicatum* qui lui, ne prolifère pas non plus dans l'Ouest.

Quant aux espèces récemment introduites, elles présentent un caractère invasif notable dans le Sud-Ouest pour *Lagarosiphon* sp., de la Bretagne à la Gironde pour *Egeria densa*, dans le Sud et l'Ouest pour *Ludwigia* sp., et dans l'Ouest et le Sud-Ouest pour *Myriophyllum brasiliense*.

Cette revue se présente sous forme d'une liste générale des références bibliographiques acquises dans ce domaine (Annexe 1), adjointe d'un index systématique des principales espèces proliférantes (Annexe 2) et d'un index géographique présenté par bassin (Annexe 3).

INVENTAIRE DES ESPECES PROLIFERANTES

L'inventaire des espèces proliférantes se veut le plus exhaustif possible, mais ne prétend pas prendre en compte toutes les espèces pouvant avoir un impact localisé sur un habitat, ou dont la fugacité d'existence ne perturbe que légèrement le milieu.

Comme convenu, l'ensemble des groupes considérés comporte les macrophytes (macro-algues, bryophytes, ptéridophytes et phanérogames), et intègre le groupe des cyanobactéries, dont la problématique des nuisances se rapproche de celles des macrophytes. Quelques espèces rivulaires introduites sont également prises en compte. Toutefois les espèces végétales des milieux estuariens et côtiers sont exclues.

Les genres ou espèces de phanérogames étudiés appartiennent aux différents types biologiques cités ci-dessus :

- les hydrophytes se développant dans la masse d'eau ou à la surface,

- les pleustophytes, qui sont des hydrophytes libres flottantes,

- les amphiphytes, possédant des formes ou organes aquatiques et palustres, dont la morphologie dépend du milieu de vie et qui végètent dans ou hors de l'eau,

- les héliophytes, dont seule la partie hypogée et (parfois) la base de l'appareil végétatif sont durablement ou temporairement submergées,

Au sein du groupe des phanérogames hydrophytes, une distinction a été réalisée entre les hydrophytes indigènes (ou tout du moins présentes en France depuis longtemps), et les hydrophytes introduites présentant un caractère invasif marqué relativement récent.

Nous préférons souvent le terme d'espèce "à risque de prolifération", cette notion étant à considérer parfois de manière différente dans le temps et dans l'espace. Ainsi les espèces introduites invasives actuelles sont-elles différentes de celles d'il y a quelques dizaines d'années (exemple de l'élodée du Canada considérée comme une peste d'eau à la fin du XX^e siècle et qui s'intègre actuellement dans les biocénoses), et on peut imaginer que la situation aura varié dans les prochaines décennies.

De plus, toutes les espèces jugées proliférantes ne le sont pas avec la même acuité dans tous les milieux et dans toutes les régions, certaines pouvant même être protégées dans certaines d'entre elles. C'est le cas par exemple de *Ranunculus fluitans* proliférant sur de nombreux cours d'eau français et protégé dans la région Artois-Picardie, et de *Potamogeton gramineus* protégé en Lorraine et qui développe dans une région proche (les Grands Réservoirs de la Seine) des herbiers très importants.

A la limite, une espèce rare et protégée dans un territoire donné peut y présenter localement des proliférations (exemple de *Myriophyllum alterniflorum*, espèce protégée car rare en Alsace et en Lorraine, dont la prolifération incommode les baigneurs à l'étang de Hanau dans les Vosges du Nord, a conduit à une opération de moisson en 1996 !).

Nous proposons donc une **liste à deux niveaux** en fonction de l'intensité des problèmes induits par ces végétaux, intensité apparue lors de l'enquête bibliographique :

- Une liste assez restrictive des principaux genres et espèces de macroalgues et macrophytes, induisant, par leur prolifération, des nuisances importantes de par leur nature et leur répartition spatio-temporelle sur le territoire français.

- Une liste d'espèces "potentiellement proliférantes", dont les développements peuvent être considérés comme ponctuels ou mineurs dans la problématique générale, ces plantes pouvant toutefois former des herbiers localement et/ou temporairement importants. Il pourrait cependant être gênant de les négliger, étant donné les modifications structurales pouvant apparaître au sein des communautés végétales.

Les différents groupes systématiques y sont représentés, ainsi que les types biologiques les plus représentatifs.

Les genres ou espèces indiqués en gras signifient qu'ils ont été sélectionnés pour faire l'objet de l'étude.

VEGETAUX AQUATIQUES POSANT DES PROBLEMES IMPORTANTS

- **Cyanobactéries :**
(*Anabaena sp.*, *Aphanizomenon sp.*, *Lyngbia sp.*, *Microcystis sp.*, *Oscillatoria sp.*, *Phormidium sp.*)
- **Algues filamenteuses (Macroalgues) :**
Cladophora sp., *Vaucheria sp.*,
- **Spermaphytes :**
 - Hydrophytes indigènes :
 - Monocotylédones : *Lemna minor*, *L.gibba*, *Potamogeton pectinatus*,
 - Dicotylédones : *Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus sp.*(principalement *fluitans*),
 - Hydrophytes introduits :
 - Monocotylédones : *Lagarosiphon major*, *Egeria densa*,
 - Dicotylédones : *Myriophyllum brasiliense*, *Ludwigia sp.*
 - Espèces rivulaires :
 - Dicotylédones : *Fallopia japonica*

ESPECES "POTENTIELLEMENT" PROLIFERANTES

Ces espèces peuvent développer occasionnellement et /ou localement des herbiers importants)

- **Algues filamenteuses (Macroalgues) :**
Chara sp., Diatomées, *Enteromorpha sp.*, *Hydrodictyon sp.*, *Spirogyra sp.*
- **Pteridophytes :**
Azolla filiculoïdes
- **Bryophytes :**
Riccia fluitans.
- **Spermaphytes :**
 - Hélophytes indigènes :
 - Monocotylédones : *Glyceria maxima*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites sp.*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium erectum*, *Typha sp.*,
 - Hydrophytes indigènes :
 - Monocotylédones : *Najas major*, *Potamogeton sp.* (*P. crispus*, *P. fluitans*, *P. gramineus*, *P. lucens*, *P. natans*, *P. perfoliatus*.), *Lemna trisulca*, *Spirodela polyrhiza*, *Sparganium emersum*, *Zannichellia palustris*.
 - Dicotylédones : *Apium nodiflorum*, *Berula erecta*, *Callitriche sp.*, *Ceratophyllum sp.*, *Nasturtium officinale*, *Nuphar lutea*, *Ranunculus sp.* (*R. peltatus*, *R. penicillatus*.)
 - Hydrophytes introduits :
 - Monocotylédones : *Elodea canadensis*, *Elodea nuttallii*, *Elodea ernstiae*.

- Espèces rivulaires :

- Dicotylédones : *Impatiens glandulifera*, *Urtica dioica*, *Helianthus tuberosus*.

SELECTION DES PRINCIPALES ESPECES PROLIFERANTES ETUDIEES

Au sein de l'inventaire précédemment proposée, une sélection a été réalisée. Toutes les espèces présentant des proliférations et/ou des nuisances conséquentes font l'objet d'une étude plus approfondie.

Par contre, parmi les espèces "potentiellement" proliférantes, seuls quelques taxons ont été retenus, parce qu'ils étaient représentatifs soit d'un certain type biologique, soit d'un certain type de nuisance.

Ainsi, parmi les algues filamenteuses, en plus des genres *Cladophora sp.* et *Vaucheria sp.*, qui sont des algues fixées se développant en milieu courant, le genre *Hydrodictyon* a été retenu du fait de la gêne qu'il peut occasionner dans les milieux stagnants où il peut se développer fortement en encombrant la surface de l'eau. L'autre genre étudié, *Spirogyra*, représente un autre type d'algue filamenteuse non fixée se développant dans la tranche d'eau en milieu stagnant.

Nous n'avons pas retenu d'espèces dans le groupe des bryophytes car ils ne présentaient pas de problème majeur. Par contre, une Ptéridophyte, *Azolla filiculoïdes*, a été étudiée, car elle est fréquemment associée aux Lemnacees.

Parmi les hydrophytes indigènes, plusieurs espèces de potamots, ainsi que deux autres espèces de renoucles ont été étudiées plus brièvement, pour compléter les espèces principales. Par contre n'ont pas été retenues des plantes comme *Nuphar lutea* souvent abondant en étang mais ne semblant pas poser de problèmes particuliers.

Parmi les hydrophytes introduites, se trouvent de nombreux représentant de la famille des Hydrocharitacées : à notre connaissance, l'ensemble des taxons introduits en Europe de cette famille ont présenté ou présentent encore des dynamiques notables d'extension. Une partie d'entre eux s'est progressivement intégrée dans les communautés végétales du territoire français. C'est par exemple le cas d'*E. canadensis*, introduit voici près de 150 ans : après avoir causé des nuisances importantes dans de nombreux sites de l'Europe de l'Ouest, cette espèce est actuellement bien intégrée dans la flore aquatique et ne pose plus aucune difficulté du même ordre que les espèces plus récemment introduites. Les autres espèces du genre *Elodea* présentent également une extension no-



table, mais causent généralement moins de problèmes que certaines autres espèces de la famille, comme *Lagarosiphon major*, *Egeria densa*, dont les développements sont quelquefois extrêmement importants (Dutartre & al., 1997a).

Le groupe des hélrophytes est également étudié. Bien que les roselières soient globalement en régression au niveau européen et français, il semblait intéressant de les traiter en tant que type biologique pouvant localement poser des problèmes d'envahissement du milieu.

Enfin, deux plantes de type rivulaire ont été retenues pour leur dynamique d'extension rapide et problématique, l'une déjà très développée sur les berges, voire dans les plaines alluviales de nombreux cours d'eau, *Fallopia sp.*, et l'autre plus inféodée au milieu aquatique et moins répandue actuellement, *Impatiens glandulifera*. Ce choix est dû à la rapide extension actuelle de ces espèces en Europe et en France, alors que des plantes indigènes comme *Urtica dioica*, bien que posant fréquemment des problèmes (urticants !!) d'accès aux rives, ne présentent pas le même caractère invasif.

LISTE DES PLANTES PROLIFERANTES ETUDIEES

- **les Cyanobactéries planctoniques et benthiques :**
Anabaena sp., *Aphanizomenon sp.*, *Lyngbia sp.*, *Microcystis sp.*, *Oscillatoria sp.*, *Phormidium sp.*)
- **les macro-algues filamenteuses :** *Cladophora sp.* et *Vaucheria sp.*, ainsi qu'*Hydrodictyon sp.* et *Spirogyra sp.*
- **Les macrophytes hydrophytes indigènes :**
 - le genre renoncule, dont principalement *Ranunculus fluitans*, ainsi que *R. penicillatus*, *R. peltatus*,
 - le genre potamot, dont principalement *Potamogeton pectinatus*, ainsi que *P. crispus*, *P. fluitans*, *P. gramineus*, *P. lucens*, *P. natans*, *P. perfoliatus*,
 - le myriophylle en épi, *Myriophyllum spicatum*,
 - le cératophylle, *Ceratophyllum demersum*.

- **Les macrophytes hydrophytes introduites :**
 - le genre élodée, dont *Elodea canadensis*, *E. nuttallii*, *E. ernstiae*,
 - *Lagarosiphon major*,
 - *Egeria densa*
 - la jussie, *Ludwigia spp.*,
 - le myriophylle du Brésil, *Myriophyllum aquaticum*.
- **Les macrophytes pleustophytes** (hydrophytes flottants libres) :
 - les lentilles d'eau, *Lemna minor*, *L. gibba*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*,
 - la fougère, *Azolla filiculoides*.
- **Les macrophytes hélrophytes,**
Glyceria maxima, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites sp.*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium erectum*, *Typha sp.*
- **Les espèces rivulaires :**
Fallopia japonica et *Impatiens glandulifera*.



BIOLOGIE ET ECOLOGIE DES VEGETAUX PROLIFERANTS

CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES ET ECOLOGIQUES DES VÉGÉTAUX AQUATIQUES PROLIFÉRANT EN FRANCE

Le milieu aquatique, par ses caractéristiques particulières, détermine l'existence de peuplements végétaux très spécifiques à cet habitat.

La diversité des espèces qui colonisent ce milieu traduit les adaptations multiples de la flore aux variations des paramètres physiques (profondeur, vitesse du courant, température, lumière, etc...) et chimiques (minéralisation totale, niveau trophique, teneurs en différents éléments minéraux). Ainsi, les variations des types biologiques (hydrophytes, pleustophytes, amphiphytes, héliophytes) expriment des stratégies adaptatives diverses à l'habitat aquatique. Outre la reproduction sexuée, les espèces aquatiques ont développé de nombreuses formes de multiplication asexuée et d'organes de survie pendant la saison froide (tels les hibernacles), leur permettant une colonisation efficace et rapide de nouveaux sites favorables.

Les proliférations végétales, correspondant à l'extension voire "explosion" de populations monospécifiques, avec production d'une phytomasse importante sont en général la conséquence de perturbations des écosystèmes aquatiques ; ces perturbations peuvent être de natures diverses :

- modification d'un ou plusieurs paramètres physiques et/ou chimiques, favorisant les espèces les mieux adaptées aux changements réalisés (espèces compétitives ou stress-tolérantes).
- introduction d'espèces nouvelles, originaires d'un autre continent, susceptibles d'occuper une niche écologique vacante ou d'y remplacer par compétition interspécifique les espèces présentes.
- élimination ou absence (pour les végétaux introduits) des animaux consommateurs de ces espèces proliférantes.

C'est souvent la conjonction de plusieurs de ces facteurs qui va permettre la prolifération végétale. Ainsi, une espèce, indigène ou introduite, pourra proliférer dans certaines conditions climatiques et/ou hydrochimiques et être rare, voire même totalement absente, lorsque ces conditions ne sont pas satisfaites. Cela explique qu'une espèce susceptible de proliférer dans une certaine région puisse avoir un statut de plante protégée dans une autre.

La deuxième phase de l'étude sur la biologie et l'écologie des espèces proliférantes en France a consisté en une analyse de la bibliographie relative aux paramètres explicatifs et aux différences structurelles et écophysiological des

espèces qui avaient été retenues lors de la première phase de l'étude.

L'étude des différents paramètres environnementaux, physiques et chimiques, pouvant favoriser de forts développements végétaux, a été réalisée au travers de documents de niveaux d'information variés, que ce soit des constats de développement végétal excessif, des études plus globales ou au contraire plus spécifiques, ainsi que des études expérimentales à un niveau plus fin de recherche.

Pour ce faire, ont été privilégiés les travaux se rapportant au territoire français et aux espèces concernées. Il a également été fait appel à la littérature étrangère qui a apporté de nombreux compléments d'information sur la biologie et l'écologie des espèces, et de matière à notre réflexion.

Au niveau de la présentation du document, les végétaux ont été présentés par grand groupe systématique, à l'intérieur desquels les différents types biologiques ont été identifiés et seront représentés en chapitres indépendants :

- Les Cyanobactéries
- Les algues filamenteuses
- Les Hydrophytes indigènes : *Ranunculus sp.*, *Potamogeton sp.*, *Myriophyllum sp.*, *Ceratophyllum sp.*
- Les hydrophytes introduites : *Elodea sp.*, *Lagarosiphon sp.*, *Egeria densa*, *Ludwigia sp.*, *Myriophyllum aquaticum*
- Les pleustophytes : Lemnacées et *Azolla sp.*
- Les héliophytes
- Les plantes rivulaires : *Fallopia sp.* et *Impatiens sp.*

Pour toutes les espèces ou groupes d'espèces, la présentation a été unifiée et correspond à l'ordre suivant :

- **Biologie** :
Morphologie, Taxonomie, Reproduction et Propagation, Cycle saisonnier et croissance, Biomasse
- **Répartition** :
Type de milieu, Répartition des proliférations recensées, Nuisances
- **Ecologie** :
- Paramètres physiques, dont Eclaircement, Température, Courant, Profondeur, Substrat...
- Paramètres chimiques, dont Minéralisation et pH, Nutriments, Matières organiques...
- **Relation avec les autres espèces**
- **Bilan**



CYANOBACTERIES

Microcystis sp.

Anabaena sp.

Aphanizomenon sp.

Oscillatoriacées

Cyanobactéries

CYANOBACTERIES

Les Cyanobactéries, encore appelées Cyanophycées ou algues bleues, forment une classe de l'embranchement des Schizophytes qui regroupe les Cyanobactéries et les bactéries. Elles se différencient des autres algues par l'absence de noyau différencié, et des bactéries par la présence de chlorophylle a (Bourrelly, 1970).

On ne peut donc les regrouper sous le vocable de macrophytes, qui sont majoritairement des plantes supérieures aquatiques fixées et intègrent au sens large les macroalgues, les bryophytes et les ptéridophytes. De plus, cer-

taines de ces espèces sont fixées, mais d'autres sont planctoniques.

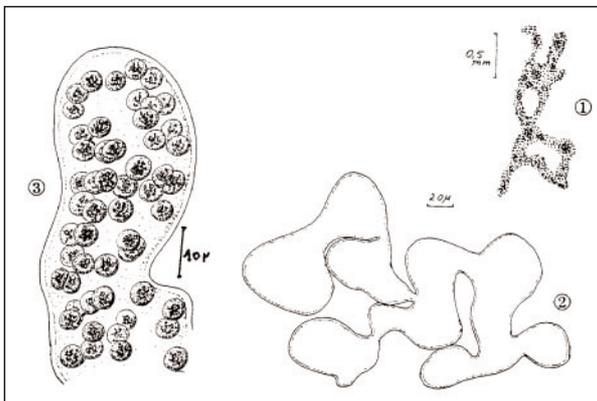
Cependant les nuisances développées dans les milieux aquatiques par leurs proliférations les ont fait se rapprocher des autres végétaux étant donné les problèmes de gestion des milieux aquatiques qu'elles peuvent induire. En plus des problèmes d'anoxie des milieux apparaissant lors de la dégradation d'un "bloom", certaines espèces se caractérisent par la production de toxines, ce qui pose un problème de gestion environnementale et toxicologique supplémentaire.

CHROOCOCCACEES : *MICROCYSTIS SP.* ALGUES BLEUES

Systematique

CYANOBACTERIES, Ordre des CHROOCOCCALES

Famille des CHROOCOCCACEES, Genre *Microcystis*



(D'après Bourrelly, 1970)

- ① *Microcystis aeruginosa* : colonie à faible grossissement
- ② *Microcystis wesenbergii* : colonie à faible grossissement
- ③ *Microcystis wesenbergii* à fort grossissement

Algues formant des petites boules microscopiques en suspension dans les couches superficielles des eaux stagnantes. Leur prolifération donne à l'eau une coloration bleu turquoise.

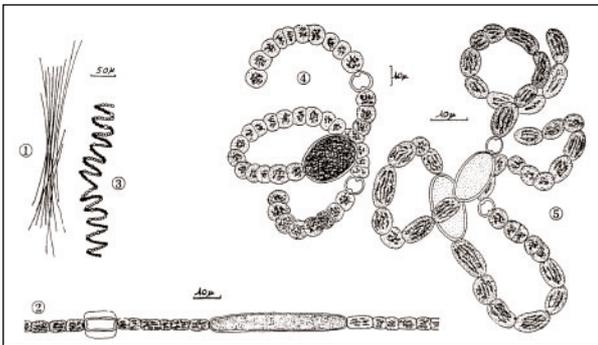


**NOSTOCACEES : ANABAENA SSP.,
APHANIZOMENON SP.**

ALGUES BLEUES

Systématique

CYANOBACTERIES, Ordre des NOSTOCALES
Famille des NOSTOCACEES,
Genre *Anabaena*, *Aphanizomenon*



(D'après Bourrelly, 1970)

- ① Un faisceau de filaments à faible grossissement de *Aphanizomenon gracile*
- ② Filament avec akinète et hétérocyste de *Aphanizomenon gracile* au fort grossissement
- ③ Spire d'*Anabaena spiroïdes* au faible grossissement
- ④ Filament d'*Anabaena spiroïdes* au fort grossissement
- ⑤ *Anabaena flos aquae*

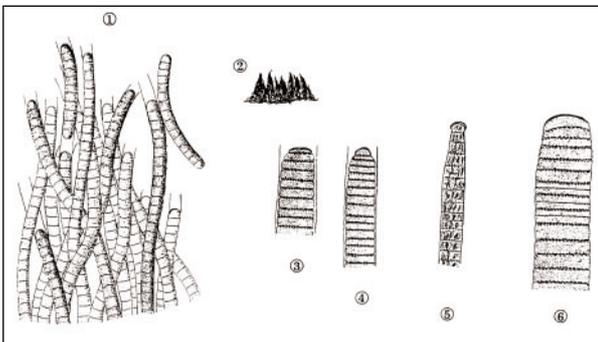
Algues microscopiques planctoniques proliférant dans les couches superficielles, chaudes et bien éclairées des milieux stagnants. Leur prolifération donne à l'eau une coloration bleu-vert.

OSCILLATORIACEES

ALGUES BLEUES

Systématique

CYANOBACTERIES OSCILLAIRES,
Ordre des NOSTOCALES
Famille des OSCILLATORIACEES,
Genre *Lyngbia*, *Oscillatoria*



(D'après Bourrelly, 1970)

- ① Détail d'une colonie de *Lyngbya* sp.
- ② Schéma d'un thalle, vue macroscopique d'oscillaires benthiques
- ③ Ø Deux espèces de *Lyngbya* au fort grossissement : extrémité des filaments et gaines
- ⑤ *Oscillatoria rubescens*
- ⑥ *Oscillatoria limosa*

La plupart des oscillatoriées proliférantes sont benthiques et forment des "mèches" sur les différents substrats. Ces mèches sont constituées de filaments capillaires courts de couleur verte à brune. Une espèce planctonique "*Oscillatoria rubescens*" peut donner une coloration rouge sang à l'eau : sang des bourguignons.

Cyanobactéries

BIOLOGIE

Morphologie

Les Cyanobactéries peuvent être soit benthiques soit planctoniques. A l'intérieur d'un même genre, on rencontre des espèces planctoniques et des espèces benthiques.

Aspect macroscopique

Les espèces benthiques se présentent soit sous la forme de boules gélatineuses (*Nostoc*) ou sous la forme de croûtes, de plaques, de mèches plumeuses (*Oscillatoria*, *Lyngbia*, *Phormidium*). La couleur est relativement variable de bleu-vert pour les premières à noirâtre pour les secondes.

Les planctoniques sont de deux types : soit filamenteuses pour *Anabaena*, *Oscillatoria* et *Aphanizomenon*, soit en forme de petites boules plus ou moins digitées pour *Microcystis*.

Taxonomie

Les Cyanobactéries sont des organismes ayant les caractéristiques de la cellule procaryote, doués de photosynthèse aérobie, semblable à celle des végétaux. Cette bivalence, procaryote et photosynthèse en aérobie, les a rendues difficilement classables. Il en découle le problème du choix de la nomenclature. Ainsi, selon les auteurs et les classifications, elles peuvent être nommées : Cyanobactéries, Cyanophycées (algues bleues) ou plus rarement Schizophycées (algues ayant une reproduction par simple division) ou Myxophycées (algues muqueuses) (Sournia, 1986).

Si les Cyanobactéries sont apparentées aux bactéries par l'absence de noyau différencié (ADN génomique non isolé du cytoplasme) et par l'absence de plaste et de vacuole, elles se différencient des autres bactéries photosynthétiques notamment par une présence de chlorophylle *a* (seule chlorophylle présente chez les Cyanobactéries) et de pigments hydrosolubles : les phycobilines bleues (phycocyanine) et rouges (phycoérythrine).

Reproduction et propagation

Aucune reproduction sexuée n'est actuellement connue, mais il existe des cellules spécialisées qui représentent des formes particulières de reproduction (baeocystes, hormogonies) ou des formes de survie (akinètes).

- les hormogonies se rencontrent dans le cas des espèces se développant en trichomes, ce sont des fragments pluricellulaires détachés d'un filament et faisant l'office de boutures.
- les baeocystes se rencontrent généralement dans le cas des espèces unicellulaires. La cellule végétative grossit, sa paroi s'épaissit. Des divisions cellulaires multiples se produisent, entraînant la rupture de la paroi et de nombreuses baeocystes sont libérées.

- les akinètes sont des spores durables unicellulaires à paroi épaisse. Ces cellules se forment quand les conditions sont défavorables et germent quand les conditions s'améliorent.

Croissance

Bien que certaines espèces benthiques (*Oscillatoria*, *Lyngbia*) démarrent leur développement à la fin de l'hiver (février-mars), la prolifération des espèces planctoniques (*Aphanizomenon*, *Microcystis*) a lieu pendant la période chaude et ensoleillée de l'été.

Biomasse

Les espèces benthiques recouvrent souvent le fond des écosystèmes aquatiques. Souvent des perturbations physiques (crue) réduisent considérablement leur recouvrement. Après trois semaines de conditions favorables, elles peuvent recoloniser le même milieu de façon exhaustive. Les espèces planctoniques colonisent les couches superficielles des eaux stagnantes et peuvent engendrer des teigneurs en chlorophylle *a* de 300 à 500 µg/l.

REPARTITION

Type de milieu

Les espèces planctoniques colonisent les milieux stagnants (lacs, étangs, retenues).

Les espèces benthiques sont rencontrées aussi bien dans les eaux stagnantes que courantes. Elles se développent dans des eaux suffisamment claires, de préférence sur les substrats vaseux pour les Oscillatoriacées, sur les galets ou les blocs pour les Nostocacées.

Répartition des proliférations recensées

La plupart des espèces proliférantes sont signalées sur l'ensemble du territoire français.

Elles sont bien connues :

- de la retenue du Val Joly dans le Nord de la France (Prygiel & Leitao, 1994)
- des retenues de la Loire (Villerest, Grangent) (Michard & al., 1996 ; Aleya & al., 1994 ; Salençon, 1995)
- de nombreux sites de Bretagne (Vezie & al., 1997a, 1997b)
- de certains lacs des Alpes (Nantua, Le Bourget, le Léman) (Feuillade & Orand, 1974 ; Feuillade J. (Ed.), 1985 ; Pelletier & Druart, 1968)
- de quelques lacs du Jura (Narlay, Vouglans) (Vergon & al., 1977)
- des retenues en Lorraine et en Ardennes (Mirgenbach, Vieux-Pré, Lac de Bairon) (Centre de recherches écologiques. Université de Metz, 1992a, 1993a, 1993b)



Nuisances

Le développement massif de Cyanobactéries planctoniques provoque une efflorescence synonyme du terme anglophone "bloom". Cette efflorescence est généralement caractérisée à la fois par une coloration de l'eau en bleu, vert ou rouge, selon la pigmentation des espèces proliférantes et par une réduction importante de la transparence qui peut devenir inférieure à 0,1 m. Selon Barica (1975 et 1987), une teneur en chlorophylle *a*, en été, supérieure à 100 µg/l constitue un fort risque d'efflorescence pouvant être suivie d'une mortalité massive de la colonie.

Lors de la disparition d'un bloom à Cyanobactéries, des phénomènes d'anoxies, liés à la décomposition de l'importante quantité de matières organiques peuvent également avoir de graves conséquences sur l'écosystème. On peut ainsi observer des sursaturations en O₂ dissous en fin de journée dépassant 20 mg/l. Simultanément en fin de nuit, on assiste à des déficits importants avec des valeurs inférieures à 5 mg/l. Cette désoxygénation s'accompagne souvent de l'apparition d'ammoniac, gaz très toxique pour le poisson à des pH élevés.

Toxicité

Non seulement les Cyanobactéries ne constituent pas une nourriture appréciée des consommateurs, mais elles excrètent des toxines qui atteignent la plupart des organismes de l'écosystème. Ces toxines peuvent avoir une action défavorable sur la nutrition et la reproduction et même entraîner la mort des prédateurs (Rothhaupt, 1991).

La plupart des Cyanobactéries proliférantes peuvent produire dans des conditions pas toujours bien définies trois types de toxines : hépatotoxines, neurotoxines et dermatotoxines (Carmichaël, 1988 ; Carmichaël & al., 1985). Les deux premières catégories de toxines ont causé l'empoisonnement d'animaux (bovins, équins, chiens, poissons) dans le monde (Gorham & Carmichaël, 1988). En Europe, les pays scandinaves (Finlande, Suède et Danemark) ont signalé des cas depuis 1933. Mattson & Willen (1985) signalent que 55 % des 27 lacs suédois affectés par des efflorescences montrent des signes de toxicité.

L'homme n'est pas hors d'atteinte de ces toxines à la fois par ingestion de l'eau ou par contact de la peau aux dermatotoxines, des irritations aux cours de baignade sont parfois signalées.

Les hépatotoxines sont connues pour inhiber la formation des phosphatases protéiques chez les mammifères (MacKintosh & al., 1990) et pour être un facteur favorable de développement de tumeurs (Nishiwaki-Matsushima & al., 1992).

Coloration et goûts.

En fonction de leur pigmentation, les Cyanobactéries planctoniques sont capables au cours de proliférations intenses de donner une coloration à l'eau. Elle peut être

rouge lie de vin pour *Oscillatoria rubescens* (sang des bourguignons) et peut aller jusqu'au bleu-vert pour les genres *Aphanizomenon* et *Microcystis*.

En outre, ces proliférations ont pour conséquence de réduire considérablement la transparence de l'eau jusqu'à 0,1 ou 0,2 m et de ce fait l'usage baignade s'en trouve interdit.

Les odeurs de terre et de moisi rencontrées parfois dans l'eau potable sont liées à l'existence du 2 méthylisobornéol et de la géosmine, substances émises par les Cyanobactéries en association avec des actinomycètes (Barnett, 1984). Ces mêmes produits peuvent être absorbés par les poissons par les voies digestives et par les membranes branchiales. Les goûts cités ci-dessus se retrouvent alors dans la chair des poissons et sont généralement connus sous le vocable de «goût de vase». Ces algues sécrètent d'autres substances malodorantes notamment des substances phénolées qui, lors de la désinfection de l'eau, sont transformées en chlorophénols et rendent l'eau impropre à la consommation (Gamrasni, 1986).

ECOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Eclairement

Selon de nombreux auteurs (Whitton, 1973 ; Richardson, 1983 in Smith, 1986 ; Shapiro, 1990 et Smith, 1990 in Jensen & al., 1994 ; Blomqvist & al., 1994), les Cyanobactéries ont de moins grands besoins en lumière pour leur croissance que l'ensemble des microalgues qui ne sont plus compétitives dans des environnements sombres.

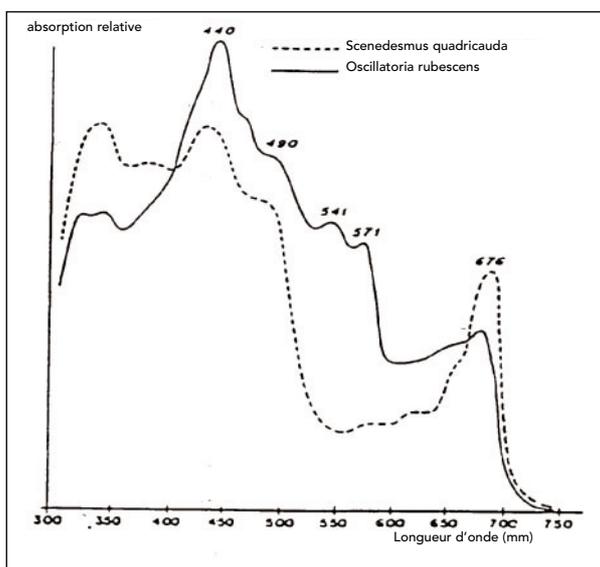
Ce phénomène est lié aux pigments présents chez les Cyanobactéries (phycobilines). La présence dans les Cyanobactéries de phycobilines comme pigments antennaires (capteurs des rayonnements lumineux) peut leur conférer un avantage écologique considérable par rapport aux microalgues dans des conditions de lumière de faible intensité. Ces pigments sont présents uniquement chez les Pyrrophytes et les Cyanobactéries (Feuillade & Davies, 1994). Les phycobilines absorbent les photons dans la zone spectrale de 500 à 650 nm. Cette zone d'absorption est donc complémentaire à celles des caroténoïdes et de la chlorophylle *a* (autres pigments antennaires des Cyanobactéries). Le transfert de l'énergie captée vers les systèmes photosynthétiques de conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique se ferait avec peu de perte (Feuillade & Davies, 1994 ; Leclerc & al., 1995). Les phycobilines sont aussi présentes en fortes concentrations chez les Cyanobactéries se développant sous de faibles intensités lumineuses (Whitton, 1973).

Oscillatoria rubescens, grâce à sa composition pigmentaire (phycocyanine et phycoérythrine), a la capacité d'utiliser tout le spectre lumineux, ce qui peut expliquer qu'un faible éclairement (1500 lux à 20°C) suffise à lui assurer une

Cyanobactéries

croissance maximale (Zimmermann, 1968, in Jaag, 1972). Pour les Chlorophycées, un éclairage de 3000 à 4000 lux et parfois plus, est nécessaire pour leur croissance.

La figure ci-dessous montre le spectre d'absorption lumineuse d'une Cyanobactérie *Oscillatoria rubescens* comparativement à celui d'une algue verte *Scenedesmus quadricauda*.



Spectre d'absorption *in vivo* de la cyanophycée *O. rubescens* et d'une algue verte, *Scenedesmus quadricauda*.

Les pics d'absorption caractéristiques de la phycoérythrine des cellules de l'oscillaire apparaissent à 541 et 571 nm. D'après Feuillade J. (Ed.), (1985).

N.B. : L'énergie lumineuse a été convertie en flux quantique. Ainsi, $1 \mu\text{Einstein} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ correspond à $0,07818 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (in Köhler, 1992).

L'intensité lumineuse est aussi responsable de la distribution verticale des Cyanobactéries. Köhler (1992) a observé que l'apport de lumière est amélioré par la concentration près de la surface d'une grande partie de la population de *Microcystis aeruginosa*.

Microcystis aeruginosa est sensible aux fortes radiations lumineuses, comme toutes les Cyanobactéries, mais elle est capable d'utiliser ces fortes radiations sans que son équipement photosynthétique soit inhibé. La photosynthèse de *Microcystis aeruginosa* est saturée par la lumière à des intensités lumineuses plus élevées que chez la plupart des microalgues. En effet, l'intensité lumineuse de saturation de la photosynthèse (I_k) est de 60 à 100 $\mu\text{Einstein} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ en moyenne chez les algues et de 65 à 100 $\mu\text{Einstein} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ pour les espèces printanières tandis qu'elle est de 101 à 356 $\mu\text{Einstein} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ pour *Microcystis aeruginosa*. Cette espèce supporte mieux de plus fortes intensités lumineuses car son équipement photosynthétique est protégé par des pigments de la famille des caroténoïdes ainsi que par une adaptation physiologique : groupées en colonies, les cellules situées à l'intérieur de cet édifice sont protégées des forts rayonnements lumineux.

Ces observations sont confirmées par Fogg (1972) qui a trouvé que la production de vacuoles gazeuses est plus active à de faibles intensités lumineuses. Boyd & al. (1975) ont montré que de faibles intensités lumineuses conduisent à la formation de vacuoles gazeuses chez *Anabaena variabilis*, Kuetzing. Inversement, de forts flux lumineux peuvent conduire à une diminution du nombre de vésicules gazeuses, accompagnée d'une accumulation de polysaccharides. Ainsi les cellules perdent leur capacité à flotter par augmentation de leur densité (Fogg, 1972). Cette réponse à l'intensité lumineuse rend compte de la stratification planctonique des Cyanobactéries dans les lacs d'eau douce (Whitton, 1973) ainsi que d'une adaptation active aux conditions lumineuses. Les Cyanobactéries sont capables de réguler leur flottabilité en réponse à un changement de leur taux de photosynthèse.

Par ailleurs, des intensités lumineuses trop élevées réduisent et stoppent la fixation de l'azote atmosphérique chez les Cyanobactéries à hétérocystes (Dauta, 1982).

Les nuits longues semblent favoriser la flottabilité et la formation de blooms. Les nuits courtes semblent modifier l'équilibre entre la production et la consommation glucidique des cellules au point de les rendre moins flottantes, ce qui a pour conséquence de mieux les répartir dans la colonne d'eau (Zohari & Breen, 1989). Ces constatations sont en accord avec le fait que la diminution de température, plus importante pour de longues nuits, joue un rôle clé dans le déclenchement du processus d'efflorescence (Barica, 1987).

Température

La température influence grandement la présence de Cyanobactéries dans un écosystème donné. Elle va non seulement déterminer leur biomasse mais aussi elle pourra être l'un des facteurs responsables de l'efflorescence (biomasse en excès à la surface de l'eau). Notons qu'il est possible d'avoir une biomasse assez importante de Cyanobactéries et qu'aucune efflorescence n'ait lieu. En effet, il peut y avoir de très grandes quantités de Cyanobactéries dans un écosystème, s'il n'y a pas d'accumulation en surface, leur présence peut passer inaperçue.

Selon Blomqvist & al. (1994), les Cyanobactéries ont en général une température optimum de croissance plus élevée que les microalgues. A une température supérieure à 20°C, les Cyanobactéries sont les plus compétitives. Pour Reynolds (1984, in Mc Queen & Lean, 1987), les températures élevées du milieu de l'été favoriseraient les Cyanobactéries. Cette hypothèse serait confirmée par Mc Queen & Lean (1987) qui ont montré l'existence d'une corrélation positive entre l'abondance en pourcentage des Cyanobactéries et la température sur le lac Saint George (Ontario). La biomasse relative des Cyanobactéries n'a jamais excédé 3% du total quand la température de l'épilimnion était inférieure à 21°C.



Pour Barica (1987), les températures optimales de croissance sont plus nuancées selon les espèces. En effet, les poussées d'*Anabaena* surviennent lorsque la température de l'eau est aux environs de 15 à 17°C. Pour *Aphanizomenon* et *Microcystis*, leur optimum de croissance est respectivement de 17 à 19°C et de 18 à 21°C. Pour Zohary & Breen (1989), le taux de croissance de *Microcystis aeruginosa* s'effondre quand la température chute en dessous de 15°C.

Pour le genre *Oscillatoria*, les auteurs ont des opinions qui diffèrent quant à l'estimation de sa température optimum de croissance. Pelletier & Druart (1968) déclarent que cet organisme se comporte comme un sténotherme d'eau froide ayant une température optimale décroissante comprise entre 5 et 10°C car le genre se trouvait abondant dans tout le lac Léman au mois de novembre alors qu'il n'y avait pas été décelable vers la mi-septembre.

Staub & Zimmerman (1961 et 1968, in Feuillade J. (Ed.), 1985) ont montré que l'optimum de croissance d'*Oscillatoria rubescens* se situe entre 25 et 30°C et que si cet organisme est visible en surface en hiver et se tient dans des couches plus profondes l'été, ce n'est pas pour des raisons d'optima de températures mais ce serait plutôt l'éclairement qui conditionnerait sa répartition verticale.

Par ailleurs, la température associée à d'autres facteurs serait responsable du déclenchement du phénomène d'efflorescence. Selon Barica (1987), c'est la température qui détermine le moment où l'efflorescence à Cyanobactéries meurt. Malgré des carences avancées en éléments nutritifs, tels que le phosphore, (induisant des signes visibles d'un mauvais état physiologique : couleur jaune pâle, agglutination), les Cyanobactéries peuvent survivre pendant un temps plus ou moins long avant leur dépérissement (Healey & Hendzel, 1976 ; Barica, 1987). Mais à ce stade de carence avancée, les Cyanobactéries sont très sensibles à tout changement défavorable des conditions du milieu tel qu'un abaissement de température de l'eau. Contrairement à l'opinion généralement admise que les dépérissements des Cyanobactéries surviennent par temps chaud et calme (sans vent), les résultats obtenus sur les lacs des prairies canadiennes montrent au contraire que les mortalités se produisent pendant les périodes où la couche nageuse est épaisse, réduisant ainsi l'apport d'énergie solaire ou lors de périodes de fort vent provoquant là aussi un refroidissement soudain de l'eau lié à son brassage. Une explication possible de ce phénomène est donnée par Thomas & Walsby (in Zohary & Breen, 1989) qui ont montré qu'en dessous de 10°C, *Microcystis aeruginosa* perd la capacité de réguler tout mouvement vertical dans la colonne d'eau.

Agitation du milieu, courant

Les Cyanobactéries benthiques affectionnent les zones calmes ou à faible courant (vitesse au fond inférieure à 10 cm/s). Les courants supérieurs à 30 cm/s arrachent cette

couverture biologique et l'évacuent vers l'aval à la dérive (Barbe & Barthélémy, 1995).

Les mouvements turbulents provoqués, soit par la présence de courants, soit par le vent, sont défavorables à la croissance des Cyanobactéries. En effet, la régulation de la densité de la cellule par les pseudo-vacuoles à gaz n'est efficace que lorsque la colonne d'eau est calme. C'est pourquoi les formations de fleurs d'eau sont rencontrées essentiellement dans les lacs ou alors dans des rivières où le débit est ralenti, pour diverses raisons (sécheresse, barrage hydraulique...). Dans le cas de mouvements turbulents, les Cyanobactéries sont dispersées dans toute la couche d'eau. Une partie de la population étant entraînée à des niveaux où l'éclairement ne lui est pas propice, les conditions deviennent défavorables (Sevrin-Reyssac, 1995).

En période d'homogénéisation de la colonne d'eau, la stratification thermique n'existe plus ; or les Cyanobactéries sont adaptées à une stratification stable de la masse d'eau. Köhler (1992) a constaté qu'en période d'homogénéisation naturelle par le vent, la biomasse de *Microcystis aeruginosa* déclinait ou était à peu près constante malgré une intensité lumineuse identique à la période calme. Cette constatation est en accord avec des essais de déstratification artificielle qui ont montré une diminution du taux de croissance de *Microcystis aeruginosa*. Ce taux était néanmoins toujours positif (Reynolds & al., 1984 in Köhler, 1992). Une étude de modélisation de la croissance des Cyanobactéries, réalisée par Howard & al. (1995) montre que ces organismes sont résistants aux périodes d'homogénéisation des lacs et que leur biomasse continue à augmenter mais à un taux bien moins élevé qu'en période calme. Cette étude met en évidence le fait que la croissance des différentes espèces ne répond pas de façon identique selon la profondeur de la couche affectée par la déstratification. Par exemple, la population d'*Anabaena* ne se développe plus quand la profondeur de la zone homogénéisée dépasse 2 mètres. Par contre, les taux de croissance de *Microcystis* sont relativement insensibles aux variations de la profondeur de cette couche homogénéisée tant que celle-ci ne dépasse pas la couche euphotique (Howard & al., 1995).

Pendant ou immédiatement après les périodes de déstratification, la productivité primaire des Cyanobactéries est photoinhibée en surface. L'hypothèse que la quantité de caroténoïdes contenus dans les cellules (formant une protection contre les dommages commis par les ultra-violet) soit diminuée pendant la période d'homogénéisation a été donnée par Howard & al. (1995). Après une période de turbulences, la population a besoin de une à deux journées pour s'adapter aux fortes radiations lumineuses présentes en surface. Les Cyanobactéries ne sont donc pas capables de s'adapter à des conditions intermittentes de déstratification (Steinberg, 1988 in Köhler, 1992).

Profondeur

Les proliférations ont lieu en général dans les profondeurs d'eau faibles (inférieures 2 m). Mais certaines espèces,

Cyanobactéries

comme *Microcystis farlowiana* (Michel & al., 1972) dans le lac du Bourget peuvent supporter plusieurs dizaines de mètres d'eau.

Substrat

Le substrat est composé la plupart du temps d'éléments fins sous forme de vase pour les espèces benthiques filamenteuses, alors que les granulométries les plus grossières (dalles, blocs, sables) accueillent plutôt les espèces à thalle gélatineux.

PARAMETRES CHIMIQUES

pH

Pour des pH élevés, la diversité spécifique phytoplanctonique régresse fortement étant donné que de nombreuses espèces d'algues sont limitées par la faible teneur en CO_2 dissous. L'élévation de pH favorise donc les Cyanobactéries pouvant assimiler les ions carbonates grâce à la présence d'une anhydrase carbonique. En effet, sous des conditions de pH élevé, le CO_2 libre n'est présent qu'à l'état de traces dans l'eau, le carbone inorganique dissous étant principalement sous forme d'ions HCO_3^- .

Selon Whitton (1973), la limite de pH acide pour les Cyanobactéries est comprise entre 4 et 5 car aucune espèce n'a jamais été trouvée dans un habitat de pH inférieur à 4 alors que des microalgues peuvent s'y développer. L'explication donnée est que chez les Cyanobactéries, l'équipement photosynthétique n'étant pas séparé du cytoplasme, les molécules de chlorophylle sont en présence directe des protons. La chlorophylle, molécule très sensible à l'acidité du milieu, est en revanche mieux protégée dans les chloroplastes chez les algues eucaryotes.

Le cytoplasme environnant servant de tampon, ces algues supportent mieux les pH acides que les Cyanobactéries. Si les pH acides (inférieurs à 4) sont défavorables au développement des Cyanophycées, ces organismes semblent adaptés à des pH neutres à basiques (supérieurs à 10). Le pH optimum d'*Aphanizomenon flos-aquae* varie selon la souche utilisée. Pour la souche utilisée par Gentile et Maloney (1969), l'optimum de pH était compris entre 9,4 et 10 (cité dans Whitton, 1973). En culture, *Oscillatoria rubescens* semble adapté à un pH de 7,7 alcalinisé avec du bicarbonate de calcium et en contact avec de l'air normal (0,03 % de CO_2). Cette espèce ne supporte pas un enrichissement à 1 % de CO_2 (en volume), le milieu devenant immédiatement trop acide. La croissance d'*Oscillatoria rubescens* s'accompagne d'une alcalinisation du milieu jusqu'à des pH de 8,5 à 9,0, qui semble lui convenir. Ces constatations en milieu de culture semblent corrélées avec le fait que l'on ne rencontre l'oscillaire que dans des eaux calcaïques pouvant ainsi satisfaire ses exigences vis-à-vis du pH (Feuillade J. (Ed.), 1985).

Besoins en carbone

A des pH élevés, le carbone inorganique dissous est principalement sous forme d'ions hydrogencarbonates

HCO_3^- . Les Cyanobactéries possèdent une anhydrase carbonique qui catalyse la formation du bicarbonate en CO_2 (Feuillade J. (Ed.), 1985 ; Feuillade, 1994). Smith (1982, in Feuillade, 1994) a démontré que certaines espèces de Cyanobactéries peuvent être hétérotrophes. Des essais en culture axénique d'*Oscillatoria rubescens*, montrent qu'il y a assimilation et utilisation d'acides aminés présents dans le milieu à des concentrations naturelles. L'utilisation d'acides aminés peut être un facteur qui permet à *Oscillatoria rubescens* de se maintenir dans des environnements apparemment non favorables à sa croissance.

Les Cyanobactéries sont également capables de réassimiler leurs propres exudats (Feuillade, 1994) ce qui limite la fuite de carbone vers le milieu extérieur.

Des études effectuées sur *Oscillatoria rubescens* (Feuillade, 1994) montrent que la proportion de carbone fixée dans les différentes fractions cellulaires varie selon l'intensité lumineuse. Ainsi à de faibles intensités lumineuses (6 Albedos) 14 % du carbone fixé se retrouve dans les polysaccharides et 60 % dans les protéines tandis que pour de fortes intensités lumineuses (60 Alb.), les proportions sont respectivement de 43 et 48 %. Ainsi, plus l'intensité lumineuse est forte pendant la fixation du carbone, plus il sera métabolisé sous forme de polysaccharides au détriment des protéines (Konopka, 1982). Au cours de cette étude, Feuillade (1994) a également observé l'effet du rapport Carbone sur Azote (C/N) sur *Oscillatoria rubescens*, Cyanobactérie dépourvue d'hétérocyste. En milieu limitant en azote, les polysaccharides sont activement synthétisés tandis que des rapports plus bas de C/N favorisent la formation de protéines.

Besoins en phosphore

Le phosphore est un élément indispensable à la synthèse des acides nucléiques et de l'ATP, mais il a aussi d'autres rôles importants dans les cellules.

Le phosphore est assimilé par les microalgues et Cyanobactéries sous forme d'ions orthophosphates (PO_4^{3-}).

Le phosphore est souvent le facteur limitant la croissance du phytoplancton. Il en résulte une compétition entre les différentes espèces.

Les Cyanobactéries sont également capables d'assimiler des formes diverses de phosphates telles que les polyphosphates ou les composés organiques phosphatés. L'assimilation de ces composés organiques, phosphatés est possible grâce à des phosphatases produites par la membrane cellulaire (Søder & al., 1971, in Dauta, 1982). La production de phosphatase augmente très nettement avec la carence en phosphore (Healey & al., 1975, in Dauta, 1982). *Oscillatoria rubescens* excrète une phosphatase alcaline afin de libérer des ions PO_4^{3-} à partir de matières organiques phosphatées quand l'eau n'en contient pas suffisamment (Feuillade, 1994).

Des réserves de phosphore peuvent être effectuées sous forme de polyphosphates à l'intérieur des cellules. Ces réserves sont utilisées quand le phosphore exogène n'est plus en quantité suffisante pour satisfaire leur croissance.



Ainsi, *Microcystis aeruginosa* ayant plus de capacité à accumuler le phosphore que *Staurastrum luetkemullerii* (Chlorophycée) se développe mieux lorsque l'apport de phosphore est effectué en un seul ajout. Lorsque l'ajout est continu, l'algue verte est plus compétitive car elle se développe plus rapidement que *Microcystis aeruginosa* (Olsen & al., 1989).

Besoins en azote

Le phytoplancton requiert de l'azote en tant qu'élément de base de l'anabolisme des protéines. Les sources d'azote peuvent être diverses : NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ , N_2 , azote organique. La forme ammoniacale est absorbée préférentiellement (Fogg, 1965, in Dauta, 1982) mais les nitrates sont la forme la plus fréquente d'azote minéral dans les eaux naturelles normalement oxygénées (Dauta, 1982).

Certaines Cyanobactéries comme *Oscillatoria rubescens* peuvent assimiler de l'azote organique sous forme d'acides aminés (Feuillade, 1994). Les Cyanobactéries fixatrices d'azote sont capables d'utiliser l'azote atmosphérique lors d'un déficit en azote minéral dissous dans le milieu. La capacité des Cyanobactéries à hétérocystes à fixer l'azote atmosphérique représente un avantage sur les espèces dépourvues d'hétérocyste ainsi que sur les algues vertes quand la concentration en azote inorganique du milieu est basse ou quand le rapport azote total sur phosphore total (NT/PT) est bas (Paerl, 1988, in Jensen & al., 1994 ; Smith, 1983). Des expériences menées en laboratoire par Leonardson (1984) ont montré sur *Anabaena flos-aquae* que la présence d'ions ammonium et nitrates inhibent la formation de nouveaux hétérocystes mais que la nitrogénase existante continuait à fonctionner. Les ions ammonium provoquent une inhibition de la formation d'hétérocystes plus prononcée que celle due aux ions nitrates.

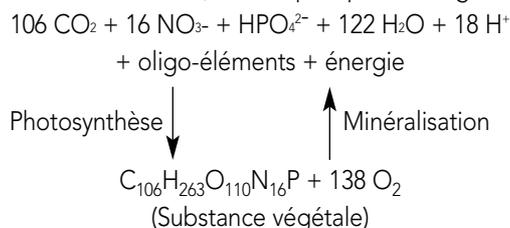
Les Cyanobactéries non-hétérocystiques mais possédant des pseudo-vacuoles à gaz, peuvent descendre dans la colonne d'eau afin de se placer dans une zone plus riche en azote étant donné qu'il y a pénurie en cet élément dans la couche d'eau superficielle due à la consommation par la forte densité algale en surface. Quand l'azote est en excès dans le milieu, il y a synthèse de protéines (associées aux pigments) qui seront par ailleurs utilisées quand les ressources exogènes en azote seront limitantes pour la croissance (Allen, 1984, in Feuillade & Davies, 1994).

Le rapport azote/phosphore

Dans une analyse basée sur 17 lacs, Smith (1983) montre une relation entre le rapport NT/PT et la présence de Cyanobactéries. En effet, les Cyanobactéries ont tendance à former des blooms quand le rapport NT/PT (en masse) de l'épilimnion se situe en dessous de 29/1 tandis que les Cyanobactéries sont rares quand le ratio est supérieur à cette valeur. Fleet & al. (1980, in Smith, 1983) trouvent que les espèces de Cyanobactéries fixant l'azote atmosphérique sont typiquement associées aux lacs ayant un rap-

port N/P inférieur à 10/1 (en masse) et sont pratiquement absentes des lacs ayant un ratio plus élevé. Ces conclusions reposent sur des données de présence ou d'absence plutôt que sur des mesures quantitatives de dominance.

Mc Queen & Lean (1987), ne trouvent aucune corrélation entre l'abondance des Cyanobactéries (en pourcentage) et le rapport NT/PT sur le lac Saint-George. Ceci peut être dû au fait que plus de 80 % de l'azote total est sous forme particulaire dans ce lac. Toutefois, ces auteurs montrent des corrélations négatives entre le pourcentage de Cyanobactéries et l'un des facteurs suivant : nitrates, azote inorganique total (NIT), rapport nitrates/phosphore total (NO_3^-/PT). La plus forte corrélation est celle reliant l'abondance des Cyanobactéries avec les nitrates. Les données recueillies suggèrent que quand la concentration en nitrates est supérieure à 100 mg/l, les Cyanobactéries ne sont jamais abondantes. Des résultats similaires ont été obtenus dans les lacs Erié et Huron par Scirelske & Roth (1973, in Mc Queen & Lean, 1987). En effet *Anabaena* n'a jamais été abondant quand la concentration en nitrates était supérieure à 55 µg/l. La relation entre le rapport NO_3^-/PT et le pourcentage de Cyanobactéries montre une tendance similaire : quand NO_3^-/PT devient supérieur à 5, les efflorescences à Cyanobactéries ne sont jamais observées. Selon l'équation de Redfield, un rapport N/P (masse) de 7, soit un rapport N/P (atomique) de 16, est nécessaire pour assurer une photosynthèse maximale. Dans ce rapport, l'azote et le phosphore doivent être sous des formes directement assimilables (azote et phosphore inorganiques).



Si le rapport N/P est supérieur à 7, le phosphore est limitant tandis que s'il est inférieur à cette valeur, c'est l'azote qui sera le facteur limitant de la photosynthèse à moins que l'organisme ne soit capable de fixer l'azote atmosphérique. Dans un milieu déficitaire en azote, un organisme ayant cette capacité, tel que les Cyanobactéries à hétérocystes, sera avantagé par rapport aux autres organismes photosynthétiques.

En 1986, Smith ayant étudié les facteurs déterminant la biomasse relative des Cyanobactéries dans 22 lacs du monde entier, montre que le rapport NT/PT n'est pas suffisant pour expliquer la dominance des Cyanobactéries dans les lacs et que d'autres facteurs peuvent intervenir. Il a donc décidé d'introduire le facteur lumière dans ces analyses de régression linéaire multiple. Les résultats qu'il obtient sont les suivants :

- pour un rapport constant NT/PT, la biomasse relative des Cyanobactéries augmente lorsque la lumière disponible diminue,

Cyanobactéries

- à un niveau constant d'intensité lumineuse, la biomasse relative des Cyanobactéries augmente lorsque le rapport NT/PT diminue.

Pour Trimbee & Prepas (1987), les analyses effectuées sur les lacs de l'Alberta tendent à montrer que la concentration en phosphore total (PT) peut s'avérer un indicateur des biomasses relatives et totales des Cyanobactéries aussi valable que le rapport NT/PT ou la concentration en azote total (NT). Selon ces auteurs, la dominance des Cyanobactéries à des rapports NT/PT bas est plutôt due à une augmentation du PT plutôt qu'à la diminution du NT/PT.

RELATION AVEC LES AUTRES ORGANISMES

Compétition avec les autres groupes algaux

La présence de Cyanobactéries perturbe la croissance des autres groupes, principalement les chlorophycées, par compétition vis-à-vis de deux éléments vitaux : la lumière et les nutriments. La prolifération des différentes espèces va entraîner un épuisement du milieu en sels minéraux, principalement en phosphore et azote ainsi qu'une diminution de la lumière reçue par l'augmentation de la turbidité du milieu.

Les Chlorophycées sont les organismes entrant le plus en compétition avec les Cyanobactéries car elles se développent au même moment (en été) et ont des besoins en phosphore et azote assez proches. Ainsi, selon les conditions physico-chimiques du milieu, l'un ou l'autre des deux groupes sera avantagé. Par ailleurs, les chlorophycées étant un aliment de choix pour le zooplancton et les Cyanobactéries constituant plutôt une impasse trophique (Balvay, 1980), ces dernières se trouvent alors particulièrement favorisées par la nature.

Enfin, il semble, selon Sevrin-Reyssac & Pletikosic (1990), que les Cyanobactéries soient capables de produire des substances stimulant leur propre croissance et inhibant celle des autres groupes.

Ainsi, la présence de Cyanobactéries dans un écosystème perturbe la croissance des algues par compétition pour les nutriments et la lumière mais aussi par l'excrétion de substances toxiques.

Prédation par des animaux phytophages

Les Cyanobactéries perturbent la chaîne alimentaire d'un écosystème selon plusieurs modalités :

- par la présence d'une paroi mucilagineuse, elles ne sont pas des organismes permettant le broutage par le zooplancton brouteur ou filtreur. Ainsi, le zooplancton, placé dans un bloom de Cyanobactéries ne va pas pouvoir s'en nourrir. Il va donc mourir d'inanition au milieu de cette nourriture très abondante mais inadaptée.

Microcystis aeruginosa a été utilisé par Hanazato & Yasuno (1987) pour évaluer sa potentialité à nourrir *Moina micrura* (Cladocère). L'étude montre que le Cladocère croît un peu mais qu'il ne se reproduit pas. Par contre, les produits de décomposition de *Microcystis* semblent être utilisés par le zooplancton comme une source importante de nourriture. Le fait de ne pas être ingéré par le zooplancton entraîne que ce dernier ne pourra pas se développer ni se reproduire. Les organismes se nourrissant de ce zooplancton ne vont plus avoir suffisamment de nourriture pour survivre. En fait c'est toute la chaîne alimentaire qui est affectée, c'est pourquoi les blooms à Cyanobactéries sont ainsi considérés comme des impasses trophiques (Balvay, 1980).

- Le second effet des Cyanobactéries est l'excrétion de toxines qui inhibent la plupart des organismes de l'écosystème. Ces toxines peuvent avoir une action défavorable sur leur nutrition et leur reproduction, pouvant même entraîner leur mort (Rothhaupt, 1991). Des organismes aussi divers que les anodontes, les chironomes, les limnées (Gevrey & al., 1972), les daphnies (Jungmann & al., 1991 ; Lampert, 1981), les rotifères (Rothhaupt, 1991) et les poissons sont plus ou moins sensibles aux toxines excrétées dans le milieu par *Microcystis*. Selon Lampert (1981), les toxines excrétées par *Microcystis aeruginosa* constituent une réaction de défense contre le broutage par les organismes planctonophages.

B I L A N

La prolifération des Cyanobactéries benthiques est souvent à rapprocher de conditions particulières telles que la transparence élevée de l'eau ou des écoulements ralentis et l'absence de compétition avec d'autres végétaux (macrophytes).

En revanche, la dominance de la communauté planctonique par les Cyanobactéries est la caractéristique de nombreux écosystèmes aquatiques eutrophisés. Malgré plusieurs décennies de recherches, les raisons de leur prolifération n'ont pas encore été totalement élucidées.

Selon Shapiro & Petterson (1990 et 1993, *in* Blomqvist & *al.*, 1994), sept facteurs peuvent expliquer la dominance des Cyanobactéries dans les lacs eutrophes pendant le milieu et la fin de l'été.

- La température de l'eau : Les Cyanobactéries ont en général des températures optimales de croissance plus élevées que l'ensemble des microalgues qui sont en général dominées à des températures supérieures à 20°C.
- La lumière : Les Cyanobactéries ont des besoins en lumière plus faibles que les autres microalgues.
- Le rapport NT/PT : les Cyanobactéries, avec ou sans la capacité de fixer l'azote atmosphérique, sont favorisées par des rapports NT/PT bas (inférieurs à 7/1).

- La migration verticale : par leur capacité à former des pseudo-vacuoles à gaz, ainsi que d'accumuler des polysaccharides, les Cyanobactéries contrôlent leur migration verticale ce qui leur permet d'optimiser leur activité photosynthétique en se plaçant dans une zone où l'apport d'énergie lumineuse et de nutriments est optimal.
- Le broutage par le zooplancton : le zooplancton, pour plusieurs raisons (enveloppe mucilagineuse, toxicité potentielle, taille des cellules...) ne consomme pas ou peu les Cyanobactéries. Par contre, le zooplancton élimine les algues compétitrices des Cyanobactéries, ce qui favorise la croissance de ces dernières.
- Le pH / teneur en CO₂ : Les Cyanobactéries, par leur capacité à utiliser les ions bicarbonates dominent les microalgues quand les teneurs en CO₂ sont faibles (pH élevés).
- Le stockage du phosphore et de l'azote : les Cyanobactéries sont capables de stocker l'azote et le phosphore, ce qui leur permet de supporter des périodes où ces éléments sont déficitaires dans le milieu.

Les principales conséquences du développement et du dépérissement des blooms à Cyanobactéries sont la diminution de la teneur en oxygène dissous ainsi que la production de toxines.



ALGUES FILAMENTEUSES

Cladophora sp.

Vaucheria sp.

Spirogyra sp.

Hydrodictyon sp.

ALGUES FILAMENTEUSES

Les peuplements d'algues filamenteuses représentent une composante importante de la végétation aquatique fixée. La plupart de ces algues sont benthiques, d'autres ne sont fixées sur leur substrat que pendant une partie plus ou moins longue de leur cycle. Elles se rencontrent dans des milieux très diversifiés et participent à la dynamique spatiale et temporelle de ces milieux. Elles peuvent même dominer les peuplements de certains secteurs de cours d'eau ou de plans d'eau.

Comme les autres macrophytes, elles assurent divers rôles tels que la production primaire, la régulation chimique par fixation d'azote par exemple, la stabilisation des substrats, des habitats pour de nombreux organismes épiphytes etc...

La plupart des algues benthiques d'eau douce sont des algues vertes (Chlorophycées). On rencontre également des algues brunes (Xanthophycées), rouges (Rhéophycées). Ce sont des organismes photoautotrophes possédant de la chlorophylle a et d'autres types de chlorophylles (b, c, d), selon les groupes ainsi que divers pigments. Elles peuvent avoir un mode de reproduction sexuée et possèdent alors des structures reproductives unicellulaires.

Bien que ces groupes montrent de grandes différences chimiques et génétiques, ils ont en commun plusieurs formes semblables de croissance. Les formes benthiques semblent conférer des avantages pour la compétition au cours des différentes étapes du développement.

CHOIX DES ESPÈCES

Parmi les différentes algues benthiques, quatre genres ont été étudiés, en fonction de l'importance des nuisances qu'ils peuvent provoquer, et du type de développement qu'ils illustrent.

- Les cladophores, **Cladophora sp.** (Chlorophycées), constituent le groupe majeur d'espèces pouvant poser des problèmes particulièrement importants sur le plan des nuisances et par l'étendue de leur répartition géographique, aussi bien en France qu'en Europe et plus généralement dans les milieux aquatiques tempérés de l'hémisphère Nord. On peut également citer le genre *Rhizoclonium*, qui appartient au même ordre des Siphonocladales que les cladophores, et qui présente une structure filamenteuse voisine et des développements importants de filaments atteignant plusieurs mètres.

- Les vauchéries, **Vaucheria sp.** (Xanthophycées), sont souvent rencontrées associées aux cladophores ou dans des milieux assez semblables. Leurs colonies forment généralement des coussinets fixés sur le substrat, sur les macrophytes, voire sur les cladophores.
- Les spirogyres, **Spirogyra sp.** (Chlorophycées), sont souvent situées dans la tranche d'eau, et sont rarement fixées.
- L'algue **Hydrodictyon reticulatum** a la particularité de former d'importants réticules de cellules pouvant créer un maillage dense dans la masse d'eau ou à la surface.

Étant donné l'importance du genre *Cladophora*, une bibliographie assez conséquente existe à son sujet, notamment sur ses facteurs de développement. Les références rencontrées dans la littérature sont moins abondantes pour les autres genres, ce qui explique l'inégale densité des informations recueillies.

Par ailleurs, comme il a été précisé dans l'introduction générale, de nombreux documents existent qui ne font référence qu'au groupe "algues filamenteuses", sans précision particulière sur le ou les genres d'algues concernés. C'est ainsi que l'on trouve fréquemment sur le territoire français des cartes de répartition s'arrêtant à ce niveau de détermination (Agence R.M.C., 1988, 1992, 1996, Guyot 1994, Gaucher 1995) qui permettent de cerner les secteurs touchés sans aller dans le détail.

Par contre, d'autres types d'études sont plus précis, comme les rapports sur les proliférations algales du Jura (SRAE Franche-Comté 1989, 1990, 1991) et l'étude sur les algues filamenteuses du Bassin Seine-Normandie (Aqua-scop, 1989).

On trouve également d'autres travaux où il est question des algues macrophytiques en cours d'eau, avec une quantification de leur recouvrement, ce qui permet de juger de leur prolifération éventuelle. On peut citer les travaux de Grasmück (1994), de Haury & al. (1996), de Peltre & al. (1993), et très récemment le bilan de l'application du protocole M.E.V. sur 12 cours d'eau français (Jaffré & Haury, 1996), etc.

Les principaux documents de détermination sont ceux de Bourrelly (1968, 1990).

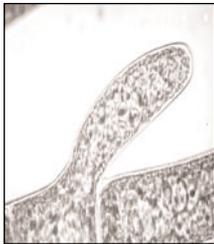
Un document très utile d'identification des genres d'algues, et bien illustré avec des planches couleur (Rodriguez & Vergon, 1996), présente de plus quelques éléments de biologie et d'écologie de ces genres.



CLADOPHORA SP. KUTZING CLADOPHORE

Systématique

CHLOROPHYCEES, Ordre des SIPHONOCLADALES
Famille des CLADOPHORACEES, Genre *Cladophora*



Début de ramification



Morphologie

- Thalle buissonnant de couleur verte
- Longs filaments pouvant atteindre plusieurs mètres
- Filaments très ramifiés, le type et l'intensité de la ramification pouvant varier
- Cellules allongées à nombreux noyaux, présentant un plaste réticulé à nombreux pyrénoides

Biologie, écologie

- Croissance rapide
- Milieu courant et peu profond
- Eaux bien éclairées, alcalines, bien minéralisées dont la température peut croître rapidement
- Abondance non liée à de fortes conditions de trophie
- Substrat à granulométrie grossière
- Forte compétition vis-à-vis d'autres algues ou phanérogames

BIOLOGIE

Morphologie

(Bourrelly, 1990 ; Rodriguez & Vergon, 1996)

Aspect macroscopique :

Les cladophores se présentent sous la forme d'un thalle buissonnant filamenteux, de couleur verte, parfois très ramifié, unisériel, souvent fixé par sa base dans son jeune âge, puis librement flottant.

Le thalle est fixé à la base par des rhizoïdes de fixation.

Il peut se présenter sous divers aspects, depuis la petite touffe (forme encroûtante) jusqu'à la formation de queues de filaments chevelus (forme herbier) de grande longueur pouvant atteindre plusieurs mètres. A côté des formes ramifiées arbusculaires, existent des espèces sphériques dont le thalle a la forme d'une balle. L'action mécanique des vagues engendrerait cette forme particulière.

Aspect microscopique :

Les articles sont cylindriques, allongés, présentant de nombreux noyaux et un chloroplaste pariétal réticulé avec de nombreux pyrénoides (Bourrelly, 1990).

Il existe un grand degré de variation morphologique en réponse aux conditions environnementales, notamment aux conditions hydro-dynamiques, et à l'âge de la plante ; ainsi chez *Cladophora glomerata*, l'évolution du rapport entre croissance apicale et intercalaire peut varier notablement.

Deux formes de *Cladophora glomerata* morphologiquement distinctes ont été isolées des Grands Lacs (U.S.A.), la forme estivale et la forme automnale. Cette dernière est d'aspect plus épais et plus rude, avec quelques différences ultrastructurales (Wong & Wainwright, 1993).

Taxonomie

L'identification des espèces de cladophores est délicate au sein du genre, car les critères sont de nature quantitative (comme la taille des cellules apicales), représentés par des expressions variables se chevauchant entre espèces (Van den Hoek, 1982).

Les caractères les plus évidents sont le nombre de ramifications et le développement de la croissance intercalaire et apicale.

Le nombre de ramifications varie, de peu fréquentes à profuses (Whitton, 1970). Mais la difficulté réside dans le degré de variation morphologique cité ci-dessus. De même, certains détails structuraux comme les chloroplastes de *Cladophora glomerata* peuvent montrer des variations importantes de densité au sein d'une même espèce en fonction de l'intensité lumineuse.

Cladophora

Le genre renferme 9 espèces d'eau douce (Van den Hoek, 1963).

Dans la littérature, *Cladophora glomerata* est l'espèce citée le plus fréquemment. Mais certains critères de détermination peuvent la faire confondre avec d'autres.

Des cultures en laboratoire, couplées à des collections *in situ*, pourraient permettre d'améliorer une identification délicate. Des techniques moléculaires et cytologiques peuvent apporter des informations complémentaires (Dodds & Gudder, 1992).

Le genre *Rhizoclonium sp.* appartient à la même famille que *Cladophora*. Il en est très proche par sa structure. La différence essentielle avec les cladophores est un taux de ramification très faible, voire quasiment absent, et la présence de peu de noyaux. On le rencontre dans des milieux très proches de ceux des cladophores en cours d'eau.

Reproduction et propagation

La multiplication asexuée chez *Cladophora sp.* s'effectue par zoospores végétatives à 4 fouets. La reproduction sexuée est une isogamie à gamètes à 2 fouets (Bourrelly, 1990). Il existe une alternance régulière entre une génération productrice de gamètes et une génération productrice de zoospores. Mais un doute semble exister sur la production de zygotes viables, avec uniquement observation de zoospores (Whitton, 1970).

Quelques espèces de cladophores forment des akinètes, mais ni les facteurs stimulant leur production ni leur importance écologique ne sont vraiment connus.

La plupart des espèces de cladophores se fixent par des rhizoïdes ramifiés multicellulaires. Ces crampons basaux peuvent servir de structure de résistance, à partir desquels de nouvelles pousses peuvent démarrer. Ils peuvent résister à un dessèchement temporaire (Usher & Blinn, 1990), mais le recouvrement de la biomasse en pâtit.

Principalement en cours d'eau, les cladophores peuvent se détacher de leur substrat original. La longueur des filaments peut les rendre plus sensibles à l'influence de la turbulence. Les fragments vont dériver jusqu'à retrouver un support et peuvent alors continuer d'avoir une activité photosynthétique. Cette masse en dérive peut constituer un moyen de colonisation passif important.

Les facteurs stimulant la zoosporogénèse chez *Cladophora glomerata* englobent des températures élevées, des photopériodes raccourcies et une limitation en vitamines (Hoffman & Graham, 1984). Cette situation peut apparaître avec les phénomènes d'auto-ombrage lors de fortes densités de biomasses, ou à l'intérieur de micro-habitats où peuvent se loger des fragments de thalles détachés de leur origine. Ceci peut permettre à l'espèce d'aller coloniser des milieux où des conditions d'éclairement plus favorables permettront un développement végétatif. D'ailleurs pendant cette période de reproduction, il y a

lyse des cellules-mères et déclin temporaire de la biomasse algale.

Cycle saisonnier, croissance

Whitton (1970) résume de façon générale le cycle saisonnier de *Cladophora glomerata* dans les cours d'eau tempérés : au printemps, les filaments résiduels, à paroi épaisse, qui ont passé l'hiver démarrent la production de branches supérieures. Cette croissance se développe rapidement pour de fortes intensités lumineuses et une température de l'eau atteignant 10 °C. La croissance est alors maximale au début de l'été. Puis les biomasses régressent et le taux de croissance végétative se ralentit. À l'automne, il y a généralement une autre période de croissance rapide pouvant donner lieu à des biomasses importantes.

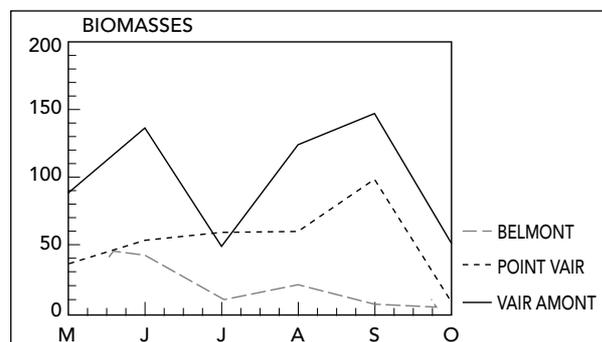
Au cours de l'été, quelques cellules peuvent produire des zoospores, qui s'installent sur les rochers et produisent de nouveaux filaments qui génèrent une bonne partie de la biomasse automnale. À la fin de l'automne, les parties supérieures se détachent et les fragments basaux restent fixés sur les rochers.

De plus, des akinètes peuvent se former à différentes saisons, qui germeront lors de conditions favorables pour une rapide croissance végétative.

Ces deux formes de croissance s'illustrent dans les Grands Lacs : la première population démarrante au printemps provient des filaments qui ont passé l'hiver et se développe en herbiers de pleine eau, la seconde apparaissant au début de l'été provient de la croissance des spores, et s'installe en une frange robuste au niveau de l'eau (Jackson, 1988).

Ce type de cycle est mis en évidence dans les populations de *Cladophora glomerata* de la région du Haut-Doubs (Rodriguez & Vergon, 1996), ainsi que sur l'amont du Vair (Centre de recherches écologiques, 1990a) :

Evolution des biomasses végétales de *Cladophora* sur le cours amont du Vair (en g de Poids sec/m²). Mai-Oct. 88



Des variations sont reportées sur ce cycle bimodal théorique, notamment la non-apparition de deux pics de production. Ce phénomène peut être lié à des crues printanières qui ralentissent fortement le développement précoce (Nauleau, 1988). Il peut y avoir également compétition pour le milieu avec les plantes supérieures et ap-



parition tardive des cladophores, notamment sur les sites à renoncules qui sont des espèces à développement printanier précoce.

Biomasses

Les références existant au niveau français sur les estimations quantitatives de cladophores sont peu fréquentes. Comme pour les autres algues filamenteuses, le critère le plus fréquent est le pourcentage de recouvrement.

Celles-ci atteignent généralement des pourcentages de recouvrement inférieurs à 70 % et paraissent par là moins couvrantes que *Vaucheria* sp. (Grasmück, 1994). Par contre les biomasses peuvent être plus conséquentes.

Les biomasses mesurées peuvent être très importantes, de l'ordre de 1 à 2 kg de poids frais, soit environ 100 g de poids sec au m² comme sur le Vair (Peltre & al., 1993). Cela correspond aux valeurs maximales citées par Whitton (1970). Mais elles peuvent atteindre des valeurs maximales nettement supérieures, ainsi en Franche-Comté 3 kg poids frais /m² de cladophores, 6 kg de *Rhizoclonium* sp. (DIREN Franche-Comté, 1994). Sur le bassin du Doubs en 1972 ont même été recensées des biomasses de 3 kg de poids frais produites sur une période de 10-15 jours (SRAE Franche-Comté, 1989) et des équivalences de plus de 100 tonnes de biomasses fraîches par kilomètre en 1989 (Rodriguez & Vergon, 1996).

REPARTITION

Type de milieu

Les cladophores dominent souvent les communautés algales benthiques marines et d'eau douce. On peut en rencontrer dans des milieux de qualité variable, depuis les lacs oligotrophes jusqu'à des habitats hautement eutrophes (Dodds & Gudder, 1992).

Nous nous contenterons de nous intéresser au milieu d'eau douce, où les cladophores colonisent des milieux variés, surtout en cours d'eau, et plus rarement en plan d'eau.

Répartition des proliférations recensées

Le genre *Cladophora* sp. est un genre ubiquiste distribué dans le monde entier depuis les zones arctiques à tempérées.

On le rencontre fréquemment sur les cours d'eau du réseau hydrographique français principalement calcaires, marneux et marno-calcaires, associé ou en alternance avec *Vaucheria* sp. L'application du protocole M.E.V. sur 12 cours d'eau français met en évidence divers secteurs touchés (Jaffré & Hauray, 1996).

- Ces algues constituent le problème dominant du bassin Rhône-Méditerranée-Corse (Agence de l'Eau RMC 1988, 1992, 1996), surtout sur les cours d'eau du Jura et principalement des bassins du Doubs, de la Loue, du Des-

soubre particulièrement touchés (S.R.A.E. Franche-Comté, 1989, 1990, 1991), de la Côte d'Or comme le bassin de la Tille (Ecolor, 1993), du Rhône en amont de Lyon, notamment à Pierre-Bénite (Keller, 1997), et ponctuellement des cours d'eau méditerranéens comme la Durance (Khalanski & al., 1990) et alpins. Des études récentes complètent les informations sur de nombreuses rivières eutrophisées comme le Doubs et le Drugeon, le Dessoubre, le Cusancin, la Loue, la Cuisance et la Furieuse (AREA, 1997), ainsi que la Bouzaize (Aquascop. Nancy, 1997).

- Le bassin Rhin-Meuse présente aussi de nombreux secteurs présentant de tels développements : la Meuse et le Vair amont, des cours d'eau du bassin de la Seille, l'Albe, le Colon, la Rotte, le Rupt de Mad,... (Centre de recherches écologiques, 1988, 1990a, 1992b).
- Sur le bassin Seine-Normandie quelques secteurs calcaires du bassin supérieur de la Marne (Cellule d'Application en Ecologie, 1990), de la Seine comme l'Aube et l'Aujon (Aquascop, 1989 ; Leleu, 1989) sont touchés. On peut citer également l'aval du barrage de Rabodanges sur l'Orne (Bouchareychas, 1995 ; Hauray & al., 1996a).
- Sur le bassin Loire-Bretagne, plusieurs cours d'eau sont concernés (Codhant, 1991) dans différents départements tels l'Indre et le Cher (Sauret, 1995). Citons aussi la Rance (Hauray & al., 1996a).
- Les bassins Artois-Picardie (Guyot, 1994) présentent quelques secteurs touchés comme les cours d'eau Aa, le Scarpe, la Canche, l'Avre et la Bresle etc... et quelques canaux.
- Le Bassin Adour-Garonne est affecté par les algues filamenteuses sur divers secteurs dont le canal du Midi (Bosca & Dauta, 1992) et le Tarn (S.I.E.E., 1994-95).

Nuisances

Depuis une trentaine d'années, est apparu un nombre important de problèmes liés aux intenses développements de ces algues, notamment en cours d'eau et en relation fréquente avec l'augmentation du niveau de l'eutrophisation des milieux.

Les nuisances générales engendrées par les algues filamenteuses sont souvent le fait des cladophores, tant sur les nuisances physiques (Pierre, 1972), esthétiques et l'impact de leur prolifération sur les paramètres physiques du milieu : perturbation des cycles d'oxygène et de pH (Gosse 1989, Area 1993), mortalité de poissons et apparition de goûts indésirables dans l'eau de boisson (SRAE Franche-Comté, 1988).

ECOLOGIE

On rencontre dans la littérature des données sur l'écologie du genre *Cladophora* telles que les revues de Whitton (1970), de Nauleau (1988) et de Dodds & Gudder (1992).

Cladophora

Des études plus spécifiques prennent en compte les caractéristiques de certaines espèces de cladophores, dont la plus fréquente et la plus répandue est *Cladophora glomerata*.

PARAMETRES PHYSIQUES

Eclairement

La lumière joue fréquemment le rôle de facteur limitant lors de faibles intensités lumineuses.

Pour les cladophores, Whitton (1970) recense de nombreuses références bibliographiques relatives à leur affinité pour les fortes luminosités. Il précise qu'en plus de la notion d'intensité, la composition spectrale de la lumière n'est pas négligeable.

Sur les cours d'eau calcaires du Bassin Seine-Normandie (Aquascop, 1989) le paramètre "fort éclairement" a été corrélé à de fortes biomasses de cladophores dans 60-80 % des situations.

De nombreuses expérimentations ont été effectuées dans la région des Grands Lacs montrant l'influence de l'éclairage sur la photosynthèse avec augmentation de la production de matière vivante avec l'intensité lumineuse (Graham & al., 1982).

Des expérimentations réalisées sur les besoins en lumière pour la croissance et la photosynthèse de macro-algues confirment les conditions naturelles de colonisation d'un cours d'eau allemand (Leukart & Hanelt, 1995) : la croissance de *Cladophora glomerata* n'est pas saturée à des taux de flux de 100 μmol de photons / m^2/s contrairement au genre *Batrachospermum sp* caractéristique de secteur ombragé. Les besoins pour la photosynthèse sont importants à savoir en culture, saturation à 67 μmol et à 190 μmol de photons / m^2/s , pour la cladophore du cours d'eau.

L'effet d'auto-ombrage provient de l'augmentation de l'épaisseur du thalle, ainsi que de la couverture épiphytique des filaments qui peuvent masquer considérablement la pénétration de la lumière. De même les mouvements des eaux turbulentes modifient constamment le degré d'éclairage des filaments.

Dodds & Gudder (1992) précisent qu'en plus des habitats très éclairés, on peut également les rencontrer dans des habitats ombragés. Leleu (1989) corrèle de fortes productions à des milieux bien éclairés, et remarque qu'en habitat ombragé, leur développement est limité. L'absence de cladophores sur les sites du Doubs ombragés en permanence (Nauleau, 1988) confirme ces remarques.

Hoffman & Graham (1984) étayaient cette influence positive de l'intensité lumineuse sur la production et démontrent en plus son rôle inverse sur la zoosporogénèse. Une réduction de la photopériode stimule de plus cette dernière. D'ailleurs pendant cette période de reproduction, il y a un déclin temporaire de la biomasse algale.

Un fort éclairage est favorable à la croissance et à l'apparition de fortes biomasses. Par contre, l'ombrage et une courte photopériode favorisent la zoosporogénèse.

Température

Le facteur température est avec la lumière un facteur déterminant pour le développement des espèces.

Whitton (1970) rapporte que la gamme permettant le développement de *Cladophora glomerata* se situe entre 6-30 °C, avec une croissance optimale pour 15-25 °C. Les travaux de Sheath & Cole (1992) indiquent une gamme de température variant de 0-30 °C, avec un maximum de fréquence entre 15-20 °C.

Il peut cependant être rencontré dans des milieux présentant des températures plus extrêmes en zones tropicales ou désertiques (Whitton, 1970).

La température de 10 °C est régulièrement citée comme température d'apparition des cladophores dans le milieu au printemps (Nauleau, 1988). Cet auteur le confirme dans ses observations sur le Doubs avec un optimum de développement vers 20-24 °C.

• Rôle sur la physiologie

En culture expérimentale, la production de biomasse de *Cladophora glomerata* est maximale pour 25°C (Hoffman & Graham, 1984), voire pour 28-31°C (Lester & al., 1988).

La température influe également sur la sporogénèse dont le maximum apparaît entre 15 et 20 °C (Hoffman & Graham, 1984).

Une élévation de température est assez fréquemment mise en cause dans le déclin estival que présentent certaines populations de cladophores (Whitton 1970 ; Dodds & Gudder, 1992). Wong & al. (1978) ont remarqué en cours d'eau la non capacité de *Cladophora glomerata* de se maintenir à des températures supérieures à 23,5 °C, expliquant ainsi le développement du potamot pectiné à ces périodes qui prend le relais.

De nombreuses expérimentations ont été menées, notamment pour expliquer ce phénomène dans la région des Grands Lacs. Les résultats sont parfois contradictoires : Graham & al. (1982) ont montré pour le lac Huron une diminution de la photosynthèse au-delà de 14 °C. Mais Mantai (1987) sur le lac Erié et Lester & al. (1988) sur le lac Michigan observent que photosynthèse et respiration s'adaptent à la température et ne sont pas responsables du phénomène de déclin estival.

Dodds & Gudder (1992) tentent d'expliquer ces résultats par l'intervention d'autres facteurs, tels les différences entre espèces, des interactions entre photosynthèse et irradiance (Graham & al., 1982), une diminution des nutriments disponibles ou l'impact du broutage.

Agitation du milieu, courant

Dans la littérature, les conditions optimales de courant favorisant le développement des cladophores sont assez va-



riables. Cela est dû à la diversité des espèces et des milieux dans lesquels elles se développent.

Néanmoins, elles se rencontrent principalement dans les **eaux courantes et peu profondes**. Selon Whitton (1970), on ne les rencontre pas en milieu stagnant, ce qui ne les empêche pas de croître en plan d'eau ou dans les lacs où existent des courants et où l'impact du vent crée des turbulences.

Cladophora glomerata est capable de se développer à des vitesses de courant variées, sa plus ou moins grande rhéophilie dépendant de la disponibilité et de l'accès aux nutriments (Nauleau, 1988).

Dans un bilan réalisé sur un grand nombre de cours d'eau du Nord américain, Sheath & Cole (1992) ont effectué des relations entre la répartition des macro-algues et un certain nombre de paramètres environnementaux, dont la vitesse du courant. Les cladophores sont rencontrées dans une gamme de 0 à 1 mètre/s, la fréquence la plus importante se situant de 20-40 cm/s.

Les biomasses les plus fortes de certains cours d'eau néo-zélandais correspondent à des vitesses de courant allant de 0,4 à 1 m/s.

Sur les rivières calcaires du Bassin Seine-Normandie, les cladophores sont également rencontrées dans une large plage de vitesses, avec un préférendum pour une gamme de vitesses de 60-80 cm/s (Aquascop, 1989), alors que Leleu (1989) les situe autour de 15-20 cm/s sur l'Aube et l'Aujon. Sur les cours d'eau du Jura comme le Doubs, des observations les situent majoritairement pour des vitesses de 40 cm/s (de 20-50 cm/s) (S.R.A.E. Franche-Comté, 1989).

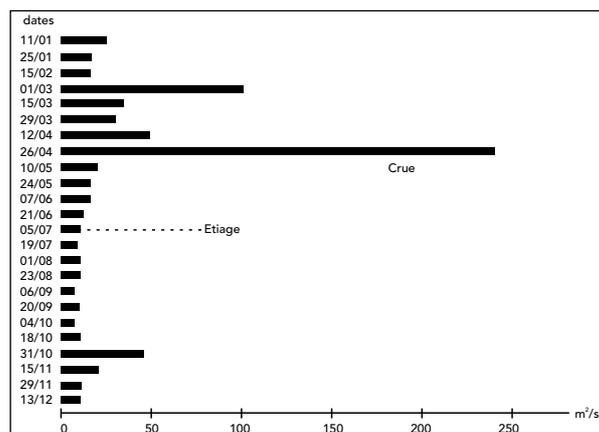
Pour confirmer également leur développement pour des courants rapides, elles sont dominantes dans les rapides à l'aval de l'Orne (61) (vitesse > 1 m/s), où elles concurrencent même les bryophytes (Haury & al., 1996a).

Il semblerait que des courants faibles ne garantissent pas de biomasses élevées, mais que de forts courants puissent avoir un effet négatif sur l'arrachage et la dérive des végétaux (Dodds, 1991a).

Le phénomène des crues a sur *Cladophora*, comme sur de nombreuses espèces aquatiques, un impact de réduction importante des biomasses par arrachage des filaments, ne permettant parfois pas de développement au-delà des crampons basaux (Freeman, 1986).

Le bilan effectué sur les cours d'eau calcaires de Franche-Comté (DIREN Franche-Comté, 1994) illustre les conditions hydrologiques favorisant l'installation et le développement des algues filamenteuses, crue printanière et longue période de faibles débits :

Chenecey - 1989



Les conditions hydrologiques les plus favorables à l'installation et au développement des colonies d'algues filamenteuses sont illustrées par l'hydrogramme qui représente la situation à Chenecey sur la Loue (1989) :

- crue printanière (26 avril)
- "nettoyage" des fonds précédant une longue période de débits très faibles de mai à octobre.

Cette remarque est confirmée par la constatation d'un très fort développement de cladophores sur la Moselle (Pierre, 1972) lors d'un débit d'étiage prolongé.

• Rôle sur la morphologie

Une partie de la réussite des développements de cladophores est liée à sa capacité de résister à l'abrasion. En effet le thalle rude et flexible permet au courant de le traverser et de l'entourer (Dodds & Gudder, 1992). Le thalle s'étale pour des courants faibles et devient profilé lorsque le courant augmente.

L'augmentation du courant peut avoir des effets sur la morphologie des cladophores, en augmentant la ramification des filaments, en diminuant l'angle de ramification ou en diminuant la taille des cellules (Dodds & Gudder, 1992). La formation d'aggrégats sphériques est également favorisée par les mouvements de l'eau.

• Rôle sur la physiologie

Il existe une relation importante entre les conditions hydro-dynamiques et les taux physiologiques. Le métabolisme algal est influencé par la vitesse du courant, de deux façons opposées en fonction de l'intensité du courant : une élévation de celui-ci augmente le taux de **photosynthèse**, qui se met à décroître si l'on dépasse un certain seuil. L'explication est à relier avec une augmentation du transport des matériaux par le courant qui, dans le cas de la cladophore, peut se faire aisément du fait de la circulation du courant dans les touffes et les chevelus de l'algue lors de courants modérés - jusqu'à 8 cm/s (Dodds & Gudder, 1992).

Cladophora

En revanche, lors de courants plus importants, les filaments sont tassés sur eux-mêmes, diminuant les taux de transport au niveau cellulaire, et augmentant la lyse des cellules (Stevenson, 1996). L'auto-ombrage en cas de biomasses importantes va augmenter le processus.

En milieu stagnant, le rôle de la magnitude du vent et du stress induit par la force des vagues a un impact important sur les colonies de cladophores, en réduisant les biomasses par arrachage (Auer & Canale, 1982a) et en diminuant la disponibilité du phosphore.

• Rôle sur la croissance

Il existe donc un effet partiellement stimulant sur la croissance et les biomasses. La relation effectuée par Dodds (1991b) entre vitesse du courant et biomasse montrerait qu'au-delà de valeurs de débit importantes, on ne note plus de corrélation avec de fortes biomasses de cladophore, excepté sur un cours régulé à vitesse rapide présentant de faibles variations. Ceci suggère qu'en conditions de régulation, *Cladophora* sp. peut présenter de fortes biomasses en s'adaptant à de plus fortes conditions de courant. Cependant le manque de données sur la morphométrie du lit rend difficile l'interprétation de ces corrélations liées au débit.

Lors de fluctuations de débit dues à la situation en aval de barrages (Usher & Blinn, 1990), *Cladophora glomerata* a la capacité de s'adapter pour tolérer ces fluctuations. Lorsque le niveau de l'eau baisse, les filaments collapent et piègent l'eau comme une éponge. Généralement les crampons sont protégés par les filaments qui les couvrent, les épiphytes pouvant également jouer un rôle protecteur.

Lors d'exposition à l'air prolongée ou répétée, notamment le jour sous l'influence de la lumière et de la température, le thalle se dessèche et se fragmente, les crampons ne résistent plus. S'il n'y a pas eu de mortalité, il faudra un certain temps à la cladophore pour recouvrir des biomasses importantes.

Les cladophores préfèrent les courants modérés, hormis lorsqu'il y a un fort colmatage des substrats. Dans ce cas, seuls les substrats décolmatés par le courant sont très bien colonisés (Haury & al., 1996a).

Profondeur

L'importance de la profondeur à laquelle peuvent se développer les cladophores est liée à leur besoin important d'éclairage. On les rencontre donc fréquemment sur des radiers à faible profondeur.

Une expérience *in situ* menée sur le Doubs (Nauleau, 1988) sur la relation biomasses/ intensités lumineuses, met en évidence les affinités de *Cladophora glomerata* pour les très fortes valeurs d'éclairage. La diminution des récoltes lorsque la profondeur augmente confirme le rôle de facteur limitant des faibles intensités lumineuses.

L'autre forme encroûtante, formant des coussinets appliqués aux rochers, peut s'installer à de plus grandes pro-

fondeurs, mais dans ce cas il est difficile de parler de prolifération.

Le suivi des proliférations algales sur les cours d'eau du Jura (SRAE, 1989, 1990) montrent que les conditions stationnelles favorables au développement des cladophores correspondent à une profondeur moyenne toujours inférieure à 1 mètre et généralement de 40-60 cm, ce qui est confirmé par les observations d'Aquascop (1989).

Dans les Grands Lacs, on peut trouver des cladophores jusqu'à des profondeurs plus importantes.

L'amplitude de la variation de niveau d'eau pourrait être un élément important pour limiter la croissance (Aquascop, 1989).

Substrat

Le genre *Cladophora* sp. colonise préférentiellement les **substrats durs et stables** grâce à ses rhizoïdes de fixation, la fixation sur les rochers étant la plus commune. Selon la période de croissance et les conditions environnementales, il se présente sous une forme encroûtante ou sous une forme herbier de plus ou moins grande longueur. *Cladophora* peut lui-même devenir épiphyte sur des macrophytes comme par exemple sur des renoncules (Leleu, 1989), et même sur des mollusques. Des fragments dérivant peuvent également être bloqués sur des obstacles et constituer des masses algales importantes (Leleu, 1989).

Sa fixation sur les rochers dépend de leur inclinaison, de la rugosité de la surface, de la stabilité du substrat et des conditions hydrochimiques (Dodds & Gudder, 1992). Une corrélation légèrement positive a été trouvée entre la taille des rochers et l'abondance algale (Dodds & Gudder, 1992), probablement parce que leur face supérieure est moins sujette aux perturbations que les petits rochers. D'autre part lors de crues, les grosses pierres (diamètre supérieur à 8 cm) roulent moins facilement que les petites et évitent donc l'abrasion des algues (Freeman, 1986).

Des observations de ce type montrent sur les bassins du Doubs, de la Loue et du Dessoubre, des affinités importantes de ces algues pour les substrats grossiers (type bloc, pierre, galet (SRAE Franche-Comté, 1989 ; Nauleau, 1988) et sur plusieurs rivières calcaires du Bassin Seine-Normandie (Aquascop, 1989) des préférences de substrats de diamètre supérieur à 5 cm.

On peut cependant rencontrer des cladophores sur substrat marneux (Peltre & al., 1993), sous sa forme "herbier", mais leur développement paraît limité par rapport au secteur à granulométrie de blocs, du fait d'un accrochage aléatoire, notamment en période de crue.

C'est en condition de débit d'étiage avec de forts éclairages et des températures élevées que l'on a constaté de très forts développements de cladophores induisant des encombrements du milieu très gênants (Pierre, 1972) sur la Moselle.

C'est pourquoi l'**habitat préférentiel** des cladophores, où elles sont en **situation favorable pour engendrer des proliférations**, consiste en **radiers de faible profondeur, à granulométrie grossière, bien éclairés, à courant modéré ré-**



gulier (ou éventuellement rapide), où la température de l'eau peut croître rapidement.

PARAMETRES CHIMIQUES

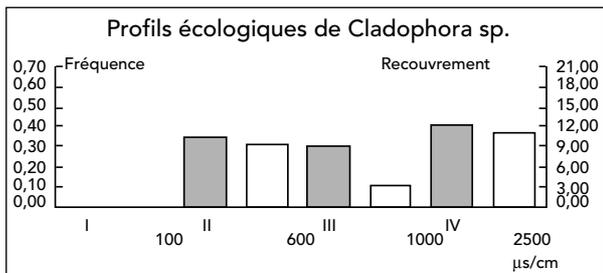
Minéralisation et pH

D'après Whitton (1970), le genre *Cladophora* est réputé pour être une algue d'eau alcaline (pH>7), dure et bien minéralisée.

L'affinité pour ce type d'eau est confirmée sur les cours d'eau du réseau hydrographique français principalement calcaires, marneux ou d'alternance (Grasmück, 1994 ; Aquascop, 1989 ; SRAE Franche-Comté, 1989 ; Peltre & al., 1993, Codhant & al., 1991).

- **pH** : Sur la revue des cours d'eau américains faite par Sheath & Cole (1992), les cladophores sont recensées pour une gamme de pH de 6 à 9, avec un maximum de fréquence pour des pH de 8-9. Leur préférence va également pour les eaux alcalines aux Pays-Bas (Ten Cate & al., 1991).

- **conductivité** : Les profils écologiques effectués pour le genre *Cladophora* sur les différents types de cours d'eau du bassin Rhin-Meuse (Grasmück, 1994), montrent une absence de ces algues pour des conductivités inférieures à 100 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$. Elles sont représentées dans toutes les autres gammes jusqu'à des valeurs supérieures à 1000 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$:



Aux U.S.A., Sheath & Cole (1992) les rencontrent pour des conductivités allant jusqu'à 600 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$, avec des maximums de fréquence dans les gammes de 100-400 (200-300) $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$.

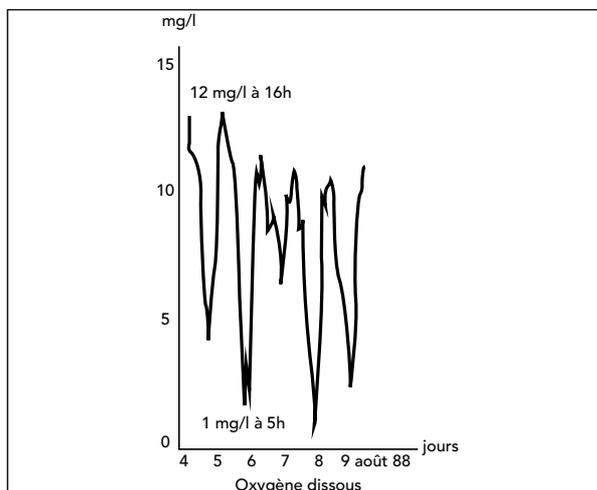
Sur différents cours d'eau de Nouvelle-Zélande présentant des proliférations algales, Biggs & Price (1987) observent une corrélation positive entre les valeurs moyennes de biomasse et de conductivité de nombreux sites. Les communautés à dominance de *Cladophora glomerata* correspondent à des cours d'eau de bassin versant pastoral à 300 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$, et la dominance de *Cladophora* sp. pour des valeurs modérées de 200 $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$.

- **dureté** : les cladophores ont un lien évident avec le teneur en calcium du milieu. Sur les cours d'eau du bassin Rhin-Meuse (Grasmück, 1994), elles sont absentes pour des valeurs inférieures à 70 mg/l et ont une nette préférence pour des concentrations en Ca^{++} supérieures à 200 mg/l, ce qui confirme le lien entre les proliférations et les cours d'eau de type calcaire.

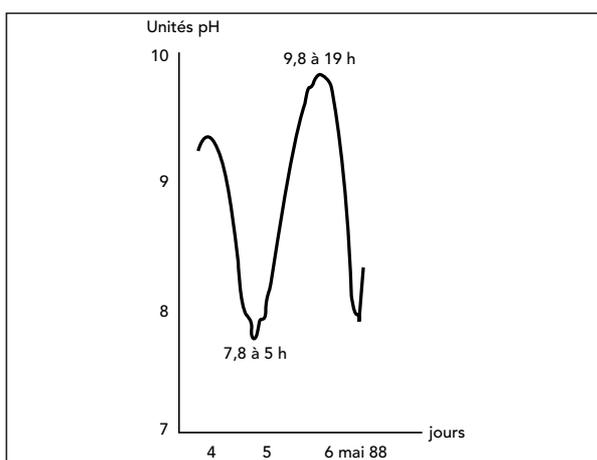
Le calcium semble avoir un rôle sur le métabolisme de ces algues, avec pour des teneurs faibles, des pertes de coloration et des ruptures de membranes cellulaires (Bellis 1968 in Whitton 1970).

- **oxygène** : De fortes biomasses peuvent avoir un impact très fort sur les cycles d'oxygène et de pH du milieu (Gosse, 1989 ; Area, 1993 ; Diren Franche-Comté, 1994) :

Variations de l'oxygène dissous à l'aval d'Arçon - 1988



Variations du pH à l'aval d'Arçon - 1988



D'après DIREN Franche-Comté, 1994)

Nutriments

• Phosphore

La croissance des cladophores est généralement associée à l'eutrophisation de nombreux cours d'eau français, et principalement à l'élévation des teneurs en phosphore des milieux (Agence de l'Eau RMC, 1988 ; Peltre & al., 1993 ; DIREN Franche-Comté, 1994).

Cladophora

Des relations semblables existent à l'étranger, notamment dès les années 70 sur les grands lacs américains où de nombreuses études ont été menées, avec la mise au point d'un modèle incluant divers facteurs dont le phosphore (Auer & Canale, 1982a). On note également l'importance du phosphore sur certains plans d'eau anglais (Planas & al., 1996), en cours d'eau aux Etats-Unis (Wong & Clark, 1976 ; Dodds, 1991a), en Nouvelle-Zélande (Freeman, 1986).

- *Formes de phosphore assimilable :*

Le phosphore assimilable par les végétaux, dont les cladophores, correspond aux formes inorganiques de phosphore, c'est-à-dire essentiellement les ortho-phosphates.

Les cladophores ont également la capacité d'utiliser des complexes organiques tels les polyphosphates en les hydrolysant grâce à des enzymes spécifiques, les phosphatases (Lin, 1971). Cet auteur a observé que ces algues peuvent développer leur capacité à hydrolyser les polyphosphates en se trouvant dans un milieu pauvre en phosphore minéral.

Elles ont d'autre part la possibilité de stocker du phosphore supplémentaire provenant des ortho-phosphates du milieu lorsque celui-ci en est riche. Ce phénomène est appelé la **consommation de luxe** (Gerloff & Kromholz, 1966).

- Les observations les plus fréquemment publiées concernent la stimulation de **production de biomasses** algales excessives par un apport de phosphore.

Ainsi Pitcairn & Hawkes (1973) ont observé sur plusieurs cours d'eau anglais en amont et aval de rejets, une corrélation positive entre la moyenne annuelle de poids sec de cladophore et la moyenne annuelle de concentration de phosphore total inorganique de l'eau.

Ils ont également noté que les teneurs en ortho-phosphates inférieures à 1 mg P/l correspondent à des croissances modestes de cladophores, ce qui peut paraître surprenant étant donné la valeur élevée de cette teneur. Ainsi sur le cours d'eau du Vair (88), la végétation aquatique de l'amont du cours présentant des teneurs en phosphore voisines de 1 mg P/l, est exclusivement représentée par des forts développements de cladophores à l'amont et de potamot pectiné à l'aval immédiat (Peltre & al., 1993).

Inversement, lors d'un suivi de programme de réduction des charges de phosphore dans le lac Ontario sur une période de 10 ans (1972-83) (Painter & Kamaitis, 1987), cette réduction a eu pour effet une diminution des biomasses moyennes de cladophores de 200 g à 80 g PS/m², soit environ 58 %.

Des biomasses importantes ont été observées sur certains cours d'eau (Freeman, 1986) présentant de faibles teneurs moyennes de phosphore en étiage. Ces fortes biomasses étaient en fait liées à la décharge de phosphore dans le milieu lors d'épisodes de crues.

D'une façon plus nuancée, on remarque à travers les profils écologiques des *Cladophora* sp. des différents types de cours d'eau du bassin Rhin-Meuse que leur présence et leur abondance ne sont pas uniquement corrélées à l'augmentation des teneurs en phosphore dans le milieu, et présentent leur optimum pour des teneurs de 0,1 à 0,2 mg P/l (Grasmück, 1994). Dans le même ordre d'idée, Ten Cate & al. (1991) observent le développement de *Cladophora* sp sur des sites à teneurs moyennes de phosphore voisines de 0,1-0,2 mg P/l et l'absence des cladophores dans les fossés hollandais les plus eutrophes, à hautes teneurs en ammoniac et phosphore.

Une relation intéressante lie la teneur en phosphore du milieu et la **teneur en phosphore tissulaire** des cladophores (on peut également effectuer des corrélations avec d'autres algues comme les vauchéries et les phanérogames). Les compositions en phosphore des algues reflètent assez bien le statut trophique du milieu.

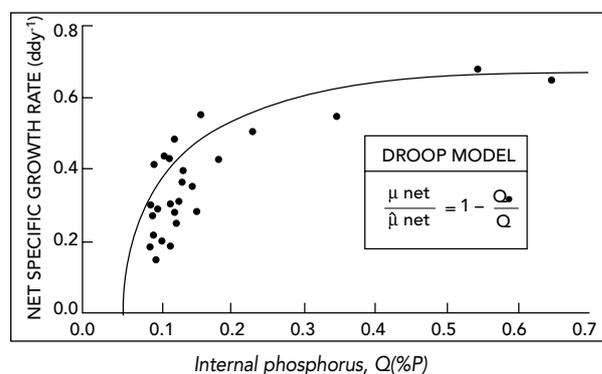
La **concentration tissulaire critique** en phosphore en dessous de laquelle la croissance est limitée a été appréciée par Gerloff & Fitzgerald (1976) à **0.06 %**, par Wong & Clark (1976) à **0.16 %**

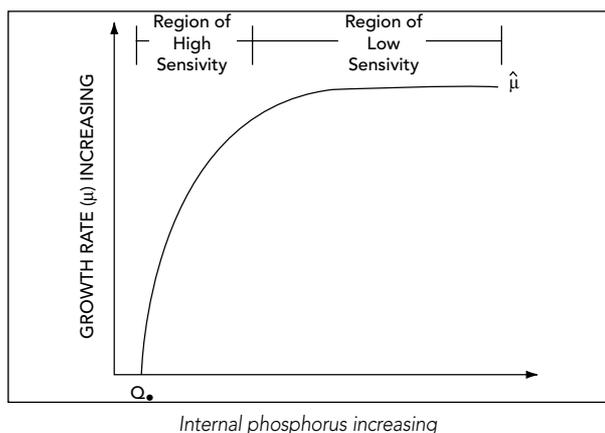
Les teneurs moyennes tissulaires en phosphore des cladophores peuvent varier et se situent généralement :
- entre 0,1 - 0,4 % du poids sec (Wong & Clark, 1976)
- entre 0,04 - 0,54 % (Gerloff & Fitzgerald, 1976)
- vers 0,05 - 0,07 % (Auer & Canale, 1982a ; Whitton, 1970)
- entre 0,4 - 0,8 % (Peltre & al., 1993 ; Nauleau, 1988)

Un exemple est illustré par Wong & Clark (1976) sur plusieurs cours d'eau anglais. Freeman (1986) dose également le phosphore tissulaire, dans les extrémités des filaments de cladophore, comme test physiologique de déficience en nutriment.

Un autre cas illustre aussi cette relation : l'évolution décroissante des teneurs en phosphore total de l'eau, de l'amont vers l'aval du cours d'eau du Vair, peut se lire dans les teneurs des cladophores présentes (Peltre & al., 1993).

Une relation est établie par Auer et Canale (1982b) entre le taux de croissance spécifique et la charge tissulaire en phosphore des cladophores du continent nord-américain, selon le modèle DROOP (en lac) :





Ce travail suggère que le **pourcentage de phosphore tissulaire peut être un outil de prédiction de l'impact des stratégies de gestion du phosphore dans les systèmes aquatiques**. Le résultat attendu voudrait qu'une réduction de phosphore dans le milieu diminue le taux de phosphore tissulaire, donc le taux de croissance, donc la biomasse.

Or on observe que **la réponse n'est pas linéaire**. Ainsi, si l'on se situe dans la région des hautes teneurs en phosphore tissulaire, une réduction du phosphore des eaux n'est pas suffisante pour diminuer la biomasse. Par contre, à de faibles teneurs de phosphore tissulaire, une réduction du phosphore dans le milieu peut engendrer une baisse de croissance et de biomasse. Non loin d'une source de pollution, les cellules de cladophores sont saturées en P, et une réduction à la source n'aura qu'un faible impact sur les biomasses. Mais en aval, on pourra apprécier l'impact de cette réduction.

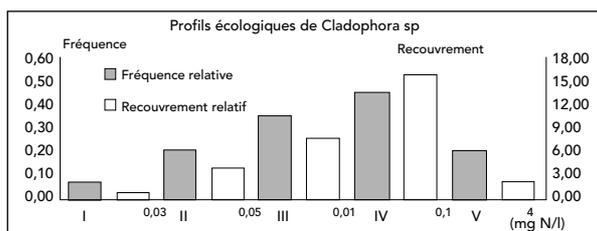
• Azote

Les formes d'assimilation de l'azote correspondent aux formes minérales, en particulier les **nitrites** et l'**ammoniac**. Cette dernière, plus rapidement assimilable, paraît souvent la forme préférentielle d'assimilation. Cette relation à l'ammoniac confirmerait l'affinité des cladophores pour la pollution organique.

L'absorption d'ammoniac semble dépendre des concentrations initiales en ammoniac et en biomasse algale (Vymazal, 1987). Elle est limitée par la lumière pour de fortes biomasses (phénomène d'auto-ombrage).

Ainsi des développements intenses de ces algues ont été observées en présence de teneurs élevées d'ammoniac (0,5-1 mg N/l, Nauleau, 1988 ; Dodds, 1991a).

Sur les cours d'eau du bassin Rhin-Meuse, les cladophores sont représentées dans toutes les gammes de nitrates (de 0 à 7 mg N/l.) sans préférence particulière. Leur pourcentage de recouvrement relatif augmente avec l'accroissement des teneurs en ammoniac dans l'eau tout en diminuant pour une concentration supérieure à 0,5 mg N/l. (Grasmück, 1994) :



Dans la littérature (Nauleau, 1988), il apparaît que très peu de nitrates (quelques dizaines de $\mu\text{g/l}$ de nitrates) soient nécessaires au développement des cladophores.

Ils ne paraissent pas limitants pour la croissance des cladophores dans la région des Grands Lacs, sauf dans des zones enrichies où le phosphore est en excès (Jackson, 1988).

Sachant que l'azote est rarement limitant pour le développement des cladophores (Nauleau, 1988 ; Jackson, 1988), le dosage de **l'azote tissulaire** apporte moins de renseignements que le phosphore (Wong & Clark, 1976), hormis dans certains cas particuliers (Lohman & Priscu, 1992, in Dodds & Gudder, 1992), où l'azote joue le rôle de facteur limitant ; dans ce cas, la teneur tissulaire en phosphore ne semble pas apporter de renseignements. Inversement, les travaux de Wong & Clark (1976) n'indiquent pas de corrélation avec l'azote.

Lohman & Priscu (1992 in : Dodds & Gudder, 1992), estiment que la consommation de luxe du phosphore par ces algues leur a permis de profiter de la disponibilité sporadique de l'azote. Ceci rejoint la constatation faite en lac par Jackson (1988).

Les concentrations tissulaires critiques sont de l'ordre de 1,1 % N (Gerloff & Fitzgerald, 1976), voire 1 - 2 % N (Freeman, 1986).

Les teneurs moyennes rencontrées varient de 2 à 7 % selon les auteurs : 2,3 - 5,4 % N (Jackson, 1988), de 2-7 % N (Freeman, 1986) ou de 3,2-5,7 % N (Peltre & al., 1993).

D'autre part, des **interactions entre les teneurs en nitrates et en phosphore total** peuvent influencer sur la croissance des cladophores. De fortes teneurs en nitrates (8 mg/l N) stimulent la croissance pour des valeurs assez basses de phosphore total (0,5 mg P/l), tandis qu'elles l'inhibent pour des teneurs en phosphore plus élevées (Pitcairn & Hawkes, 1973).

Bilan nutriments

Une relation directe a parfois été remarquée, surtout en plan d'eau, entre prolifération algale et augmentation des teneurs en phosphore.

Cependant d'autres observations n'entérinent pas totalement cette relation et la nuancent. L'abondance des cladophores ne semble donc pas seulement liée à des conditions de trophie élevées. Elles semblent absentes des milieux très eutrophes à fortes teneurs en phosphore.

Cladophora

D'autre part, on peut rencontrer de fortes biomasses pour des teneurs moyennes de nutriments. La capacité qu'ont les cellules à stocker le phosphore (consommation de luxe) peut intervenir à ce niveau.

Les cladophores sont présentes pour une gamme étendue de nitrates. L'ammoniac (relation avec l'affinité pour la pollution organique) stimule sa croissance jusqu'à un certain seuil au-delà duquel (0.5 - 1 mg/l) on peut remarquer l'effet inverse.

Le rôle essentiel de l'azote montre qu'il est rarement un facteur limitant, car quelques µg/l de nitrates suffisent à la croissance. Il peut par contre le devenir en cas de sur-saturation en phosphore. Les auteurs estiment que la consommation de luxe réalisée pour le phosphore par ces algues leur permet de profiter de la disponibilité sporadique de ce dernier.

Il n'y a donc pas de corrélation évidente dans toutes les situations entre nutriments et biomasses. Ceci pourrait s'expliquer par la modification des taux de croissance en fonction des variations de luminosité de certains sites (Wong & Clark, 1976). Des interactions entre azote et phosphore peuvent également intervenir pour stimuler ou réduire la croissance.

D'autres nutriments peuvent également se montrer essentiels au développement des cladophores comme le souligne Dodds & Gudder (1992) : ainsi le bore, le zinc, et certaines vitamines B1 (thiamine) et B 12 (Hoffman & Graham, 1984).

Matière organique

De nombreuses références lient le développement important de *Cladophora sp.* sur des sites à l'aval de foyers de pollution organique où la charge est partiellement épurée, avec des DBO5 de l'ordre de 2-3 mg/l. (Nauleau, 1988). Pour des DBO5 très élevées, les cladophores sont remplacées par des organismes hétérotrophes ou par les genres *Stigeoclonium* (Descy, 1976) ou *Vaucheria* (Daniel & Haury, 1995).

RELATIONS AVEC LES AUTRES ORGANISMES

Les cladophores, plus encore que d'autres algues filamenteuses, créent à l'intérieur et autour d'elles des communautés végétales et animales ayant entre elles des relations plus ou moins complexes. Ces relations, de type symbiotique ou compétitif, à l'avantage de l'un ou l'autre des partenaires et /ou au détriment de l'un d'eux, lient les différentes composantes des communautés.

Les cladophores abritent des micro-algues, fixées sur leurs propres filaments que l'on nomme les épiphytes, ainsi qu'une population d'organismes animaux, principalement des invertébrés qui trouvent **support** contre les perturbations du courant, **protection** contre la prédation et **nourriture** (épiphytes ou cladophore) au sein de ces colonies.

Epiphytisme

Les cladophores fournissent un bon support de fixation pour les organismes végétaux épiphytes. Ceux-ci peuvent

créer de véritables manchons d'épaisseur variable autour des filaments d'algues. Leur épaisseur semble augmenter avec l'âge des filaments.

La littérature indique une grande uniformité dans la composition floristique des épiphytes, spécialement ceux qui sont fortement fixés. Les organismes fréquemment mentionnés sont des bactéries et de nombreuses diatomées comme *Cocconeis pediculus* et *C. placentula*, *Diatoma vulgare*, *Rhoicosphenia curvata*, *Gomphonema olivaceum* etc..(Whitton, 1970). Des variations peuvent apparaître sur l'abondance de ces organismes en fonction de la saison, ou des conditions d'écoulement.

La nature des relations entre ces épiphytes et les cladophores dépend des conditions environnementales. La compétition pour la lumière et les nutriments peut apparaître. Ainsi l'impact de l'ombrage créé par les épiphytes peut être bénéfique lors de fortes luminosités, et négatif pour de faibles éclaircissements en réduisant l'activité photosynthétique des cladophores.

Les épiphytes et les sédiments peuvent également avoir un impact négatif en réduisant la vitesse du courant à l'intérieur des masses d'algues, donc en réduisant la circulation des nutriments. Par contre en agissant sur ce même paramètre, ils peuvent réduire l'arrachage des filaments lors de forts courants.

Ils peuvent influencer sur les teneurs en azote et phosphore du milieu du fait de la diminution du métabolisme des cladophores lors de fortes colonisations épiphytiques. D'importantes biomasses d'épiphytes ont été corrélées avec des élévations de température, de forts apports en azote et un manque de broutage (Dodds, 1991b).

Enfin ils peuvent participer de façon significative à l'influence des fortes biomasses algales sur les variations du cycle d'oxygène et de pH du milieu (Gosse, 1989). Dans les expérimentations réalisées par cet auteur, la participation des épiphytes à la consommation d'oxygène est supérieure à leur participation à la production, ce qui démontrerait la présence de bactéries.

Relations avec d'autres espèces végétales

Il existe des relations de compétition entre *Cladophora sp.* et d'autres genres d'algues comme les vauchéries (voir ce chapitre).

On les rencontre parfois associées à des cyanobactéries fixatrices d'azote leur permettant de survivre dans certaines situations déficientes en azote (Dodds & Gudder, 1992). D'autre part, la fixation d'azote par des épiphytes a été observée par Dodds (1991b).

Les cladophores peuvent devenir épiphytes sur d'autres espèces de macrophytes (renoncules, potamots, hélophytes...).

Lorsqu'elles se fixent sur les phragmites, elles peuvent augmenter leur susceptibilité à la casse (Utermöhl, 1982). Lorsqu'elles se décomposent, elles relarguent des composés solubles dans l'eau inhibant la formation de jeunes pousses.



Une autre expérimentation menée par Simpson & Eaton (1986) a montré que dans des conditions de pH élevé et de faible concentration de CO₂, la fixation de carbone était plus fortement inhibée par l'oxygène chez *Elodea canadensis* que pour les cladophores. Ceci pourrait expliquer le remplacement de l'élodée par les cladophores sur certains sites.

Elles peuvent également ralentir la croissance de macrophytes. Ainsi sur *Elodea canadensis* et *Potamogeton pectinatus*, ces algues peuvent réduire la pénétration de la lumière sous l'eau, et en accélérer le déclin (réduction des pousses principales) (Ozimek & al., 1991).

Un fort ombrage pourrait donc être à l'origine du déclin des macrophytes en présence d'algues. Les cladophores ont donc de fortes potentialités dans la compétition avec d'autres espèces, notamment les plantes supérieures. Cependant grâce à la variabilité spatiale et temporelle de la distribution des algues, les macrophytes ont la capacité de réagir à l'influence négative des algues.

Nous avons également cité le remplacement d'espèces par d'autres, dû à la tolérance à certains milieux. Ainsi les cladophores remplacent certaines macrophytes lors d'en-

richissement du milieu en matières organiques et en nutriments (Ten Cate & al., 1991).

Les cladophores peuvent également entrer en compétition avec le phytoplancton en milieu stagnant, qui peut limiter la pénétration de la lumière.

Relations avec les organismes animaux

Les thalles de cladophores sont le support de nombreuses espèces animales, notamment des invertébrés benthiques, qui trouvent là, abri et nourriture (larves de chironomes, gammares, mollusques, etc.).

Les filaments de cladophores ne semblent pas être la source préférentielle de nourriture des organismes brouleurs. Ils semblent préférer les organismes épiphytiques fixés sur les algues. La composition chimique des cladophores est moins riche que celle des diatomées et contiendrait des acides gras toxiques (Dodds & Gudder, 1992)

La résistance globale des cladophores au broutage peut être un des facteurs qui favorise la forte répartition des cladophores dans les milieux aquatiques (Dodds, 1991b).

B I L A N

- **Croissance rapide**
- **Type de milieu à pH le plus souvent alcalin, bien minéralisé et dur**
- **Conditions stationnelles favorables : l'habitat préférentiel des cladophores, créant une situation favorable pour engendrer des proliférations, consiste en radiers de faible à moyenne profondeur, à granulométrie grossière, bien éclairés, à courant modéré régulier (voire rapide), où la température de l'eau peut croître rapidement.**

Mais on observe aussi des proliférations de cladophores dans les zones soumises à débit réservé et aux écluées.

- **Nutriments** : Il existe une relation, surtout en plan d'eau, entre prolifération algale et augmentation des teneurs en phosphore. Cependant, l'abondance des cladophores n'est pas seulement et pas uniquement liée à des fortes conditions de trophie.

Les cladophores semblent présentes pour une gamme étendue de nitrates et de phosphates (optimum de recouvrement vers 0,1-0,2 mg P/l). L'ammoniac (relation avec l'affinité pour la pollution organique) stimule sa croissance jusqu'à un certain seuil au-delà duquel (0,5 -1 mg/l) on peut remarquer l'effet inverse.

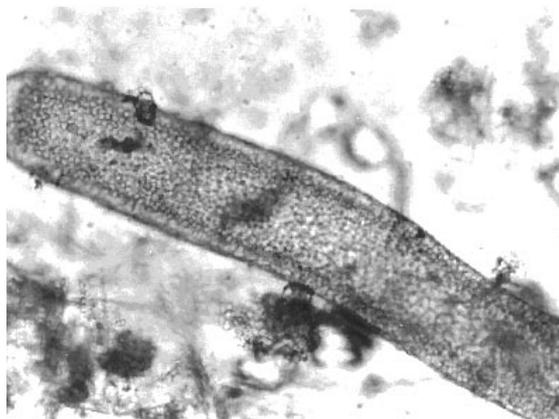
- **Relation avec autres organismes** : *Cladophora* est fortement compétiteur vis-à-vis d'autres algues ou des phanérogames.

VAUCHERIA VAUCHER SP.

VAUCHERIE

Systématique

XANTHOPHYCEES, Ordre des VAUCHERIALES
Famille des VAUCHERIACEES, Genre *Vaucheria*



Morphologie

- Algue filamenteuse peu ramifiée
- Filaments cylindriques et non cloisonnés (siphonnés)
- Thalle souvent en coussinet soyeux

Biologie, écologie

- Tous types de cours d'eau, calcaires ou marno-calcaires
- Bon éclairciment, mais plus sensible que *Cladophora* aux fortes intensités lumineuses
- Eaux bien minéralisées et eutrophes, riches en azote ammoniacal

BIOLOGIE

Morphologie

Les vauchéries sont des algues filamenteuses aux filaments cylindriques ramifiés de façon plus ou moins régulière, ne présentant pas de cloison (thalle siphonné). Il n'y a pas de différence de taille marquée entre l'axe et les rameaux (Bourrelly, 1968).

Les colonies de *Vaucheria sp.* ont l'aspect de coussinet soyeux ou parfois de natte (en fort courant) de couleur vert clair au centre et foncé à la périphérie (Rodriguez & Verdon, 1996).

Ces thalles ont la particularité de piéger les sédiments fins qui sont souvent très abondants à la base de la colonie.

Le cytoplasme renferme de nombreux noyaux et de plastes discoïdes pourvus ou non de pyrénoides, des gouttelettes lipidiques, mais pas d'amidon.

Taxonomie

La détermination spécifique des vauchéries stériles est impossible car elle est essentiellement basée sur des critères de forme et de position des organes sexuels.

Reproduction et propagation

La multiplication végétative se fait par de grosses spores sphériques, présentant à leur périphérie des plastes et de nombreux noyaux.

La reproduction sexuée est une oogamie. La plupart des espèces sont monoïques et les anthéridies (organes mâles) sont situées au voisinage des oogones (organes femelles).

Après fertilisation de l'oosphère, le zygote s'entoure d'une épaisse membrane, parfois sculptée, puis se charge en carotène et prend de ce fait une couleur orangée. Ce zygote germera directement en un thalle siphonné végétatif.

Cycle saisonnier, croissance

Une expérimentation menée sur les macro-algues d'un cours d'eau allemand (Leukart & Hanelt, 1995) montre que *Vaucheria bursata* possède un très fort taux de croissance, supérieur à celui de *Cladophora glomerata* (4,9 mm/j pour 0,9 mm/j). L'extension du thalle siphonné serait sans doute plus rapide que la division cellulaire des autres algues.

Cette croissance rapide est essentielle pour la compétition inter-espèces, et également pour la survie dans les cours d'eau à forte sédimentation.

Vaucheria est l'un des rares genres d'algues, ainsi que certaines algues rouges comme les *Batrachospermum*, que l'on peut observer dans l'eau lors d'hivers modérés (Simons & van Beem, 1990 ; Nauleau, 1988 ; Centre de recherches écologiques, 1996). C'est également le cas sur de nombreux cours d'eau bretons (Haury, commun. pers.)

Dans le plan d'eau de St Croix (Vaquer & Champeau, 1991), *Vaucheria nicholsii* est présente toute l'année, avec un développement maximal au printemps.

Biomasses

Leur recouvrement peut atteindre un pourcentage de 90 % (Grasmück, 1994) sur les cours d'eau du bassin Rhin-Meuse, comme à l'aval de certaines piscicultures.

Des estimations de biomasses effectuées sur des cours d'eau de Franche-Comté pendant la période 1988-93 (DIREN Franche-Comté, 1994), atteignent 2 à 4 kg de poids frais/m² de vauchéries sur le Dessoubre et l'Ognon, et 6 kg en association avec *Cladophora sp.*. L'estimation de 2 kg de poids frais paraît représenter une valeur maxi-



male de ces algues sur la Loue (SRAE Franche-Comté, 1990). Sur plusieurs rivières du Bassin Rhin-Meuse, les biomasses moyennes sont de l'ordre du kg de poids frais /m² (Petitdidier, commun. pers.).

La particularité qu'ont les thalles de vauchéries d'accumuler les sédiments fins rend souvent l'estimation quantitative imprécise malgré les lavages répétés des échantillons.

REPARTITION

Type de milieu

Les vauchéries se rencontrent dans tous les types de cours d'eau, et notamment en cours d'eau calcaires ou marno-calcaires. Elles sont fréquemment associées aux cladophores (SRAE Franche-Comté, 1989), dont elles semblent se rapprocher au point de vue des caractéristiques écologiques (Ten Cate & al., 1991).

Cependant contrairement à ces dernières, il existe peu de travaux concernant les caractères propres à ce genre.

Elles apparaissent comme espèce compagne dans les associations phytosociologiques (Bonnard & Michon, 1981) à *Cinclidotus fontinaloides* (bryophyte) et à *Ranunculus fluitans* sur la Loue (Doubs).

Elles sont également fréquentes dans les eaux alimentées par une résurgence (Rodriguez & Vergon, 1996). Cette particularité est observée sur le cours de l'Aujon dans le bassin Seine-Normandie (Aquascop, 1989), où les cladophores sont rares et les vauchéries abondantes. On les rencontre dans les eaux phréatiques peu profondes à courant lent des forêts rhénanes et sur certains seuils, milieux exondés périodiquement.

Elles sont également très fréquentes en aval des piscicultures (Daniel & Haury, 1995).

Répartition des proliférations recensées

Comme les cladophores, les vauchéries sont réparties dans de nombreux cours d'eau français, où elles prolifèrent régulièrement.

- Bassin Seine-Normandie :
 - Aujon (Aquascop, 1989 ; Leleu, 1989)
 - Saulx et Ormain (Area, 1991 ; Ecolor & Area, 1993)
- Bassin Rhône-Méditerranée-Corse :
 - Tille (Ecolor, 1993)
 - plan d'eau de St Croix (Vaquer & Champeau, 1991)
 - nombreux cours d'eau du Jura souvent eutrophisés tels le Doubs, l'Ognon, la Loue, le Dessoubre, le Drugeon, le Cusancin et la Furieuse, (SRAE Franche-Comté 1989, 1990, 1991, AREA, 1997)
 - Ardèche (Aquascop, 1994)
- Bassin Rhin-Meuse : (Centre de recherches écologiques, 1990c ; Grasmück, 1994)
 - cours d'eau sur marnes du Keuper, tels la Rotte, la Petite Seille, le Colon...

- cours d'eau sur alternances marno-calcaires, tels la Meuse amont, le Rupt de Mad, la Vezouze, la Gitte, l'Eichel.

- cours d'eau sur calcaires, tels la Meholle, l'Aroffe

- Bassin Loire-Bretagne :
 - quelques cours d'eau du bassin de la Loire sont concernés (Gaucher, 1995 ; Sauret, 1995 mais il n'y a pas toujours de précision sur le genre d'algue).
 - de nombreux cours d'eau armoricains sont touchés comme le Trieux et le Scorff (Haury & al., 1996 ; Daniel & Haury, 1995).
- Bassin Artois Picardie :
 - sur l'Aa et la Bresle (Jaffré & Haury, 1996)
- Bassin Adour-Garonne :
 - sur la Dronne et la Lère (Jaffré & Haury, 1996)

Nuisances

Les vauchéries créent dans le milieu des nuisances globalement semblables à celles provoquées par les cladophores, dont la gêne mécanique et l'impact sur la qualité de l'eau (sur les cycles d'O₂ et pH)...

ECOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Eclairage

Les vauchéries font partie des macro-algues nécessitant une luminosité élevée pour le bon fonctionnement de leur activité photosynthétique. Elles se développent donc bien sur les stations ensoleillées. Cependant elles sont plus sensibles aux forts éclairages que les cladophores, ce qui expliquerait que lorsqu'on les rencontre sur un même site, ce qui est fréquent, elles ont tendance à se développer dans l'ombre de ces dernières (Leukart & Hanelt, 1995).

Sur les rivières calcaires de Seine-Normandie, l'éclairage direct qui leur est favorable varie autour de 40-60 % (Aquascop, 1989) de l'ensoleillement total.

Température

Ce genre paraît supporter des températures faibles (2-3 °C) et résister à des hivers modérés (Nauleau, 1988 ; Centre de recherches écologiques, 1996).

L'optimum de développement de *Vaucheria geminata* à 15-20 °C a été observé par Wilde, 1982 (*in* Nauleau, 1988), la température létale étant de 28 °C.

Les températures plus fraîches des résurgences leur sont favorables (Aquascop, 1989). On ne rencontre pas de cladophores dans ces milieux.

La rareté des vauchéries sur le Doubs en été 1988 (SRAE Franche-Comté, 1989) a été reliée à une augmentation de la température de l'eau qui a dépassé les 20°C. La même année, leur développement sur le Cusancin présentait un recouvrement de 100 % alors que la température de la station n'excédait pas 17-18 °C.

Vaucheria

Agitation du milieu, courant

Les vauchéries sont rencontrées dans des milieux de courant modéré : jusqu'à 60 cm/s pour Rodriguez & Vergon (1996).

En cours d'eau calcaires de Seine-Normandie, Leleu (1989) les situe principalement sur des seuils à courant rapide et Aquascop (1989) pour des vitesses supérieures à 40 cm/s.

Les profils écologiques effectués par Daniel & Haury (1996) en cours d'eau bretons, les situent principalement en courant rapide. On peut les observer pour une gamme de vitesse encore supérieure lorsque sont présentes dans le milieu des bryophytes (Haury, commun. pers.), sur lesquelles elles peuvent se développer.

Profondeur

En cours d'eau, on peut les rencontrer jusqu'à 70 cm de profondeur (Rodriguez & Vergon, 1996). Aquascop (1989) les situe plutôt à 20-40 cm.

Sur le cours d'eau breton du Scorff, elles sont présentes jusqu'à des profondeurs de plus de 60 cm, mais supportent cependant une émergence temporaire (Haury, commun. pers.).

De forts développements sont souvent observés sur des seuils (Ecolor, 1993 ; Leleu, 1989).

Dans le réservoir de Sainte-Croix (Vaquer & Champeau, 1991), la présence de l'espèce *Vaucheria nicholsii* est rencontrée à une profondeur moyenne de 5,5 m, jusqu'à un maximum de 13 m, pour des transparences moyennes, mesurées au disque de Secchi, de 4-5 m.

Substrat

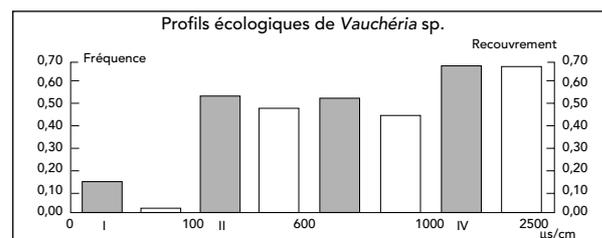
La présence de vauchéries peut être corrélée à des types de substrats variés allant des pierres et galets à des substrats sableux et vaseux, voire des supports macrophytiques comme les bryophytes (Rodriguez & Vergon, 1996).

PARAMETRES CHIMIQUES

Minéralisation et pH

Les vauchéries présentent des exigences qui peuvent varier de milieux à pH acide, peu calcaires et faiblement minéralisés comme dans les Vosges du Nord (Centre de recherches écologiques, 1996) jusqu'aux cours d'eau alcalins, calcaires et bien minéralisés. On peut cependant penser que la différenciation écologique s'effectue au niveau de l'espèce et que ce ne sont pas nécessairement les mêmes espèces qui s'y développent.

Ainsi sur les cours d'eau du bassin Rhin-Meuse, Grasmück (1994) observe la présence des vauchéries dans toutes les gammes de conductivité. Cependant elles apparaissent beaucoup plus abondantes lorsque les conductivités sont supérieures à 1000 μ S/cm :



D'autre part elles montrent une nette préférence pour des concentrations en calcium supérieures à 200 mg/l Ca^{++} , en n'apparaissant pas sur des sites à teneurs inférieures à 70 mg/l.

Nutriments

• Phosphore

On rencontre des vauchéries pour toutes les gammes de phosphates (Grasmück, 1994). Elles sont peu abondantes pour de faibles teneurs et se développent de façon importante lorsque l'on passe de 0,2 mg P/l à des teneurs supérieures à 1,5 mg/l.

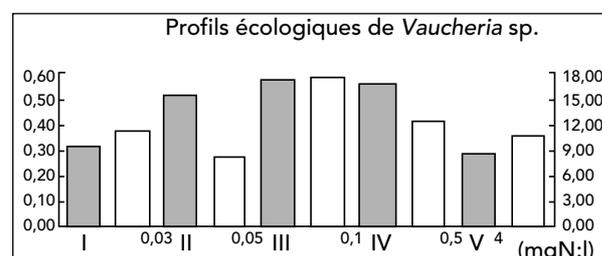
En milieu faiblement minéralisé comme les Vosges du Nord, les vauchéries sont très présentes sur les secteurs eutrophes (120-130 μ g/IP) de la gamme de bioindication mise au point dans cette zone (Centre de recherches écologiques, 1996). Elles sont particulièrement développées en aval de toutes les piscicultures, notamment sur le Scorff (Daniel & Haury, 1995).

Leurs concentrations tissulaires en phosphore sont de l'ordre de 0,8 à 1 % (Nauleau, 1988).

• Azote

Ces algues sont rencontrées dans toutes les gammes de teneurs en nitrates (Grasmück, 1994), mais particulièrement abondantes lorsque l'on dépasse 0,5 mgN/l.

Par contre, quelles que soient les teneurs ammoniacales, le pourcentage de recouvrement des vauchéries est élevé et régulier :



En conditions limitantes en azote, elles intègrent plus rapidement l'ammoniac (plus facilement assimilable) que les nitrates.

Il n'existe que peu de références sur les concentrations tissulaires en azote de ces algues. Nauleau (1988) en a relevé sur le Doubs, de l'ordre de 5,7 à 7,3 %.



Matière organique

Pour des charges élevées de matières organiques, les vauchéries peuvent remplacer les cladophores, par exemple en aval d'une pisciculture (Daniel & Haury, 1995).

B I L A N

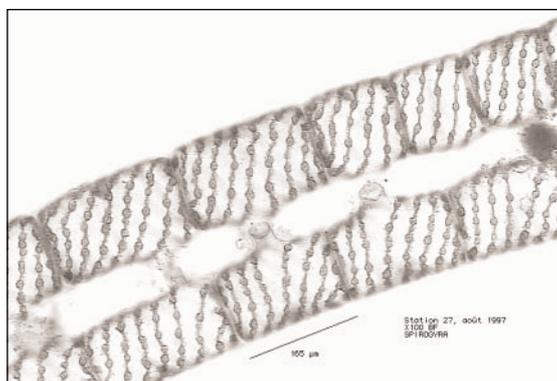
- Développement en abondance dans les milieux bien minéralisés et eutrophes (de même que les cladophores), favorisé par des conductivités élevées et des valeurs de dureté importantes.
- Les colonisations des milieux par les cladophores ou les vauchéries seraient dues à des différences de préférences pour quelques paramètres comme la profondeur, la fraction granulométrique et la vitesse (un peu plus profond, rapide et éclairé, substrat plus grossier pour les cladophores), d'après les observations d'Aquascop (1989). La température pourrait également être un paramètre discriminant.
- Affinité particulière pour des teneurs élevées en azote ammoniacal et en DBO5. Pour toutes ces raisons, elles sont particulièrement abondantes en aval des piscicultures.
- Nutriments : les vauchéries semblent concentrer plus fortement le phosphore que les cladophores, l'inverse étant vrai pour l'azote (SRAE Franche-Comté, 1989).

SPIROGYRA LINK SP.

SPIROGYRE

Systématique

CHLOROPHYCEES, Ordre des ZYGNEMATALES
Famille des ZYGNEMATACEES, Genre *Spirogyra*



Morphologie

- Colonies gluantes vert vif
- Fins filaments non ramifiés
- Genre rarement fixé, sauf au début du cycle
- Plastés en rubans très caractéristiques
- Nombreux pyrénoides

Biologie, écologie

- Milieu calme
- Développement dès le printemps, disparition assez tôt dans la saison
- Eau de minéralisation et de dureté moyenne
- Gamme de teneur en nutriments assez large

BIOLOGIE

Morphologie

Les spirogyres ont l'aspect de masses "floconneuses" d'une couleur vert vif à sombre et au toucher visqueux (Rodríguez & Vergon, 1996), se développant en dessous de la surface de l'eau. Elles apparaissent en surface en période de reproduction, en prenant une couleur brun jaunâtre (Prescott, 1978).

Ces algues se présentent comme de fins filaments simples, non ramifiés. Leur caractéristique essentielle réside en la forme particulière de leurs plastés pariétaux qui sont tordus en hélice (plastés rubannés) et possèdent plusieurs pyrénoides. Le nombre de plastés varie de 1 à 16 selon les espèces (Bourrelly, 1990).

Les parois cellulaires sont recouvertes d'une substance visqueuse qui leur confère un toucher gluant.

Certains auteurs ont identifié deux formes de filaments pour une même espèce en relation avec des exigences différentes en température et en éclairage pour leur croissance (Wang & al., 1989 ; Graham & al., 1995)

Elles sont rarement fixées par leur base, mais dans le cas contraire peuvent posséder des rhizoïdes.

Taxonomie

Le genre comporte 300 espèces, que l'on peut différencier selon différents critères végétatifs (nombre de plastés, cloisons) et de reproduction, notamment la morphologie très variable et ornementée du zygote.

Reproduction

La reproduction sexuée est une conjugaison (mode de reproduction où les contenus des cellules jouent le rôle de gamètes, sans être émis dans le milieu extérieur, après rapprochement de filaments, modifications des contenus cellulaires et formation de tubes de conjugaison entre eux).

Un facteur influençant la reproduction, serait le manque d'azote : la consommation des nutriments pour la croissance des algues pourrait créer une limitation en azote qui induirait une accumulation des lipides et la production de spores (Simons & van Beem, 1990).

Cycle saisonnier, croissance

Les spirogyres sont caractéristiques de développement précoce printanier, de nouveaux filaments prenant naissance à partir des zygotes. Elles font partie des premiers genres d'algues à apparaître dans le milieu.

Simons & van Beem (1990) ont suivi le développement des spirogyres, abondantes dans les fossés et les mares du Pays-Bas. La phase de reproduction s'étend environ d'avril à juin, avec possibilité de deux pics de production de spores, celui du printemps étant probablement régulé par les conditions climatiques. Les spores semblent plus fréquentes dans les eaux dures que dans les habitats faiblement alcalins, mais on en trouve dans tous les milieux y compris acides.

Selon les espèces, la longueur des périodes de reproduction et de développement végétatif varient (Simons & van Beem, 1990). Les spirogyres peuvent disparaître vers le milieu du mois de juin ou prolonger leur existence jusqu'à l'automne.

Les biomasses de spirogyres ne sont jamais très importantes. Pourtant leur taux de photosynthèse est très largement supérieur à celui des cladophores et autres algues qui peuvent elles, présenter de fortes productions tout en



ayant des taux de photosynthèse peu performants. Plusieurs hypothèses explicatives à ce phénomène sont proposées par Graham & al. (1995), comme leur faible taux de renouvellement après avoir produit de nombreuses générations de filaments, des pertes d'énergie par photorespiration en conditions de fortes teneurs en oxygène et forte luminosité, ou la fabrication de cette substance visqueuse qui habille les parois cellulaires des spirogyres.

Biomasses

Le recouvrement maximal observé dans le bassin Rhin-Meuse peut atteindre 70 % (Grasmück, 1994).

Les biomasses de spirogyres restent relativement faibles, comparées à celles de cladophores par exemple (Franche-Comté : 700g poids frais /m² sur la Loue ; 36-66 g poids sec/m², Graham & al., 1995). Leurs herbiers présentent en effet une structure très aérée avec un encombrement en volume non négligeable.

Pourtant leur taux de photosynthèse est très largement supérieur à celui des cladophores et autres algues (cf. croissance).

REPARTITION

Type de milieu

Les spirogyres se développent au printemps, généralement dans les fossés, étangs et anses des eaux douces claires et calmes.

Elles résident généralement sans fixation dans la tranche d'eau ou au niveau des sédiments. Quelques espèces présentant des rhizoïdes sont fixées dans le courant (*Spirogyra fluviatilis*).

Répartition des proliférations recensées

La répartition géographique des spirogyres reste encore peu connue. Il existe quelques références de développements de ces algues :

- **Dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse :**
 - une prolifération à spirogyres a été observée sur le lac de Saint-Point dans le Doubs en 1967, et un recensement des stations franc-comtoises est précisé (Rodriguez & Vergon, 1996).
 - le lac de Marcenay en Côte d'Or (Cellule d'Application en Ecologie, 1994)
 - la Durance (Khalanski & al., 1987)
 - la rivière Ardèche (Aquascop. Montpellier, 1994), où elle abonde en 1993 en remplacement des cladophores dominantes en 1992
 - plusieurs rivières eutrophisées du bassin comme le Doubs, le Drugeon, la Loue et l'aval du Cusancin (AREA, 1997).
- **Dans le bassin Seine-Normandie :**
 - quelques cours d'eau calcaires (Aquascop. Angers, 1989),
 - la Saulx amont (Ecolor & Area, 1993)

- l'Orne, développements faibles sur la Rance (Haury & al., 1996a)

- **Dans le bassin Rhin-Meuse :**

- la Meuse amont et quelques affluents (Grasmück, 1994)
- des développements printaniers sur les plans d'eau de la Woëvre (55) (Peltre, commun. pers.)
- le plan d'eau de Rhinau (67) en Alsace (Descotes, 1996)

- **Dans le bassin Loire-Bretagne :**

- ce sont des espèces fréquentes dans les étangs et les bras morts des rivières.

- **Dans le bassin Adour-Garonne :**

- le Tarn (SIEE, 1994-95)

Nuisances

Du fait de leur structure "mousseuse", ces algues semblent gêner la production du poisson dans les étangs de pisciculture.

ECOLOGIE

PARAMETRE PHYSIQUES

Eclaircissement

En effectuant des expérimentations sur la photosynthèse et la respiration, Graham & al. (1995) ont confirmé les observations de développement printanier des spirogyres, c'est-à-dire, une affinité ou une tolérance pour les fortes irradiances et les eaux fraîches qui caractérisent cette période.

L'importante activité photosynthétique des spirogyres à de fortes intensités lumineuses est également confirmée par Simpson & Eaton (1986).

Simons & van Beem (1990) constatent aussi que les spirogyres achèvent le développement de leur biomasse en conditions d'éclaircissement et de température élevés (20-25°C).

Par contre, ces algues ne peuvent maintenir une activité photosynthétique à des températures élevées combinées à un faible éclaircissement (comme dans le cas d'auto-ombrage). Des mesures d'irradiance en dessous des couches supérieures montrent de fortes atténuations d'éclaircissement en fonction de la profondeur et en pénétrant à l'intérieur de l'herbier (Graham & al., 1995). Les spirogyres ne semblent pas supporter les effets indirects de l'auto-ombrage (exposition prolongée à l'ombre), ceci entraînant des mortalités de sub-surface à la fin du printemps.

Cependant, les relevés effectués sur les rivières calcaires du bassin Seine-Normandie (Aquascop, 1989) corrélient la présence de spirogyres sur des sites présentant de faibles éclaircissements (éclairage direct de 20-40 %), dans des secteurs d'eaux calmes souvent ombragés.

Température

Les seuls effets de la température n'expliquent pas le déclin fréquent des spirogyres en début d'été, car elles sem-

Spirogyra

blent avoir une température optimale proche de 25°C et des taux de photosynthèse significatifs vers 30-35 °C, pour des irradiances élevées (Simons & van Beem, 1990 ; Graham & al., 1995), voire des mortalités pour des températures atteignant 36°C en Arizona (Wang & al., 1989).

Aquascop (1989) les signale cependant pour des températures basses de 10 °C alors que SIEE (1994-95) les observe sur le Tarn à des températures plus élevées que les cladophores.

Ces relations aux facteurs éclaircissement et température ne tiennent pas compte de l'auto-écologie des espèces qui peuvent avoir des sensibilités particulières à certains facteurs et peuvent expliquer la variabilité des comportements.

De plus ces algues semblent assez peu compétitives par rapport à d'autres espèces ou genres.

Agitation du milieu, courant

Les espèces non fixées sont caractéristiques des eaux lentes et stagnantes (Khalanski & al., 1987). Aquascop (1989) relève une vitesse de courant de 0-10 cm/s.

L'espèce fixée, *Spirogyra fluviatilis*, a été étudiée par Borchardt & al. (1994) et supporte mieux le courant. Cependant, au cours d'une expérimentation, ces auteurs montrent que l'augmentation de la productivité algale favorisée par le courant a aussi un coût physiologique : quel que soit le contenu tissulaire en phosphore et azote de *Spirogyra fluviatilis*, la photosynthèse est réduite quand la vitesse du courant atteint 30 cm/s.

Profondeur

Plusieurs références situent le développement des spirogyres jusqu'à des profondeurs allant jusqu'à 50 cm (Aquascop, 1989 ; Rodriguez & Vergon, 1996 ; Simons & van Beem, 1990), et parfois même jusqu'à 7 m comme sur la Durance (Khalanski & al., 1987)

Substrat

Les spirogyres sont relativement indépendantes du type de substrat dans la mesure où elles n'y sont généralement pas fixées (sauf *Spirogyra fluviatilis*).

Rodriguez & Vergon (1996) les situent sur vases, graviers, pierres et galets.

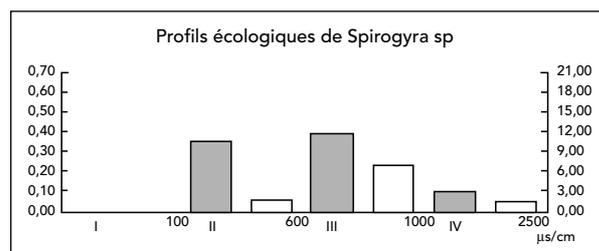
PARAMETRES CHIMIQUES

Minéralisation et pH

• conductivité

Sur les cours d'eau du bassin Rhin-Meuse, Grasmück (1994) ne rencontre pas de spirogyres pour les très faibles conductivités, inférieures à 100 µS/cm.

Elles sont principalement représentées dans les gammes d'eaux assez faiblement à fortement minéralisées, allant de 100-1000 µS/cm, et dans quelques cas supérieures à 1000 µS/cm :



• pH

Dans les fossés des Pays-Bas, les spirogyres ne sont jamais rencontrées pour des pH inférieurs à 5 (Ten Cate & al., 1991).

• dureté

La présence des spirogyres n'a pas été relevée dans les eaux très "douces" et oligotrophes. Sur le bassin Rhin-Meuse, Grasmück (1994) ne les rencontre pas à des teneurs inférieures à 70 mg/l Ca⁺⁺, mais plutôt dans la gamme de 70-100 mg/l, soit dans des eaux moyennement dures.

Ten Cate & al. (1991) font les mêmes observations, et en eau peu dure légèrement acide, la diversité des espèces de spirogyres chute notablement.

Contrairement à d'autres types d'algues, elles ne supportent pas de teneurs en magnésium élevées (<70 mg/l Mg⁺⁺). Par contre on les observe pour des concentrations élevées en ions sodium et potassium (Grasmück, 1994).

Nutriments

En conditions mésotrophes ou modérément eutrophes, les spirogyres constituent des communautés diversifiées avec notamment de nombreuses espèces de spirogyres. La coexistence d'algues et de macrophytes s'opère avec une croissance optimale des spirogyres au printemps et des macrophytes en été.

Par contre en milieu d'eau dure et de forte trophie, les spirogyres sont remplacées par de forts développements de *Cladophora sp.*, *Vaucheria sp.*, *Enteromorpha sp.* et d'*Hydrodictyon sp.* (Simons & van Beem, 1990).

• Azote

Sur les cours d'eau du bassin Rhin-Meuse, les observations de spirogyres à des teneurs inférieures à 0,1 ou supérieures à 0,2 mg/l. de nitrates sont difficilement interprétables (Grasmück, 1994).

Par contre, une relation est remarquée entre l'augmentation de la teneur en NH₄⁺ jusqu'à 0,5 mg/l et celle du pourcentage de recouvrement relatif des spirogyres.

• Phosphore

Sur ces mêmes cours d'eau, il n'y a pas de relation particulière entre les teneurs en phosphates et la présence de spirogyres qui sont représentées tout au long de la gamme.



La cinétique d'absorption du phosphore inorganique a été étudiée par Borchardt & al. (1994) sur une espèce d'eau courante, *Spirogyra fluviatilis*. L'influence du courant est assez complexe et pas toujours positive. L'absorption du phosphore est stimulée à court terme par des vitesses de courant modérées (inférieure à 15 cm/s) au-delà de laquelle elle est inhibée. Elle est également altérée lorsque l'algue est déficiente en phosphore (teneur tissulaire inférieure à 0.21 %), mais pas lorsqu'elle en est saturée.

Par contre, l'absorption à long terme pour des concentrations très faibles n'est pas réduite lors de courants élevés

mais au contraire stimulée en proportion de la vitesse du courant.

Les spirogyres sont souvent des espèces d'eaux calmes probablement parce que physiologiquement, ce manque de courant leur est bénéfique par rapport à l'absorption des nutriments.

RELATIONS AVEC LES AUTRES ORGANISMES

Il n'y a pas de broutage reconnu sur les filaments de spirogyres, étant donné la structure visqueuse des parois cellulaires de ce genre.

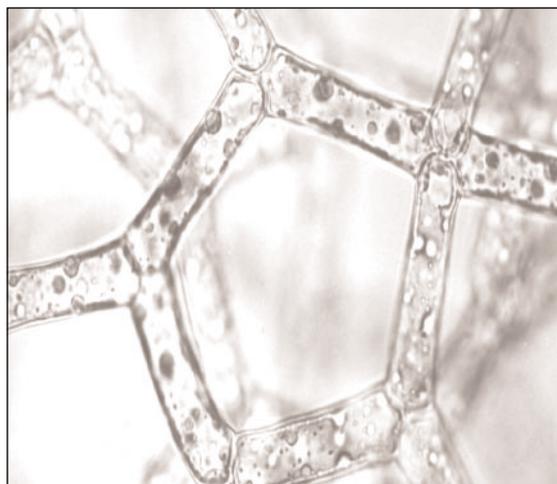
B I L A N

- Les spirogyres sont des espèces de milieu calme, se développant dès le printemps dans la tranche d'eau, et disparaissant fréquemment tôt dans la saison.
- Elles peuvent présenter des taux de recouvrement importants, mais leurs biomasses sont relativement limitées (inférieures à 1 kg poids frais /m²).
- Elles se développent dans les eaux de minéralisation et de dureté moyennes, pour des gammes de teneurs en nutriments assez larges.

HYDRODICTYON RETICULATUM (L.) LAGER H.

Systématique

CHLOROPHYCEES, Ordre des CHLOROCOCCALES
Famille des HYDRODICTYACEES,
Genre *Hydrodictyon*



(D'après Mathey, 1993)

Morphologie

- Colonies se présentant sous forme de masses flottantes vertes
- Cellules regroupées en réseaux hexagonaux très caractéristiques
- La taille du maillage augmente avec l'âge

Biologie, écologie

- Milieu calme, bien minéralisé et eutrophe
- Fortes capacités de multiplication végétative en conditions favorables (températures élevées et fort ensoleillement)

BIOLOGIE

Morphologie

• **Aspect macroscopique**

Les colonies d'*Hydrodictyon* se présentent sous l'aspect de masses vertes flottantes, dont l'aspect en mailles généralement hexagonales est très caractéristique et souvent visible à l'œil nu (Rodriguez & Vergon, 1996).

L'ensemble de la jeune colonie forme d'abord un sac cylindrique réticulé arrondi aux deux extrémités. Les vieilles colonies sont macroscopiques, de très grande taille (de plusieurs centimètres de longueur et largeur). Le sac est souvent irrégulièrement déchiré (Mathey, 1993).

L'appellation française "réseau d'eau" ou "filet d'eau", ou encore "net water" en anglais, traduit cette morphologie un peu particulière.

• **Aspect microscopique**

Les cellules sont cylindriques, allongées, et possèdent un plaste pariétal réticulé présentant de nombreux pyrénoides. Les cellules sont groupées en cénobes, c'est-à-dire en réseau à mailles le plus souvent hexagonales (Bourrelly, 1990).

Taxonomie

Le genre *Hydrodictyon* ne renferme que 4 ou 5 espèces. Une seule espèce est connue en France, *Hydrodictyon reticulatum*.

La détermination de cette espèce est aisée, comme le montre sa morphologie originale.

Reproduction et propagation

Deux types de reproduction sont identifiés chez cette espèce :

- une **reproduction végétative asexuée**, permettant, lors de conditions favorables, la formation rapide de jeunes colonies-filles à partir de chaque article de la colonie-mère : un grand nombre de zoospores biciliés qui naissent sans sortir de la membrane maternelle et se regroupent en un jeune cénobe réticulé qui sera libéré (Mathey, 1993).
- une **reproduction sexuée** par isogamie, qui aboutit à la formation plus lente de nouvelles colonies en conditions défavorables, lors d'un processus complexe présentant différents stades ayant des capacités de résistance importante (Mathey, 1993).

Cycle saisonnier

La capacité d'élongation des cellules et leurs modes de reproduction permettent à cette algue de se développer très rapidement puisque chaque cellule est capable de former un autre cénobe, ce qui permet une **croissance rapide** et concourt à la création de **colonies importantes** (Prescott, 1978).

On trouve des données sur l'évolution saisonnière d'*Hydrodictyon reticulatum* dans l'exemple de la retenue du Mirgenbach (Mathey, 1993). Cette algue commence son développement sur le fond de l'eau, au bord des rives, dans des zones de faible profondeur. Ensuite l'oxygène fournie par une intense activité photosynthétique confère



une certaine flottabilité aux masses algales qui se décrochent du fond et peuvent ensuite dériver vers d'autres secteurs sous l'effet des courants et des vents dominants, avant de se décomposer (leur couleur verte vire au jaunâtre). Elles ne subsistent alors que sur le fond.

Dans ce milieu, la prolifération d'*Hydrodictyon reticulatum* apparue en 1987, a connu son apogée au cours des étés 1988 et 89, où il a subi un enlèvement mécanique précoce, et entamé un déclin à partir de 1990. Il a alors été relayé par l'apparition de "blooms" à Cyanobactéries, plus précisément *Microcystis aeruginosa* et *Aphanizomenon flos-aquae*. La modification de la composition floristique des algues pourrait s'expliquer par une modification du rapport N/P du milieu, ainsi qu'un début de stratification du milieu qui favoriserait les organismes fixateurs d'azote (Mathey, 1993).

Le démarrage de la période de développement de cette algue est généralement assez tardif, à la fin du printemps. Elle prolifère en période estivale et peut subsister assez tard dans la saison, puisqu'elle était encore présente en décembre 1988 sur la retenue du Mirgenbach.

D'autres observations confirment ce développement tardif : sur le plan d'eau de Rhinau en Alsace (Descotes, 1996), elle prolifère surtout au mois d'août. Dans les bassins réservoirs de Crépieux-Charmy (Barbe & Descotes, 1996), elle a présenté, du fait de la remise en eau des bassins, trois générations successives de juillet à septembre. C'est en septembre qu'elle est observée sur la Meuse amont 1991 en période d'étiage (Grasmück, 1994). On la trouve également à l'étiage dans certains cours d'eau eutrophes du bassin Loire-Bretagne ainsi qu'en bassins peu profonds (étangs expérimentaux de l'INRA).

Biomasses

Etant donné l'aspect très couvrant des colonies d'*Hydrodictyon*, on peut obtenir des recouvrements et des biomasses élevés.

En Franche-Comté, sur le Doubs un herbier à cladophore et *Hydrodictyon* a été estimé à 6 kg /m² de poids frais (DIREN Franche-Comté, 1994).

Dans les bassins de Crépieux-Charmy (Barbe & Descotes, 1996), les biomasses varient de 800 à 1100 g/m² de poids frais. Les plus forts recouvrements y ont été observés pour des niveaux d'eau inférieurs à 1 mètre.

Des essais de croissance en laboratoire ont permis d'obtenir une production maximale de 1750 g d'algues fraîches sur 14 jours, soit 10 g poids sec /m²/jour (Mathey, 1993), ce qui démontre la rapidité et la capacité de production de cette algue.

Flory & Hawley (1994) ont observé une colonisation de 24 % d'un plan d'eau de 55 ha, correspondant à 0,4 g/l de poids sec.

REPARTITION

Type de milieu

Les développements d'*Hydrodictyon* se produisent en faciès lentique, en plan d'eau (lacs, étangs), dans les anses calmes de certains cours d'eau, ou encore dans les fossés et marais peu profonds.

Ses colonies se développent à la surface de l'eau, mais peuvent également occuper la tranche d'eau (Flory & Hawley, 1994).

Répartition des proliférations recensées

L'algue *Hydrodictyon reticulatum* présente un caractère ubiquiste marqué, caractérisé par une large distribution géographique.

Elle est considérée comme caractéristique des régions tempérées de l'hémisphère Nord (Pocock, 1960), mais est signalée dans l'hémisphère Sud, notamment en Nouvelle-Zélande (Hawes & al., 1991).

En France,

- **Dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse**, cette algue a été mentionnée pour la première fois en 1989 sur le réseau hydrographique franc-comtois sur le Doubs et a depuis colonisé plusieurs sites du bassin du Doubs et de la Saône (Rodriguez & Vergon, 1996), dont le Doubs et le Dugeon (AREA, 1997).

Elle prolifère également dans les bassins du champ captant de Crépieux-Charmy, réservoirs d'eau potable pour la ville de Lyon (Barbe & Descotes, 1996) et sur le Rhône court-circuité dans cette zone (Keller, 1997).

- **Dans le bassin Rhin-Meuse**, le réservoir tampon de la centrale nucléaire de Cattenom (Moselle) a été le siège de fleurs d'eau à *Hydrodictyon* de 1987 à 1990 qui ont disparu depuis, après extraction mécanique, au profit de Cyanobactéries (Mathey, 1993).

Cette algue est également citée sur des cours d'eau, comme la Meuse en amont de Neufchâteau (88) en liaison avec un phénomène d'eutrophisation (Mathey, 1993).

Elle forme aussi des herbiers conséquents sur le plan d'eau de Rhinau en Alsace (Descotes, 1996).

- **Dans le bassin Loire-Bretagne**, on la rencontre sur certains cours d'eau en étiage (Sèvre Nantaise). Elle a également été régulièrement observée dans un réseau de fossés du Marais Breton (Dutartre, commun. pers.).

Nuisances

Au-delà de l'impact mécanique que peuvent avoir ces grandes masses dérivantes sur le colmatage des ouvrages de prise et de rejet d'eau, un impact important a pu être observé sur les cycles des paramètres oxygène et pH, avec le risque de toxicité induit par l'apparition de formes ammoniacales dans le milieu (Mathey, 1993).

Hydrodictyon

ÉCOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Eclaircissement

D'importants développements d'*Hydrodictyon* semblent liés à de fortes intensités lumineuses permettant, en parallèle avec la température, une activité photosynthétique optimale (Mathey, 1993). Mais on peut la trouver également en secteurs ombragés.

Température

La température est un facteur déterminant de la prolifération. Mathey (1993) cite une expérimentation mettant en évidence des développements importants d'*Hydrodictyon* vers 20-25 °C, avec un taux de croissance optimum pour des températures de 26-30 °C.

Cette relation est confirmée sur le plan d'eau du Mirgenbach (57) aux eaux échauffées, la température moyenne maximale annuelle fut de 24-24.5 °C en 1988-89, années les plus favorables aux proliférations d'*Hydrodictyon reticulatum*.

De même dans les bassins de Crépieux-Charmy (Barbe & Descotes, 1996), la température du mois d'août est voisine de 24 °C. Par contre le développement d'*Hydrodictyon* dans le plan d'eau de Rhinau (Descotes, 1996) correspond à des eaux d'origine phréatique, plus fraîches (moyenne estivale 15-16 °C en surface).

En Nouvelle-Zélande, Coffey & Miller (1988) ont observé une prolifération de cette algue à une température de 20 °C.

Substrat

Nous n'avons pas trouvé de références, car il ne semble pas y avoir d'affinité particulière avec un substrat donné, cette algue n'étant pas fixée dans le fond.

PARAMETRES CHIMIQUES

Minéralisation et pH

Le pH ne semble pas être le facteur prépondérant, même si on rencontre principalement cette algue en milieu alcalin (Mathey, 1993).

Par contre un niveau élevé de minéralisation semble lié à son développement :

Sur la retenue du Mirgenbach (57), les fleurs d'eau à *Hydrodictyon* ont été observées pour des conductivités de l'ordre de 1300 à 2000 µS/cm, sur la Meuse amont (Grasmück, 1994) et sur le plan d'eau de Rhinau autour de 600 µS/cm (Descotes, 1996), en Nouvelle-Zélande autour de 1100 µS/cm.

Mais il peut également se développer pour des conductivités moyennes de 200-300 µS/cm comme dans les bassins de Crépieux-Charmy (Barbe & Descotes, 1996).

Par contre un excès de minéralisation comme le montrent les mesures effectuées sur la retenue du Mirgenbach (la conductivité est passée entre 1986 et 1991, de 1300 à 2300 µS/cm) pourrait affecter sa multiplication végétative (Mathey, 1993).

Cette espèce a été signalée dans des milieux touchés par une pollution organique et métallique (Mathey, 1993). Une augmentation de l'oxydabilité liée à la présence d'une population algale importante a également été notée dans les bassins de Crépieux-Charmy (Barbe & Descotes, 1996).

Nutriments

Inféodé principalement aux milieux très minéralisés, *Hydrodictyon reticulatum* se rencontre de plus dans les milieux eutrophes :

Sur la Meuse, on relève 0,15 mg/l d'ortho-phosphates (Grasmück, 1994), Ten Cate & al. (1991) citent des valeurs supérieures à 0,12 mg/l. Les eaux du plan d'eau de Rhinau et celles des bassins de Crépieux-Charmy se situent également dans ces gammes.

La retenue du Mirgenbach est caractérisée par des eaux eutrophes, avec des teneurs en ortho-phosphates voisinant 0,3 mg P/l, et 3 mg N/l de nitrates.

Les caractéristiques des milieux présentant des proliférations d'*Hydrodictyon reticulatum* dans des milieux de composition chimique diverse, sont le niveau élevé de la minéralisation et de la trophie (Palmer, 1980).

Le suivi du développement d'*Hydrodictyon reticulatum* dans les bassins de Crépieux-Charmy (Barbe & Descotes, 1996) montre que ces algues peuvent exporter de fortes quantités de nutriments, et par là même produire d'excellents rendements d'épuration dans des milieux peu renouvelés, avec une exportation de 50-75 % de nitrates et 60-90 % de phosphates, ces derniers étant surtout prélevés en début de croissance et les nitrates en fin de cycle.

B I L A N

- Espèce d'eau calme, bien minéralisée et eutrophe,
- En conditions favorables (températures élevées et ensoleillement), *Hydrodictyon sp.* a la capacité de se développer de façon spectaculaire par multiplication végétative
- Production possible de fortes biomasses,
- Capacité d'exporter de grandes quantités de nutriments.



HYDROPHYTES IMMERGÉES

**HYDROPHYTES
IMMERGÉES INDIGÈNES**

Ranunculus sp.

Potamogeton sp.

Myriophyllum sp.

Ceratophyllum sp.

Ranunculus

RANUNCULUS SP.

PHANEROGAMES, Classe des DICOTYLEDONES
Famille des RENONCULACEES, Genre *Ranunculus*
Sous-genre *Batrachium* (DC.) A. GRAY

Les renoncules aquatiques constituent un groupe complexe sur le plan systématique. Ceci est lié à la grande phénoplasticité de beaucoup d'espèces, et à un important phénomène d'hybridation entre elles (Cook, 1966). Cook y a reconnu 17 espèces dont certaines peuvent être facilement distinguées et d'autres beaucoup moins.

Beaucoup de ces espèces développent deux types de feuilles (Cook, 1966) :

- des feuilles "flottantes" dont le limbe possède un contour réniforme, à divisions plus ou moins profondes
- des feuilles "submergées", dont le limbe est découpé en lanières filiformes.

L'expression "feuille flottante" désigne en fait un mode de découpe du limbe et non la position de la feuille par rapport à la surface de l'eau (Lambinon & al., 1992).

Parmi ces espèces, trois peuvent surtout poser des problèmes de prolifération :

- la Renoncule flottante (*Ranunculus fluitans*)
- la Renoncule en pinceau (*Ranunculus penicillatus*) avec ses deux sous-espèces : *penicillatus* et *calcareus*, la Renoncule peltée (*Ranunculus peltatus*)

Ranunculus fluitans, qui présente localement des problèmes importants, sera étudié plus en détail.

Mais il est important de souligner que cette espèce, qui prolifère dans certaines régions en France, peut être rare dans d'autres.

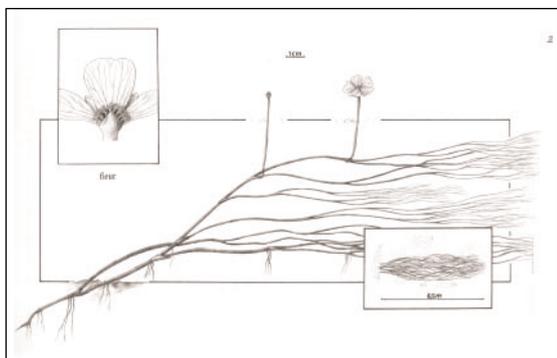


RANUNCULUS FLUITANS LAMK.

RENONCULE FLOTTANTE

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des DICOTYLEDONES
Famille des RENONCULACEES, Genre *Ranunculus*



(d'après Dethioux, 1989)

Morphologie

- Hydrophyte submergée
- Enracinement relativement superficiel
- Tige fortement ramifiée et très longue
- Feuilles découpées en longues lanières. Absence de feuilles flottantes
- Fleurs blanches solitaires, donnant des akènes à bec court

Biologie, écologie

- Fortes capacités de bouturage
- Eaux claires et rapides, peu profondes, aux fonds calcaires souvent rocheux ou graveleux, fortement minéralisées et riches en nutriments

BIOLOGIE

Morphologie

(Société d'étude de la flore d'Alsace, 1982 ; Lambinon & al., 1992 ; Dethioux, 1989a ; Montégut, 1987 ; Cook, 1966 ; Eichenberger & Weilenmann, 1982)

Ranunculus fluitans est une hydrophyte fixée à feuilles toutes submergées. L'enracinement (racines latérales) est relativement superficiel. Les tiges sont souvent très longues et peuvent atteindre 6 m de longueur. Elles sont fortement ramifiées.

Les feuilles, dont la taille est rarement inférieure à 8 cm, sont découpées en longues lanières subparallèles.

La plante produit des fleurs blanches solitaires d'environ 2 cm de diamètre, s'épanouissant au-dessus de la surface de l'eau. Elles donnent naissance à des akènes globuleux, glabres, de 2 mm sur 1, à bec très court.

Variations morphologiques

R. fluitans présente deux types morphologiques selon la saison :

- en été, il présente un état allongé, fleurissant, et à racines peu développées,
- de l'automne au printemps, il présente un état plus petit, compact, non florissant et à racines bien développées.

Reproduction, propagation

• Reproduction sexuée

En eau calme, *R. fluitans* ne fleurit que rarement (Cook, 1966). Dans un site d'étude de la rivière Meuse, de la Haye (1992b) a observé une faible production de graines, mais par contre toutes ont germé. Dans cette même étude, la variation du niveau de l'eau n'a pas eu d'effet sur la germination, mais celle-ci a été grandement affectée par l'enfouissement des graines dans un substrat sableux. Cette entrave à la germination provoquée par l'enfouissement est réversible car si l'on soumet les graines ayant subi ce traitement à un important apport de lumière, elles sont à nouveau capables de germer.

Cette multiplication par graine reste plutôt limitée (de la Haye, 1992b).

• Reproduction végétative

R. fluitans possède une puissante capacité de bouturage (de la Haye, 1992a). Les boutures constituées à partir d'une tige terminale se développent plus vite que des fragments de tiges possédant une ou deux ramifications (Eichenberger & Weilenmann, 1982). Une certaine baisse de l'agitation du milieu semble conditionner la mise en place des boutures (Bonnard & Michon, 1981 ; de la Haye, 1992a).

Ce bouturage constitue le principal moyen de multiplication de la plante (de la Haye, 1992a).

Cycle saisonnier, croissance

(Eichenberger & Weilenmann, 1982).

R. fluitans possède deux formes de développement :

- en été, les individus ne possèdent pas de véritables racines, croissent rapidement et ont une forme allongée. Ils fleurissent de juin à août, mais cette floraison n'a pas lieu tous les ans et ne se produit pas en eau polluée (Cook, 1966). La floraison correspond au maximum de la biomasse végétale, elle est suivie d'une baisse de la croissance végétative.

Ranunculus

- de l'automne au printemps, les individus sont bien enracinés, croissent lentement et sont de petite taille, plus compacts. Ils ne fleurissent pas. Cet état correspond à une forme de résistance. Ces individus passent l'hiver et donnent naissance au stade " allongé " en avril ou mai. Quand ce stade allongé est formé, la croissance devient très rapide et des brins de 3 m peuvent se former en 3 mois.

Biomasse

Le tableau suivant présente quelques biomasses de tiges feuillées de *R. fluitans* :

Localisation	Biomasse en g de PS/m ²	Référence
Rivière Dordogne	150 à 380	Centre d'Ecologie des Ressources Renouvelables, 1991
Rivière Ardèche	250 à 300	Aquascop Montpellier, 1994
Rivière Semois (Belgique)	500	Ska & Van der Borgh, 1986

En été, lorsque les conditions sont favorables, le temps de doublement de la biomasse est d'environ 2 semaines. En hiver, il est de 2 mois (Eichenberger & Weilenmann, 1982). Sur la Semois, on observe une relation logarithmique inverse entre la biomasse de la plante et la profondeur du cours d'eau (Van der Borgh & al., 1982).

REPARTITION

Type de milieu

R. fluitans est une espèce typique d'eau courante. Il colonise très occasionnellement des eaux presque stationnaires, comme de larges canaux de drainage (Cook, 1966). Les rivières dans lesquelles cette espèce se développe sont généralement larges de plusieurs mètres (Dethioux, 1982 ; Cook, 1966).

Il s'agit d'une espèce de plaine et de basse montagne (Dethioux, 1982).

Répartition des proliférations recensées

R. fluitans est présent sur une grande partie du territoire français, bien que sa rareté sur certains secteurs, comme en région Nord-Pas-de-Calais, l'ait fait inscrire sur la Liste Rouge des plantes supérieures menacées de cette région, ainsi que dans le Massif Armoricaïn (Des Abbayes & al., 1971).

- Dans le bassin Rhin-Meuse, il est assez commun dans les rivières du plateau calcaire de Lorraine et dans la Plaine d'Alsace (Centre de recherches écologiques, 1990b).
- Dans le bassin Seine-Normandie, cette espèce présente des développements importants sur l'Ornain, ainsi que sur la Saulx, notamment en amont de la confluence avec l'Ornain (Ecolor & Area eau-environnement, 1993). Elle est présente sur l'Aire (Area eau-environnement, 1991),

et forme d'abondants peuplements dans la Marne, entre Langres et St Dizier (Cellule d'Application en Ecologie, Université de Bourgogne, 1990).

Il présente des proliférations :

- dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse, sur la rivière Ardèche, dans des secteurs entre Ruoms et Pont St Esprit (Aquascop Montpellier, 1994). Il est également abondant sur plusieurs rivières eutrophisées (BRL, 1997) et sur le Rhône court-circuité, notamment dans le secteur de Pierre-Bénite (Keller, 1997).
- dans le bassin Adour-Garonne, il constitue la principale espèce de l'herbier développé sur la Dordogne entre Argentat et Vayrac (Centre d'Ecologie des Systèmes Aquatiques Continentaux, 1991), et sur la Truyère à Entraygues/ Truyère.
- dans le bassin Seine-Normandie, on le trouve sur l'Orne à l'amont du Massif armoricaïn qu'il pénètre, parallèlement à l'eutrophisation croissante de la rivière (Haury & al., 1996a).

Nuisances

Les principales nuisances concernent l'entrave à l'écoulement et au déplacement sur les cours d'eau, liée aux masses de végétaux présentes (Ska & Van der Borgh, 1986) et à l'accumulation de débris et de matières organiques dans les herbiers. En outre, si le niveau d'eau baisse suffisamment au cours de l'été, une quantité importante de brins se détachent et flottent au gré du courant, ce qui peut provoquer des embâcles (Eichenberger & Weilenmann, 1982). L'impact d'herbiers conséquents sur la physico-chimie de l'eau a pu provoquer des mortalités piscicoles par toxicité ammoniacale due à l'élévation du pH, par exemple dans la Semois en Belgique (Van der Borgh & al., 1982).

ÉCOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Eclairement

R. fluitans est une espèce qui nécessite un important ensoleillement pour son développement (Bonnard & Michon, 1981 ; Dethioux, 1982 ; Aquascop, 1989). Selon Aquascop (1989), un ombrage moyen (45 à 65 % de la lumière disponible de juin à septembre) limite considérablement son développement.

Cette espèce préfère les eaux claires (Cook, 1966 ; Dethioux, 1982). Aquascop (1989) cite pour la turbidité des valeurs 1,6 à 2,4 NTU.

Température

La température semble jouer un rôle important sur le développement de *R. fluitans* puisqu'un développement correct en été est observé si la température de l'eau est supérieure à 12-13°C (Eichenberger, 1983).



Agitation du milieu, vitesse du courant

R. fluitans exige une certaine vitesse du courant pour son développement (Van der Borgh & al., 1982). Il est capable de supporter des vitesses de 2 m/s (Ska & Van der Borgh, 1986), mais son préférendum est de l'ordre de 30 cm/s (Bonnard & Michon, 1981 ; Aquascop, 1989), voire < 20 cm/s (Keller, 1997).

Les courants très importants, lors de crues violentes par exemple, peuvent décimer les populations de *R. fluitans* (Dethioux, 1982). La prolifération de cette espèce sur la Dordogne entre Argentat et Vayrac est en très grande partie liée à un écrêtement des crues du cours d'eau par la mise en place de barrages. Les crues printanières sont beaucoup moins importantes et le développement des jeunes plantes, encore fragiles à cette époque, n'est plus régulé par ce paramètre physique (Centre d'Ecologie des Ressources Renouvelables, 1991)

Profondeur

En été, *R. fluitans* semble préférer des profondeurs plutôt faibles, de 20 à 60 cm (Aquascop, 1989 ; de la Haye 1994 ; Bonnard & Michon, 1981). En hiver, cette espèce semble tolérer des profondeurs plus importantes, jusqu'à 3 m (de la Haye, 1994). Dethioux (1982) remarque qu'elle se développe à de plus grandes profondeurs en basse montagne qu'en plaine (jusqu'à 1 m ou plus).

Concernant les fluctuations de niveau, *R. fluitans* peut supporter des variations de profondeur de 1 à 2 m sur 2 à 5 jours, si le courant demeure relativement faible (6 à 12 cm/s). D'une manière générale, les plantes adultes tolèrent mieux les fluctuations de niveau que les plus jeunes (de la Haye, 1994).

Substrat

R. fluitans a besoin d'un substrat stable pour s'ancrer (Cook, 1966). On le trouve ainsi généralement sur des fonds plutôt grossiers, comportant des graviers, des galets... (Dethioux, 1982 ; Centre d'Ecologie des Ressources Renouvelables, 1991 ; de la Haye, 1994).

Certains aménagements de cours d'eau (barrages) limitent les remaniements du fond. Celui-ci est donc plus stable, et

le développement des végétaux est beaucoup moins perturbé. Cela peut devenir un facteur favorisant la prolifération de *R. fluitans* (Centre d'Ecologie des Ressources Renouvelables, 1991).

PARAMETRES CHIMIQUES

Conductivité et pH

Selon Dethioux (1982), *R. fluitans* se développe dans des eaux de forte conductivité. Grasmück (1994), dans les cours d'eau lorrains, remarque que sa présence et son abondance sont maximales pour des conductivités de la classe 100-600 ms/cm.

C'est une espèce plutôt neutrophile (Dethioux, 1982 ; Bodner, 1994). Elle se développe dans les eaux particulièrement calcaires (Grasmück, 1994 ; Haury & al., 1996a).

Nutriments

Concernant la qualité de l'eau, *R. fluitans* tolère la pollution, à condition que l'eau reste claire (Cook, 1966). Dans le système de bioindication du Ried alsacien, cette espèce fait partie de la communauté la plus eutrophe (Trémolières & al., 1994). Grasmück (1994) l'associe à une forte trophie de l'eau. Il semblerait que cette espèce absorbe ces nutriments principalement dans le compartiment aqueux, puisque l'absence de racine ne semble pas affecter sa croissance (Eichenberger & Weilenmann, 1982). Eichenberger (1983) estime que l'enrichissement des rivières constitue la principale source de son développement, notamment dans le Rhin. Cet auteur remarque qu'il n'existe pas de corrélation entre la quantité de nutriments dans l'eau et la biomasse produite. Les biomasses sont fortes si les concentrations en nutriments sont fortes, mais la relation est très variable dans les eaux pauvres en nutriments. Il constate en outre qu'un apport en phosphates seul n'aboutit qu'à un faible résultat, mais si une certaine quantité de rejets domestiques est ajoutée, la biomasse augmente remarquablement (nécessité de certains microéléments).

• Source de carbone

R. fluitans est une espèce utilisatrice de l'ion HCO_3^- . Un optimum de photosynthèse est observé pour une concentration d'environ 8 meq/l de cet ion (Bodner, 1994).

B I L A N

- *Ranunculus fluitans* préfère les eaux claires et rapides, peu profondes, aux fonds calcaires, souvent rocheux ou graveleux
- Cette espèce est liée à une forte minéralisation et une forte trophie de l'eau.
- En conditions favorables, sa prolifération peut provoquer de sérieux obstacles aux écoulements.

RANUNCULUS PENICILLATUS (DUM.) BAB. RENONCULE EN PINCEAU

Systematique

PHANEROGAMES, Classe des DICOTYLEDONES
Famille des RENONCULACEES, Genre *Ranunculus*

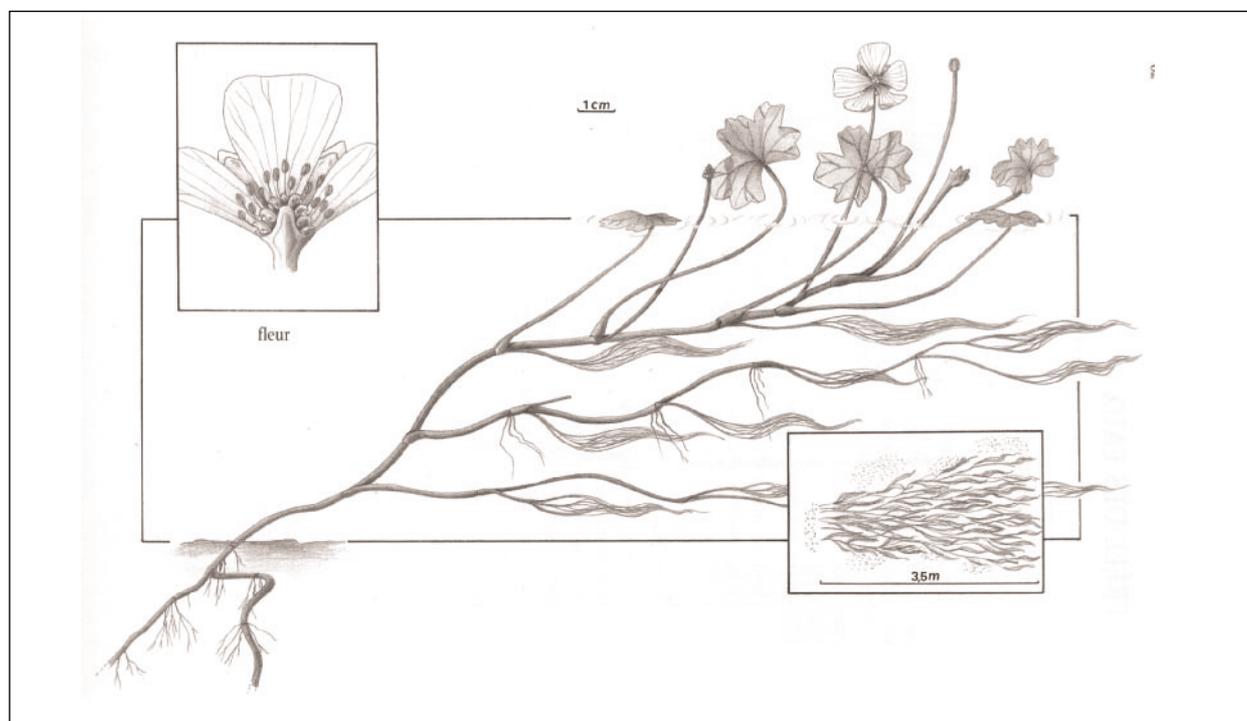
Morphologie

- Hydrophyte submergée
- Enracinement solide mais superficiel
- Longueur : jusqu'à 3,5 m

- Feuilles aussi longues que les entre-nœuds, découpées en étroites lanières qui confluent lorsqu'on les sort de l'eau
- Fleurs blanches, donnant des akènes

Biologie, écologie

- Eaux claires et courantes, bien éclairées, acides pour var. *penicillatus*, calcaires pour var. *calcareus*, faiblement minéralisées et peu fournies en éléments nutritifs



(d'après Dethioux, 1989)

Ranunculus penicillatus se développe en eau courante (Centre de recherches écologiques, 1990b) voire turbulente mais moins rapide que *R. fluitans* (Dethioux, 1982 ; Dethioux, 1989a), à faible profondeur (Centre de recherches écologiques, 1990b), généralement inférieure à 50 cm (Dethioux, 1989a).

C'est une espèce héliophile, qui tolère très mal la turbidité. On la trouve en eau claire et bien éclairée (Dethioux, 1989a ; Centre de recherches écologiques, 1990b).

R. penicillatus se développe dans les eaux acides et faiblement minéralisées pour var. *penicillatus* ou calcaires

pour var. *calcareus*, peu fournies en éléments nutritifs, oligo-mésotrophes à méso-eutrophes (Dethioux, 1982 ; Centre de recherches écologiques, 1990b ; Haury & al., 1994). Des biomasses moyennes de 200 g PS/m² ont été trouvées sur le Scorff (Haury, 1985 ; Haury & Gouesse Aidara, 1990 ; Gouesse Aidara, 1986). La var. *calcareus* pose des problèmes de prolifération dans le Tarn en Lozère (Codhant et al., 1991).

Haury & Baglinière (1996) ont noté un impact négatif du fort développement de *R. penicillatus* sur la reproduction des salmonidés dans un secteur végétalisé du Scorff (Bretagne-sud).



RANUNCULUS PELTATUS SCHRANK.
RENONCULE PELTEE

Systematique

PHANEROGAMES, Classe des DICOTYLEDONES
Famille des RENONCULACEES, Genre *Ranunculus*

Morphologie

- Hydrophyte submergée
- Enracinement solide mais superficiel
- Longueur : jusqu'à 1,5 m

- Feuilles plus courtes que les entre-nœuds, restant généralement étalées à la sortie de l'eau
- Fleurs blanches, donnant des akènes

Biologie, écologie

- Eaux calmes ou faiblement courantes, faiblement minéralisées, généralement non-calcaires, oligo à mésotrophes, non ou peu polluées.



(D'après Bonnier & Douin, 1990)

Ranunculus peltatus se développe en eau calme ou faiblement courante, faiblement minéralisée, généralement non calcaire, oligo à mésotrophe, non ou peu polluée (Centre de recherches écologiques, 1990b ; Lambinon & al., 1992 ; Grasmück, 1994).

Il pose plus rarement des problèmes de prolifération que les espèces précédentes.

POTAMOGETON SP.

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des POTAMOGETONACEES,
Genre *Potamogeton*

Ce genre regroupe environ 80 à 90 espèces et une quarantaine d'hybrides. Les feuilles des espèces appartenant à ce genre sont submergées ou flottantes, alternes ou opposées. Elles sont très variées dans leurs formes et possèdent souvent une stipule engainante.

Les fleurs, verdâtres ou rougeâtres, sont petites, hermaphrodites et regroupées en épi terminal ou axillaire. Elles donnent naissance à des akènes possédant un bec (Cook, 1990a ; Bonnier & Douin, 1990 ; Lambinon & al., 1992).

La reproduction chez les Potamots est essentiellement végétative (Wiegleb & Brux, 1991). Elle peut faire intervenir des organes permettant de passer la mauvaise saison, comme des bourgeons spécialisés, des stolons, des rhizomes et des tubercules. Les rhizomes constituent des structures profondément enfouies dans le substrat, pouvant survivre plusieurs années. Les stolons sont situés à plus faible profondeur dans le sédiment, et possèdent une durée de vie plus courte. Les plantes développant un rhizome disposent de réserves à long terme, à l'abri des perturbations du milieu. Mais la distinction entre ces deux types d'organes de résistance est en fait graduelle : il existe ainsi des stolons pérennes enfouis profondément dans le sédiment (Wiegleb & al., 1991). Des espèces comme *Potamogeton pectinatus* développent une reproduction dynamique grâce à la production de tubercules, organes de réserve aptes à développer de nouveaux plants. Cette reproduction végétative peut aussi se faire par fragmentation de la tige feuillée. Cette fragmentation intervient surtout pour les espèces à stolons (comme *P. alpi-*

nus), ou chez *P. natans*. On observe une augmentation de la reproduction par fragmentation lorsque le milieu est davantage perturbé (Wiegleb & Brux, 1991).

La reproduction sexuée par graine intervient rarement. Elle permet principalement la colonisation de nouveaux sites (Wiegleb & al., 1991).

On trouve les Potamots dans une très vaste gamme de milieux. Les espèces possèdent une grande flexibilité écologique, mais possèdent souvent une préférence pour une certaine combinaison de paramètres physiques et chimiques (Wiegleb & al., 1991 ; Wiegleb & Brux, 1991). Par rapport à d'autres espèces comme *Myriophyllum spicatum* ou *Ceratophyllum demersum*, les espèces de Potamot ont un développement plus précoce dans la saison (Madsen & Adams, 1989a), ce qui peut leur procurer un certain avantage pour la colonisation du milieu.

Les espèces présentées dans cette étude sont les suivantes :

- Potamot pectiné (*Potamogeton pectinatus*)
- Potamot luisant (*Potamogeton lucens*)
- Potamot nageant (*Potamogeton natans*)
- Potamot crépu (*Potamogeton crispus*)
- Potamot perfolié (*Potamogeton perfoliatus*)
- Potamot graminé (*Potamogeton gramineus*)

Parmi ces espèces, il se trouve que *P. pectinatus* se détache nettement par l'abondance des problèmes qu'il pose en France. Une attention toute particulière lui sera donc portée. Nous présenterons les caractères principaux des autres espèces, qui posent moins de problèmes de proliférations mais peuvent occasionner localement des gênes importantes.



COMPARAISONS MORPHOLOGIQUES DE QUELQUES ESPECES DE POTAMOGETON SP.

(ESPÈCES ÉTUDIÉES DANS CE PRÉSENT TRAVAIL)

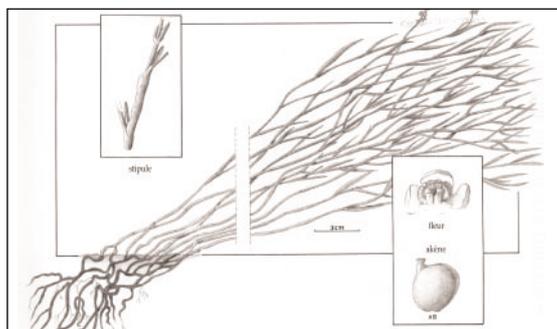
	<i>P. pectinatus</i>	<i>P. lucens</i>	<i>P. natans</i>	<i>P. crispus</i>	<i>P. perfoliatus</i>	<i>P. gramineus</i>
Position des feuilles	Toutes submergées	Toutes submergées	Submergées et flottantes	Toutes submergées	Toutes submergées flottantes	Submergées, éventuellement
Disposition des feuilles	Le plus souvent alternes	Alternes		Alternes	Alternes	
Forme des feuilles	Filiformes, très étroites	Elliptiques-lancéolées	Submergées : elliptiques lancéolées Flottantes : elliptiques, arrondies, coriaces	Sessiles, à bord finement dentelé et ondulé	Ovales, obtuses, faiblement ondulées sur les bords	Subm : rubanées Flottant : elliptiques arrondies
Dimensions des feuilles	0,5-1mm x 5-20 cm	2,5-3,5 cm x 10-20 cm	3-5 cm x 5-12 cm	8-10 mm x 4-6 cm	2-3 cm x 3-9 cm	Sub : 6-8mmx4-10cm Flott. : larges 2-3 cm
Tige	Filiforme, densément ramifiée	Cylindrique, rameuse	Simple, épaisse	Comprimée à 4 angles	Cylindrique	Grêle, cylindrique, très rameuse
Epi floral	Discontinu, pédoncule filiforme	Pédoncule enflé au sommet, plus épais que la tige	Cylindrique, pédoncule moins épais que la tige ou l'égalant	Pédoncule non renflé	Dense et court	Renflé au sommet, plus épais que la tige
Enracinement	Profond	Profond	Profond assez superficiel	Solide mais	Relativement profond	
Particularité	Longue stipule engainante autour de la tige	Encroûtement calcaire fréquent	Présence d'un coude au niveau du pétiole des feuilles flottantes	Couleur sombre (vert foncé à brunâtre)	Feuilles en cœur à la base de la tige	Dimorphisme foliaire très accentué entre les feuilles flottantes et submer.

POTAMOGETON PECTINATUS L.

POTAMOT A FEUILLES PECTINEES

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des POTAMOGETONACEES,
Genre *Potamogeton*



(d'après Dethioux, 1989)

Morphologie

- Hydrophyte fixée
- Morphologie très variable selon le milieu
- Tige filiforme souvent très ramifiée
- Enracinement profond
- Feuilles généralement très étroites, à stipule très engainante
- Fleurs en épi pédonculé, donnant des akènes à bec court

Biologie, écologie

- Reproduction essentiellement par tubercules
- Tous types de milieux, stagnants ou courants
- Eaux de profondeur moyenne (1-1,5m), bien éclairées, bien minéralisées, éventuellement turbides, au statut trophique varié mais de préférence eutrophe

BIOLOGIE

Morphologie

• Description générale

(Bonnier & Douin, 1990 ; Lambinon & al., 1992 ; Dethioux, 1989 ; Van Wijk, 1988)

P. pectinatus est une hydrophyte fixée au fond de l'eau. Sa morphologie varie beaucoup selon les conditions de milieu dans lequel il se développe. Il possède une tige filiforme qui peut être très longue (jusqu'à 3 m ou plus) et souvent très ramifiée. L'enracinement, généralement robuste, est relativement profond. La plante produit des tubercules qui eux génèrent des rhizomes, dont le diamètre varie généralement de 1 à 5 mm selon le milieu.

Les feuilles, le plus souvent alternes, se développent toutes dans l'eau. Elles sont extrêmement étroites (0,5 à 1 mm de large en général, mais pouvant aller jusqu'à 5 mm) et mesurent de 5 à 20 cm de longueur. Elles sont pourvues à la base de longues gaines entourant les tiges.

Les fleurs, vert rougeâtre ou blanc verdâtre, sont disposées en épis discontinus formés de 3 à 5 petits groupes, à l'extrémité d'un long pédoncule très grêle. Elles se développent généralement à la surface de l'eau, mais peuvent être immergées.

Les fruits (akènes) mesurent 4 mm sur 3 et possèdent un bec court.

• Plasticité morphologique

(Van Wijk, 1988)

P. pectinatus présente d'importantes variations morphologiques. Certains facteurs comme la lumière ou la vitesse du courant influencent l'architecture de cette espèce. C'est ainsi que dans certains cas la majeure partie de la biomasse (et donc des tissus photosynthétiques) se concentre à la surface (formation d'une **canopée**), alors que dans d'autres cas elle se répartit dans toute la colonne d'eau.

De même, la densité des ramifications peut varier considérablement selon la composition du sédiment, l'action des vagues, la turbidité et le broutage par les oiseaux.

Taxonomie

La taxonomie de cette espèce est complexe, car elle présente des populations différenciées génétiquement (écotypes), lui permettant de s'adapter à différents milieux (Van Wijk, 1988).

Reproduction et propagation

La plante possède deux grands types de reproduction, sexuée par formation de graines, et végétative.

• Reproduction sexuée

On constate qu'en eau courante *P. pectinatus* ne fleurit que rarement (Van Wijk, 1989a). Ce mode de reproduction concerne donc essentiellement les milieux stagnants.

L'efficacité de la pollinisation varie selon que la fleur se situe à la surface de l'eau ou en profondeur. Elle est beaucoup plus importante pour les fleurs en surface ou près de la surface, que pour celles situées sous une certaine tranche d'eau. Dans tous les cas, cette efficacité demeure dans l'absolu plutôt faible, au maximum 40% de fleurs fécondées en surface (Guo & Cook, 1989; Van Wijk, 1989a).

Les akènes alors formés peuvent entrer en dormance pendant plusieurs années. Leur pourcentage de germination



reste généralement faible (inférieur à 50 %), et différents facteurs l'influencent, comme le résume le tableau suivant (Van Wijk, 1989a) :

Facteurs défavorisant la germination des akènes	Facteurs favorisant la germination des akènes
<ul style="list-style-type: none"> • Salinité excessive 	<ul style="list-style-type: none"> • Maturation prolongée des akènes • Stratification • Température élevée • Dessiccation du sédiment

Après germination, la poursuite du développement du nouvel individu semble plus compromise que par multiplication végétative à partir d'un tubercule (Van Wijk, 1988).

Ce mode de reproduction, qui apparaît peu efficace, semble plus adapté à une survie de l'espèce à long terme, ainsi qu'à une dissémination sur de longues distances (Van Wijk, 1989a). Elle permet également de maintenir une diversité génétique par recombinaisons entre individus (Madsen & Adams, 1988a).

• Reproduction végétative (Van Wijk, 1989a)

P. pectinatus se caractérise par le développement d'importants moyens de reproduction végétative :

- Une reproduction végétative statique par bouturage de la plante est possible, à partir de fragments de tiges possédant une extrémité apicale, mais l'importance de ce moyen de reproduction demeure assez limité.
- *P. pectinatus* possède en revanche un mode de reproduction végétative dynamique, grâce à la formation de tubercules axillaires et souterrains.

Les tubercules axillaires se forment en fin de période de croissance, à l'apex de ramifications de racines dans la colonne d'eau. On les rencontre plutôt dans les milieux agités, et leur rôle reste limité par rapport à celui des tubercules souterrains.

Les tubercules souterrains constituent le principal moyen de reproduction végétative. Ces tubercules, plus ou moins enfouis dans le sédiment, se développent à partir des rhizomes. Leur germination est conditionnée par deux facteurs principaux : stratification et température. Un hivernage (par exemple 2 mois à 4°C) permet une germination à partir de 5°C, mais pour un petit nombre de tubercules. Une température de 15°C permet la germination de leur quasi-totalité (Van Wijk, 1989a ; Madsen & Adams, 1988a).

Facteurs défavorisant la germination des tubercules	Facteurs favorisant la germination des tubercules
<ul style="list-style-type: none"> • Dessiccation du sédiment 	<ul style="list-style-type: none"> • Stratification • Température élevée

Il semblerait que la salinité et la lumière n'influencent pas la germination. Cependant, pour d'autres auteurs (Madsen & Adams, 1988a), la lumière permettrait d'accroître la germination des tubercules ainsi que le développement des tiges et racines du nouvel individu. De toute façon, le fac-

teur lumière n'est pas indispensable puisque les tubercules enfouis dans le sédiment, sont donc capables de germer à l'obscurité (Madsen & Adams, 1988a).

Au cours de l'été a lieu l'initiation de nouveaux tubercules destinés à former de nouveaux individus l'année suivante. Ces tubercules forment un nouveau rhizome chargé de réserves. Cette élaboration dépend de la lumière : elle se produit sous une photopériode longue, quelle que soit l'intensité lumineuse (Van Dijk & Van Vierssen, 1991). La production de tubercules augmente avec la charge en nutriments du sédiment ainsi qu'avec la taille de la propagule initiale.

Les tubercules sont en quelque sorte en concurrence avec les tiges feuillées pour l'utilisation des ressources de la plante, et il apparaît que de faibles intensités lumineuses octroient davantage de nutriments aux tubercules. Ce mécanisme, qui engendre une diminution de la biomasse totale mais une augmentation de la part relative des tubercules, constitue une stratégie de survie de l'espèce (Van Dijk & Janse, 1993).

D'autre part, la production de tubercules augmente lorsque le sédiment concentre des produits toxiques, par exemple lors d'accumulation d'ions Fe^{2+} et S^{2-} en conditions anoxiques, ce qui constitue aussi une stratégie de survie (Van Wijk & De Groot, 1993).

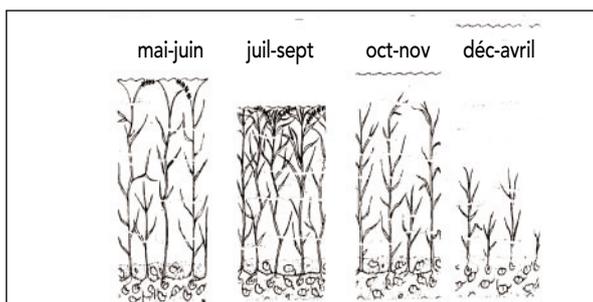
P. pectinatus se reproduit essentiellement par multiplication végétative, à partir de tubercules souterrains. Ce mode de reproduction est bien adapté à une survie à court terme, car il lui permet de résister aux conditions défavorables (manque de lumière, substrat toxique...). Ce mode de reproduction est également bien adapté à une propagation sur de faibles distances de l'espèce.

Cycle saisonnier, croissance (Van Wijk, 1988)

P. pectinatus possède deux types de cycles biologiques, selon les conditions du milieu dans lequel il se développe : un cycle pérenne et un cycle annuel. Van Wijk a observé ces deux cycles aux Pays-Bas.

• Cycle pérenne

Dans les habitats relativement petits et abrités avec des eaux calmes (par exemple en Camargue), l'intégralité de la plante est capable de passer l'hiver, même si la biomasse présente diminue considérablement. A la saison suivante, ces plantes permettront l'établissement et le développement de la nouvelle population.



Potamogeton

Facteurs environnementaux	- augmentation des températures	- fortes températures - légère baisse du niveau d'eau	- baisse de température - consommation par les oiseaux	- fort niveau d'eau
Caractéristiques de la végétation	- repousse rapide des plantes restantes - germination des tubercules - début de floraison - début de production des tubercules	- biomasse maximale - végétation dense - floraison rare - peu de production de tubercules	- décroissance lente de la biomasse - décomposition partielle	- de la végétation subsiste dans les parties profondes - les tubercules dorment dans le sédiment

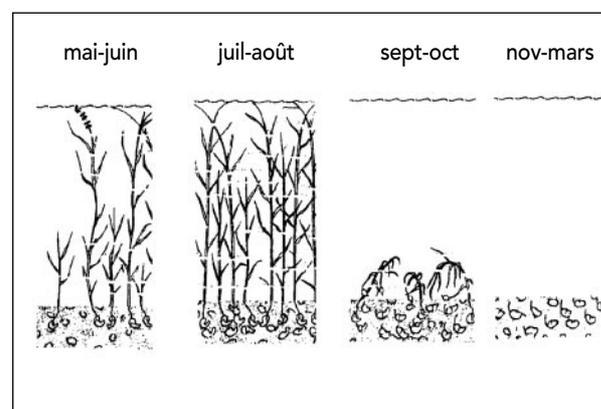
(Van Wijk, 1988)

Cet exemple de cycle pérenne peut être par exemple observé sur la retenue du Verdon (Erard, 1995a).

Cycle annuel

Dans les habitats vastes et exposés, toutes les parties de la plante ne résistent pas l'hiver. Les parties supérieures ne survivent pas aux basses températures, ni à l'agitation du milieu (vagues, courant). Seules les propagules (akènes et tubercules) passent la mauvaise saison et permettront la mise en place des nouveaux individus à la saison suivante.

Il est vraisemblable que ce type de cycle soit le plus répandu en France, ce qui se justifie d'après les types de climats de notre pays. Selon certains auteurs, cette espèce serait détruite l'hiver (Société d'étude de la flore d'Alsace, 1982 ; Dethioux, 1989).



Facteurs environnementaux	- augmentation des températures - niveau d'eau presque constant pendant l'année	- fortes températures	- baisse de température - consommation par les oiseaux	- fort niveau d'eau
Caractéristiques de la végétation	- germination des tubercules, suivie d'une croissance tubercules rapide - début de floraison	- biomasse maximale - grande production de tubercules - production de graines	- décomposition rapide des plantes - formation de tubercules axillaires	- végétation absente - tubercules dormant dans le sédiment

(Van Wijk, 1988)

Même si ces tableaux ne correspondent pas à des observations en France, l'évolution reste comparable. Il est en fait nécessaire de tenir compte des variations dues à la géographie et au milieu afin d'ajuster les dates et les vitesses d'évolution. Par exemple, la floraison peut selon certains auteurs se prolonger jusqu'en août (Dethioux, 1989).

En fait, ce sont surtout les dates de fin de cycle qui peuvent être très variables.

Ainsi, le cycle de développement de cette espèce est parfois présenté de mai à septembre (Lambinon & al., 1992).

En étang, cette espèce disparaîtrait au cours de l'été (Montégut, 1987).

Dans le nord-est de la France, cette espèce qui prolifère dans une retenue d'eau (Lac de Madine), régresse brutalement à partir de la mi-juillet (Centre de recherches écologiques, 1995).



Biomasse

Le tableau suivant présente quelques valeurs de biomasse d'herbiers de *P. pectinatus* sur des sites français.

Douin, 1990). On le rencontre dans le lac d'Annecy (Dubois & al., 1988), dans le réservoir de Sainte-Croix (Vaquer & Champeau, 1991).

Localisation	Type de milieu	Poids Sec g /m ²	Référence
Miribel-Jonage (près de Lyon)	Plan d'eau	400	Morgillo, 1995
Vair (Vosges)	Cours d'eau	500	Centre de recherches écologiques, 1988
Quinson-Montmeyan (Verdon)	Plan d'eau	700	Erard, 1995a
Madine (Meuse)	Plan d'eau	950	Centre de recherches écologiques, 1995

(Ces mesures n'ayant pas été réalisées à la même époque et les profondeurs de milieu n'étant pas les mêmes, elles ne possèdent qu'une valeur indicative, qui permet néanmoins l'appréciation de la gamme dans laquelle elles se situent).

Cette espèce est donc susceptible de présenter des biomasses élevées, proches du kg de matières sèches /m².

L'évolution de la biomasse au cours de la saison est aussi très variable puisque le cycle de développement varie selon le milieu et la géographie. Cependant, très schématiquement, celle-ci croît de façon exponentielle (Hootsmans, 1991) depuis le début de la végétation jusqu'au maximum de végétation (aux alentours de juillet : Madsen & Adams, 1988b ; Centre de recherches écologiques, 1995), puis diminue plus ou moins rapidement jusqu'à la fin du cycle.

REPARTITION

Type de milieu

Cette espèce est capable de coloniser tous les types de milieux, qu'ils soient stagnants ou courants : fossés, mares, étangs, lacs, canaux et rivières (Bonnier & Douin, 1990 ; Van Wijk, 1988).

Répartition des proliférations recensées

P. pectinatus est une espèce cosmopolite ou subcosmopolite (Société d'étude de la flore d'Alsace, 1982. Hootsmans & al., 1995), qui colonise des milieux très différents. *P. pectinatus* se répartit à de basses ou moyennes altitudes. Cette espèce est très commune et souvent très abondante dans beaucoup de secteurs de son aire de répartition (Van Wijk, 1988).

Cette espèce est présente un peu partout en France :

- Elle est assez commune dans le bassin Rhin-Meuse : on la rencontre dans la plaine d'Alsace (Carbiener & al., 1990 ; Trémolières & al., 1994), sur le plateau lorrain. Elle est par contre plus rare dans le massif vosgien (Centre de recherches écologiques, 1990b).
- Dans le Bassin Rhône-Méditerranée-Corse, *P. pectinatus* est assez commun dans le Bassin du Rhône, la Provence mais plus rare dans les Alpes maritimes (Bonnier &

- Cette espèce se rencontre dans le bassin Adour-Garonne sur la Charente (Mary, 1994), la Touvre (Dutartre & Coste, 1996), le Tarn (S.I.E.E., 1994-1995) ainsi que dans certains étangs landais, comme l'Étang de Moysan (Dutartre & al., 1989).
- Elle a été observée dans le marais breton-vendéen (Moreau, 1996) en Loire-Bretagne.
- On le rencontre également dans le Bassin Seine-Normandie, dans l'Essonne (DIREN Ile-de-France, 1995).

Sa **prolifération** a été recensée dans le Bassin Rhin-Meuse, dans le plan d'eau de Madine (Meuse) (Centre de recherches écologiques, 1995).

En Rhône-Méditerranée-Corse, *P. pectinatus* prolifère dans de nombreuses rivières telles que l'Arc provençal, la Touloubre, le Vistre et la Reyssouze (BRL, 1997), dont certains secteurs de la moyenne Reyssouze, à partir de Bourgen-Bresse jusqu'à Saint-Julien (Aquascop. Montpellier, 1996). Une prolifération a été signalée sur le Verdon en 1997 où il semble poser des nuisances importantes.

Il prolifère aussi dans certains plans d'eau, dont celui de Miribel-Jonage (Morgillo, 1995) et dans celui de Quinson-Montmeyan (Erard, 1995 a, b).

Nuisances

Les nuisances induites par la prolifération sont essentiellement des gênes mécaniques, qui entravent les déplacements sur l'eau (loisirs, navigation...), d'autant que cette espèce est capable de produire d'importantes biomasses (Centre de recherches écologiques, 1995).

ECOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Eclairement

Selon Dethioux (1989), *P. pectinatus* tolère relativement bien l'ombrage. Par contre, d'autres auteurs (Hough & Fornwall, 1988) estiment que cette espèce ne tolère pas les faibles éclaircissements, ce qui semble confirmé par le fait que *P. pectinatus* ne présente pas d'adaptations physiologiques aux faibles éclaircissements (Hootsmans & al., 1995).

Cependant, il est intéressant de constater que cette es-

Potamogeton

pèce supporte très bien la turbidité, facteur qui limite la quantité de lumière reçue. En effet, cette espèce est présentée parfois comme la dernière survivante des eaux très turbides (Hootsmans & al., 1995). Ceci pourrait sembler contradictoire avec une relative intolérance aux faibles éclaircissements. En fait, sous de faibles éclaircissements, *P. pectinatus* allonge ses tiges et concentre ses tissus photosynthétiques en surface. Sa photosynthèse est ainsi beaucoup moins affectée par la turbidité (Van Wijk & al., 1988 ; Hootsmans & al., 1995). Il s'agit d'une bonne illustration du phénomène de plasticité écologique de cette espèce.

Température

L'influence de la température sur la germination des akènes et des tubercules, déjà évoqué précédemment, intervient également lors de la poursuite du développement de l'individu.

Certains auteurs ont tenté d'estimer une température où la photosynthèse nette serait maximale. Cette température optimale observée est de l'ordre de 25°C (Madsen & Adams, 1989a).

Wong & al. (1978) ont observé l'influence de la température sur certaines espèces végétales dans des cours d'eau de l'Ontario. Ils ont observé les successions végétales en fonction des températures moyennes et des variations de températures journalières.

Leurs résultats indiquent que *P. pectinatus* est dominant en cours d'eau lorsque les températures sont au moins supérieures à 18°C.

Cependant, même si, d'après cette étude, *P. pectinatus* semble préférer les températures plutôt élevées, on remarque que d'une façon générale, les Potamots possèdent une température optimale inférieure à celle d'espèces plus tardives comme *Ceratophyllum demersum* ou *Myriophyllum spicatum*. Ainsi, les potamots ont-ils souvent un développement plus précoce dans la saison (Madsen & Adams, 1989a).

Malgré l'existence de cette température optimale élevée, *P. pectinatus* possède une vaste amplitude thermique de développement. Certains auteurs l'ont observé dans de petits ruisseaux dont la température de surface en plein été était de 30°C pendant une journée très chaude et calme, alors que cette température était de 11,5°C plus basse à 50 cm de profondeur (Pip, 1989). Cette large tolérance est confirmée par le fait qu'à 10°C, le maximum de photosynthèse nette correspond à 63% du maximum de photosynthèse nette à la température optimale, ce qui montre une plasticité photosynthétique assez inhabituelle (Madsen & Adams, 1989a).

Agitation du milieu, courant

P. pectinatus fait partie des espèces qui résistent particulièrement bien à l'agitation du milieu, grâce à son système racinaire bien développé et à ses tubercules qui l'ancrent dans le sédiment (Van Wijk, 1986 ; Idestam-Almquist &

Kautsky, 1995). Il peut ainsi résister aux vagues en milieu stagnant, et à des courants qui peuvent atteindre 1m/s en rivière (Chambers & al., 1991). De façon plus précise, la biomasse de cette espèce n'est pas affectée pour une vitesse du courant inférieure à 0,3 m/s, quelle que soit la texture du substrat, et elle décroît significativement pour des vitesses supérieures (Chambers & al., 1991).

En plan d'eau, il est intéressant de constater qu'une agitation du milieu empêche le développement de l'épiphyton sur la plante. Or celui-ci inhibe la photosynthèse des végétaux : ainsi, une agitation modérée du milieu permet d'augmenter la biomasse de végétaux. Si cette agitation devient trop forte, les végétaux disparaissent (Strand & Weisner, 1996).

Profondeur

P. pectinatus peut se rencontrer à des profondeurs plutôt variables, de 0,5 m (Dethioux, 1989) à plus de 4 m (Nichols, [s.d.]). Néanmoins, cette plante semble préférer des profondeurs d'environ 1 m - 1,5 m (Nichols & Yandell, 1995 ; Haslam, 1978).

Substrat

Mis à part les substrats sableux qui n'offrent pas un ancrage suffisant, *P. pectinatus* est capable de coloniser une grande variété de substrats, en adaptant son système racinaire (Madsen & Adams, 1989b ; Idestam-Almquist & Kautsky, 1995).

Il semble cependant préférer les sédiments à particules fines ou vaseux (Haslam, 1978 ; Dethioux, 1989).

PARAMETRES CHIMIQUES

Minéralisation et pH

P. pectinatus se rencontre dans des eaux généralement bien minéralisées (Dethioux, 1989), dont la conductivité dépasse les 200 ms/cm (Nichols & Yandell, 1995 ; Felzines 1977). Cette espèce possède une grande tolérance par rapport à la salinité : elle supporte des teneurs élevées en chlorures (Dethioux, 1989 ; Kollman & Wali, 1976). Certains écotypes d'eaux saumâtres sont capables de se développer dans des eaux contenant jusqu'à 6 ‰ Cl⁻ (Van Wijk & al., 1988).

Cette espèce se développe dans des eaux dont le pH est généralement supérieur à 7,5, souvent de l'ordre de 8 (Dethioux, 1989, Nichols & Yandell, 1995).

Nutriments

• Azote et phosphore

P. pectinatus est capable de se développer dans des eaux très polluées où les autres espèces ont disparu (Van Wijk, 1989b). Dans l'échelle de bioindication mise en place dans le Ried alsacien, il fait partie de la communauté la plus eutrophe (Trémolières & al., 1994). Il s'agit du potamot qui supporte les plus fortes pollutions (Centre de recherches



écologiques, 1990b). Dans certains cours d'eau, cette espèce se développe alors que la teneur en $P-PO_4^{3-}$ est de l'ordre de 1000 mg/l (Peltre & al., 1993). Cependant, elle peut aussi se rencontrer dans des eaux beaucoup moins riches. Sa prolifération a ainsi été observée dans des eaux contenant seulement 2 mg/l $P-PO_4^{3-}$ et 0,05 mg/l $N-NO_3^-$ (Centre de recherches écologiques, 1995).

Pour certains auteurs, **il n'existe pour ainsi dire pratiquement pas de restriction concernant la concentration en nutriments de l'eau pour le développement de cette espèce** (Van Wijk, 1989b).

Cette vaste amplitude peut s'expliquer par le fait que *P. pectinatus* est capable d'utiliser les nutriments de l'eau et ceux du sédiment (Van Wijk, 1986). Pour certains auteurs, **le rôle du sédiment dans la nutrition de la plante serait même très important, voire essentiel** (Howard-Williams & Allanson, 1981 ; Peltre & al., 1993). Ceci est confirmé par le fait que le poids d'un individu dépend entre autre de la richesse du sédiment (Spencer & Ksander, 1995). Les sédiments étant généralement plus riches en substances nutritives, la plante peut y trouver suffisamment de nutriments si l'eau n'en contient que peu (Van Wijk, 1986).

• Source de carbone

Il est intéressant d'insister sur ce nutriment qui pourrait, dans certaines circonstances, être limitant.

P. pectinatus utilise principalement comme source de carbone l'ion HCO_3^- (Hough & Fornwall, 1988 ; Van Wijk, 1986). L'utilisation de cet ion requiert une énergie assez importante, ce qui pourrait confirmer la faible tolérance de cette plante pour les faibles niveaux lumineux.

Certains auteurs estiment que *P. pectinatus* se trouve le plus fréquemment dans des eaux contenant 3 à 4 meq/l de

HCO_3^- (Van Wijk, 1986). Il est donc possible que cet ion devienne limitant dans certains milieux, comme par exemple dans le lac de Madine (Meuse) dont la teneur en HCO_3^- est de l'ordre de 2 meq/l au cours de l'été (Centre de recherches écologiques, 1995).

Matière organique

La teneur en matière organique du sédiment influence la biomasse de *P. pectinatus*. Celle-ci augmente lorsque la teneur en matière organique croît jusqu'à une certaine valeur (estimée à 3,6 % par rapport au sédiment sec dans certaines expériences : Van Wijck & al., 1992). Cela est dû à une part croissante de la disponibilité en azote lors de la minéralisation de la matière organique. Au-delà de cette teneur, la biomasse diminue en raison de conditions anoxiques (Van Wijck & al., 1992). Pour d'autres auteurs, une augmentation de la teneur en matière organique entraîne une baisse de la densité du sédiment qui conduit à une diminution de la disponibilité des nutriments pour la plante (Spencer, 1990).

RELATIONS AVEC LES AUTRES ORGANISMES

Le développement de la canopée est un moyen pour *P. pectinatus* d'éliminer la concurrence d'autres espèces en leur faisant de l'ombrage (Barko & Smart, 1981). Il peut en résulter une population monospécifique et très dense.

D'autre part, Kollman & Wali (1976) estiment que son développement relativement précoce dans la saison lui permet d'utiliser les nutriments présents, qui deviennent alors limitants pour les espèces plus tardives, ce qui contribue encore à limiter la concurrence.

B I L A N

- *P. pectinatus* se développe en eau stagnante ou courante, de profondeur moyenne, bien minéralisée et éventuellement turbide, au statut trophique très divers, allant de l'oligotrophe à très eutrophe, mais avec une préférence pour les eaux riches en nutriments.
- Cette espèce possède de grandes capacités de développement, grâce à la mise en place de plusieurs stratégies :
- Tout d'abord, elle se caractérise par une grande phéno-plasticité, qui s'exprime par exemple par d'importantes variations morphologiques qui l'adaptent aux paramètres morphodynamiques du milieu. En outre,

par différenciation génétique se créent des populations adaptées à une contrainte du milieu (par exemple les populations se développant en eau saumâtre). Ceci explique la vaste amplitude écologique de cette espèce, ainsi que sa grande compétitivité vis-à-vis des autres espèces.

- Ensuite, elle dispose d'importantes capacités de reproduction végétative qui la préservent des aléas du milieu et qui assurent une extension efficace.
- Ces éléments permettent d'expliquer la grande abondance de cette espèce en de nombreux endroits de sa vaste aire de répartition.

Potamogeton

POTAMOGETON LUCENS L.

POTAMOT LUISANT

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des POTAMOGETONACEES,
Genre *Potamogeton*

Morphologie

- Hydrophyte fixée à feuilles toutes submergées
- Rhizome profond
- Feuilles grandes, elliptiques-lancéolées, translucides d'un vert brillant aux bords un peu ondulés

- Fleurs en long épi à pédoncule enflé au sommet, donnant des akènes à bec court

Biologie, écologie

- Milieux stagnants ou faiblement courants
- Eaux profondes (généralement supérieures à 1,6 m), dont le fond possède une granulométrie fine, bien minéralisées, mésotrophes à eutrophes
- Supporte les eaux polluées tout en étant sensible à la pollution organique



(D'après Montégut, 1987)

Potamogeton lucens se développe dans les milieux aux eaux stagnantes ou faiblement courantes : rivières, canaux, étangs....

Il préfère les eaux profondes, d'une profondeur généralement supérieure à 1,6 m, dont le fond possède une granulométrie fine.

Il se développe dans les eaux bien minéralisées, alcalines, mésotrophes à eutrophes (Felzines, 1983 ; Montégut, 1987 ; Centre de recherches écologiques, 1990b). Il supporte relativement bien les eaux polluées tout en étant sensible à la pollution organique (Robach & al., 1991).

Concernant la répartition géographique, *P. lucens* présente un important développement dans le bassin Seine-Normandie, dans le lac d'Amance faisant partie des grands lacs de Seine (Ville de Paris, 1994).

Il se développe en herbiers importants sur de nombreux plans d'eau marneux lorrains, notamment dans le lac de Madine (Meuse) (Centre de recherches écologiques, 1995).

Il est présent sur le lac de Cazaux-Sanguinet en Aquitaine (Dutartre, commun. pers.).



POTAMOGETON NATANS L.
POTAMOT NAGEANT

Systematique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des POTAMOGETONACEES,
Genre *Potamogeton*

Morphologie

- Hydrophyte fixée à feuilles submergées et nageantes
- Rhizome profond
- Feuilles submergées longuement pétiolées, elliptiques-lancéolées, translucides

- Feuilles nageantes elliptiques arrondies, coriaces
- Fleurs en long épi cylindrique, se transformant en akènes à bec court

Biologie, écologie

- Milieux stagnants (plus rarement faiblement courant)
- Eaux relativement peu profondes, de l'ordre du mètre, oligo-mésotrophes à faiblement eutrophes



(D'après Montégut, 1987)

Potamogeton natans se développe essentiellement en eau stagnante, plus rarement en eau faiblement courante. Cette espèce préfère les eaux relativement peu profondes, de l'ordre du mètre, oligo-mésotrophes à faiblement eutrophes (Haslam, 1978 ; Montégut, 1987 ; Centre de recherches écologiques, 1990b ; Nichols, [s.d.]).

Il est assez fréquent dans les zones peu profondes des plans d'eau, souvent à proximité des roselières mais est rarement très abondant. Il prolifère dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse, dans plusieurs secteurs de la moyenne Reysouze, à partir de Bourg-en-Bresse jusqu'à Saint-Julien (Aquascop. Montpellier, 1996).

Potamogeton

POTAMOGETON CRISPUS L.

POTAMOT CREPU

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des POTAMOGETONACEES,
Genre *Potamogeton*

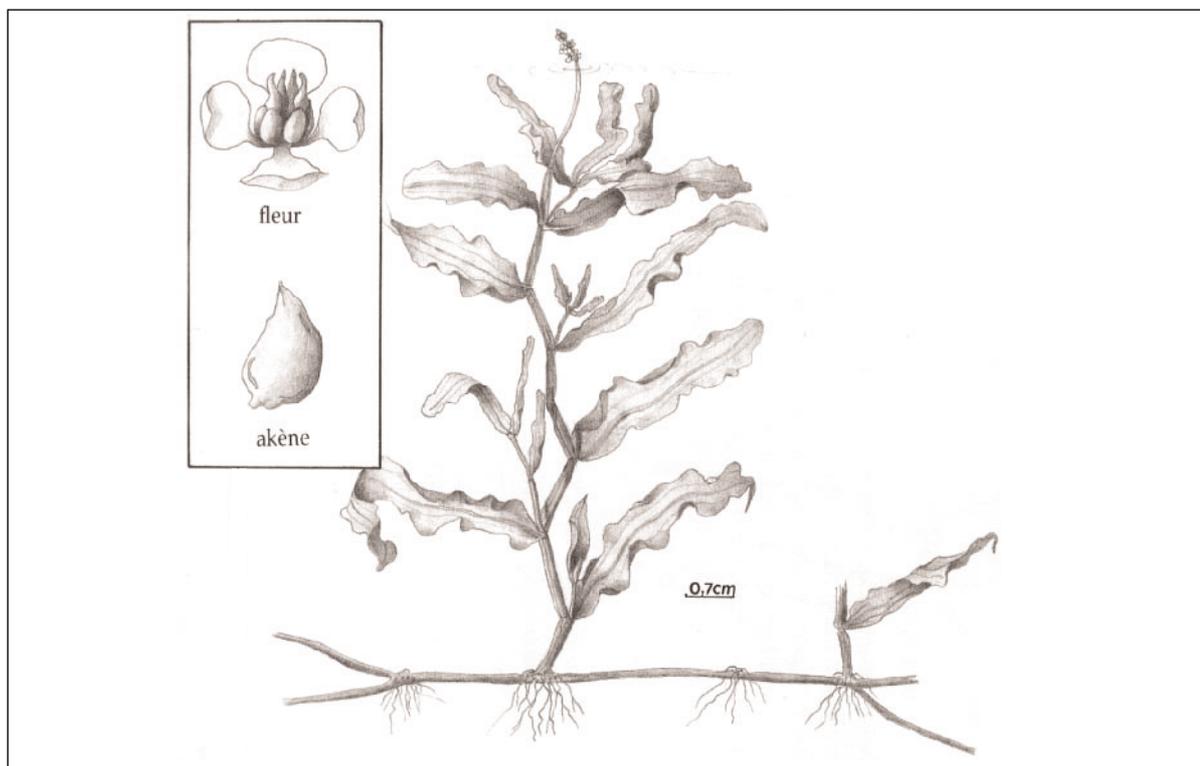
Morphologie

- Hydrophyte fixée à feuilles submergées
- Enracinement solide mais assez superficiel
- Tige comprimée à 4 angles

- Feuilles alternes, sessiles, translucides, à bord finement dentelé et ondulé
- Fleurs en épi non renflé, se transformant en akènes à bec court

Biologie, écologie

- Reproduction végétative par hibernacles
- Milieux stagnants ou faiblement courants
- Eaux de faible profondeur (inférieure à 1m), bien éclairées. Supporte les eaux polluées et les effluents urbains



(D'après Dethioux, 1989)

Potamogeton crispus se reproduit par graines et par des bourgeons axillaires spéciaux (hibernacles) qui tombent à l'automne sur le fond où ils donnent naissance à de nouvelles plantes au printemps suivant. Cette espèce plutôt eurytopique se développe en eau stagnante ou faiblement courante.

On la rencontre à de faibles profondeurs, généralement inférieures à 1 m. Elle tolère relativement bien les crues.

C'est une espèce plutôt héliophile.

Elle se développe sur des fonds variés, sableux ou vaseux (Sastroutomo, 1981).

Elle tolère les eaux polluées, et supporte les effluents urbains (Haslam, 1978 ; Sastroutomo, 1981 ; Montégut, 1987 ; Dethioux, 1989 ; Centre de recherches écologiques, 1990b ; Nichols, [s.d.]).



POTAMOGETON PERFOLIATUS L.

POTAMOT PERFOLIE

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des POTAMOGETONACEES,
Genre *Potamogeton*

Morphologie

- Hydrophyte fixée à feuilles submergées
- Enracinement relativement profond
- Feuilles alternes, ovales, obtuses, faiblement ondulées sur les bords, cordées à la base
- Fleurs blanc verdâtre, se transformant en akènes à bec court

Biologie, écologie

- Reproduction végétative par bourgeons dormants
- Milieux stagnants ou courants
- Eaux plutôt profondes (supérieures à 1m), bien éclairées, assez claires, alcalines, mésotrophes à eutrophes



(D'après Dethioux, 1989)

Potamogeton perfoliatus se reproduit par graines et par formation à la fin de la saison de végétation de bourgeons dormants depuis l'extrémité du rhizome.

Cette espèce se développe dans des eaux stagnantes ou vives, plutôt profondes, d'une profondeur d'1 m ou plus, assez claires. Elle préfère les endroits bien éclairés, et les fonds contenant un peu de particules fines.

On rencontre *P. perfoliatus* dans des eaux alcalines, mésotrophes à eutrophes, voire eutrophes (Haslam, 1978 ; Montégut 1987 ; Dethioux, 1989 ; Centre de recherches écologiques, 1990b ; Robach & al., 1991).

Il prolifère dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse dans le plan d'eau de Nolay (Côte d'Or) (Cellule d'Application en Ecologie. Université de Bourgogne, 1992).

Potamogeton

POTAMOGETON GRAMINEUS L.

POTAMOT GRAMINE

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des POTAMOGETONACEES,
Genre *Potamogeton*

Morphologie

- Hydrophyte fixée à feuilles submergées ou éventuellement flottantes
- Tige grêle, cylindrique, très rameuse
- Feuilles submergées rubanées, sessiles, brusquement rétrécies au sommet en mucron, translucides

- Feuilles flottantes elliptiques arrondies, à sommet aigu, presque mucroné, larges, coriaces, à long pétiole grêle, formant une rosette flottante
- Fleurs en épi cylindrique, à pédoncule renflé au sommet et plus épais que la tige

Biologie, écologie

- Milieux stagnants
- Eaux généralement peu profondes (inférieures à 1 m), mésotrophes à eutrophes, non oligotrophes ou oligo-mésotrophes



(D'après Montégut, 1987)

Potamogeton gramineus se rencontre en eau stagnante, dans les étangs, mares, fossés, généralement à de relativement faibles profondeurs, à environ 1 m ou moins. Dans des conditions de transparence élevées, cette espèce peut cependant se développer à des profondeurs plus importantes, de l'ordre de 2 à 3 mètres, comme par exemple dans le lac de Cazaux-Sanguinet (Dutartre, commun. pers.).

Il se développe en eau mésotrophe à eutrophe, non oligotrophe ou oligomésotrophe (Felzines, 1983 ; Montégut 1987 ; Centre de recherches écologiques, 1990b ; Nichols, [s.d.]).

Cette espèce, qui fait partie de la liste des espèces protégées en Lorraine, présente un important développement dans le bassin Seine-Normandie, sur le lac du Der (Ville de Paris, 1994).

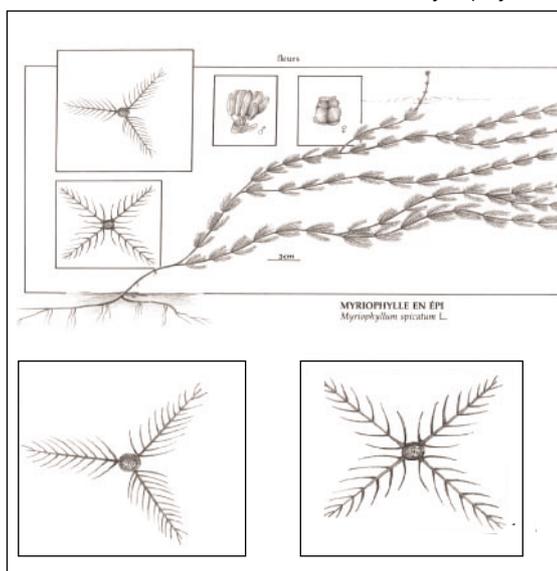


MYRIOPHYLLUM SPICATUM L.

MYRIOPHYLLE EN EPI

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des DICOTYLEDONES
Famille des HALORAGACEES, Genre *Myriophyllum*



(d'après Dethioux, 1989)

Morphologie

- Hydrophyte fixée à feuilles toutes submergées
- Morphologie variable selon le milieu
- Tige grêle, rameuse, rougeâtre
- Enracinement relativement superficiel
- Feuilles divisées en fines lanières
- Fleurs verticillées en épi

Biologie, écologie

- Milieux stagnants pouvant être profonds, ou faiblement courants peu profonds
- Eaux alcalines, bien minéralisées, éventuellement turbides, oligotrophes à très polluées
- Espèce très compétitive, qui possède de grandes capacités d'extension grâce à sa faculté de bouturage

BIOLOGIE

Morphologie

(Société d'Etude de la Flore d'Alsace, 1982 ; Dethioux, 1989a ; Montégut, 1987 ; Bonnier & Douin, 1990 ; Budd & al., 1995).

Myriophyllum spicatum est une hydrophyte flottante ou entièrement submergée. Son enracinement est relativement superficiel.

La tige, grêle, rameuse peut mesurer plus de 3 m. Elle possède une couleur rougeâtre.

Les feuilles sont disposées en verticilles, par 3 ou 4. Elles sont divisées en fines lanières (13 à 35 segments) et fournissent substrat, nourriture, refuge, lieu de reproduction à de nombreux organismes.

Les fleurs, roses, sont petites (environ 1 mm de diamètre) et verticillées sur un épi robuste, dressé dès le début de la floraison et affleurant ou dépassant légèrement à la surface de l'eau.

M. spicatum possède une forme de croissance complexe. Au début de son développement, les tiges constituent un chevelu de feuilles régulier depuis leur base jusqu'à leur extrémité, puis les feuilles à la base disparaissent et au contraire se concentrent en surface, donnant naissance à une "canopée". La formation de cette canopée est cantonnée dans les eaux relativement peu profondes. En eau plus profonde, la biomasse se répartit plus régulièrement dans la colonne d'eau (Chambers, 1987 ; Budd & al., 1995).

La profondeur influence aussi la morphologie même de la tige : en eau profonde, les tiges sont longues et fines, alors qu'elles sont plus courtes et plus robustes en eau moins profonde.

Il en est de même pour le courant : en cours d'eau, les tiges sont généralement plus robustes qu'en eaux stagnantes.

Reproduction, propagation

- **Reproduction sexuée** (Hartleb & al., 1993)

En eau vive, les fleurs de *M. spicatum* sont stériles (Montégut, 1987) et donc la reproduction sexuée n'intervient pas dans ce type de milieu.

Les graines formées entrent en dormance en attendant de bonnes conditions de développement. Leur germination n'est pas directement dépendante de la lumière, mais de la température. Ainsi les graines peuvent germer à l'obscurité, pourvu que la température soit supérieure à 10 °C. La germination devient importante pour une température supérieure à 15°C et est maximale à 20 °C.

Même si la lumière n'est pas indispensable, une photopériode longue permet cependant d'augmenter le taux de germination des graines. Dans certaines études étranges, ce pourcentage est de 40 %, mais il est supérieur dans d'autres sites (Hartleb & al., 1993).

L'enfouissement des graines dans le sédiment diminue leur capacité de germination, et ce d'autant que la profondeur d'enfouissement est importante.

Ainsi, dans les plans d'eau agités par les vagues ou le monotonisme, les sédiments remis en suspension recouvrent

Myriophyllum

les graines et diminuent ainsi leur pourcentage de germination. Cet enfouissement est surtout important dans les profondeurs relativement faibles, là où les plantes sont en général plus aptes à germer puisque leur développement est limité en profondeur.

Globalement, le développement de populations à partir de graines est rare (Kimbel, 1982). Elles constituent cependant une adaptation à la survie de l'espèce à long terme (Hartleb & al., 1993).

• Reproduction végétative

La reproduction végétative se fait par fragmentation de tiges (Kimbel, 1982 ; Dethioux, 1989a).

Il existe deux types de fragments (Kimbel, 1982) :

files autofragments : fragments de tiges qui développent des racines avant de se détacher (marcottage)

files allofragments : fragments de tiges qui comportent des tissus méristématiques, mais sans racines (formation par exemple lors d'une coupe de la plante, par une hélice, une barre de coupe...).

Les autofragments, naturels, possèdent plus de sucres de réserve que les allofragments. Cette différence n'influe pas sur le développement du nouvel individu.

En été, les allofragments sont aussi viables que les autofragments : ainsi une coupe estivale de *M. spicatum* permet un bouturage aussi efficace que celui développé naturellement par la plante.

Toutefois les individus issus d'autofragments sont plus aptes à passer l'hiver car ils disposent de plus de réserves pour entretenir le métabolisme basal.

Ce moyen de reproduction végétative permet, en plus de mettre en place des populations de *M. spicatum*, d'échapper à des conditions défavorables comme par exemple une température excessive de l'eau (Menzie, 1979).

Cycle saisonnier, croissance

M. spicatum est une espèce pérenne (Dethioux, 1989a ; Kimbel, 1982). Elle passe l'hiver sous forme de courtes tiges vert brillant. Ces tiges s'allongent au printemps et atteignent la surface début juin. La floraison a lieu de début juin en eau peu profonde jusqu'en juillet en eau plus profonde.

Les plantes ensuite se fragmentent par marcottage. Les nouveaux individus formés avec les anciennes plantes non fragmentées forment le maximum de biomasse de la population, en plein été.

Une nouvelle floraison a lieu mi-août puis une nouvelle fragmentation s'opère, donnant naissance aux individus qui passeront l'hiver (Kimbel, 1982).

Biomasse

Le tableau suivant présente quelques chiffres de biomasse de tiges feuillées de *M. spicatum* en France.

Localisation	Type de milieu	Biomasse en g de Poids Sec /m ²	Référence
Bouzaise (Côte d'Or)	Cours d'eau	93	AREA Eau Env., 1993
Ardèche	Cours d'eau	270	Aquascop, 1994

Il semblerait que les biomasses de *M. spicatum* demeurent relativement faibles, même en cas de prolifération, comparé à d'autres espèces hydrophytes comme le potamogeton pectiné (jusqu'à 950 g de PS par m², Centre de Recherches Ecologiques, 1995).

La biomasse de *M. spicatum* est liée en partie à la morphologie de la plante.

Les plus fortes biomasses correspondent à des plantes aux longues tiges et ayant développé une canopée. Le rapport tiges/racines est supérieur à 1.

Les plus faibles biomasses correspondent à des ramifications moins développées, avec un rapport tiges/racines proche de 1 (Chambers & Kalff, 1985).

REPARTITION

Type de milieu

Cette espèce se rencontre dans les milieux courants ou stagnants : cours d'eau, mares, étangs, lacs...(Bonnier & Douin, 1990).

Répartition des proliférations recensées

M. spicatum est une espèce subcosmopolite (Société d'Etude de la Flore d'Alsace, 1982), commune ou assez commune en France (Bonnier & Douin, 1990).

- *M. spicatum* est commun dans le bassin Rhin-Meuse (Centre de Recherches Ecologiques, 1990b).

Sa présence a été notée dans d'autres bassins en France :

- Bassin Rhône-Méditerranée-Corse : plan d'eau de Quinson-Montmeyan, Verdon (Erard, 1995 a,b), lac d'Annecy (Dubois & al., 1988), rivière Loue (Bonnard & Michon, 1981), réservoir de Ste-Croix, Provence (Vaquer & Champeau, 1991), rivière Bouzaise, Côte d'Or (AREA Eau-Environnement, 1993), rivière Grande Veyle (Service Régional de l'Aménagement des Eaux Rhône-Alpes, 1987), plusieurs rivières eutrophisées (BRL, 1997) dont le Suran.
- Bassin Adour-Garonne : fleuve Charente (CEMAGREF, 1991), rivière Lère (GEREA Bordeaux, 1995), herbier de la Dordogne entre Argentat et Vayrac (Centre d'Ecologie des Ressources Renouvelables, 1991), le Tarn (S.I.E.E., 1994-1995).

Sa prolifération a été répertoriée sur l'Ardèche, secteur entre Vogüé et Pont-St-Esprit (Aquascop Montpellier, 1994), dans le Canal du Midi (Bosca & al., 1992), dans la retenue des Forges à Ychoux, Landes (Dutartre, 1993f)



Nuisances

Espèce européenne et asiatique introduite en Amérique du Nord depuis les années 1970, *M. spicatum* y cause de nombreuses nuisances au Canada et dans environ 30 états des U.S.A.. Selon certains auteurs américains (Budd & al., 1995), la morphologie particulière de *M. spicatum*, plus que sa productivité, semble la principale cause de nuisance de cette espèce lors de son envahissement.

ECOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Eclairement

L'éclairement est d'une grande importance pour le développement de *M. spicatum* (Gophen, 1982). Celui-ci influence la production de biomasse de cette espèce (Twilley & Barko, 1990 ; Chambers & Kalff, 1985). Certaines proliférations de *M. spicatum* ont été liées à des baisses de niveau de l'eau entraînant une augmentation de l'éclairement (Gophen, 1982).

M. spicatum est une espèce adaptée aux fortes intensités lumineuses (Chambers, 1987), qui ne tolère pas son propre ombrage (Madsen & al., 1991).

Paradoxalement, cette espèce est capable de se développer dans des eaux turbides, où la quantité de lumière est limitée. En fait, sous l'effet de l'ombrage, le nombre de tiges diminue, et celles-ci s'allongent. La biomasse de feuilles se concentre en surface, formant une "canopée". Cette adaptation est donc morphologique, et non physiologique car il n'y a pas modification de la concentration en chlorophylle a des tissus de la plante ((Barko & Smart, 1981a ; Twilley & Barko, 1990).

La formation de cette canopée confère à cette espèce une capacité de dominance par rapport aux autres plantes présentes, en diminuant leur éclairement (Barko & Smart, 1981a).

En outre, *M. spicatum* possède une photosynthèse plus efficace que beaucoup d'autres espèces, ce qui lui confère une grande compétitivité (Madsen & al., 1991).

Température

M. spicatum possède une vaste amplitude thermique de développement. Ainsi, on l'observe depuis la Floride jusqu'au Cercle Arctique. Il est capable de maintenir de fortes biomasses sous la glace (Barko & Smart, 1981a).

Néanmoins, son optimum de croissance se situe dans la fourchette de 16 et 32°C, en dehors de laquelle on observe une légère baisse de croissance. Il est plus élevé que certaines espèces comme *Potamogeton pectinatus* (Barko, & Smart, 1981a).

Sous l'action de températures élevées, les tiges de *M. spicatum* s'allongent davantage et contribuent à la formation de la canopée (Barko & Smart, 1981a).

Agitation du milieu, vitesse du courant

Du fait de son enracinement relativement superficiel, *M. spicatum* ne tolère que des courants modérés (Haslam, 1978), ou modérés à rapides (Dethioux, 1989a). Menzie (1979) constate que dans un site où la vitesse est de 0,3 m/s, la biomasse de cette espèce est affectée. Sa préférence pour les faibles vitesses de courant, inférieures à 0.1 m/s, est signalée sur le Rhône (Keller, 1997).

De même *M. spicatum* est peu tolérant à l'action des vagues, et préfère les milieux non agités (Gophen, 1982).

Profondeur

En cours d'eau, *M. spicatum* se cantonne généralement à des profondeurs relativement faibles. Dethioux (1989a) l'a remarqué à des profondeurs inférieures à 1 m ; Haslam (1978) observe son maximum d'occurrence à 75 cm de profondeur.

En plan d'eau, cette espèce semble se développer en eau plus profonde. Son développement a été observé jusqu'à 4,5 m dans le lac d'Annecy (Dubois & al., 1988), mais généralement on la trouve à des profondeurs de 1 m à 2,5 m (Nichols, 1994 ; Nichols & Yandell, 1995 ; Trebitz & al., 1993).

Cette espèce tolère peu les fluctuations de niveau (Urbanc-Bercic, 1995).

Substrat

Selon Kimbel (1982) et Keller (1997), *M. spicatum* est capable de se développer sur de nombreux types de substrats. Pour Dethioux (1989a), cette espèce préférerait une certaine proportion de particules fines sur le fond. Cette préférence pour une texture fine du sédiment semble confirmée par Gophen (1982) qui estime que *M. spicatum* se développe surtout sur les fonds riches en argile et par Menzie (1979) qui observe une augmentation du couvert végétal de cette espèce quand la taille des particules diminue.

PARAMETRES CHIMIQUES

Minéralisation et pH

M. spicatum se rencontre généralement dans des eaux bien minéralisées, d'une conductivité supérieure à 100-150 ms/cm et jusqu'à plus de 1000 ms/cm (Grasmück, 1994 ; Dethioux, 1989a ; Felzines, 1983), mais on peut également le trouver dans des eaux peu minéralisées comme certains plans d'eau du littoral aquitain (Dutartre, commun. pers.). Il peut supporter une grande salinité de l'eau, jusqu'à des valeurs de 20 ‰. Une augmentation de la salinité de l'eau influe négativement la floraison des plantes (Menzie, 1979 ; Twilley & Barko, 1990).

Il se développe principalement dans des eaux alcalines, dont le pH est généralement supérieur à 7,5 (Kadono, 1982 ; Nichols & Yandell, 1995). Par contre le pH des étangs landais varie de 6,5 à 7,5.

Myriophyllum

Nutriments

M. spicatum possède une vaste amplitude de développement, allant de l'oligotrophe au saprobe, voire les zones de pollution critique (Robach & al., 1991 ; Klosowski & Tomaszewicz, 1989). Cette espèce peut supporter des eaux de rejets très chargées (Grasmück, 1994).

Cependant son optimum de développement se situe dans des eaux eutrophes (Klosowski & Tomaszewicz, 1989). Cette espèce fait partie de la communauté la plus eutrophe dans l'échelle de bioindication mise en place dans le Ried alsacien (Trémolières & al., 1994).

• Importance du sédiment

Le sédiment joue un rôle important dans le développement de *M. spicatum*. En effet, malgré un faible développement racinaire, le substrat constitue une source importante de nutriments pour la plante, et ceci est confirmé par le fait qu'une augmentation de la fertilité du sédiment entraîne une augmentation de la biomasse, notamment par développement de la canopée.

Outre le fait d'influer sur la production de biomasse, la composition du sédiment influence la morphologie de la plante, en modifiant la longueur, le nombre de tiges, le nombre de ramifications. D'autre part, une baisse de la fertilité du sédiment (si par exemple la quantité de sable aug-

mente) entraîne un plus fort développement racinaire, augmentant le ratio racines/tiges, ce qui constitue une adaptation aux faibles concentrations en nutriments. Ce même phénomène apparaît lorsque survient une baisse en éléments fertiles dans le compartiment aqueux (Pevery, 1979 ; Barko & Smart, 1980 ; Mantai & Newton, 1982 ; Barko, 1983 ; Chambers & Kalff, 1985 ; Smith & Adams, 1986 ; Chambers, 1987).

Matière organique

La matière organique influence la fertilité du substrat : une augmentation du taux de substances organiques augmente la fertilité du sédiment, jusqu'à une certaine valeur où il devient inhibiteur. Cette valeur limite est d'environ 18 à 20 % (Barko & Smart, 1986 ; Nichols, 1994).

RELATIONS AVEC LES AUTRES ORGANISMES

M. spicatum est une espèce possédant une grande compétitivité. C'est une espèce colonisatrice très efficace (Urban-Bercic, 1995), capable de dominer des communautés de macrophytes pendant de nombreuses années (Kimbel, 1982). Cependant, elle colonise et domine très rapidement, mais souvent disparaît tout aussi rapidement sans que l'on puisse en déterminer exactement les causes (Treibitz & al., 1993).

B I L A N

- *Myriophyllum spicatum* se développe dans les eaux stagnantes pouvant être profondes, ainsi que dans les eaux faiblement courantes peu profondes. Ces eaux sont alcalines, bien minéralisées, et peuvent éventuellement être turbides. Leur qualité peut varier de l'oligotrophe à très polluée.
- C'est une espèce très compétitive, qui possède de grandes capacités d'extension grâce à sa faculté de bouturage.

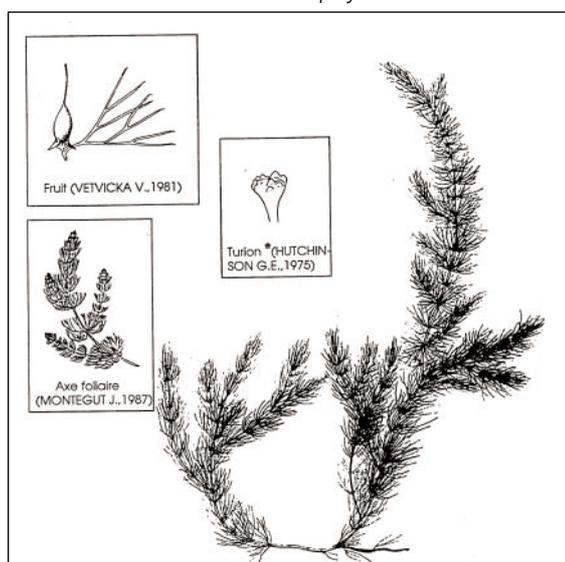


CERATOPHYLLUM DEMERSUM L.

CORNIFLE SUBMERGE

Systématique

PHANEROGAMES,
Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des CERATOPHYLLACEES,
Genre *Ceratophyllum*



(D'après Hutchinson, 1975 ; Montégut, 1987 ; Vetvicka, 1981 in Moreau, 1996)

Morphologie

- Hydrophyte fixée entièrement submergée
- Tige raide à nœuds rapprochés, ramifiés à la base
- Feuilles vert sombre densément groupées en verticilles emboîtés, divisées de façon dichotome
- Fleurs très petites passant souvent inaperçues
- Fruits noirs, comportant une épine apicale et deux basales

Biologie, écologie

- Reproduction essentiellement par bouturage
- Milieux calmes ou stagnants
- Espèce bien adaptée aux grandes profondeurs et aux faibles éclaircissements, tolérant les eaux turbides
- Eaux eutrophes

Ceratophyllum demersum est une hydrophyte totalement submergée, à peine visible à la surface de l'eau. Elle peut mesurer plus de 3 m. de longueur. Cette espèce ne possède pas de racines vraies et s'ancre dans le substrat à l'aide de feuilles modifiées, appelées rhizoïdes.

La tige est raide, à nœuds rapprochés, ramifiée à la base.

Les feuilles, vert sombre et ternes, sont densément groupées en verticilles emboîtés les uns dans les autres. Chacune est divisée 1-2 fois de façon dichotomique. Les segments, effilés en pointes, recourbés, sont raides à bord épineux.

Les fleurs sont très petites et passent souvent inaperçues. Elles se transforment en fruits noirs, longs de 4 à 5 mm, possédant une épine apicale et deux basales.

Reproduction, propagation et cycle saisonnier

C. demersum possède une reproduction sexuée par graine. La pollinisation a lieu sous l'eau. Lorsqu'ils sont mûrs, les fruits coulent immédiatement et pourront germer au printemps suivant (Holm & al., 1977). Ce mode de dissémination est donc relativement peu efficace -sauf en cours d'eau - puisque les graines se déplacent peu.

La multiplication végétative a lieu par fragmentation de tiges feuillées (Montégut, 1987 ; Holm & al., 1977). Elle ne fait pas intervenir d'organes destinés à passer la mauvaise saison comme rhizome ou tubercule puisqu'il n'existe pas de véritables racines.

En automne, *C. demersum* acquiert toutefois une forme de résistance : les extrémités apicales des tiges latérales cessent de s'allonger et portent des groupes de feuilles serrées comportant plus de réserves et de cuticule. Cette forme dormante passe l'hiver et s'allonge au printemps suivant (Best, 1977 ; Holm & al., 1977).

Biomasse

Les biomasses de *C. demersum* présentent une gamme importante selon les milieux. Par exemple Best & Visser (1987) dans des travaux consacrés au lac Vechten aux Pays Bas, indiquent des valeurs extrêmes de 10 à 115 g de matières sèches par m². Kulshretha (1982) dans une comparaison de deux espèces de *Ceratophyllum* en Inde signale des biomasses de 220 à 260 g. Enfin dans des investigations menées sur le fleuve Charente, les biomasses sèches mesurées vont de 1 à près de 600 g., avec une moyenne proche de 300 g. (Dutartre, commun. pers.).

REPARTITION

Type de milieu

C. demersum est une espèce cosmopolite (Holm & al., 1977). Il se rencontre dans des eaux relativement calmes

BIOLOGIE

MORPHOLOGIE

- **Description** (Holm & al., 1977 ; Casper & Krausch, 1981 ; Montégut, 1987)

Ceratophyllum

ou stagnantes : mares, pièces d'eau peu profondes, canaux, lacs...(Montégut, 1987 ; Holm & al., 1977)

Répartition des proliférations recensées

En France, sa présence a été notée :

- dans le bassin Adour-Garonne : sur la Charente, dans un secteur d'étude en amont d'Angoulême jusqu'à l'aval de Bassac (Mary, 1994)
- dans le bassin Loire-Bretagne : Lac de Grand-Lieu (Marion, 1992) et le marais breton-vendéen (Marchais, 1997)
- dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse : dans la partie terminale de l'Ardèche. Il existe des peuplements importants dans le Rhône (Aquascop, 1994), quelques rivières eutrophisées (BRL, 1997) ainsi que dans le Lac de Marceney-Larrey en Côte d'Or (Cellule d'Application en Ecologie. Université de Bourgogne, 1994).

Sa prolifération a été répertoriée dans le Canal du Midi (Bosca & al., 1992).

ECOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Profondeur

Le développement des racines des hydrophytes fixées nécessite de l'oxygène, fournie par la photosynthèse. Or celle-ci est limitée par les grandes profondeurs, et donc ne fournit pas une pression en oxygène suffisante pour contrebalancer la pression hydrostatique écrasant les lacunes aërières.

C. demersum est capable de se développer en grande profondeur, puisqu'il ne possède pas de racines vraies à alimenter en oxygène (Dale, 1986). C'est ainsi que l'on peut rencontrer *C. demersum* jusqu'à des profondeurs de 10 m (Holm & al., 1977), et Felzines (1983) considère qu'il préfère les eaux profondes.

Eclairement (Holm & al., 1977)

Cette grande tolérance vis-à-vis de la profondeur est aussi liée au fait que *C. demersum* est plutôt adapté aux faibles éclaircissements qui correspondent aux fortes profondeurs.

Cette espèce ne supporte pas les forts éclaircissements. Elle est capable de croître doucement à 2-3 % de l'intensité lumineuse maximale, et rapidement à 5-10 % de l'intensité maximale, ce qui montre que cette espèce est peu exigeante en lumière.

C. demersum tolère ainsi facilement les eaux turbides.

Agitation du milieu, courant

Du fait de son faible ancrage, *C. demersum* recherche les sites peu agités (Holm & al., 1977). Haslam (1978) constate que sa fréquence d'apparition diminue lorsque la vitesse du courant augmente.

Substrat

C. demersum se développe dans des sites calmes, où le fond comporte des particules fines, de la vase (Holm & al., 1977 ; Haslam, 1978 ; Felzines, 1983). Il semble surtout inféodé aux granulométries de type cailloux, avec une forte proportion de sable (Keller, 1997).

PARAMETRES CHIMIQUES

Minéralisation et pH

C. demersum se rencontre surtout dans des eaux de conductivité supérieure à 150 mS/cm, dont le pH est généralement supérieur à 7, souvent entre 7,5 et 9 (Holm & al., 1977 ; Kadono, 1982, Felzines, 1983).

Nutriments

Par son absence de racines vraies, il apparaît que *C. demersum* puise essentiellement ses nutriments à partir du compartiment aqueux (Best & Van der Werf, 1986 ; Van Donk & al., 1993).

C. demersum réagit très positivement à l'azote et au phosphore et cette espèce apparaît comme nitrophile (Holm & al., 1977). Elle se développe dans des eaux eutrophes (Casper & Krausch, 1981), et fait partie de la communauté la plus eutrophe dans le système de bioindication mis en place dans le Ried alsacien (Trémolières & al., 1994).

B I L A N

- *Ceratophyllum demersum* est une espèce bien adaptée aux grandes profondeurs et aux faibles éclaircissements.

- On le rencontre dans les milieux eutrophes où il se dissémine essentiellement par fragmentation de tiges.



HYDROPHYTES IMMERGÉES INTRODUITES

Elodea sp.

Lagarosiphon sp.

Egeria densa

Ludwigia sp.

Myriophyllum aquaticum

LES ESPÈCES HYDROPHYTES INTRODUITES

Parmi les espèces qui peuvent causer des nuisances importantes engendrées par leurs proliférations figurent des plantes exotiques, provenant d'autres régions du monde. Introduites volontairement ou non dans de nouveaux habitats, elles sont susceptibles de s'installer puis de s'étendre progressivement dans des habitats favorables du même milieu aquatique ou des milieux en communication. Leur extension ultérieure à une échelle régionale ou nationale est souvent favorisée par diverses activités humaines développées dans les milieux aquatiques, dont les loisirs liés directement à l'eau.

Un bilan récent (Dutartre & al., 1997) montre que ces introductions sont susceptibles de toucher tous les types de milieux (des cours d'eau jusqu'aux prairies humides) et sont le fait de divers types de plantes (des algues filamenteuses aux arbres). Il indique également que les quelques dizaines d'espèces d'hydrophytes et d'hélophytes citées comme espèces introduites sont celles qui ont réussi leur introduction en s'implantant dans leur nouveau milieu et qui ont été capables de s'étendre à d'autres sites, assurant ainsi la pérennité de leur introduction. Il est par ailleurs probable que des espèces en nombre beaucoup plus important disparaissent peu de temps après leur introduction, faute d'avoir rencontré des biotopes favorables.

Le bilan provisoire établi comporte trois fougères flottantes des genres *Azolla* et *Salvinia* et une trentaine d'espèces immergées ou hélophytes. Une liste présentant une sélection des espèces riveraines figure également dans ce document mais les auteurs signalent le caractère très réducteur de cette sélection puisque, par exemple, les travaux de Planty-Tabacchi (1993) et Planty-Tabacchi & al. (1996), ont permis d'identifier 420 espèces exotiques dans

les seuls corridors fluviaux des grands cours d'eau du sud-ouest de la France.

Les caractéristiques biologiques qui semblent expliquer l'efficacité de ces espèces vis-à-vis de la colonisation des milieux sont multiples et ont principalement trait à leur forte amplitude écologique, leur rapidité de croissance et leur fort pouvoir de reproduction végétative.

Divers processus de régulation au sein des hydrosystèmes doivent expliquer le fait que de nombreuses espèces ne se maintiennent pas dans les milieux bien que leur introduction se fasse la plupart du temps sans arrivée simultanée de pathogènes ou de consommateurs spécifiques qui pourraient contribuer à réguler leur extension ultérieure.

En revanche, les quelques espèces prises en compte dans le présent travail ont des dynamiques de colonisation souvent très importantes et engendrent, dans de nombreux sites, des nuisances de forte intensité pouvant remettre en question tout ou partie des usages développés dans les milieux envahis.

Une meilleure connaissance de leur biologie et de leur écologie, partiellement fondée sur la bibliographie provenant de leur aire originelle de répartition, est indispensable pour en permettre une gestion optimale.

Sont ainsi étudiées dans ce chapitre plusieurs espèces de la famille des Hydrocharitacées : *Elodea sp.*, *Lagarosiphon sp.*, *Egeria densa*, ainsi que *Ludwigia sp.*, la jussie et *Myriophyllum aquaticum*, le myriophylle du Brésil.

A l'heure actuelle, les élodées ne présentent plus de caractère invasif marqué, comme il y a une trentaine d'années, mais étant donné leur histoire, nous les présentons avec les autres plantes invasives de la famille.

**ELODEA SP.**

PESTES D'EAU

PHANEROGAMES, classe des MONOCOTYLEDONES

Famille des HYDROCHARITACEES, Genre *Elodea*

Les élodées sont des phanérogames monocotylédones submergées vivaces. Elles sont dioïques (sexes séparés), mais étant originaires du continent américain, elles ne se présentent en Europe guère que sous la forme femelle, surtout pour l'élodée du Canada (Lambinon & al., 1992).

Trois espèces sont rencontrées principalement en France :

- *Elodea canadensis*, originaire d'Amérique du Nord, apparu en Europe (Irlande) en 1836 et en France en 1845. Après un envahissement important de la plupart des réseaux hydrographiques, l'espèce a régressé pour des raisons génétiques suite à des mécanismes de compétition. La phase actuelle est celle de l'intégration dans les phytocénoses aquatiques (Mériaux & Géhu, 1979 ; Dutartre, 1986a).

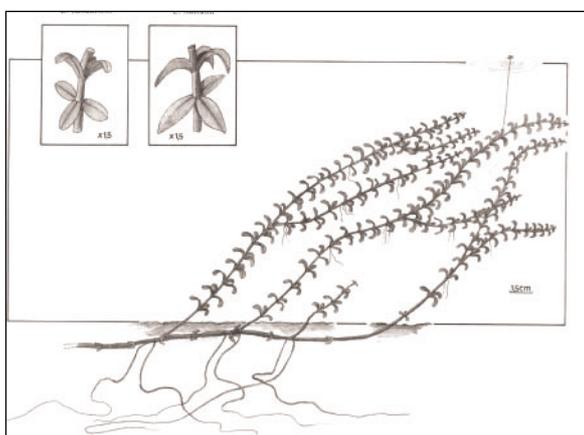
- *Elodea nuttallii*, également originaire d'Amérique du Nord, a été observé en Europe en 1939 (en Belgique, Lambinon & al., 1992) et en France depuis les années 1950, dans le nord de la France (Mériaux, 1977) et en Alsace (Geissert & al., 1985). Actuellement cette espèce a tendance à se développer au détriment d'autres espèces, dont l'élodée du Canada. Dans les Vosges du Nord, *Elodea nuttallii* s'est développé au détriment de *Myriophyllum alterniflorum*, une espèce rare et protégée à l'échelon régional (Thiébaud & al., 1997).
- *Elodea ernstiae*, originaire d'Argentine, fut introduit et se développa dans les milieux aquatiques français dans les années 1970 en Alsace et dans le nord de la France (Mériaux, 1979). Il reste principalement cantonné à ces territoires, mais des observations à confirmer ont été faites en Ile de France et dans le Marais Poitevin (Dutartre, commun. pers.).

ELODEA CANADENSIS MICHAX

ELODEE DU CANADA

Systematique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des HYDROCHARITACEES, Genre *Elodea*



(d'après Dethioux, 1989)

Morphologie

- Plante vivace submergée, pouvant atteindre 1m de long
- Feuilles ovales sub-horizontales, en général moins de 4 fois plus longues que larges, sub-horizontales
- Enracinement superficiel
- Feuilles verticillées, disposées par 3
- Racines adventives possibles, à apex de couleur blanchâtre à verdâtre

Biologie, écologie

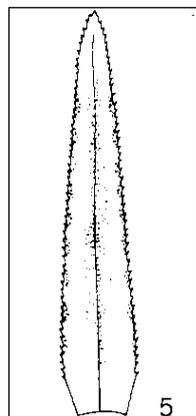
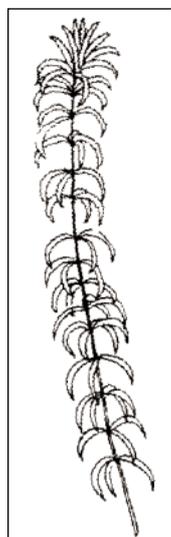
- Reproduction essentiellement par fragmentation. Production d'hibernacles pour passer l'hiver
- Milieux stagnants ou faiblement courants
- Eaux bien éclairées, de profondeur inférieure à 1 m, claires
- Eaux carbonatées et calciques ou acides et peu minéralisées, mésotrophes à eutrophes

ELODEA NUTTALLII ST JOHN

ELODEE DE NUTTALL OU ELODEE A FEUILLES ETROITES

Systematique

PHANEROGAMES,
Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des HYDROCHARITACEES,
Genre *Elodea*



Détail d'une feuille (x2,5)
(D'après Lambinon & al.,
1992)

Morphologie

- Plante vivace submergée, de 15 à 80 cm de long
- Feuilles verticillées, disposées par 3
- Feuilles étroites, en général plus de 4 fois plus longues que larges
- Feuilles flasques, arquées ou tire-bouchonnées, aiguës au sommet
- Longueur des entre-nœuds importante (3-15 mm)
- Enracinement superficiel
- Racines adventives possibles, à apex de couleur blanchâtre à vert grisâtre

Biologie, écologie

- Reproduction essentiellement par fragmentation. Production d'hibernacles pour passer l'hiver
- Milieux stagnants ou faiblement courants
- Eaux bien éclairées, profondes jusqu'à 3 m
- Eaux carbonatées et calciques ou acides et peu minéralisées, eutrophes

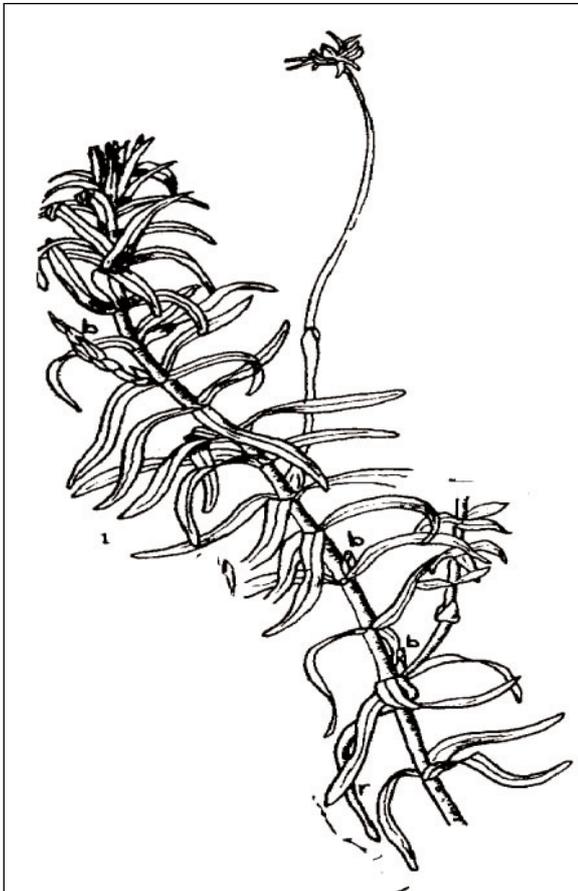


ELODEA ERNSTIAE ST JOHN
ELODEE À FEUILLES ALLONGEE

Systematique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES

Famille des HYDROCHARITACEES, Genre *Elodea*



(d'après Sell, 1968)

Morphologie

- Plante vivace submergée, pouvant atteindre 1 m de long
- Feuilles verticillées, disposées par 3
- Feuilles étroites, en général plus de 4 fois plus longues que larges
- Feuilles peu ou non arquées, jamais tire-bouchonnées, aiguës au sommet
- Feuilles de l'apex se refermant en pinceau à la sortie de l'eau
- Longueur des entre-nœuds importante (3-15 mm)
- Enracinement superficiel
- Racines adventives possibles, à apex de couleur rougeâtre

Biologie, écologie

- Reproduction essentiellement par fragmentation. Production d'hibernacles pour passer l'hiver
- Milieux stagnants ou faiblement courants
- Eaux bien éclairées, calcaires, eutrophes à hypertrophes

ELODEA SP.

BIOLOGIE

(Dethioux, 1989a ; Lambinon & al., 1992 ; Rolland, 1995 ; Sculthorpe, 1967)

Morphologie

Les élodées sont des macrophytes vivaces à tiges ramifiées, pouvant atteindre 1 mètre de long. Les feuilles sont réparties régulièrement autour de la tige en verticilles de 3. Ces feuilles sont toutes caulinaires (sans pétiole), longues d'environ 0,6 à 2 cm.

Elles présentent un enracinement superficiel. Des racines adventives peuvent apparaître sur la tige.

- *Elodea canadensis* possède des **feuilles sub-horizontales**, de couleur vert sombre qui sont ovales, à bord denticulé. Pour le différencier des autres élodées, l'on précise que ses feuilles sont moins de 4 fois plus longues que larges. Les racines adventives présentent, à l'état frais, des apex de couleur blanchâtre à verdâtre.

- *Elodea nuttallii* se distingue de l'élodée du Canada par ses feuilles de couleur vert pâle, étroites, plus de 4 fois plus longues que larges. Ces feuilles sont arquées ou tire-bouchonnées, pliées le long de la nervure médiane et aiguës au sommet. Les racines adventives présentent, à l'état frais, des apex de couleur blanchâtre à grisâtre.

- On peut confondre cette dernière avec *Elodea ernstiae*, qui possède des feuilles étroites comme cette dernière, mais elles ne sont pas ou peu arquées, jamais tire-bouchonnées, planes. Les dents des feuilles sont également plus longues. Les racines adventives présentent, à l'état frais, des apex de couleur rougeâtre.

Taxonomie

Les critères de détermination sont fondés sur l'aspect et la dimension des feuilles, ainsi que sur la couleur de l'apex des racines adventives.

Le tableau suivant permet une comparaison des différentes espèces :

COMPARAISON MORPHOLOGIQUE DES ELODEES

	<i>E. canadensis</i>	<i>E. nuttallii</i>	<i>E. ernstiae</i>
Disposition des feuilles	verticille	verticille	verticille
Nombre de feuilles par nœud	3	3	3
Forme des feuilles	ovales sub-horizontales	étroites arquées vers le bas	linéaires-lancéolées feuilles de l'apex en pinceau
Dimension des feuilles (longueur/largeur mm)	5-12/8	6-13/0,3-2	15-17,5/1,5-2
Fleurs mâles	non observée en Europe	solitaire dans une spathe	non observée en Europe
Fleurs femelles	dans une spathe subcylindrique	2-4 mm de diam. spathe ovale-arrondie	spathe cylindrique
Enracinement	superficiel	superficiel	superficiel
Racines adventives	possible	possible	possible

source: SELL (1968)

Reproduction et propagation

La **reproduction végétative** est prédominante dans cette famille.

Un mode de propagation très important chez les élodées est celui de la fragmentation de la plante qui est capable de bouturer aisément. La dissémination s'effectue par transport de morceaux de tiges par le courant ou par les oiseaux aquatiques.

En régions tempérées, ces végétaux qui ne passent pas l'hiver à l'état végétatif ou sous forme de rhizomes, forment des hibernacles, organes modifiés, qui redonnent de nouveaux pieds à la nouvelle saison.

La **reproduction sexuée** des élodées en Europe est pratiquement inexistante. En effet on n'y rencontre guère que des pieds femelles, contrairement au continent américain. *Elodea canadensis* fleurit rarement, de juin à août, et ses fleurs femelles sont petites, de 2,5 à 7 mm de diamètre, produites sous l'eau et venant affleurer en surface au sommet de très longs pédicelles. Les pétales sont blanchâtres, blanc verdâtre ou lilas.

Contrairement à cette dernière, *Elodea nuttallii* présente en Europe les deux types de fleurs, mâles et femelles, à longs sépales, la floraison pouvant se produire de juin à septembre. Les fleurs femelles sont cependant plus fréquentes.



Quant à *Elodea ernstiae*, il présente des petites fleurs blanches, de 3-4 mm.

Cycle saisonnier

Nous avons déjà cité la capacité de fragmentation des élodées. D'autre part, la possibilité de produire des hibernacles qui passeront l'hiver constitue leur mode de pérennité.

Ainsi pour l'élodée du Canada, il y a formation de **bourgeons dormants** qui sont des bourgeons apicaux. Pendant l'automne, les extrémités des tiges latérales cessent de s'allonger et portent des feuilles vert foncé, densément groupées, qui contiennent plus d'amidon que les feuilles normales, et possèdent une cuticule plus épaisse. Ces bourgeons peuvent être libérés par désagrégation de l'axe-parent et plonger dans le substrat, ou rester fixés durant l'hiver. Si l'hiver est doux, ils se développeront tôt dans la saison, sinon ils resteront dormants jusqu'au printemps où ils formeront un nouveau plant (Sculthorpe, 1967). Kunii (1984) a remarqué que ceux qui se détachent poussent plus rapidement que les portions non détachées.

Le cycle saisonnier d'*Elodea nuttallii* a été suivi par Kunii (1984) au Japon. Dans une mare peu profonde, l'élongation de la racine démarre au printemps, quand la température du fond dépasse 10 °C. Elle cesse lorsque le sommet des pousses atteint la surface de l'eau parallèlement à une ramification intense des tiges. Les plantes forment alors des herbiers souvent très denses.

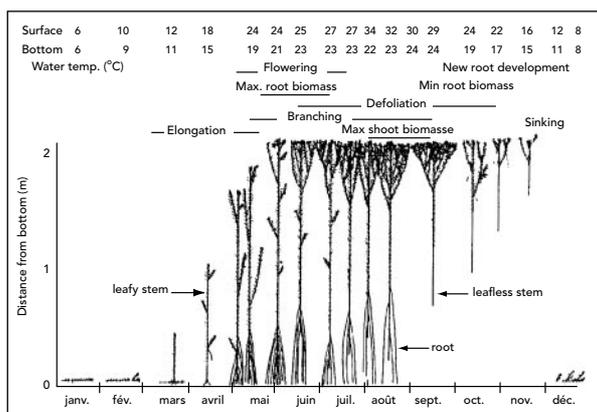
La majeure partie de la biomasse est alors concentrée dans la tranche d'eau supérieure, très proche de la surface. Lorsque les feuilles vieillissent et tombent, la distribution verticale de la biomasse devient plus homogène dans la colonne d'eau (Pokorny & al., 1984).

Le maximum de production végétale apparaît au courant de l'été, alors que le maximum de la production racinaire se produit en juin en même temps que la floraison. Les racines peuvent alors disparaître, et après le mois de septembre, les peuplements d'élodées ont l'aspect de masses flottantes non fixées. Celles-ci peuvent couler au fond de l'eau lorsque la température de l'eau descend en dessous de 10°C, et passent l'hiver ainsi, de même que les bourgeons dormants.

Cependant, lorsque la température moyenne journalière hivernale ne descend pas en dessous de 4 °C, l'élodée de Nuttall peut se développer à cette saison (Kunii, 1981).

Le cycle de vie d'*Elodea canadensis* étudié dans un lac norvégien (Rorslett & al., 1986) ressemble à celui décrit ci-dessus. La différence réside dans le fait qu'il a plutôt un comportement d'espèce annuelle estivale et exceptionnellement d'espèce pérenne à vie courte. Cependant le manque de dormance rendrait la survie de l'appareil végétatif dépendant de l'intensité de l'hiver.

Cette espèce a également besoin de températures élevées pour activer sa croissance (Ozimek & al., 1993). *E. nuttallii* peut donc démarrer son cycle plus tôt, avec un taux de croissance plus élevé.



(D'après Kunii, 1984)

Le suivi du taux de croissance et des taux d'assimilation d'*Elodea canadensis* sont le témoin d'une forte croissance active en début de saison. Puis ils régressent parallèlement à l'augmentation de la densité des herbiers, l'auto-ombrage agissant d'ailleurs en ce sens (Pokorny & al., 1984).

Biomasses

Les biomasses fournies par les herbiers denses d'élodées peuvent être très importantes. Le maximum de biomasse d'*Elodea nuttallii* observée par Kunii (1984), à la fin du mois de juillet, se situait autour de 700 g de poids sec/m². Dans le même ordre d'idée, Ozimek & al. (1990) ont noté jusqu'à 500- 800 g PS /m² d'*Elodea nuttallii* dans un milieu enrichi en azote.

Pokorny & al. (1984) ont relevé une biomasse maximale d'*E. canadensis* au mois d'août, de 450 g de poids sec/m², avec une production nette annuelle de 500 g PS /m².

Dans le lac norvégien Steinsfjord (Rorslett & al., 1986), la biomasse maximale des herbiers denses d'*E. canadensis* fut estimée à 1200 g PS/ m², avec une moyenne de 310 g/m².

REPARTITION

Type de milieu

Elodea canadensis et *E. nuttallii* sont rencontrés aussi bien dans les cours d'eau carbonatés calcaïques du Ried alsacien que sur les cours d'eau acides et peu minéralisés des Vosges du Nord. Le paramètre discriminant paraît être la trophie de l'eau (Thiébaud & Muller, 1995).

Les trois espèces aiment les eaux stagnantes ou faiblement courantes, en cours d'eau comme en plan d'eau (Centre de Recherches Ecologiques, 1990).

Elodea canadensis préfère les eaux claires, car il est peu tolérant à la turbidité de l'eau.

Elodea ernstiae est plus rare et se rencontre par exemple dans les eaux calcaires de la plaine d'Alsace, plus particulièrement dans les bras latéraux du Rhin.

Répartition des proliférations recensées

Il n'existe pas vraiment de références traitant de proliférations spécifiques d'élodées en France. Cependant elles sont recensées dans de nombreuses régions, la densité de leurs herbiers, même localisés, les faisant considérer bien souvent comme gênantes, notamment sur des pièces d'eau de petite taille non inventoriées. On les cite :

- en Artois-Picardie, par exemple dans le Nord-Pas de Calais (Mériaux, 1978)
- en Rhin-Meuse, sur les cours d'eau lorrains (Grasmück, 1994) et alsaciens (Eglin & Robach, 1992)
- en Seine-Normandie, sur l'Essonne (DIREN Ile de France, 1995)
- en Adour-Garonne sur plusieurs plans d'eau landais (Dutartre, 1986a)
- en Rhône-Méditerranée-Corse, sur la Bouzaise (Area, 1993), la Loue (Bonnard & Michon, 1981), le plan d'eau de Marcenay-Larrey (Cellule d'Application en Ecologie, 1994).
- en Loire-Bretagne, dans le Marais Breton-vendéen (Moreau, 1996), où *E. canadensis* est une des espèces les plus fréquentes dans un réseau de fossés.

Nuisances

E. canadensis a surtout créé des nuisances par son intense développement à l'époque de sa rapide extension géographique.

Les élodées peuvent être très envahissantes par leur capacité de coloniser fortement la tranche d'eau et de former en surface une canopée qui laisse peu de possibilité de pénétration de la lumière.

ÉCOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Luminosité

E. canadensis est cité comme espèce héliophile (Dethioux, 1989a). *E. ernstiae* préférerait les eaux limpides (problème d'irradiance). Hough (1979) note que l'activité photo-synthétique d'*E. canadensis* ne semble pas saturée pour de fortes intensités lumineuses. Cette espèce possède un métabolisme dont le fonctionnement enzymatique lui assure une efficacité photosynthétique élevée, ce qui lui confère un atout compétitif intéressant. Cependant Simpson & Eaton (1986) ont remarqué que la photosynthèse a été saturée à 290 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$, ce qui est faible par rapport aux macro-algues des genres *Cladophora* et *Spirogyra*.

Cependant les élodées, se développant en colonies denses, ne reçoivent qu'une faible fraction des radiations solaires (auto-ombrage) ; ainsi, à 0,2 m de la surface, dans ces herbiers touffus, l'irradiance maximale journalière est elle inférieure à 3 % de l'irradiance de surface (Pokorny & al., 1984). En milieu naturel, en plus des atténuations naturelles dues à l'ombrage des berges et à la réflexion de lu-

mière à la surface de l'eau, les élodées semblent donc adaptées à recevoir de faibles intensités lumineuses (Rolland, 1995), grâce à une adaptation saisonnière à la disponibilité de lumière (Simpson & Eaton, 1986).

Une intensité de 5000 lux, correspondant à 115 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ a été utilisée pour leur culture expérimentale (Rolland, 1995).

Température

L'élodée du Canada est reconnu pour préférer les eaux fraîches (Dethioux, 1989a), contrairement à *E. nuttallii* qui se développe dans les eaux plus chaudes (Sell, 1968). Cette dernière espèce, euritherme, peut toutefois coloniser les cours d'eau à forte variation de température, alors que *E. ernstiae* se développe préférentiellement dans les eaux sténothermes fraîches. Cette caractéristique explique en partie la présence de cette dernière dans les eaux eutrophes rhénanes d'origine phréatique, donnant l'impression qu'elle est plus eutrophe (Dendène & al., 1993), alors que c'est le paramètre température qui pourrait être discriminant. Dans tous les cas elle reste une espèce des eaux eutrophes.

Leur température optimale de croissance est située à 20 °C pour des irradiances faibles (fait fréquent dans les denses herbiers) (Pokorny & al., 1984), et entre 25 et 30 °C d'après Simpson & Eaton (1986) pour des irradiances supérieures, en rapport avec une assimilation rapide à températures plus élevées.

La température critique de croissance active d'*E. nuttallii* varie entre 8 et 12 °C (Kunii, 1984).

Agitation du milieu, courant

Les élodées se développent en eaux calmes et préfèrent donc des courants faibles. Par contre, Dethioux (1989a) précise une vitesse de courant inférieure à 80 cm/s, cette limite paraissant fort élevée. Dans le fleuve Charente, *E. canadensis* se développe le long des rives dans des conditions de faible courant (Dutartre, commun. pers.).

Profondeur

L'élodée du Canada se rencontre dans des milieux de faible profondeur, < à 1 mètre (Dethioux, 1989a ; Pokorny & al., 1984), tandis que *E. nuttallii* et *E. ernstiae* peuvent atteindre des profondeurs de 3 m.

E. canadensis peut cependant se développer à des profondeurs plus importantes, de 0-6 mètres comme dans un lac norvégien (Rorslett & al., 1986) et jusqu'à 4.5 m dans le lac d'Annecy (Dubois & al., 1988).

Substrat

Elodea canadensis croît sur des fonds comportant une bonne partie d'éléments fins (Dethioux, 1989a). Dans le lac d'Annecy, il se développe sur vase, sables et galets (Dubois & al., 1988). Les deux autres espèces semblent préférer les substrats fins (observation des eaux de la plaine d'Alsace).



PARAMETRES CHIMIQUES

Minéralisation et pH

• Minéralisation

Les élodées semblent préférer les eaux fortement minéralisées, mais peuvent présenter une large amplitude par rapport à ce facteur. *E. canadensis* et *E. nuttallii* se développent dans le secteur peu minéralisé (60-110 µS/cm) et proche de la neutralité des Vosges du Nord (Thiébaud & Muller, 1995), ainsi que dans les eaux minéralisées (500-770 µS/cm) et légèrement alcalines de la plaine d'Alsace (Robach & al., 1995; Thiébaud & al., 1997).

Sur les profils écologiques établis en Lorraine (Grasmück, 1994), *Elodea nuttallii*, absente des eaux de conductivité < à 100 µS/cm, privilégie la gamme de 600-1000 µS/cm, et est rencontré pour des valeurs dépassant cette gamme.

E. canadensis est présent dans la gamme de 100-1000 µS/cm, mais il a été peu inventorié lors de cette étude.

E. ernstiae aurait vis-à-vis de la minéralisation une amplitude assez semblable à celle de *E. canadensis*.

• pH

Les élodées sont fréquemment recensées dans des eaux alcalines, comme dans le Ried alsacien (7.5 < pH < 7.9), alors que dans les Vosges du Nord, le pH des stations où on les trouve est proche de la neutralité (6.8 < pH < 7.2) (Thiébaud & al., 1997).

Pokorny & al. (1984) ont remarqué une dépendance de l'activité photosynthétique d'*Elodea canadensis* vis-à-vis du pH : pour des pH supérieurs à 6, la réduction de celle-ci correspond à une diminution des teneurs en CO₂ libre dans l'eau. De plus, l'augmentation des teneurs en O₂ de l'eau combinée à la réduction du CO₂ et à l'élévation du pH inhibent la photosynthèse et activent la photorespiration (Simpson & Eaton, 1986). Cette réaction peut d'ailleurs être considérée comme un facteur de contrôle de la productivité.

Nutriments

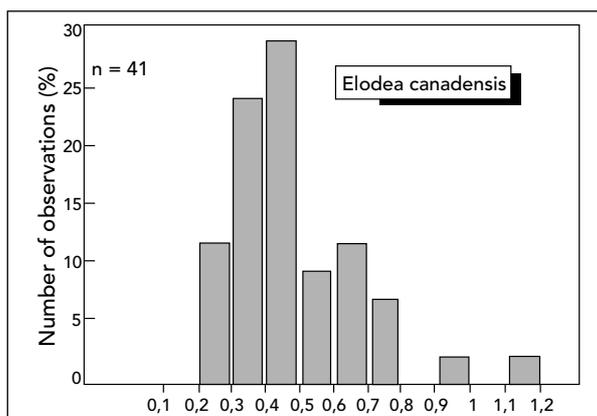
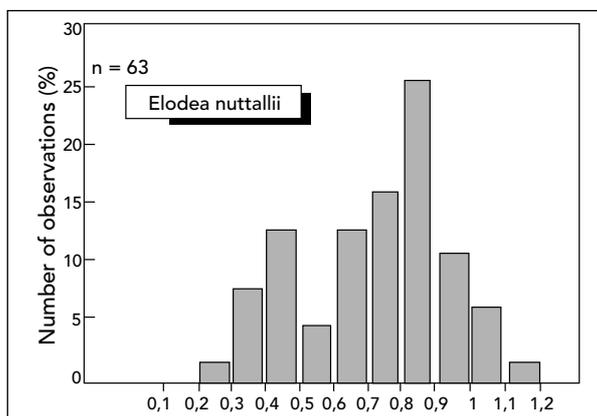
Le spectre trophique des élodées peut être exprimé par leur développement dans les communautés végétales du Ried alsacien et des Vosges du Nord selon un gradient de trophie (Robach & al. 1996b ; Thiébaud & al., 1997) : *Elodea canadensis* se situe dans les zones méso à eutrophes, tandis que *E. nuttallii* conquiert les zones les plus eutrophes, accompagné de *Myriophyllum spicatum* et de *Ceratophyllum demersum*. Le développement d'*E. ernstiae* correspond à des secteurs eutrophes à hypertrophes à eau limpide (Dendène & al., 1993).

• Phosphore

Les profils écologiques des élodées en Lorraine (Grasmück, 1994) confirment ces appréciations et montrent qu'*Elodea canadensis* est absent des secteurs à des concentrations en phosphates supérieures à 0,5 mg P/l,

tandis que l'abondance d'*E. nuttallii* augmente avec l'élévation des concentrations. Dans la plaine rhénane, *E. nuttallii* présente un vaste spectre trophique mais concurrence fortement *E. canadensis* dans les zones eutrophes (Thiébaud & al., 1997).

Cette constatation peut être mise en relation avec les importantes capacités d'accumulation de phosphore que présente *E. nuttallii* par rapport à *E. canadensis* (Robach & al., 1995, 1996a), ce qui le rend plus compétitif en milieu eutrophe :



Phosphorus content (% dry wt)

(Robach & al., 1995)

Il est également capable de prélever le phosphore ambiant en provenance unique de la phase aqueuse. Cette absorption à partir de la phase aqueuse est plus faible lorsque la plante est enracinée et dépend de la charge phosphatée, que la plante soit enracinée ou non.

D'autre part, Dendène & al. (1993) suggèrent qu'*E. ernstiae* serait plus phosphatophile que *E. nuttallii*.

Une analyse des tissus d'élodées prélevées dans des cours d'eau de degré trophique varié (Robach & al., 1995, 1996a), a montré qu'il existait une relation de type hyperbolique (modèle de Monod) entre les teneurs moyennes en phosphore foliaire et la moyenne annuelle de la charge phosphatée de la phase aqueuse.

• Azote

Sur les profils écologiques lorrains, les deux espèces d'élodées sont décrites dans des stations à concentrations en nitrates supérieures à 1 mg N-NO₃/l (Grasmück, 1994, Rolland & al. 1996).

Quant aux teneurs en ammonium, *Elodea canadensis* est présent pour des concentrations moyennes de 0,03 - 0,10 mg N- NH₄⁺/l, alors que *E. nuttallii* est signalé pour toutes les concentrations, mais surtout abondant pour des concentrations élevées, supérieures à 0,50 mg N /l de NH₄⁺.

Des expérimentations d'intoxication ammoniacale sur la physiologie des trois espèces d'élodées (Dendène & al., 1993 ; Rolland & Trémolières 1995, Rolland & al., 1996) ont mis en évidence le caractère ammoniacophile d'*E. nuttallii* et nitratophile d'*E. canadensis*. Des mesures de l'Activité Photosynthétique AP et des dosages de l'Activité Nitrate Réductase NRA ont montré une sensibilité différente à l'azote ammoniacal des trois espèces d'élodées testées. La NRA d'*E. canadensis* est nettement inhibée pour des teneurs faibles en azote ammoniacal ([N-NH₄⁺] = 0,5 mg/l) tandis que la NRA d'*Elodea nuttallii* est fortement stimulée à des concentrations inférieures à 0,50 mg/l. Les différences interspécifiques de réponse à une intoxication ammoniacale pourraient expliquer la différence de statut trophique des espèces d'élodées dans les rivières phréatiques alsaciennes.

Les corrélations effectuées entre les activités nitrate-réductase et les valeurs moyennes du rapport NH₄⁺/NO₃ ou des teneurs en NH₄⁺ en NO₃ du milieu, démontrent que cette activité de la nitrate-réductase (ANR) peut être considérée comme un indicateur de la charge azotée du milieu, et plus particulièrement des teneurs en NH₄⁺ (Rolland & al., 1996).

Elodea canadensis et *E. nuttallii* montrent un **taux de croissance** important dans des milieux enrichis en nitrates et en ammonium, avec un taux d'absorption de 75 à 90 % de l'azote (Ozimek & al., 1993), avec un effet négatif sur ces deux espèces pour des teneurs supérieures à 4 mg N /l. Dans cette expérimentation, ces deux espèces préfèrent l'ammoniac aux nitrates quand ces deux ions sont présents à concentrations égales, ce qui est en contradiction avec ce qui est précédemment montré (Rolland, 1995).

Ces expérimentations ont également mis en évidence une relation entre l'apparition de racines adventives sur les tiges et une carence en azote du milieu. Le rapport tige / racine peut être un bon indicateur de manque d'azote dans l'environnement.

Parallèlement, Pokorny & al. (1984) relèvent des teneurs tissulaires en azote assez élevées chez les élodées, 2.9 % de poids sec pendant la phase de croissance, mais 1.8 % lors de la sénescence.

Des expérimentations ont été menées sur l'impact de la fertilisation au niveau du sédiment par apports de nutriments de phosphore, azote et potassium, seuls ou combinés (Best & al., 1996) sur la croissance d' *E. nuttallii*. La croissance est stimulée par l'enrichissement en azote seul, azote + phosphore, et N+ P+ K, et non pas pour le P seul et /ou par K. Le bilan montre que l'effet de l'azote est plus important que celui du phosphore et des éléments combinés. L'azote pourrait alors être considéré comme un facteur limitant du sédiment pour la croissance de cette élodée. D'autre part, l'efficacité avec laquelle les plantes utilisent ces nutriments diminue avec l'augmentation de l'apport en N et P, mais reste inchangée pour le potassium, ce qui a déjà été observé chez d'autres macrophytes.

• Carbone

La source de carbone, élément essentiel à une bonne efficacité photo-synthétique, se fait habituellement sous la forme du dioxyde de carbone de l'air, ou CO₂ par transport passif. Lors de situations extrêmes, relativement fréquentes en été, avec des pH élevés et des teneurs limitantes en CO₂, les plantes peuvent s'adapter en utilisant les bicarbonates de l'eau (HCO₃⁻) par transport actif.

E. canadensis possède deux mécanismes différents régulant son affinité pour les bicarbonates, ce qui lui confère une grande plasticité vis-à-vis de ce paramètre (Adamec, 1993). Il présente cependant un taux d'activité photosynthétique plus faible lors d'utilisation de bicarbonate que lors d'accès au CO₂ libre, toutes conditions égales par ailleurs (Pokorny & al., 1984). Jones & al. (1993) montrent qu'*E. nuttallii* a la capacité d'utiliser ce mécanisme de façon beaucoup plus rapide qu'*E. canadensis*.

E. nuttallii montre donc par là des capacités d'adaptation à des modifications du milieu qui peuvent être rapides et qui confèrent aussi un atout supplémentaire à ses capacités de dominance sur les autres espèces.

Une expérimentation effectuée par Madsen & Sand-Jensen (1994), montre que la disponibilité du carbone inorganique a un effet prononcé sur l'efficacité de l'utilisation de l'intensité lumineuse pour la croissance d'*Elodea canadensis* avec une augmentation du taux de croissance en fonction de l'élévation de ces deux paramètres. Des effets inter-actifs sont observés : l'efficacité de l'intensité lumineuse augmente de façon significative, soit 6 fois plus, pour de faibles éclaircissements le long du gradient de carbone inorganique.

Ceci démontre que les réponses des macrophytes à l'influence couplée de ces deux facteurs déterminent leur capacité à développer des herbiers conséquents pour de forts éclaircissements, en eau peu profonde, et à s'étendre vers des profondeurs plus importantes dans les eaux riches en carbone inorganique.



B I L A N

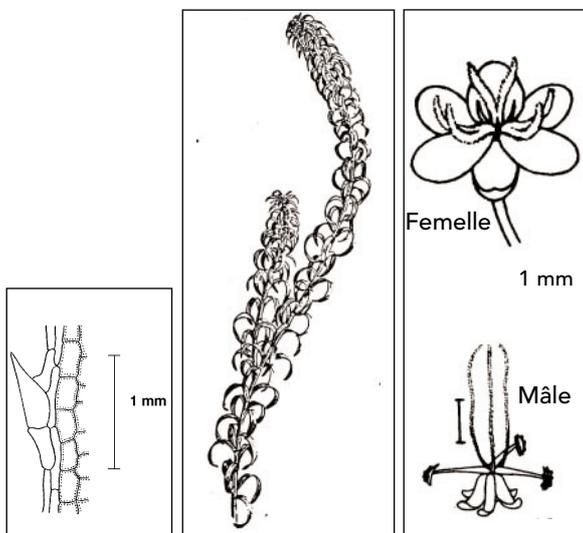
- Les élodées présentent des stratégies de régénération multiples apportant de la souplesse dans leur développement végétatif et concourant à leur potentiel colonisateur. Elles ont la faculté de se disséminer par fragmentation d'éléments végétatifs.
- Ce sont des espèces à fortes exigences d'ensoleillement, se développant dans les eaux calmes des cours d'eau et plans d'eau. Elles semblent préférer les eaux fortement minéralisées, mais peuvent présenter une large amplitude par rapport à ce facteur.
- Leur spectre trophique les fait évoluer dans les gammes de milieux mésotrophes à eutrophes, voire hypertrophes selon les espèces.
- Parmi ces trois espèces, *Elodea nuttallii* montre des qualités compétitives importantes par rapport à *Elodea canadensis*, grâce à :
 - un processus de fixation des ions bicarbonates plus rapide,
 - ses importantes capacités d'accumulation du phosphore,
 - son caractère ammoniacophile

Elodea ernstiae pourrait concurrencer *E. nuttallii*, puisqu'il peut coloniser les mêmes types d'eau (eutrophes à hypertrophes) mais avec une préférence pour des eaux limpides et sténothermes froides (cas des anciens bras du Rhin alimentés par la nappe phréatique).

LAGAROSIPHON MAJOR (RIDLEY) MOSS

Systématique

PHANEROGAMES,
Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des HYDROCHARITACEES,
Genre *Lagarosiphon*



d'après
Obeymeyer
1964

d'après Mason, 1960
in Chapman, 1970,
modifié

d'après Dutartre,
1989

Morphologie

- Hydrophyte fixée
- Morphologie variable selon le cycle de la plante
- Tige grêle pouvant atteindre 5 m de long pour 3 à 5 mm de diamètre
- Enracinement jusqu'à 80 cm de profondeur
- Feuilles alternes recourbées à marge dentée
- Fleurs de petite taille se développant en surface à l'extrémité d'un long pédoncule (seuls les pieds femelles sont observés en France)

Biologie, écologie

- Colonisation essentiellement par bouturage, par fragmentation du sommet de la tige
- Milieu stagnant ou à faible courant
- Photosynthèse très efficace et grande capacité à coloniser les grandes profondeurs. Peu sensible à la turbidité
- Grande amplitude vis-à-vis des exigences trophiques

BIOLOGIE

Morphologie

Il s'agit d'une plante immergée, à feuilles caulinaires alternes, recourbées vers l'arrière, et à marge dentée (taille de 0,8 à 2,5 mm). Les tiges sont grêles : elles peuvent atteindre 3 à 5 mm de diamètre et 5 mètres de longueur ; elles se développent en tapis denses à partir d'un rhizome vivace et pérenne et présentent de très nombreuses ramifications. Dioïques, ses fleurs mâles et femelles sont très petites, oblongues (environ 3 x 5 mm), de couleur rosée, et situées à l'extrémité d'un long pédoncule (environ 5 à 15 cm). La taille des racines peut dépasser un mètre dans des sédiments fluides.

Taxonomie

(Obermeyer, 1964 ; Cook, 1990b ; Symcøens & Triest, 1983 ; Triest, 1982)

• Synonymes

L. muscoïdes Harvery var. *major* Ridley, *Elodea crispa* Hort, *L. crispus* (cette dernière dénomination a été employée par Duplessis L., 1960 et Triest L., 1982, mais elle est abandonnée).

Reproduction et propagation

• Reproduction sexuée

Le mode de reproduction de *L. major* est très particulier puisque la pollinisation s'effectue lors du détachement de la fleur mâle, qui, par flottaison puis contact, vient polliniser la fleur femelle ouverte en surface (Schwarzenbach, 1945 in Hutchinson, 1975).

• Reproduction végétative

L'espèce se développe essentiellement par bouturage (Brown & Dromgoole, 1977) et croissance végétative du rhizome : la fragmentation s'effectue généralement au sommet de la tige, où les tiges sont plus fragiles et où les feuilles s'organisent de façon plus dense, en "rosette". Ces rosettes, parfois ramifiées, présentent des racines adventives à certaines époques de l'année (Capdevielle, 1977). Les tiges sont très ramifiées et suivent un cycle de croissance parfois étendu sur plusieurs années.

Au cours du développement de la plante, certaines tiges perdent leur capacité à flotter, puis évoluent horizontalement au fond tout en prenant la fonction de "rhizome" : cette propriété permet à la plante de prendre un caractère envahissant (Brown & Dromgoole, 1977).

Les boutures peuvent être de très petite taille (quelques centimètres) : un fragment de tige est capable de recons-



tituer un pied viable en développant progressivement des racines adventives et des tiges "filles".

Seuls des pieds femelles semblent s'être implantés en dehors de son aire originelle de répartition native (Cook, 1990b). C'est également le cas en Aquitaine (Dutartre, 1979, 1980).

Biomasses

Dans certains sites où la transparence des eaux n'est pas limitante, cette espèce immergée peut coloniser la totalité de la tranche d'eau. C'est par exemple le cas de certains lacs de Nouvelle-Zélande jusque vers 6 mètres de profondeur (Brown & Dromgoole, 1977) et de certaines parties du lac de Cazaux-Sanguinet en Aquitaine, sur plus de quatre mètres de profondeur (Dutartre, 1979, 1980). Comme la plante est capable de développer des tiges très longues, la biomasse présente peut être très importante. Elle peut atteindre 1000 g de matières sèches par m² (Brown & Dromgoole, 1977 ; Dutartre, 1979, 1980), voire dépasser cette valeur sur certains sites. C'est ainsi que la biomasse maximale mesurée sur une des stations d'étude du lac de Cazaux-Sanguinet était de 1075 g (Dutartre, 1979) et que dans le cas des plans d'eau de Montgermon (Ile et Vilaine) en cours d'étude (Calderan & al., 1997), la biomasse fraîche mesurée est proche de 12 kg/m², soit pour une teneur en eau d'environ 10 %, 1200 g de matières sèches par m².

Les valeurs moyennes sur des stations fortement colonisées sont cependant plus proches de 600 à 700 g.

Dans le lac de Cazaux-Sanguinet, la proportion moyenne de biomasse racinaire était d'environ 4 % (Dutartre, 1979), ce qui correspond à une valeur moyenne, puisque selon Sculthorpe (1967) cette proportion est en général inférieure à 10 % pour les plantes immergées.

REPARTITION

Répartition géographique

Cette plante originaire d'Afrique du Sud (Obermeyer, 1964 ; Triest, 1982) s'est implantée dans le moyen Atlas (Maroc), en Nouvelle-Zélande (avant 1946, Chapman, 1970), et en Europe : France, Grande-Bretagne, Irlande, Suisse, Autriche, Allemagne et Italie en particulier (Cemagref. Bordeaux, 1978 ; Cook, 1985 ; Symcøens & Triest, 1983), mais également en Australie et au Japon (Pieterse & Murphy, 1990).

Répartition géographique en France

En France, son introduction s'est effectuée dans le bassin parisien, puis dans le Sud-Ouest. Il semble que *L. major* ait été introduit délibérément au jardin botanique de Paris quelques années avant 1938 (Eichhorn, 1943 in Triest, 1982), puis en 1945 à Montesson, Seine-et-Oise (Duplessis, 1960). Selon ce dernier auteur, la cause probable d'introduction serait son intérêt en aquariophilie, puisqu'un site de vente de plantes aquatiques ornementales, s'approvisionnant au Maroc, était alors installé à Argenteuil).

De nature envahissante dans un premier temps (notamment en 1954), cette plante est dite naturalisée dans le bassin parisien en 1959 ; nous n'avons pas d'informations sur la situation actuelle de cette espèce dans cette région.

Elle a été notée dans des gravières de la vallée de la Loire et dans la région Rhône-Alpes : elle ne semble pas créer de nuisances dans ces sites.

- Dans le bassin Loire-Bretagne,
Elle est présente en Bretagne dans quelques sites dont deux plans d'eau situés dans l'agglomération de Rennes à Montgermon, où une prolifération importante fait actuellement l'objet d'un projet d'intervention (Calderan & al., 1997).
- Dans le bassin Adour-Garonne,
La région où cette espèce est actuellement très largement répandue est le Sud Ouest, et en particulier la frange littorale de cette région où se trouvent de nombreux plans d'eau de dimensions variables. *L. major* a été observé la première fois vers 1965 dans le lac de Cazaux-Sanguinet à Port Maguide, où il a été volontairement disséminé à une époque où une grande partie des hydrophytes immergées étaient en voie de régression (Capdevielle, 1977). Différentes études ultérieures montrent l'extension de cette espèce dans les plans d'eau en communication avec ce lac puis dans une grande part des milieux aquatiques de la frange océanique de la région : lacs de Parentis-Biscarrosse (1976), Biscarrosse, Aureilhan (1978), Etang Blanc (1983), étangs de Soustons et de Hardy (1986), lac de Lacanau (1988), étang de Léon (1991) (Dutartre, 1992b) et plus récemment, étang du Turc. Elle est également présente dans des milieux divers dans le reste de la région, dont au moins une retenue sur le fleuve Adour en aval de Tarbes et une partie réduite du cours de ce fleuve (Delattre & Rebillard, 1996). Enfin, elle vient d'être observée dans une retenue du Tarn à l'aval d'Albi, la retenue de Rivière sur la commune d'Aiguëlèze, où elle commence à gêner les activités de loisirs nautiques qui y sont développés (Rebillard, commun. pers.).

Il est d'ailleurs très probable que la répartition de cette espèce sur le territoire français est beaucoup plus importante que ces informations ne le laissent supposer.

Nuisances

Du fait de la variété des usages et des modalités de fonctionnement des milieux aquatiques, les impacts du développement de *L. major* sont divers et gardent généralement une portée locale (Capdevielle, 1977 ; Dutartre, 1988b ; Dutartre & Oyarzabal, 1993). Ils ne sont pas fondamentalement différents de ceux des autres plantes immergées (Sculthorpe 1967, Pieterse & Murphy (ed.), 1990, Pourriot & Meybeck (ed.), 1995).

Compte tenu de la préférence de *L. major* pour les milieux stagnants, ses herbiers denses peuvent engendrer une augmentation de la sédimentation dans les plans d'eau et des gênes vis-à-vis des pratiques de loisirs (pêche, nau-

Lagarosiphon

tisme, etc.) en limitant les déplacements des usagers. Le cas le plus marquant dans le Sud Ouest est celui de l'Étang Blanc dans les Landes où des herbiers denses s'étendant sur plus de 80 hectares d'un plan d'eau de 180 hectares causent d'importantes gênes vis-à-vis des activités nautiques estivales (Dutartre, 1992b).

Il est également probable que ses proliférations peuvent engendrer des modifications notables des cycles oxygène/pH dans les plans d'eau.

Enfin, par sa capacité à s'étaler à la surface des eaux en fin de croissance, il est peut être cause de modifications esthétiques des milieux ressenties comme des nuisances par les usagers.

ÉCOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Eclaircissement

Selon Brown & al. (1974), *L. major* montre une grande efficacité de sa photosynthèse par rapport à la photorespiration, permettant à la plante d'être compétitive dans les biotopes à faible éclaircissement. Son point de compensation de la lumière = $22 \mu\text{mol Quanta.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ selon Brown & al. (1974), et est compris entre 1,0 et $12,0 \mu\text{mol Quanta.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ pour Coffey & Chu Kar Wah (1988). Cette propriété serait liée à une production importante d'acides en C_4 (malique et aspartique), qui permettrait une meilleure adaptation de la plante aux conditions de stress (turbidité, etc.) ou de débuter sa photosynthèse dès le lever du soleil.

Agitation du milieu, courant

L. major est essentiellement une espèce d'eaux stagnantes ou à faible courant : la nature très cassante de ses tiges la rend tout à fait inadaptée à des conditions lotiques. Toutefois, dans les cours d'eau, elle est susceptible de se développer dans des habitats protégés du courant, créés soit par les discontinuités des rives soit par des développements locaux de végétaux hydrophytes ou héliophytes adaptés à ces écoulements. Elle a, par exemple été notée dans le fleuve Adour, à l'aval immédiat d'une retenue, dans des écoulements dépassant 30 à 40 cm/s : elle se développait dans la zone protégée du courant situé directement à l'aval d'herbiers denses de renoncules (Delattre & Rebillard, 1996). Cette capacité à coloniser des habitats peu étendus et très discontinus le long d'un cours d'eau favorise la dispersion de l'espèce vers des sites plus accueillants pour elle.

Profondeur

La **pression hydrostatique** joue un rôle déterminant dans le développement des racines de fixation, puisqu'elle l'inhibe au-delà de 1,7 bars (Coffey & Chu Kar Wah, 1988), soit au-delà d'une profondeur maximum de colonisation de 7 mètres. Cette donnée est confirmée par l'ensemble des observations répertoriées dans le milieu naturel.

Selon Capdevielle (1977), la température optimale est de 18°C , mais l'espèce peut se développer dans une plage comprise entre 10 et plus de 25°C (notamment au Maroc).

Substrat

En revanche, il semble que ce critère joue un rôle prépondérant dans la répartition de *L. major* qui préfère les substrats vaseux aux substrats sableux et y présente des racines plus longues (Dutartre, 1979, 1980). Les racines jouent un rôle prédominant dans l'assimilation de l'azote, du phosphore, du manganèse et du fer, alors que les feuilles interviennent plus spécifiquement pour le calcium et le magnésium (Ratray, 1995). Barko & al (1991) confirment ces éléments pour les hydrophytes en général, et précisent que l'assimilation par les feuilles concerne également le sodium, le potassium, les sulfates et le chlore.

PARAMETRES CHIMIQUES

Niveau trophique

Si la teneur en phosphore du sédiment semble influencer sur la taille des plantes (Ravera & al., 1984 ; Ratray & al., 1991), le degré trophique du milieu ne semble pas un critère prépondérant dans l'installation de *L. major*. C'est très bien illustré dans les lacs et les étangs landais où l'espèce colonise des plans d'eau de niveau trophique très variable entre l'oligo-mésotrophie du lac de Cazaux-Sanguinet et l'eutrophie, voire la dystrophie d'autres plans d'eau.

Toutefois l'évolution ultérieure des peuplements semble bien être sous l'influence de la qualité des eaux et des sédiments des milieux où la plante est installée.

Composition chimique

Des données sur les teneurs en chlorophylle a, carbone, azote, phosphore, potassium, calcium, magnésium, sodium, fer, de *Lagarosiphon major* sont présentées par différents auteurs (Ratray, 1995 ; Fish & Will, 1966 ; Dutartre, 1979, 1980 ; Schwarz & Howard-Williams, 1993). Si Fish & Will (1966) estiment que ces teneurs sont compatibles avec une valorisation commerciale potentielle, telle que l'alimentation animale par exemple, les teneurs en azote, phosphore et potassium peuvent être particulièrement variables et limitent donc cet éventuel intérêt.

Selon les différents auteurs, les teneurs en matières organiques des tiges feuillées varient entre 84 et 91 % ; ces teneurs semblent également varier avec l'âge de la plante, puisque les analyses réalisées sur *L. major* dans le lac de Cazaux-Sanguinet (Dutartre, 1979) montraient une augmentation notable des teneurs en matière organique, pouvant dépasser 10 % entre les racines et les extrémités des tiges.

Cette incidence de l'âge de la plante se retrouve peut être aussi dans certains des résultats de dosages des nutriments : par exemple, les teneurs en azote sont susceptibles de varier de 0,5 à près de 4,7 %, celles de phosphore de 0,1 à 1,1 %, ce qui est relativement large comme gamme de variations.



D'autres auteurs ont étudié la capacité de la plante à accumuler certains métaux tels que cuivre, nickel, plomb, zinc, manganèse ou arsenic (Fish, 1963 in Hutchinson, 1975 ; Lancaster & al., 1971 ; Gommès & Muntau, 1975 ; Guilizzoni, 1991). Ils montrent que l'espèce possède une affinité particulière pour l'arsenic et le manganèse.

RELATIONS AVEC LES AUTRES ORGANISMES

Peu de données sont disponibles sur les relations existant entre *L. major* et les autres espèces végétales ou animales peuplant les milieux aquatiques.

Quelques auteurs ont noté la raréfaction ou la disparition de certaines espèces végétales indigènes colonisant les

mêmes habitats. Le contrôle de *L. major* peut d'ailleurs permettre une recolonisation par ces espèces (Fish & Will, 1966 ; Coffey, 1975 ; Wade, 1990).

Quelques informations sur les peuplements d'invertébrés des herbiers de *L. major* sont également présentes dans quelques travaux, comme par exemple ceux de Dutartre (1979). Nous n'avons pas, en revanche, de données sur les relations avec les peuplements de poissons.

Les oiseaux herbivores consommant les tiges feuillées de *L. major* sont susceptibles de favoriser l'extension de la plante en créant des boutures : c'est par exemple le cas des foulques (Capdevielle, 1977).

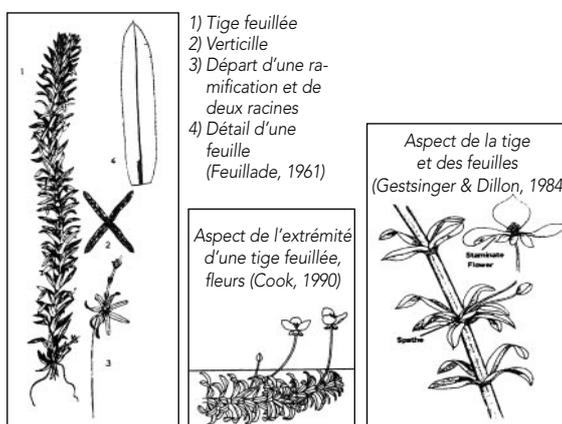
B I L A N

- *Lagarosiphon major* est une espèce d'eaux relativement chaudes, généralement en milieu stagnant. Elle se développe essentiellement par bouturage et croissance végétative du rhizome.
- Par sa commercialisation en tant que plante d'aquarium, sa répartition actuelle en France est très susceptible d'être modifiée dans les années à venir, dans des proportions qu'il est difficile d'estimer.
- Nous n'avons pas d'informations précises sur ses exigences écologiques en matière de température, par exemple, qui pourraient permettre de dresser un meilleur bilan des risques. Le degré trophique ne semble pas être le facteur prépondérant.
- Sa forte vitalité grâce à sa photosynthèse très efficace et sa capacité à coloniser des profondeurs importantes en font une espèce potentiellement nuisible qu'il convient de surveiller.
- Les études et travaux déjà réalisés dans le Sud-Ouest montrent la gamme de nuisances qu'elle peut engendrer vis-à-vis des usages de l'eau dans les plans d'eau.

EGERIA Densa PLANCHON

Systématique

PHANEROGAMES,
classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des HYDROCHARITACEES, Genre *Egeria*



- 1) Tige feuillée
- 2) Verticille
- 3) Départ d'une ramification et de deux racines
- 4) Détail d'une feuille (Feuillade, 1961)

Aspect de l'extrémité d'une tige feuillée, fleurs (Cook, 1990)

Aspect de la tige et des feuilles (Gestsinger & Dillon, 1984)

Morphologie

- Plante vivace submergée pouvant atteindre 3 m de long
- Tiges plus ou moins ramifiées
- Tiges verticillées, disposées le plus souvent par 4, parfois de 2 à 8
- Feuilles longues de 2,5 - 3 cm sur 0,5 cm de large, bordées de petites dents à peine visibles
- Système racinaire souvent important : racines filiformes pouvant pénétrer dans le substrat de plusieurs dizaines de centimètres
- Racines dormantes à chaque nœud de la tige

Biologie, écologie

- Grande capacité de bouturage
- Biomasses élevées et fortes productivités
- Milieu stagnant ou faiblement courant, jusqu'à 2-3 m de profondeur
- Limitation de la croissance par des matières en suspension
- Grande capacité d'adaptation vis-à-vis de la disponibilité des nutriments. Eaux mésotrophes.

REMARQUE INTRODUCTIVE

Originaire d'Amérique du Sud, *Egeria densa* est une espèce tropicale et subtropicale qui, depuis un siècle, s'est largement répandue sur l'ensemble des continents. Les causes principales de son extension planétaire sont liées à

son utilisation en aquariophilie et à son intérêt dans le cadre d'expérimentations scientifiques en physiologie végétale.

BIOLOGIE

Morphologie

Cette plante submergée présente un feuillage dense, et des tiges ramifiées, pouvant atteindre plus de trois mètres de longueur (Rataj & Horeman, 1978 ; Cook & Ürmi-König, 1984). Les feuilles sont verticillées, le plus souvent par 4, mais les verticilles peuvent comporter de 2 jusqu'à 8 feuilles aux ramifications (Feuillade, 1961a). Longues de 2,5 à 3 cm pour une largeur de 0,5 cm, ces feuilles sont bordées de petites dents à peine visibles. La taille des feuilles et la variabilité des verticilles permettent de différencier *Egeria* des espèces d'élodées. Les tiges sont ramifiées, se divisant en rameaux secondaires ; cette ramification peut être extrêmement variable puisque sur des pieds d'environ un mètre de longueur provenant de la retenue de Pen Mur (Morbihan), 17 à 30 divisions ont été observées (Dutartre & al., 1997b).

Le système racinaire de *E. densa* peut être relativement important, à l'instar des autres espèces d'Hydrocharitacées immergées : il se compose de racines filiformes partant de la base des tiges et qui peuvent pénétrer de plusieurs dizaines de centimètres dans les substrats meubles. A chaque nœud de la tige sont installées des racines dormantes susceptibles de se développer lorsque, par exemple, l'apex de la tige est cassé.

Taxonomie

Le genre *Egeria* appartient à la famille des Hydrocharitacées (monocotylédones), qui comprend, entre autres, les genres *Elodea* et *Lagarosiphon*. Il se subdivise en deux espèces : *E. densa* Planchon (= *Elodea densa* (Planchon) Caspary) et *E. najas* Planchon (= *Elodea najas* (Planchon) Caspary), mais seule la première semble s'étendre hors de son aire d'origine (Cook & Ürmi-König, 1984).

Reproduction et propagation

L'espèce est dioïque, mais, à notre connaissance, à l'exception du Chili, seuls des pieds mâles ont pu être observés en dehors de son aire de répartition d'origine (Des Abbayes & al., 1971). En dehors de ces zones du globe, *E. densa* se propage donc essentiellement par voie végétative (fragmentation puis bouturage). La floraison intervient généralement à la suite de l'arrivée des tiges feuillées jusqu'en surface ; Haramoto & Ikusima (1988) la situent plutôt en août-septembre, alors que Dupont & Visset (1968) indiquent une période d'août à novembre, dont principalement octobre et novembre.



Cycle saisonnier, croissance

Le cycle de vie d'*E. densa* a fait l'objet de quelques études, dont celles de Getsinger & Dillon (1984) et de Haramoto & Ikusima (1988). Les premiers ont réalisé leurs travaux sur un herbier monospécifique de 5 ha. Des prélèvements mensuels de biomasse ont démontré la pérennité de la croissance de la plante au cours de l'année et la présence de deux maxima, l'un en juillet, l'autre en décembre, avec une période de sénescence de l'espèce en octobre. Ces variations de biomasse sont corrélées à de fortes variations de hauteur de la canopée, qui présente des valeurs faibles en avril mai (moins de 25 cm), passe par un maximum en août (1,5 m, soit jusqu'en surface), présente une forte réduction en octobre (40 cm) pour atteindre à nouveau 1,3 m en décembre.

Cette courbe de croissance annuelle bimodale a également été observée par Haramoto & Ikusima (1988) dans des canaux d'irrigation au Japon.

Hutchinson (1975) indique que *E. densa* fait partie des hydrophytes utilisant le bicarbonate comme source de carbone au cours de son activité photosynthétique. Divers travaux portent sur les caractéristiques de la photosynthèse de la plante. Certains, réalisés en laboratoire, restent très fondamentaux : ce sont par exemple ceux de Browse (1980) et de Browse & al. (1977, 1979a, b). D'autres ont été réalisés en milieu naturel : par exemple, Haramoto & Ikusima (1988) signalent que la forte baisse de biomasse observée en automne correspond à la réduction de l'activité photosynthétique d'*E. densa* en citant les observations concordantes de Barko & Smart (1981a) sur d'autres espèces hydrophytes.

L'évolution du ratio photosynthèse/respiration est partiellement liée à la température. Le minimum est de 1,57 en décembre à 5 °C, le maximum de 20,5 à 20° en mars. Pour des températures supérieures, ce ratio diminue : à 35°C, il n'est plus que de 6,55. Cette tendance a été observée dans diverses autres espèces immergées par d'autres auteurs : par exemple, Getsinger & Dillon (1984) précisent que cette évolution de l'activité photosynthétique est la cause de la sénescence de la plante.

Biomasse, production

Le développement d'*E. densa* peut être extrêmement important : l'espèce peut former des tapis très épais tout au long des rives des cours d'eau (Dupont & Visset, 1968) et des plans d'eau (Corillion, 1962 ; Getsinger & Dillon, 1984 ; Nakanashi & al., 1989), mais il semble qu'aucune mesure quantitative n'ait encore été réalisée en France. Des données existent toutefois dans la littérature étrangère. Selon Cook & Ürmi-König, 1984, les valeurs de biomasse relevées dans le monde (en g de matières sèches /m²) restent d'un ordre de grandeur classique pour des hydrophytes : environ 650 au Japon et au Texas, entre 320 et 530 sur certaines rivières des Etats-Unis. Par exemple, pour les deux maxima annuels observés, les travaux de Getsinger & Dillon (1984) donnent des valeurs de 379,9 g de matières sèches par m² en juillet et de 276 g en décembre.

La production d'*E. densa* est relativement forte : Haramoto & Ikusima (1988) citent les travaux japonais de Tanimizu &

Miura (1976) indiquant une production nette journalière maximale de 13,8 g de matières sèches /m² et des productions mensuelles de mars à juillet de 102 à 415 g/m². Leurs résultats présentent une valeur maximale en août de 141 g/m². Reddy & al. (1987) donnent des valeurs de production journalière de 2,5 à 3,8 g/m². Enfin, la productivité de l'espèce est également importante puisque, dans des essais en mésocosmes, Tanner & al. (1993) indiquent que la valeur maximale observée est de l'ordre de 40 mg/g/jour.

REPARTITION

Type de milieu

Cette grande amplitude écologique permet à cette espèce de coloniser des milieux de type très divers. Selon Cook & Ürmi-König (1984), elle est très fréquente dans les milieux stagnants de son aire d'origine et plus rare en eaux courantes, alors que dans les milieux où elle a été introduite, cette préférence est moins marquée.

Les observations réalisées sur le territoire métropolitain indiquent toutefois que les eaux stagnantes ou faiblement courantes sont ses milieux d'élection : à l'heure actuelle, elle a surtout été observée dans des plans d'eau (Feuillade, 1961a, b ; Dutartre & al., 1997a) et dans des réseaux de fossés, chenaux ou canaux (Corillion, 1962 ; Dupont & Visset, 1968).

Répartition géographique

Présente aux Etats-Unis, principalement dans les états du Sud-Ouest, au Japon, en Nouvelle-Zélande, en Australie, au Kenya et en Europe (Cook, 1985 ; Cook & Ürmi-König, 1984), ses fortes potentialités de croissance dans des milieux très divers en font une espèce invasive, jugée nuisible dans de nombreux sites, obligeant à des opérations de contrôle de ses développements. Ses introductions sont souvent liées à l'aquariophilie, mais elle a été introduite pour son intérêt scientifique au Japon dans les années vingt, où elle cause actuellement diverses nuisances, (Haramoto & Ikusima, 1988).

En Europe, elle a été introduite en Allemagne, Suisse, Angleterre, Italie et France.

Répartition géographique en France

Selon St John, 1961 (in Cook & Ürmi-König, 1984) *E. densa* aurait été cultivé en France depuis au moins 1919. Cependant, en septembre 1960, Feuillade fut le premier à l'observer dans le milieu naturel, à l'amont du lac de Barrage de « La roche qui boit » (Cours de la Sélune, Vézins, Manche) : les herbiers se situaient alors le long des berges sur plus de 800 mètres, dans une zone de marnage, normalement peu propice à l'installation des macrophytes (Feuillade, 1961a).

- Dans le bassin Loire-Bretagne,

Dès 1962, Corillion note un début de développement envahissant de cette espèce sur le cours de l'Erdre en Loire-Atlantique : cette tendance est confirmée par la suite (Dupont & Visset, 1968), avec son extension rapide jusqu'à la confluence de l'Erdre avec la Loire, et dans les marais à

proximité (communes de Couëron et St Etienne de Montluc). En 1976, Leroy envisageait des moyens de lutte contre son expansion dans cette région de canaux peu profonds.

La répartition d'*E. densa* en Bretagne est encore imparfaitement connue : une enquête est en projet sur ce sujet. Toutefois, selon BouSSION (1995), il a gagné d'autres sites, dont, pour le département du Morbihan, le canal de Nantes à Brest, les cours inférieurs de quelques cours d'eau et diverses zones humides et retenues.

- Dans le bassin Adour-Garonne,

Diverses observations non publiées font état de la présence d'*Egeria densa* en 1992 dans la Dordogne (au Fleix), puis dans le département des Landes, en 1993 dans le marais d'Orx, en 1996 dans l'étang de Soustons et dans le courant du Boudigau, exutoire du Marais d'Orx, enfin dans le lac de Lacanau en Gironde.

Selon des informations non encore contrôlées cette espèce serait également présente dans l'ouest de la France, entre la Bretagne et l'Aquitaine.

Nuisances

E. densa est une des plantes aquatiques d'introduction récente en Nouvelle-Zélande (années 70) qui cause des nuisances notables (Howard-Williams C., 1993). Dans différents sites, il a pris la succession d'autres plantes exotiques, dont *Lagarosiphon major* et *Ceratophyllum demersum*.

En France, l'extension vers le sud depuis le département de la Manche semble continue. L'installation d'*E. densa* dans des milieux relativement divers en font une plante potentiellement nuisible, nécessitant une surveillance accrue. Elle a d'ailleurs déjà obligé quelques gestionnaires de milieux aquatiques à intervenir pour contrôler certains des développements. C'est par exemple le cas de travaux d'enlèvement réalisés en 1996 sur un bras de l'Erdre et sur une partie du canal de Nantes à Brest qui prolonge l'Erdre vers l'ouest. Enfin, s'étendant de manière rapide dans une retenue destinée à la production d'eau potable dans le Morbihan, elle a amené le Conseil Général du Morbihan à engager une étude destinée à mieux comprendre les conditions de son développement et à définir des moyens de gérer cette invasion dans un contexte multi-usages (Dutartre & al., 1997b).

ECOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Eclairement

Brown & al. (1974) (in Spencer & Bowes, 1990) indiquent qu'une corrélation semble exister entre les points de compensation de la lumière et la turbidité en ce qui concerne la répartition de *Elodea canadensis*, *Lagarosiphon major* et *Egeria densa* dans un cours d'eau de Nouvelle-Zélande. *E. densa* est l'espèce dont le point de compensation est le plus faible ($10 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) et elle colonise les endroits les plus turbides de l'hydrosystème étudié. Toutefois les auteurs n'écartent pas l'hypothèse que cette répartition ne soit pas également liée à d'autres paramètres.

Température

Dans les zones tropicales du globe, elle peut coloniser les milieux aquatiques jusqu'à des altitudes dépassant 1500 m, comme par exemple en Colombie ; elle peut également survivre sous la glace (Cook & Ürmi-König, 1984). Selon les mêmes auteurs, sa température optimale de croissance est de 16 °C et la température maximale qu'elle supporte sans dégâts est de 25 °C. Haramoto & Ikusima (1988) indiquent que le développement d'*E. densa* au Japon ne se produit que lorsque la température des eaux dépasse 15 °C.

Les connaissances acquises sur la résistance au froid de cette espèce dans le contexte français sont encore très fragmentaires. Toutefois, il est probable que la période très froide de l'hiver 1996-97 explique partiellement la régression de la colonisation de la retenue de Pen Mur dans le Morbihan (Dutartre & al., 1997b et données récentes non publiées).

Agitation du milieu, courant

Comme d'autres espèces d'Hydrocharitacées, les tiges d'*E. densa* peuvent être facilement brisées par le courant et l'espèce ne peut donc se maintenir dans des conditions lotiques. Elle peut toutefois s'installer dans des systèmes faiblement courants. Par exemple, Haramoto & Ikusima (1988) décrivent la propagation d'*E. densa* dans des canaux d'irrigation, par la séparation progressive de tiges secondaires consécutivement à la formation de racines adventives qui peuvent venir s'ancrer dans les sédiments.

Profondeur

Sa profondeur d'implantation maximale doit dépasser 2 à 3 mètres dans des milieux peu turbides. Getsinger & Dillon (1984) la signalent jusque vers 3 mètres. Cook & Ürmi-König (1984) indiquent 1 à 2 mètres, gamme plus réduite que l'on retrouve dans diverses autres publications. Elle semble également capable de s'adapter à des marnages notables : Getsinger & Dillon (1984) précisent par exemple que leurs sites d'étude dans le lac Marion en Caroline du Sud présentent une profondeur moyenne de 1,5 m et un marnage de 0,5 m. Feuillade (1961) indique que le marnage de 2 mètres du lac de " La Roche qui boit ", dans le département de la Manche ne semble pas gêner le développement de la plante. La profondeur maximale où *Egeria* a été prélevé dans la retenue de Pen Mur (Dutartre & al., 1997b) est de 2,5 m, avec une colonisation maximale entre 1,5 et 2,0 m ; la transparence estivale très faible engendrée par d'importants développements phytoplanctoniques explique sans doute cette colonisation restreinte vers la profondeur.

Substrat

Elle est capable de se développer sur des substrats relativement divers (Rataj & Horeman, 1978), mais il semble que les sédiments comportant des matières organiques et donc des eaux interstitielles riches en nutriments sont plus facilement colonisés que les sédiments à dominante sableuse (Feuillade, 1961 ; observations récentes non publiées).



Des travaux de laboratoire réalisés sur les flux d'oxygène dans la plante vers les systèmes racinaires (Sorrel & Dromgoole, 1987) montrent l'importance de ces transferts qui maintiennent la rhizosphère en situation oxydée et contribuent à détoxifier le milieu interstitiel. Dans les conditions des essais, ces pertes racinaires sont relativement élevées pour une plante immergée, ce qui peut être considéré comme un indice de la capacité de l'espèce à coloniser les milieux. Elles sont 4 à 5 fois plus rapides le jour que la nuit et sont plus faibles dans des conditions de courant que des conditions stagnantes.

PARAMETRES CHIMIQUES

Minéralisation et pH

E. densa est commun dans les eaux acides et riches en matières humiques, mais il peut croître également dans les milieux calcaires eutrophes (Cook & Ürmi-König, 1984). Au Japon, il est susceptible de s'installer dans des eaux présentant des pH de 6,4 à 9,2, selon Kadono (1982), cité par les mêmes auteurs.

Les données disponibles en France sur la qualité des eaux des milieux colonisés par *E. densa* sont relativement rares et n'ont pas encore fait l'objet d'une synthèse. Il semble toutefois que ce facteur ne puisse être limitant de l'extension de la plante que dans des cas extrêmes, soit de milieux très pauvres en nutriments, soit de milieux très eutrophes.

Nutriments

En ce qui concerne le phosphore, différents travaux ont été réalisés depuis plusieurs décennies. Par exemple, Gessner (1933 in Hutchinson, 1975) a montré que la consommation de phosphore semblait indépendante des concentrations en nitrates.

Sculthorpe (1967) cite les travaux de Jeschke & Simonis (1965). Réalisées en laboratoire avec des isotopes, ces expérimentations ont montré que la consommation de phosphore par la plante était directement liée à la concentration du milieu ambiant en cet élément. La majeure partie du phosphore absorbé était sous forme inorganique. Travaillant sur une gamme de 10^{-8} à 10^{-5} mole, ces auteurs indiquent que dans les concentrations moyennes, la consommation est directement sous l'influence de la lumière ; ils estiment également que la consommation est limitée aux basses concentrations par le faible taux de diffusion des éléments depuis le milieu ambiant et, au contraire, favorisée pour les plus fortes concentrations par la forte diffusion à travers les feuilles.

Les travaux plus récents de Bristow & Withcombe (1971), réalisés eux aussi en laboratoire, ont permis de préciser la voie nutritionnelle utilisée par la plante. Les essais ont été réalisés dans des flacons dans lesquels les compartiments racines et tiges des plantes étaient séparés. L'ajout d'isotopes marqués dans la partie « racines » a montré que le phosphore était rapidement consommé et que, au bout de 6 heures, 88 % de la dose d'isotope introduite étaient retrouvés dans la partie « tiges » de la plante.

Les capacités d'adaptation d'*E. densa* à diverses qualités des eaux ont été testées par Reddy & al. (1987) dans un but d'épuration d'eaux chargées en azote et phosphore. Ces expérimentations réalisées en mésocosmes ont montré la faculté de l'espèce à se développer dans des eaux contenant, par exemple, des teneurs en azote ammoniacal supérieures à 10 mg/l ($\text{NH}_4\text{-N}$). Dans ces essais, les consommations journalières d'azote et de phosphore étaient comprises respectivement entre 186 à 408 mg/N/m² et 122 à 228 mg/P/m². Ces travaux ont également montré que dans des conditions identiques de disponibilité, l'ammoniac était préféré aux nitrates.

En Nouvelle-Zélande, *E. densa* semble dominant sur les autres espèces hydrophytes dans les milieux méso-eutrophes (Howard-Williams, 1993).

Matière organique, métaux, toxiques

La consommation du **potassium** par *E. densa* semble être dépendante de la lumière (Hutchinson, 1975).

Les eaux d'une partie des lacs de l'île nord de la Nouvelle-Zélande contiennent des teneurs élevées en **arsenic** d'origine géothermale. Hutchinson (1975) rapporte les résultats des travaux de Lancaster & al. (1971) qui ont fait un point sur la concentration en ce toxique d'une dizaine des principaux hydrophytes de ces milieux. La gamme de concentrations est très large (de 2,5 à 1450 ppm), les concentrations mesurées dans *E. densa* sont de 266 et 310 ppm.

Tanner & al. (1993), dans des expérimentations en mésocosmes, ont testé l'**impact des matières en suspension** sur le développement de la plante. Il s'agissait de mieux comprendre les évolutions récentes des populations d'*E. densa* dans le lac Waahi (Nouvelle-Zélande), en forte régression depuis les années 70 à la suite de rejets d'effluents miniers, qui sont actuellement en passe de recoloniser le plan d'eau suite à une réduction de ces apports. Les matières en suspension utilisées dans ces tests sont de la kaolinite.

Selon ces auteurs, la croissance de la plante se maintient jusqu'à des valeurs de 25 g/m³ en automne et de 35 g/m³ en été ; toutefois, les impacts des matières en suspension se font sentir à des teneurs plus faibles puisque 15 g/m³ suffisent à réduire la biomasse de 60 % au printemps et en automne. L'allongement maximal des tiges se produit entre 15 et 20 g/m³ avec une valeur journalière maximale de 28 mm en été pour 15 g/m³. Les plantes sont moins branchues lorsque les teneurs en matières en suspension augmentent et la production de racines est plus faible.

Parmi leurs conclusions, Tanner & al. (1993) indiquent qu'il leur semble peu probable qu'*E. densa* puisse s'installer avec des teneurs en matières en suspension supérieures à 40 g/m³, mais ils rappellent que, dans des conditions naturelles, les dépôts de matières en suspension sur les plantes et le développement du périphyton doivent provoquer des régressions de croissance avec des teneurs plus faibles.

RELATIONS AVEC LES AUTRES ORGANISMES

Autres végétaux

La très grande vitalité d'*E. densa* lui fait souvent dominer les autres producteurs primaires des habitats où il est installé.

Dans leurs travaux sur une partie peu profonde du lac Biwa au Japon, Nakanashi & al. (1989) ont montré la forte réduction de la production planctonique induite par la densité des herbiers de cette espèce ; ils indiquent que l'atténuation de la lumière dans les herbiers est très importante puisque seulement 1 % de la lumière incidente est transmise à un mètre de profondeur. Ils signalent également, sans apporter d'éléments de démonstration, que le développement des populations planctoniques est peut-être également réduit par des produits allopathiques émis par *E. densa*.

Dans l'étude sur la retenue de Pen Mur (Morbihan), les développements de cyanobactéries qui se produisent régulièrement depuis près de deux décennies semblent cantonnés dans la partie du plan d'eau non colonisée par *E. densa*, mais dans l'état actuel des connaissances, il n'est pas possible de préciser les causes de cette répartition (Dutartre & al., 1997b).

Les impacts sur les autres macrophytes sont souvent importants. Par exemple, Dupont & Visset (1968) indiquent qu'*E. densa*, plus vigoureux qu'*Elodea canadensis*, le remplace dans divers habitats, tout comme d'autres hydrophytes telles qu'*Hydrocharis*, *Myriophyllum* et *Ceratophyllum*. Cette banalisation de la flore est notée par divers auteurs, comme par exemple Getsinger & Dillon (1984), qui signalent la progression d'herbiers monospécifiques ; Cook & Ürmi-König (1984) citent les données de Tanimizu

& Miura (1976) qui précisent que *E. densa* constitue près de 93 % de la production primaire annuelle du lac Biwa. Hormis les observations de Dupont & Visset (1968), les milieux colonisés en France n'ont pas fait pour le moment l'objet d'investigations suffisantes pour que l'on puisse en tirer des enseignements précis en matière de réduction de la biodiversité. Certains des milieux où *E. densa* s'est récemment installé, comme par exemple les plans d'eau aquitains (lac de Lacanau, étang de Soustons), abritent une autre espèce introduite d'Hydrocharitacées (*Lagarosiphon major*), déjà relativement abondante. Ces deux espèces, susceptibles de coloniser les mêmes habitats, vont probablement rentrer en compétition et l'évolution de l'occupation végétale des sites en question pourra sans doute apporter des précisions quant aux capacités d'adaptation et de dominance de l'une ou l'autre. En Nouvelle-Zélande, Howard-Williams (1993) signale toutefois que *E. densa* est dominant dans les milieux méso-eutrophes, alors que *Lagarosiphon major* l'est dans les milieux oligotrophes.

Animaux : broutage

Selon Cook & Ürmi-König (1984), *E. densa* est une plante peu recherchée par les herbivores, mais ces auteurs indiquent qu'une des raisons de ce désintérêt est peut être lié à l'extrême densité des herbiers de la plante qui la rend difficile d'approche et crée des conditions environnementales défavorables pour les animaux. Cette remarque semble relativement fondée : des groupes importants d'oiseaux aquatiques, comportant des canards et principalement des foulques, ont été en effet observés en pleine activité de nourrissage dans une zone facile d'accès et largement colonisée par *Egeria* de la retenue de Pen Mur (Morbihan) (Dutartre & al., 1997b).

B I L A N

Facteurs favorisant le développement et capacités de colonisation

- *Egeria densa* est relativement sensible à la **dessiccation** (Sculthorpe, 1967).
- Cette fragilité est largement compensée par la très forte vitalité de l'espèce et sa **capacité importante de bouturage**. Ce bouturage est facilité par la possibilité de développements de racines sur toute la longueur des tiges, permettant à un fragment détaché de se développer dans de bonnes conditions, dès qu'il comporte un nœud.
- *Egeria densa* présente des **biomasses élevées et une forte productivité**. Divers travaux font état de la

constitution assez rapide d'herbiers monospécifiques de superficie quelquefois importante, éliminant les espèces présentes par l'**ombrage** engendré par leur forte densité et leur capacité à coloniser les biotopes sur toute la hauteur disponible.

- Cette espèce présente une capacité d'**adaptation** à un large panel de qualité d'eau, notamment vis-à-vis de la **trophie**. Elle serait plutôt rencontrée dans les zones méso-eutrophes.
- L'impact des **matières en suspension** semble un facteur limitant notablement la croissance d'*Egeria densa* de façon appréciable.

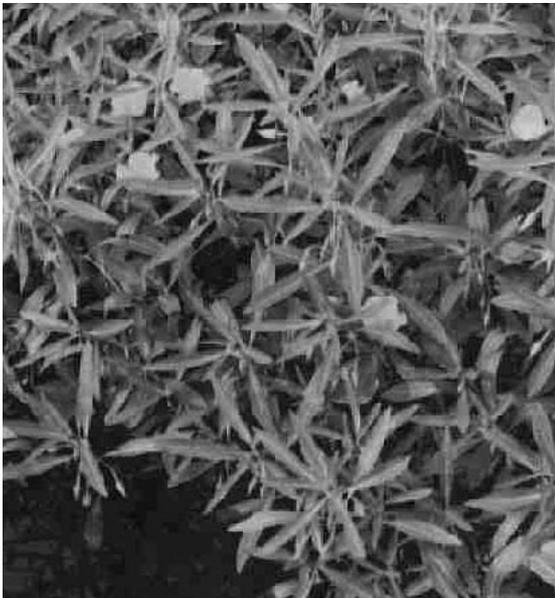


LUDWIGIA PEPLOÏDES (KUNTH.) RAVEN- LUDWIGIA URUGUAYENSIS (CAMB.) HARA

JUSSIE

Systematique

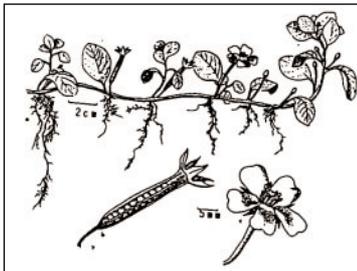
PHANEROGAMES, Classe des DICOTYLEDONES
Famille des ONAGRACEES, Genre *Ludwigia*



(Photo d'après Riou, 1994)



L. uruguayensis
(d'après Coste,
1906)



L. peploides
(d'après Wiggins & Porter, 1971)

Morphologie

- Hydrophyte fixée amphibie
- Caractère polymorphe selon les conditions du milieu
- Tige rigide radicante en réseau, se développant jusqu'à 3 m de profondeur et émergente jusqu'à 80 cm au dessus de la surface
- Enracinement superficiel à l'aide de racines adventives sur l'appareil stolonifère
- Feuilles opposées ou alternes
- Fleurs jaunes de 2 ou 3 cm de diamètre

Biologie, écologie

- Colonisation essentiellement par fragmentation puis bouturage
- Milieu stagnant ou faiblement courant
- Eaux bien éclairées, jusqu'à 3 m de profondeur
- Ubiquiste vis-à-vis de la minéralisation et du pH
- Grande capacité d'adaptation vis-à-vis de la disponibilité des nutriments. Eaux mésotrophes à eutrophes

La Jussie, d'origine américaine (Cook, 1985), fait partie des plantes volontairement introduites et disséminées en France pour ses qualités ornementales (aquariophilie, plans d'eau ornementaux). Elle est présente en France depuis un peu plus d'un siècle. Son extension récente depuis environ deux décennies sur une partie notable du territoire national et ses grandes capacités de colonisation d'habitats très divers en font actuellement une des espèces aquatiques parmi les plus préoccupantes.

BIOLOGIE

Morphologie

Cette plante amphibie présente des tiges en réseau, rigides, émergées ou immergées (Sculthorpe, 1967). Elles peuvent dépasser 6 mètres de longueur et atteindre un diamètre de 7 à 10 mm. Elles sont noueuses et présentent aux nœuds des racines adventives qui constituent un moyen de régénération très efficace en cas de rupture. Selon Berner (1956), les racines sont de deux types : les

Ludwigia

unes présentent un géotropisme positif et servent d'organe d'absorption et de fixation, les autres ont un géotropisme négatif et sont entourées d'un tissu aëriifère ou aërenchyme pouvant assurer la flottaison des tiges.

Les feuilles sont alternes, oblongues, atténuées en pétiole. La nervuration est bien visible. La pilosité des feuilles est un des critères de différenciation des espèces présentes sur le territoire français.

Les fleurs d'un jaune vif sont en grande partie responsables de la grande dispersion des espèces jugées très esthétiques par de nombreuses personnes.

Taxonomie

Le genre *Ludwigia* appartient à la famille des Onagracées qui comprend une quarantaine d'espèces présentes dans toutes les parties chaudes et tempérées du monde. Il est représenté en France par trois espèces (*L. palustris* (L.) Elliott, *L. peploïdes* (Kunth.) P. H. Raven et *L. uruguayensis* Camb.) (Jovet & Bourasseau, 1952 ; Jovet & Vilmorin, 1979). La première espèce est présentée dans la plupart des flores disponibles concernant le territoire français, généralement sans précision sur son statut (indigène ou exotique), avec comme synonyme *Isnardia palustris* L.. Les deux autres, en revanche, sont d'introduction récente et d'écologie très proche (Dutartre & al., 1997a).

La nomenclature concernant ces espèces reste relativement confuse et a subi diverses modifications récentes amenant à des synonymies complexes : *L. peploïdes* (Kunth.) P.H. Raven (= *Jussiaea repens* L. var *glabrescens* Kuntze) et *L. uruguayensis* (Camb.) Hara (= *Jussiaea repens* sensu Coste non L. = *Jussiaea grandiflora* Michx., = *J. michauxiana* Fern.). Leur caractère polymorphe et leur écologie très proches conduisent à certaines imprécisions ou confusions taxinomiques dans les descriptions réalisées sur différents sites (Grillas & al., 1992). Il semble que ces deux espèces puissent se développer de façon simultanée, ou bien se succéder dans le temps, tel que le suppose Berner (1971) pour le Lez à Montpellier (*L. uruguayensis* succédant à *L. peploïdes*).

Dans la suite du texte, sauf cas particulier, les deux espèces seront réunies, sans discrimination spécifique, sous la dénomination de *Ludwigia*.

Reproduction et propagation

En France, selon Berner (1956), les fleurs de *L. grandiflora*, développées de juin à septembre sont stériles. Nous avons pu observer la formation de fruits comportant des graines dans un des quelques sites du département des Landes (Dutartre & al., 1989), sans que cette possibilité de reproduction puisse être vérifiée. Compte tenu de l'origine tropicale de l'espèce, il est toutefois probable que ce mode de reproduction reste peu efficace sous nos latitudes.

En revanche, c'est sans conteste que la plupart des auteurs décrivent la reproduction végétative des espèces de *Lud-*

wigia comme le moyen le plus efficace de dispersion de l'espèce. Par exemple, les tiges peuvent être rompues et un fragment de quelques centimètres comportant un de ces nœuds est susceptible de reconstituer une plante viable, dès lors que ce fragment peut se déposer dans un habitat favorable. Ces boutures peuvent subsister durant des périodes relativement longues à la surface des eaux. La présence d'aërenchyme permettant leur flottaison (Sculthorpe, 1967) leur assure la survie et leur permet de s'installer en rive, là où les capacités de régénération de ces espèces sont les plus élevées. Selon Berner (1971), son principal mode de propagation semble lié à l'entraînement de parties végétatives le long des cours d'eau, puis au bouturage dans des zones plus calmes.

Cette capacité de régénération est également exploitée par les sociétés qui commercialisent ces plantes pour les jardins aquatiques et fait partie des arguments développés dans les ouvrages présentant ces plantes comme par exemple ceux de Wachter (1995) et de Jurdant (1987). Dans l'ouvrage de Jurdant, *L. clavelina* var. *grandiflora* (syn *Jussiaea grandiflora*) est cité comme *une excellente plante mellifère et pollinifère, susceptible d'un développement extravagant qui peut atteindre 6 à 10 m sur une saison*. L'auteur ajoute *qu'elle convient très bien pour les eaux courantes, les fleuves, rivières, etc.* sans indiquer dans son texte les désordres environnementaux que peut provoquer cette espèce.

Biomasses, production

Peu de données semblent disponibles dans ce domaine sur ces espèces.

En France, à notre connaissance, aucune étude spécifique n'a été réalisée. Des descriptions visuelles de sites colonisés ou des chiffrages de volume de plantes arrachées dans certains sites pourraient être utilisées pour donner des ordres de grandeur de ces biomasses, mais les données disponibles sont trop peu nombreuses pour proposer une gamme de valeurs. Des prélèvements réalisés durant l'été 1997 dans trois plans d'eau du département des Landes (Dutartre, comm. pers., données non encore publiées) donnent des résultats relativement variables, puisque les biomasses moyennes (moyenne de 5 échantillons) varient d'environ 1 kg à près de 1,8 kg de matières sèches par mètre carré. Dans ces prélèvements, ont été séparées les fractions "tiges feuillées", "tiges et racines adventives vivantes" et, dans un seul cas, une troisième fraction composée de tiges et de racines apparemment mortes, constituant une sorte de litière sous-jacente. Selon les sites, 20 à 40 % de la biomasse présente est constituée de la fraction feuillée présentant la vitalité maximale. La fraction "litière" du troisième site correspond à environ 55 % de la biomasse totale, soit près d'un kilo de matière sèches par mètre carré ; pour un herbier installé depuis moins de 5 ans dans ce plan d'eau peu profond, il s'agit donc d'une accumulation importante de matières organiques pouvant



notablement contribuer au processus de comblement du site.

Les travaux de Rejmankova (1992), réalisés en Californie, sur diverses espèces dénommées rampantes par l'auteur, donnent comme biomasse moyenne de *L. peploïdes*, mesurée en milieu naturel, 652 g/m² de matières sèches, soit la biomasse maximale pour les cinq espèces étudiées par cet auteur.

Le taux de croissance mesuré dans des essais en méso-cosmes est très élevé, de l'ordre de 40 à 50 g/m²/jour, ce qui, selon l'auteur, est tout à fait comparable au taux de la jacinthe d'eau souvent considérée comme une des plantes aquatiques les plus prolifiques. Enfin, lors de ces mêmes expériences, le taux de croissance relatif était de 0,03 g/m²/ jour, ce qui correspond à un temps de doublement de la biomasse de 23 jours.

Yen et Myerscough (1989), ont mesuré la biomasse de *Ludwigia peploïdes* (*spp. montevidensis* (Spreng.) Raven) sur 6 mois en Australie, où la plante est indigène. Sa reproduction est à la fois sexuée et végétative.

Les plantes ont été récoltées grâce à des quadrats disposés le long de transects. Le matériel récolté a ensuite été séparé en 3 fractions : feuilles, tiges, et racines, avant séchage et pesée.

La biomasse moyenne de la jussie va de 51 à 131 g/m² au mois de janvier à 15 à 180 g/m² au mois de juillet. La proportion du matériel foliaire était de 23 à 57 % en janvier pour 23 à 34 % seulement en juillet.

REPARTITION

Type de milieu

Ludwigia colonise de préférence les milieux stagnants ou à faible courant (Pieterse & Murphy, 1990), plans d'eau, parties élargies des cours d'eau, fossés peu profonds mais sa très vaste amplitude écologique lui permet de se développer également sur des vases émergées (Berner, 1956, 1971) ou sur des bancs de galets ou de graviers en bordure de cours d'eau (Delattre & Rebillard, 1996). Il lui est également possible de coloniser une part du lit de certains cours d'eau si la stabilité des rives lui a permis de s'installer et si les vitesses de courant ne sont pas suffisantes pour arracher les tiges flottantes.

Dans des plans d'eau ou des cours d'eau de grandes dimensions des zones tropicales du globe, *Ludwigia* fait partie des plantes capables de constituer des tapis végétaux (" mat " en anglais) pouvant librement dériver à la surface des eaux (Pieterse & Murphy, 1990 ; Sculthorpe (1967).

Répartition géographique

Originaires d'Amérique du Sud, les *Ludwigia* ont été largement diffusés dans une grande partie des zones tropicales, subtropicales et tempérées du globe : l'esthétique de leurs feuillages et de leurs fleurs est la cause presque exclusive de cette dispersion.

Elles sont présentes en Afrique, en Amérique du Nord (états du sud et du sud-ouest des Etats-Unis), en Australie et en Europe (Sculthorpe, 1967 ; Pieterse & Murphy, 1990).

Répartition géographique en France

Introduit vers 1820-1830 dans le Lez à Montpellier, puis rapidement considéré comme naturalisée dans le Gard et dans l'Hérault (Berner, 1956, 1971), *Ludwigia spp.* présente depuis une vingtaine d'années un comportement envahissant dans de nombreuses régions françaises, en particulier le long de la façade atlantique.

• Dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse,

A la suite de son introduction, cette plante a été observée à la fin du siècle dernier dans les bras morts du Rhône (à Vallabrègues) et à Marseille (Berner, 1956, 1971), mais n'y aurait plus été mentionnée depuis au moins 1931. Grillas & al. (1992) suggèrent le caractère incomplet de son inventaire dans cette zone plutôt que la réelle disparition de l'espèce et signalent notamment son développement récent en Camargue et sur la Durance.

En effet des informations récentes (1995) non publiées font état de la présence de la plante le long de la vallée du Rhône jusque vers la confluence avec la Drôme, ce qui semble correspondre à une nette remontée vers le Nord.

• Dans le bassin Adour-Garonne,

Cette plante colonise les étangs landais (Dutartre 1986a, 1986b ; Dutartre & al., 1989 ; Dutartre & Oyarzabal, 1993), la Gironde (gravières diverses), la Garonne et le canal du Midi.

Un inventaire très récent de sa répartition dans le département des Landes montre qu'elle est installée depuis peu dans différentes zones du bassin de l'Adour non répertoriées jusqu'alors (Eigle & Dutartre, 1996).

• Dans le bassin Loire-Bretagne,

On la rencontre sur l'île d'Oléron, en Vendée, sur deux plans d'eau en Loire-Atlantique sur les communes de Cambon et Savenay (Riou, commun. pers.), jusqu'en Bretagne (Rennes) (Grillas & al., 1992). L'enquête récente réalisée par la garderie de la Fédération de Pêche du département de la Vendée (Portier, 1997) signale la présence de jussie dans certains petits fleuves côtiers des environs de Saint Gilles Croix de Vie, tels que le Gué-gorand et le Jaunay et sur les plans d'eau d'un château. Des travaux d'enlèvement ont été réalisés sur le Gué-gorand début 1997. Elle serait également présente depuis peu dans le lac de Grand-Lieu en Loire Atlantique (Marion, commun. pers.), très grand plan d'eau peu profond où son extension pourrait être rapide et importante.

En zone continentale, son extension a déjà été notée dans le Val de Loire (Corillion, 1991), sur le Thouet (Redon, commun. pers.), sur l'Allier (Billy, 1991), sur deux plans d'eau du Forez, les étangs Carré et Rugnieux sur la

Ludwigia

commune d'Arthun (Codhant, commun. pers.), sur l'Oudon (affluent de la Mayenne, Royer, commun. pers.) dans la Brenne (Anonyme, 1990) en Charente (Jovet & Vilmoren, 1979),

- **Dans le bassin Seine-Normandie,**

La jussie est présente dans le Calvados, dans le bassin parisien (étang d'Arminvilliers dès 1963, Bouby, 1971, trois bassins proches de l'aéroport du Bourget (Riou, commun. pers.) et Marne la Vallée.

- **Dans le bassin Artois-Picardie,**

Elle est recensée dans la Somme, dont les Hortillonages d'Amiens (Gavory, commun. pers.). Son extension la plus nordique connue à ce jour se situe dans la région de Dunkerque, en passant par le canal de Roubaix (Prygiel, commun. pers.). Cette extension vers le Nord pourrait être une conséquence d'une légère augmentation de la température depuis quelques années (notion de changement climatique global) mais cette hypothèse serait à vérifier dans les autres régions du globe où cette espèce présente un caractère invasif similaire.

Enfin, dans la mesure où la dynamique actuelle de cette plante semble très rapide, il est probable que sa répartition géographique réelle est nettement plus importante que ne le laissent supposer ces éléments.

Nuisances

Les gênes occasionnées par *Ludwigia* sont partiellement d'ordre physique telles que des gênes vis-à-vis des écoulements, (irrigation, drainage) ou une accélération du comblement des milieux. Ces nuisances sont ressenties dans la plupart des parties du monde où la plante a été introduite, y compris au Vénézuéla et en Argentine (Murphy & Pieterse, 1990). En Afrique, les formations de tapis flottants sur le lac Kariba et sur le Nil causent des désordres importants (Sculthorpe, 1967).

Les nuisances vis-à-vis des usages portant sur les ressources naturelles des milieux (pêche, chasse, pratique des sports nautiques) sont également fortement ressenties dans un grand nombre de sites. C'est en particulier le cas en France où des développements rapides et de grande envergure perturbent l'utilisation touristique de divers types de milieux. Le bilan réalisé dans le département des Landes montre bien la diversité de la nature et de l'ampleur de ces nuisances (Dutartre & al., 1989 ; Egle & Dutartre, 1996).

Mais les modifications environnementales engendrées par les proliférations de *Ludwigia* peuvent être plus profondes en ce qui concerne le fonctionnement écologique des milieux : la banalisation écologique de certains biotopes a été notée dans divers cas (Grillas & al., 1992), tels que certaines portions des rives des étangs landais (Dutartre & al., 1989).

ÉCOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Eclairement

Dans la documentation disponible, très peu de données portent sur les relations entre *Ludwigia* et les conditions d'éclairement. Cette plante d'origine tropicale présente toutefois des besoins importants de lumière : son développement est fortement réduit dans des conditions de luminosité faible et sa dynamique de colonisation d'habitats ombragés, comme par exemple les bordures de cours d'eau couverts de ripisylves, reste peu importante.

Température

Il en est de même pour l'amplitude thermique qu'elle est capable de supporter : sa très vaste répartition géographique (des zones tropicales du globe à la frontière belge pour ce qui concerne le territoire métropolitain) correspond à une large gamme de température sur laquelle peu d'informations sont disponibles. Les essais en mésocosmes de Rejmankova (1992) se sont déroulés à des températures comprises entre 24 et 35 °C, sans que la plante en souffre. Une analyse des relations entre la croissance de *Ludwigia* et les conditions naturelles de température reste à réaliser.

Par ailleurs, même si ses parties aériennes et submergées sont susceptibles d'être détruites par le gel, la plante peut repousser sans difficulté l'année suivante grâce à la survie des rhizomes protégés dans les sédiments : c'est probablement un des facteurs d'explication de son extension vers le Nord.

Agitation du milieu, courant

Bien que plus adaptée aux hydrosystèmes peu courants, *Ludwigia* est capable de s'installer sur les bordures des cours d'eau et de développer des tiges flottantes susceptibles de gagner vers le centre du cours d'eau. Toutefois, ces tiges sont sensibles au courant et peuvent être soit repoussées en rive, soit rompues par des vitesses plus élevées : à notre connaissance, aucune donnée précise n'est disponible dans ce domaine. Enfin, la capacité de la plante de développer progressivement des tiges enracinées de proche en proche dans les milieux peut lui permettre de progresser dans des milieux présentant des cycles hydrologiques contrastés (écoulements d'hiver notables, étiages estivaux sévères et de longue durée).

Profondeur

Plante amphibie, la jussie peut s'installer jusqu'à 3 mètres de profondeur (Dutartre & al., 1989) et dresser ses tiges aériennes jusqu'à près 80 cm au-dessus du niveau moyen des eaux. Elle est généralement installée en bordure des eaux mais elle peut également se développer sans contact direct avec l'eau. C'est par exemple le cas des bancs de sédiments émergés en étiage dans le lit mineur des cours



d'eau, dans la mesure où ses racines peuvent trouver de l'eau à de faibles profondeurs. Par exemple, Grillas & al. (1992) indiquent que la plante reste toutefois fortement inféodée aux conditions hydriques locales : dans des essais réalisés en pots, pour des teneurs en eau d'environ 55, 40 et 35 %, les ordres de grandeur des biomasses moyennes obtenues en fin d'expérimentation étaient respectivement de 30, 8 et 0,2 g par pot.

Substrat

Bien que la production de biomasse semble être partiellement corrélée à la richesse en matières organiques et en nutriments du substrat, la plante est capable de s'installer dans des sites très variables, tels que les sols sableux acides des Landes ou des sols calcaires dans le sud-est de la France. La plante manifeste, ici aussi, son importante capacité d'adaptation. Les observations menées dans les lacs et étangs des Landes indiquent par exemple qu'elle peut s'installer sur des substrats vaseux, voire tourbeux dans des sites de bordure de zones humides, aussi bien que sur des plages sableuses, à condition que son enracinement ne soit pas déstabilisé par la houle engendrée par les vents (Dutartre & al., 1989).

PARAMETRES CHIMIQUES

Minéralisation et pH

Les essais réalisés par Grillas & al. (1992) portaient également sur les relations entre la salinité des eaux et la croissance de *Ludwigia* : les résultats indiquent que, dans les conditions de saturation en eau des sédiments, la biomasse diminue de façon exponentielle lorsque la salinité augmente de 0 à 12 g/l. Toutefois, lorsqu'ils examinent les effets combinés de la salinité et de la teneur en eau, ils concluent que la variable explicative prépondérante est la teneur en eau du sol.

Par ailleurs, la gamme de milieux dans lesquels *Ludwigia* peut s'installer semble indiquer que la plante est relativement ubiquiste quant aux conditions de minéralisation et de pH, ce qui contribue à faciliter son invasion. Une synthèse des données disponibles sur les milieux qu'elle colonise en France permettrait de préciser les limites de cette ubiquité apparente.

Nutriments

Capable de se nourrir aussi bien dans les sédiments que dans les eaux, de s'installer sur des sédiments vaseux riches en matières organiques ou des sables plus pauvres, dans des plans d'eau mésotrophes ou eutrophes, comme dans les étangs du littoral aquitain, *Ludwigia* présente une très grande capacité d'adaptation par rapport à la disponibilité des nutriments.

Les travaux de Rejmankova (1992) montrent que les augmentations de biomasse de *Ludwigia* sont corrélées aux teneurs en nitrates des eaux lors d'essais d'une durée de

25 jours, tant que ces teneurs ne dépassent pas 20 mg/l : au-delà, les biomasses n'augmentent plus de manière significative. La production de biomasse de *Ludwigia* reste relativement stable pour des teneurs en azote des eaux pouvant atteindre 140 mg/l.

En revanche, les concentrations en azote des tissus continuent d'augmenter avec ces teneurs, confirmant l'existence d'une consommation de luxe pour ce nutriment. Sauf pour les faibles teneurs en nitrates des eaux, 70 % de l'azote consommé sont stockés dans les feuilles de *Ludwigia*.

Enfin, ces essais ont permis à Rejmankova (1992) de calculer la consommation d'azote par la plante : sur une base de production journalière de 40 g/m² et d'une teneur moyenne en azote de 4 %, cette consommation est de 1,6 g/jour, soit une valeur supérieure à celles citées pour la jacinthe d'eau, plante réputée dans ce domaine, comme par exemple celle signalée par Reddy & Debusk (1985) de 1,3 g/m²/jour.

A notre connaissance, les relations entre le développement de *Ludwigia* et le phosphore n'ont pas fait l'objet d'études spécifiques : là encore, il est très probable que la plante soit susceptible de s'adapter à une vaste gamme de teneurs en ce nutriment dans les eaux et les sédiments.

RELATIONS AVEC LES AUTRES ORGANISMES

Plantes indigènes : compétition

La forte dynamique de *Ludwigia* en fait un compétiteur très efficace des espèces indigènes des habitats où il s'installe. Il est capable de faire régresser et disparaître l'ensemble des hydrophytes enracinées, une partie des héliophytes de petite taille de bordure des eaux (Dutartre & al., 1989) et peut limiter le développement des plantes flottantes telles que les lemnacées. Souvent en mosaïque au sein des peuplements végétaux préexistants lors de leur phase d'installation, les herbiers de *Ludwigia* deviennent très vite monospécifiques. Des observations nombreuses, mais souvent non publiées, font état de cette banalisation écologique qui prend une intensité d'autant plus grande que la place occupée dans le milieu est importante.

Animaux : broutage

Peu de données sont disponibles sur les relations entre *Ludwigia* et les populations animales. Son caractère mellifère est assez bien démontré par la présence régulière d'insectes divers dans les herbiers en fleurs.

Divers insectes consomment la plante, dont des coléoptères, c'est d'ailleurs une des pistes de recherche suivies pour proposer des solutions de contrôle biologique de ces espèces (exemple des travaux de Cordho & Deloach, 1982a, b).

Elle est également consommée par des bovins de race rustique lorsque la disponibilité en fourrage régresse durant l'été. C'est par exemple le cas sur la réserve Naturelle de Bruges (33).

B I L A N

- *Ludwigia* est une plante dont la dynamique d'expansion sur le territoire métropolitain et de colonisation des milieux où elle est installée doit être examinée avec une grande attention. A cette échelle, il s'agit probablement de **la plante qui présente le plus de risques vis-à-vis de l'évolution des milieux aquatiques et de leurs utilisations par l'homme.**
- Son amplitude écologique est très importante et ses capacités d'adaptation en font un envahisseur quelquefois très rapide de nouveaux milieux, aidé par ses **facilités de bouturage et de régénération.**
- A l'heure actuelle, les données disponibles sur *Ludwigia* en France ont principalement trait à sa répartition géographique, à cette dynamique de colonisa-

tion et aux moyens de contrôler ses proliférations. Les caractéristiques biologiques et écologiques de son développement dans le contexte français restent encore à préciser. Les causes de l'extension rapide de *Ludwigia* depuis environ deux décennies restent également à déterminer : la dispersion liée aux activités humaines explique sans doute une partie de ce processus mais il est également envisageable que des modifications climatiques globales, comme une élévation même mineure de la température, favorisent cette extension vers le Nord. *Ludwigia* n'est d'ailleurs pas la seule espèce à s'étendre dans cette direction, c'est également le cas du myriophylle du Brésil.



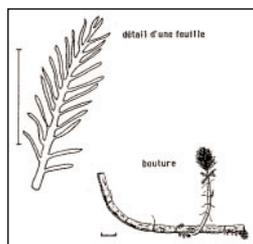
MYRIOPHYLLUM AQUATICUM (VELLOSO) VERDC.
MYRIOPHYLLE DU BRESIL

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des DICOTYLEDONES
Famille des HALORAGACEES, Genre *Myriophyllum*



(Photo d'après Nessman, 1990)



(Dessins d'après Dutartre, 1989)

Morphologie

- Hydrophyte fixée amphibie
- Caractère polymorphe selon les conditions du milieu
- Tige émergente jusqu'à 40 cm au dessus de la surface, pouvant atteindre 3 m de longueur pour un diamètre inférieur à 7 mm
- Enracinement jusqu'à 50 cm de profondeur
- Feuilles vert clair, en lanières très fines, verticillées par 4 ou 6, pouvant former un feutrage dense
- Seuls des pieds femelles ont été observés en France

Biologie, écologie

- Colonisation essentiellement par bouturage
- Milieu stagnant ou faiblement courant
- Eaux bien éclairées, jusqu'à 3 m de profondeur
- Grande tolérance vis-à-vis de la minéralisation et du pH
- Favorisé par les eaux riches en nutriments

Cette plante originaire d'Amérique tropicale et subtropicale (Argentine, Chili, Brésil), répandue en aquariophilie, est connue de par le monde pour son caractère envahissant, en particulier en Europe du Sud (Portugal), aux Etats-Unis (Californie), en Afrique du Sud, en Asie du Sud-Est, en Australie et en Nouvelle-Zélande (Cook, 1985). En France, depuis son introduction vers 1880 près de Bordeaux, son extension dans le sud-ouest et l'ouest de la France occasionne des nuisances fréquemment localisées mais quelquefois importantes à cette échelle.

BIOLOGIE

Morphologie

Cette plante amphibie présente des tiges généralement allongées sur l'eau portant des **feuilles verticillées** par 4 ou 6. Ces tiges peuvent atteindre 3 à 4 mètres de longueur pour un diamètre de quelques millimètres. Elles comportent des **nœuds**. Les feuilles sont d'un vert clair, pennatiséquées (Rataj & Horeman, 1978 ; Dutartre & al, 1989 ; Fernandez & al., 1990). Sur une même tige, il est possible de

Myriophyllum

rencontrer des feuilles immergées, puis des feuilles émergées (Fernandez & al., 1990).

Les travaux de Sutton & Bingham (1973) sur l'anatomie de la plante, utilisant la microscopie électronique, ont montré que les parties émergées de la plante présentaient un aerenchyme et des canaux aérifères importants, continus dans les racines et les feuilles, coupés en revanche au niveau des nœuds dans les tiges. Par ailleurs les parties émergées des tiges possèdent des tissus spécifiques de soutien, permettant aux tiges d'être érigées au-dessus des eaux. L'allongement du rachis se fait par mitoses successives, principalement basales. La croissance en largeur est très faible. Sur le rachis, une dizaine de paires de lobes latéraux apparaissent de façon basipète, chacun possédant sa propre direction de croissance. Les centres générateurs de feuilles et de lobes sont indépendants, mais de même nature (Jeune, 1975 ; 1977).

La plante peut développer des **racines aérifères** au-dessus de l'eau. Les racines plongeant dans les sédiments peuvent dépasser 85 cm de longueur (Teles & Pinto Da Silva, 1975)

Taxonomie

Le Myriophylle du Brésil, *M. brasiliense* Cambess. (= *M. aquaticum* (Vell.) Verd = *M. proserpinacoïdes* Gill.) est une Haloragacée (Dicotylédone), décrite pour la première fois par Cambessedes en 1829 (in Fernandez & al., 1990), puis renommée par Verdcourt en 1973 (in Hutchinson, 1975).

Reproduction et propagation

La reproduction par graines semble relativement rare. En revanche, la reproduction végétative est jugée efficace par divers auteurs dont Fernandez & al. (1990). Bien que l'espèce soit dioïque, elle se développe semble-t-il exclusivement par bouturage de fragments de pieds femelles dans les zones où elle est introduite.

Biomasse, production

Selon Fernandez & al. (1990), peu de données sont disponibles sur les biomasses en milieu naturel. En Californie, les biomasses moyennes mesurées lors des travaux de Rejmankova (1992) sont proches de 600 g poids sec /m² et présentent une forte variabilité.

Systma & Anderson (1993b) signalent que la productivité de la plante est plus élevée dans les eaux peu profondes (< 0,5 m) que dans les zones de profondeur supérieure. Cette productivité en eau profonde ne dépend d'ailleurs pas seulement des sédiments car les racines adventives peuvent absorber directement les nutriments dans les eaux. Elle est d'environ 2 à 4 g/m²/jour en eau profonde (0,5 à 1,0 m) et d'environ 8 en eau peu profonde. Dans ces essais en mésocosmes, après des valeurs élevées de productivité entre mai et juillet, une forte baisse de la productivité s'est produite en août et septembre : moins de 1 g en eau profonde et 1 à 3 g en eau peu profonde. Enfin, le taux de croissance relative des tiges était de l'ordre de

0,03 mm/mm/jour et pouvait atteindre 0,05 mm/mm/jour (Systma & Anderson, 1993b).

REPARTITION

Type de milieu

M. brasiliense colonise principalement les milieux stagnants ou à faible courant (Chimits, 1978) qu'il peut partiellement ou totalement couvrir. Il s'installe de préférence dans les zones calmes et peu profondes de ces milieux.

Répartition géographique

Originaire d'Amérique du Sud, cette espèce est présente dans un grand nombre des régions chaudes du globe et la beauté de son feuillage est sans doute une des causes de son importante extension actuelle. Elle présente une grande capacité d'adaptation car elle a été observée en Amérique du Sud depuis les régions de basse altitude jusqu'à 1900 m au Chili et 3250 m au Pérou (Fernandez & al., 1990).

Elle est présente en Afrique du Sud, au Kenya, en Tanzanie, dans le sud des Etats-Unis, et en particulier la Californie et la Floride. Elle est également présente à Java, au Japon, à Hawaï, en Nouvelle-Zélande et en Europe. Portugal, Espagne et France sont, à notre connaissance, les pays européens où elle est assez largement dispersée.

Répartition géographique en France

- **Dans le bassin Adour-Garonne,**
Selon Ballais (1969, in CTGREF, 1978) l'introduction de *M. brasiliense* est liée à sa tentative de naturalisation par le botaniste G. Eyquem, dans les jardins de Talence (environs de Bordeaux) vers 1880. Dès 1913, G. Eyquem signale le caractère envahissant de cette plante dans les marais situés au nord de Bordeaux. En 1953 puis 1978, Chimits (1962, 1978) note l'aspect inquiétant de son développement dans le courant d'Huchet, l'étang de Moliets, de Laprade dans les Landes, et dans un petit étang près de St Jean de Luz.

A l'heure actuelle, son évolution dans les Landes est également préoccupante dans l'étang Noir depuis 1983, et l'étang de Léon depuis 1991 (Dutartre & Oyarzabal, 1993).

- **Dans le bassin Loire- Bretagne,**
Récemment, ce Myriophylle a été observé par J. Haury, dans les environs de Fougères (commun. pers., 1995). L'espèce est également présente dans l'Erdre, en Loire-Atlantique (Danais, 1994).

Des proliférations notables viennent d'être signalées dans le département de la Vendée qui illustrent également l'expansion de cette espèce vers le Nord. Le myriophylle brésilien y est présent sur quelques cours d'eau comme le fleuve côtier Le Jaunay, dans lequel sa présence a été remarquée depuis 1994 ; il y colonise la plupart des fossés du marais du Jaunay. Sa présence est



également signalée sur la rivière La Maine au niveau de Montaigu, et sur la Boulogne au niveau des agglomérations de Les Lucs sur Boulogne et de Rocheservière (Portier, 1997).

Le myriophylle est aussi présent dans quelques plans d'eau du département, comme par exemple au lieu dit La Gillonnière, au niveau de Mouilleron le Captif où il présente moins de 10 % de recouvrement, (espèce traitée avec du Round Up aquatique en octobre 1996), et au lieu dit La Petite Nourrie, près de la commune de Poiroux (Portier, 1997).

Enfin, très récemment, une colonisation importante de la partie basse de l'Ognon, affluent du Lac de Grand-Lieu a été signalée : divers intervenants des collectivités territoriales et des services de l'Etat examinent actuellement les possibilités d'intervention sur cette prolifération qui peut faire peser des menaces importantes d'invasion de ce lac très étendu et peu profond dont une partie est une Réserve Naturelle renommée (Royer, Fortanier, communication personnelle). Selon L. Marion (communication personnelle), Directeur de la Réserve Naturelle, *M. brasiliense* serait déjà présent en certains points des rives du lac.

Nuisances

Des nuisances de nature et d'ampleur variables sont créées par les proliférations de *M. brasiliense*. Selon le contexte, son comportement envahissant peut causer des problèmes d'ordre écologique (par exemple, étouffement décrit par Chimits, 1962) ou d'ordre anthropique : risque accru d'inondation à l'aval des plans d'eau, gêne pour la navigation ou la pêche (Dutartre, 1986a ; Dutartre & al., 1989).

L'espèce est jugée nuisible dans l'ouest des Etats-Unis où, par exemple, un bilan établi en 1985-1986 faisait état d'une colonisation d'environ 960 km de voies d'eau et d'environ 200 ha de plans d'eau (Systma & Anderson, 1993b). Le coût des opérations de gestion a été estimé à environ 100 000 dollars par an (Anderson, 1990).

Au Portugal, observée depuis 1936, la plante occupe de nombreux sites en y provoquant des nuisances suffisamment notables pour que des interventions utilisant des herbicides aient été réalisées (Teles & Pinto Da Silva, 1975 ; Fernandes & al., 1979).

Elle est également nuisible en Argentine et en Afrique du Sud.

En France, la plante se développe dans divers plans d'eau du littoral aquitain où elle cause des nuisances quelquefois importantes. Elle fait partie des espèces dont l'extension est suivie dans le département des Landes depuis près d'une dizaine d'années (Dutartre & al., 1989) et a fait l'objet d'interventions de gestion (Dutartre & Oyarzabal, 1993). Depuis quelques années, l'invasion de l'Erdre en Loire-Atlantique cause des difficultés à la navigation (Danais, 1994). La mise en œuvre d'opérations de gestion est envisagée sur certains sites où des proliférations récentes commen-

cent à gêner diverses activités : c'est par exemple le cas en Vendée.

Cependant, son extension semble globalement moins rapide et agressive que d'autres plantes introduites, telles que *Lagarosiphon major* ou *Ludwigia spp*, et laisse envisager des possibilités de contrôle efficaces si les moyens de gestion adaptés sont appliqués à temps.

ECOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Eclairement

Plante d'origine tropicale, *M. brasiliense* a besoin d'un ensoleillement important pour se développer : en cours d'eau, des observations non publiées font état d'une répartition de cette espèce directement inféodée à l'ombrage engendré par les arbres des rives.

Comme chez beaucoup de plantes aquatiques, les feuilles du myriophylle du Brésil sont adaptées physiologiquement à leur environnement direct. C'est ainsi que les feuilles submergées et les feuilles aériennes de la plante n'ont pas les mêmes capacités photosynthétiques. Les feuilles submergées sont adaptées à un environnement ombragé, et présentent une saturation pour une luminosité correspondant à 15 % du plein ensoleillement. Pour les feuilles aériennes, une forte luminosité est nécessaire à leur saturation (Salvucci & Bowes, 1982).

Température

Selon Jovet (1971) et Rataj & Horeman (1978) *M. brasiliense* a une gamme optimale de température comprise entre 20 et 25°C.

Agitation du milieu, courant

M. brasiliense se développe de préférence dans les milieux où les écoulements sont nuls ou faibles, mais il est capable de s'installer en bordure de cours d'eau ne présentant de régimes hydrologiques trop contrastés. Dans les Landes, il peut être présent sur des exutoires de plans d'eau aux régimes relativement stables et dans des ruisseaux de petites tailles à faibles pentes.

Profondeur

La plante peut développer des tiges à 30 ou 40 cm au-dessus de la surface (Sutton & Bingham, 1973 ; Fernandez & al., 1990) et coloniser des fonds jusqu'à trois mètres (Chimits, 1978).

Substrat

Il colonise plutôt des fonds vaseux peu profonds (Fernandez & al., 1990). Toutefois, en ce qui concerne les rives, il semble un peu plus indifférent à la nature des sols : il est susceptible de s'installer aussi bien sur des rives aux sols riches en matières organiques que sur des sols plus sableux. Systma & Anderson (1993b) ont toutefois observé en laboratoire que l'espèce montrait une meilleure croissance sur des sédiments en couche épaisse que sur des sédiments peu épais.

Myriophyllum

PARAMETRES CHIMIQUES

Minéralisation et pH

Selon Fernandez & al. (1990), la plante ne résiste pas à des teneurs en sel supérieures à 10 pour 1000. Nous n'avons pas de données sur la gamme de pH dans laquelle elle peut se développer, mais sa grande amplitude écologique doit correspondre à une relative indifférence vis-à-vis de ce paramètre.

Nutriments

La croissance de la plante est favorisée par des eaux riches en nutriments (Fernandez & al., 1990 ; Systma & Anderson, 1993b).

Les travaux de Systma & Anderson (1993a) portaient sur l'examen du caractère limitant de l'azote et du phosphore en conditions de laboratoire. Les concentrations limites en phosphore obtenues sont de 0,19 % dans les feuilles et 0,10 % dans les tiges, et en azote de 1,54 % dans les feuilles et 0,42 % dans les tiges. Les auteurs ont également utilisé le ratio N/P comme critère de discrimination du facteur limitant : lorsque ce ratio est supérieur à 8,4, le phosphore est limitant, lorsque ce ratio est inférieur à 7,8, c'est au tour de l'azote de devenir limitant. Entre ces deux limites subsiste une ambiguïté.

Systma & Anderson (1993b) ont également montré que l'azote semblait plus limitant que le phosphore en début de la phase de croissance, alors que le phosphore devenait limitant pendant la pleine saison. Les racines adven-

tives semblent jouer un grand rôle dans la nutrition de la plante. La fertilisation en azote augmente légèrement le poids sec de la plante (Systma & Anderson, 1993 b), mais le phosphore ne présente pas, en revanche, d'effets significatifs sur cette caractéristique.

Dans ses travaux sur diverses espèces "rampantes", Rejmankova (1992) citait une teneur en azote de 2,5 %.

RELATIONS AVEC LES AUTRES ORGANISMES

Comme d'autres espèces à forte dynamique, *M. brasiliense* est tout à fait capable de constituer en quelques années des herbiers monospécifiques qui éliminent rapidement les espèces hydrophytes submergées locales. Dans quelques cas, les Lemnacées ou *Azolla* peuvent subsister entre les tiges émergées, dans la mesure où leur ombrage reste peu important (observations non publiées).

Saito et al. (1989) ont isolé des composés phénoliques à partir de *Myriophyllum brasiliense*, capables d'inhiber la croissance de cyanobactéries telles que *Microcystis aeruginosa* et *Anabaena flos-aquae*. Ces cyanobactéries se développent dans les eaux eutrophes, et forment parfois des blooms algaux. Certaines de ces algues contiennent des cyclopeptides toxiques pour les poissons et les invertébrés. Selon ces auteurs, ces composés phénoliques pourraient donc, à terme, être utilisés pour l'amélioration de la qualité des eaux.

B I L A N

- *M. brasiliense* colonise principalement les milieux stagnants ou faiblement courants bien ensoleillés.
- Il se développe principalement par bouturage.
- Il présente des **capacités importantes d'adaptation et de prolifération** qui en font une des espèces exotiques dont l'extension devrait être surveillée de près.
- Apparemment **moins dynamique** que d'autres espèces telles que les jussies ou *Lagarosiphon major*, son extension continue en fait toutefois une plante invasive responsable de nombreuses nuisances dont la gestion va devenir nécessaire à brève échéance.



HYDROPHYTES FLOTTANTES

Lemna spp.

Spirodela sp.

Azolla sp.

HYDROPHYTES FLOTTANTES

Les Lemnacées, ou lentilles d'eau, possèdent la caractéristique de former des tapis plus ou moins denses à la surface de l'eau. On peut rencontrer des développements monospécifiques, mais le plus fréquemment elles ne vivent pas isolées, mais en association avec d'autres plantes, et notamment d'autres Lemnacées. Elles peuvent également être associées à d'autres phanérogames (comme *Hydrocharis morsus ranae*) ou à des cryptogames (hépatiques comme *Riccia fluitans* ou des fougères aquatiques de petite taille comme *Azolla filiculoides*) qui contrairement aux Lemnacées, se reproduisent par spores.

La famille des Lemnacées comprend quatre genres : *Lemna*, *Spirodela*, *Wolffia* et *Wolffiella*.

Les espèces européennes principalement rencontrées sont :

- *Lemna minor* L., la plus répandue,
- *Lemna gibba* L.
- *Lemna trisulca* L.
- *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.
- *Wolffia arrhiza* (L.) Wimm.

D'autres espèces sont d'introduction récente (*Lemna minuscula*, *L. turionifera*). A part *Wolffia*, qui est rare en France, ces espèces sont susceptibles de proliférer en conditions favorables.

Elles présentent des caractéristiques communes, mais diffèrent par un certain nombre de points, tant morphologiques qu'écologiques. Une classification phyto-sociologique des associations qu'elles constituent permet de rendre compte de ces communautés et de leurs relations avec la qualité du milieu (Mériaux, 1978).

Etant donné leurs similitudes, nous avons regroupé une sélection de ces espèces dans le même chapitre : *Lemna minor* L., *L. gibba* L., *L. trisulca* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. Nous y avons adjoint la fougère *Azolla filiculoides*, qui présente des analogies typologiques avec les Lemnacées et des capacités de prolifération certaines.

Les descriptions morphologiques seront spécifiques : une fiche par espèce. Par contre, les approches thématiques sont communes, avec des précisions particulières pour chaque espèce si l'information existe.



LEMNA MINOR L.

PETITE LENTILLE D'EAU

LEMNA GIBBA L.

LENTILLE BOSSUE

Systématique

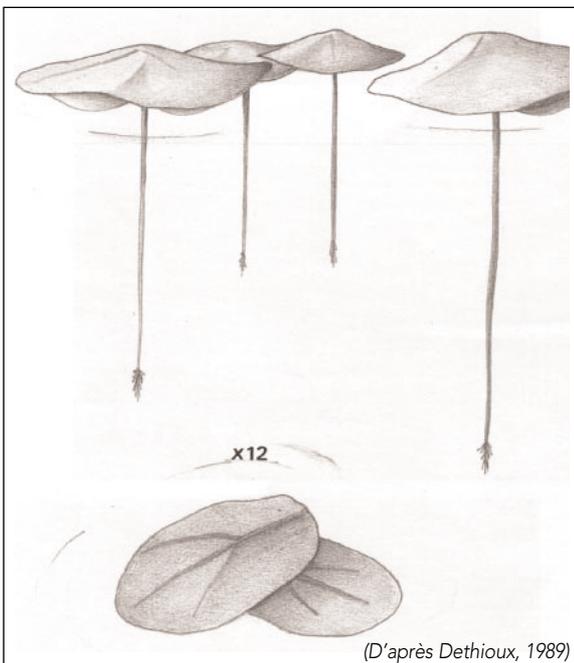
PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des LEMNACEES, Genre *Lemna*

Morphologie

- Fronde flottante vert pâle, de forme arrondie à ovale, opaque et aplatie, de petite taille : 1,5 à 4 mm de diamètre
- Possède 3 à 5 nervures de 1,5 à 5 mm de long, contrairement à *L. minuscula* Herter qui ne possède qu'une seule nervure
- Les frondes sont soit reliées entre elles par des pétioles insignifiants, soit libres
- Chaque fronde détient une racine unique filiforme qui peut atteindre une longueur de 10 cm

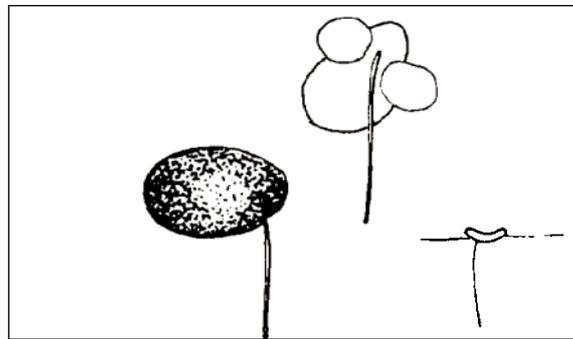
Biologie, écologie

- Grande capacité de multiplication par bourgeonnement
- Milieu stagnant ou faiblement courant
- Peu sensible à la turbidité
- Héliophile, supporte les effluents



Systématique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des LEMNACEES, Genre *Lemna*
Son nom vient du latin *gibbus* qui signifie bosse



Morphologie

- Les frondes sont flottantes, couleur vert-gris, prenant parfois une teinte brun rougeâtre
- Elles sont de forme ovale à arrondie, assez renflées sur la face inférieure
- Leur taille varie de 2 à 5 mm de long
- Elles sont liées entre elles par un pétiole insignifiant
- Chaque fronde possède une seule longue racine
- Elles disparaissent assez rapidement

Biologie, écologie

- Grande capacité de multiplication par bourgeonnement
- Milieu stagnant ou faiblement courant
- Peu sensible à la turbidité
- Eaux mésotrophes à eutrophes, voire polluées

Le complexe "*L. minor/L. gibba*" (De Lange, 1975) : L'espèce *Lemna gibba* n'est pas constamment "gibbeuse". Elle subit une modification saisonnière pour devenir plate en hiver. Certains facteurs chimiques, tels qu'une forte concentration en chlorure ou un pH faible, peuvent aussi induire une modification de forme. Ces populations "plates" donnent des populations "gibbeuses" au printemps.

Par ailleurs, certains auteurs considèrent que les *L. gibba* plates sont des individus mâles, alors que les individus bombés seraient des femelles. Cet argument est en contradiction avec la théorie habituelle selon laquelle *L. gibba* est une espèce monoïque.

Lemna

LEMNA TRISULCA L.

LENTICULE BOURGEONNANTE,
LENTILLE TRILOBEE

Systématique

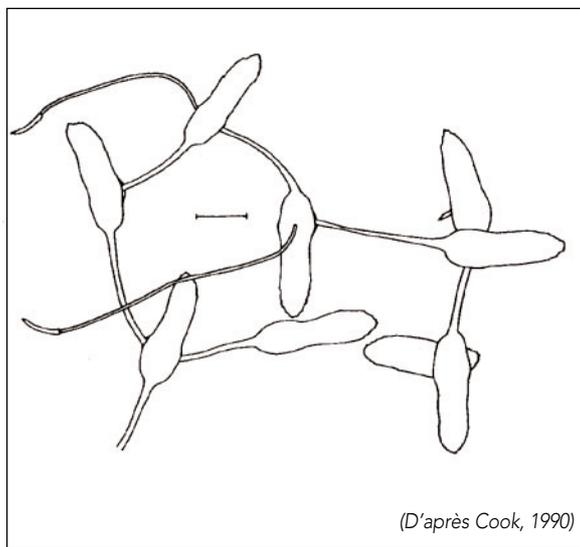
PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des LEMNACEES, Genre *Lemna*

Morphologie

- Lentille "coloniale", les bourgeonnements latéraux restant fixés à la lentille mère. La colonie est vert clair transparent
- Les frondes sont oblongues à ovales étroites, pointues, munies de trois nervures
- Elles font 5 à 10 mm, et sont liées ensemble par des pétioles persistants. Chaque fronde est insérée à angle droit par rapport à la suivante
- Elle passe la majorité de son cycle d'activité plus ou moins profondément immergée, grâce à la présence dans certaines cellules, de cristaux d'oxalate de calcium qui servent de lest
- Il existe une racine unique par feuille, filiforme

Biologie, écologie

- Plante vivace annuelle, à reproduction majoritairement végétative
- Milieu calme ou stagnant
- Ne requiert pas un fort éclairciment
- Eaux alcalines, mésotrophes

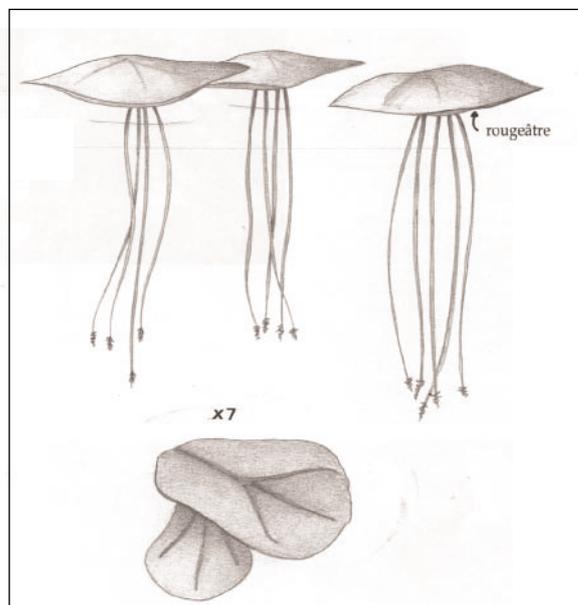


SPIRODELA POLYRHIZA (L.) SCHLEID

LENTICULE A PLUSIEURS RACINES

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des LEMNACEES, Genre *Spirodela*



Morphologie

- Les frondes sont rondes flottantes, ovales à arrondies, de couleur vert foncé et brillantes sur la face supérieure, souvent pourprées sur le revers
- Elles mesurent 4 à 10 mm et sont plutôt asymétriques
- Chaque fronde possède au moins 2 racines (jusqu'à 21) et 3 à 15 nervures plates ou assez renflées
- Vit libre ou attachée par 2 à 5
- Forme des turions dépourvus de racines qui persistent immergés à l'état de vie ralentie en hiver, pour germer au printemps et redonner un nouvel individu

Biologie, écologie

- Fortes capacités de multiplication par bourgeonnement
- Milieu calme ou stagnant
- Eaux mésotrophes à eutrophes bien éclairées
- Peu sensible à la turbidité, mais tolère mal les pollutions



LEMNACÉES

BIOLOGIE

(Cook, 1990a ; Lambinon & al., 1992 ; Dethioux, 1989a ; Montégut, 1987 ; Sculthorpe, 1967 ; Hubac & al., 1984)

Morphologie

Les Lemnacées, ou lentilles d'eau, sont des macrophytes Monocotylédones, d'organisation très simple, sans tige ni feuilles, flottant généralement librement à la surface de l'eau (ou pleustophytes).

Elles se présentent sous l'aspect de très petites lames vertes, ou frondes thalloïdes, munies ou non sur le dessous d'une ou plusieurs racines filiformes non ramifiées.

Elles présentent la particularité de pouvoir flotter sur l'eau, grâce à la présence de lacunes aérifères. Seul, *Lemna trisulca* se développe entre deux eaux.

A part ce dernier, mieux à l'abri des perturbations du fait de son immersion, la plupart des autres espèces forment généralement des colonies de quelques thalles peu nombreux, souvent séparées sous l'effet du vent et de la pluie.

Taxonomie

La détermination des différentes espèces dépend de leur forme (composée ou orbiculaire, plane ou convexe), de leur taille, du nombre de nervures et de la présence et du nombre de racines.

Une clé d'identification est présentée dans Hubac & al., 1984.

Reproduction, propagation

Les Lemnacées se multiplient principalement par bourgeonnement (reproduction végétative). Cette capacité leur confère un fort pouvoir couvrant. La floraison et la fructification sont peu fréquentes, voire rares. Elles présentent alors latéralement des petites fleurs unisexuées, vertes et réduites.

Le milieu courant et les oiseaux aquatiques contribuent à leur propagation. Ces derniers transportent les frondes ou

les graines sur leurs pattes et leur plumage. Les activités humaines et animales (pompages, abreuvoirs, bateaux...) ont également un rôle dans la dispersion des espèces.

- L'espèce *Lemna minor* se multiplie par bourgeonnement latéral avec une très grande capacité de multiplication. Elle peut donc proliférer très rapidement. Elle forme des articles dormants qui ne tombent pas au fond de l'eau.

L'appareil reproducteur présente des fleurs rares et très petites, de couleur verte. Elles sortent de la fronde par une fente latérale. La floraison a lieu de mai à septembre.

- *Lemna gibba* :
La floraison a lieu entre mai et juillet.

- *Lemna trisulca* :
La multiplication végétative rend cette espèce grégaire ou coloniale : les bourgeons latéraux successifs restent fixés à la lentille-mère. Chaque colonie peut comporter jusqu'à 50 frondes.

Cette espèce submergée monte lentement vers la surface pour la courte période de la floraison et de la fructification. Les frondes florales sont plus petites que les végétatives et se dressent à la surface. Les fleurs sont minuscules et s'épanouissent de mai à juillet.

La dissémination de *Lemna trisulca* se fait à partir de graines, de turions ou des frondes elles-mêmes. L'eau joue un rôle important dans la répartition de la plante, ainsi que les animaux (principalement les oiseaux) auxquels elle s'attache.

- *Spirodela polyrhiza* :
La multiplication végétative se fait par bourgeonnement à partir des 2 poches latérales situées sur chaque fronde. L'appareil reproducteur consiste en fleurs rares, petites et vertes, sortant latéralement. entre juin et août. Une fleur femelle et 2 fleurs mâles sont enveloppées dans une gaine membraneuse.

RAPPEL DES DIFFÉRENCES MORPHOLOGIQUES PERMETTANT DE DISTINGUER LEMNA GIBBA, L. MINOR ET L. TRISULCA (MODIFIÉ D'APRÈS SIMON, 1991).

	<i>L. gibba</i>	<i>L. minor</i>	<i>L. trisulca</i>
taille :	2-6 mm	1-8 mm	5-10 mm
couleur :	vert clair, tendre brillante	vert clair mate	vert clair transparente
fronde :	très ronde bombée	ovoïde plane	oblongue à ovale étroite, pointue
nervures		3 (5) peu marquées	3
partie inférieure :	demi-sphérique	peu bombée ou plane	
remarques :	indicateur de forte pollution (azote)	disparaît en automne	plus ou moins immergée, coloniale

Cycle saisonnier

Lemna minor est une espèce hibernante. Pendant l'été, les thalles flottent à la surface grâce à des lacunes aérifères. Celles-ci se contractent avec le froid et les thalles coulent au fond de l'eau. Ceux qui ont résisté au gel remontent à la surface par dilatation des lacunes aérifères lorsque les conditions climatiques redeviennent favorables (Sculthorpe, 1967).

Dethioux (1989a) présente une autre version, assez contradictoire de la précédente, en proposant la formation des articles dormants qui ne coulent pas au fond de l'eau.

Le thalle hivernal de *Lemna gibba* est vert foncé et non renflé. Lorsqu'il coule au fond de l'eau, il peut s'enraciner dans le sédiment.

Spirodela polyrhiza passe l'hiver sous une morphologie différente de celle de l'adulte : ce sont de petites frondes réniformes (ou turions), riches en amidon, dépourvues de racines, plus lourdes que les frondes normales, qui persistent immergées au fond de l'eau. Elles sont munies de deux cavités qui engendrent chacune une nouvelle fronde au printemps. Le froid est d'ailleurs indispensable pour lever la dormance de ces formes de résistance.

Sculthorpe (1967) précise que ces deux dernières espèces exigent pour la formation de turions, des conditions environnementales favorisant une croissance active, comme une température élevée et un bon ensoleillement.

Croissance

La multiplication végétative importante des Lemnacées leur confère une productivité élevée, avec un taux de croissance souvent exponentiel. Cette capacité de production a été exploitée depuis un certain nombre d'années par des mises en culture expérimentales.

Le temps de doublement de la population de *Lemna minor* et *L. trisulca* varie entre 3 et 15 jours en conditions très favorables (Blake & Dubois, 1982).

En présence de niveaux de température, de lumière et de nutriments corrects, le thalle de *Lemna minor* vit de 5 à 6 semaines, et chaque thalle donne un nombre limité de thalles filles, qui varie selon les différents clones de l'espèce (Sculthorpe, 1967).

En conditions expérimentales (Rejmankova, 1975), le taux de croissance de *Lemna gibba* est supérieur à celui de *L. minor*, et cela pour des températures allant de 17 à 29 °C. Il est également augmenté lorsqu'en plus d'un fort éclaircissement, on enrichit le milieu en CO₂ (Björndahl & Nilsen, 1985).

Biomasses

Des coefficients de recouvrement très importants et des surfaces pouvant aller jusqu'à plusieurs hectares caractérisent les populations à *Lemna gibba* qui forment d'épaisses et vastes nappes pouvant atteindre plusieurs hectares (Mériaux, 1978) dans le Nord. Par contre *Spirodela polyrhiza* forme des plaques homogènes de faible taille (quelques m).

Les biomasses recensées en milieu naturel, pour des températures de 13.5 à 22 °C, sont généralement plus élevées

chez *L. gibba* que chez *L. minor* : 150 g et 50 g poids sec/m² (Rejmankova, 1975).

En processus d'utilisation en phyto-épuration, *Lemna minor* et *L. gibba* produisent des biomasses de 3 à 28 g PS/m², et peuvent atteindre en 2 semaines, 30 à 40 g/m² (Sutton & Ornes, 1975 in Blake & Dubois, 1982), selon la concentration de l'effluent d'eau usée.

REPARTITION

Type de milieu

Les Lemnacées se rencontrent principalement dans les eaux stagnantes ou faiblement courantes : fossés, mares, canaux, lacs, anses calmes de cours d'eau et de secteurs à embâcles.

Lemna minor et *L. gibba* ne semblent pas sensibles à la turbidité. *L. trisulca* est capable de se développer dans des milieux très riches en hydrophytes fixées et relativement ombragés, comme par exemple les fossés du Marais Breton-vendéen. Dans d'autres sites, elle semble rechercher les eaux claires, et se développe dans les secteurs aval des rivières phréatiques d'Alsace (Robach & Trémolières, 1993).

Dans le nord de la France, les populations de *Lemna gibba* sont caractéristiques d'étangs et de marais nés d'effondrements miniers (Mériaux, 1978). Celles de *Spirodela polyrhiza* sont moins répandues et caractérisent les secteurs d'eaux calmes des étangs, dont certains d'affaissement minier. L'association à *L. trisulca* crée parfois d'épais feutrages dans les grandes roselières.

Répartition des proliférations recensées

- Des proliférations de lentilles d'eau sont signalées particulièrement en Artois-Picardie sur les canaux et marais propices à ce type de développement : Somme (Mériaux & Wattez, 1981), Scarpe canalisée, Ingon, canaux de Moères, de Bourbourg, de Calais, de Cayeux (Guyot 1994), marais de la Sensée et étangs, bassins d'orage (Mériaux 1978 ; Monard 1981).
- Sinon des relevés d'abondance de ces végétaux sont notés sur quelques cours d'eau lents,
- En Loire-Bretagne, notamment sur l'Authion, la Bresme, le Négron et le Long (Gaucher 1995 ; Codhant 1991), dans le Marais Breton-vendéen (Moreau, 1996).
- Dans le bassin Rhin-Meuse, en Lorraine (Albe, Petite Seille, Meuse amont, (Grasmück 1994), et en Alsace (Eglin & Robach, 1992).
- Dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse, dans certains affluents du bassin de la Saône (Agence de l'Eau RMC, 1992), sur certains plans d'eau (Université Lyon 1. ARA-LEPBP, 1980) et rivières eutrophisées (BRL, 1997).
- En Adour-Garonne, sur la Charente (Cemagref. Bordeaux, 1991 ; Mary, 1994)

Nuisances

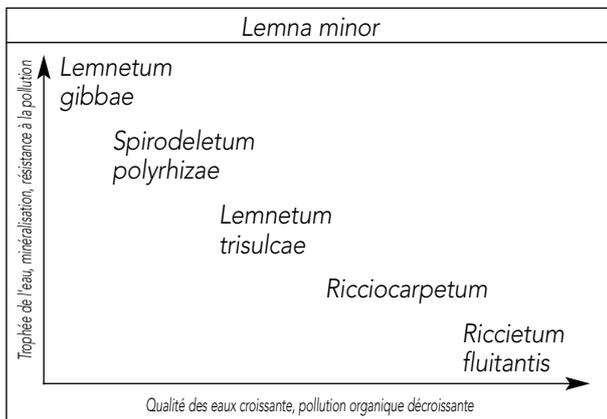
Les nuisances principales occasionnées par les lentilles d'eau sont la gêne mécanique et la constitution d'un écran à la pénétration de la lumière dans le milieu aquatique.



ECOLOGIE

Une synthèse des différents groupements phytosociologiques des Lemnacées est présentée dans Hubac & al. (1984) :

- *Lemna minor* est présent dans toutes les associations et supporte plus aisément les variations de milieu.
- L'association du *Lemnetum gibbae* caractérise un milieu chargé en nutriments.
- A l'opposé, le *Riccietum fluitantis* (Bryophyte) est l'indice d'un milieu peu pollué.
- Entre l'association à *Lemna gibba* et celle à *Riccia fluitans*, il y a 3 associations qui caractérisent des milieux de qualité intermédiaire.



(In: Hubac & al., 1984)

Des modifications de la qualité du milieu peuvent donc influencer la composition des groupements présents.

PARAMETRES PHYSIQUES

Eclairement

Lemna minor et *Spirodela polyrhiza* préfèrent les milieux bien éclairés (Dethioux, 1989a), tandis qu'un éclairage plus faible convient à *L. trisulca* qui se développe en dessous de la surface de l'eau.

Cependant lorsque *L. minor* et *L. trisulca* ont la possibilité de se développer dans les mêmes milieux, il existe des interactions entre les paramètres éclairage et disponibilité en nutriments, créant des relations assez complexes de compétition entre espèces (McIlraith & al., 1989). Ainsi les sites eutrophes ombragés seront dominés par *L. minor* et les moins eutrophes par *L. trisulca*.

Température

Lemna minor est considéré comme indicateur d'eaux froides, c'est-à-dire ne subissant pas de fort réchauffement en été (Scoppola, 1982). En Tchéquie, cette espèce caractérise les sources et les petits cours d'eau froids (Rejmanova, 1975). Cependant, lors d'inventaires sur de nombreux cours d'eau nord-américains, *L. minor* et *L. trisulca* sont rencontrés pour des températures moyennes estivales atteignant 22-23° C (Pip, 1989).

Par contre, *L. gibba* préfère les milieux plus chauds et eutrophes.

Cependant, la température optimale de culture pour *L. minor* est de 30°, et de 35° pour *Spirodela* (Wedge & Burris, 1982).

La combinaison des deux facteurs, intensité lumineuse et température, influence le taux de multiplication de *L. minor*. A chaque niveau d'éclairement, le taux de croissance augmente si la température se situe entre 20 et 25 °C, mais pas au-delà (Sculthorpe, 1967). Le rapport surface/poids augmente avec une élévation de la température, mais diminue avec l'augmentation de l'éclairement.

PARAMETRES CHIMIQUES

Miéralisation et pH

L. minor est présent dans les milieux acides et calcaires (Centre de recherches écologiques, 1990b). Cette tolérance ionique est confirmée par la présence de *L. minor* sur les cours d'eau lorrains (Grasmück, 1994) dans toutes les gammes de conductivité, mais son abondance y augmente avec la minéralisation de l'eau, notamment au-dessus de 1000 µS/cm.

Au niveau phytosociologique, Mériaux (1978) rencontre l'association à *Lemna gibba* pour des pH supérieurs à 7, des eaux très minéralisées (900 à 3000 µS/cm) pouvant être chargées en calcium et sodium. Elle tolère des teneurs élevées de sulfates et chlorures. Cet auteur cite Landolt (1975) qui a fait les mêmes constatations en Amérique du Nord (conductivité allant de 200-2600, moyenne de 900 µS/cm).

Ceci est confirmé par les profils écologiques, *L. gibba* n'apparaît pas en-dessous de 100 µS/cm et montre un recouvrement important entre 600 et 1000 µS/cm (Grasmück, 1994).

La sous-association du *Lemnetum gibbae* à *Azolla filiculoides* correspondrait à des eaux à tendance saumâtre, tandis que les sous-associations à *Spirodela polyrhiza* et à *L. trisulca* correspondent à des eaux moins chargées.

L'association à *Spirodela polyrhiza* se rencontre dans des milieux minéralisés de 400-950 µS/cm (Mériaux, 1978), tandis que l'association à *Lemna trisulca* caractérise des eaux claires, moyennement minéralisées, de 400-700 µS/cm.

Nutriments

La famille des Lemnacées est globalement caractéristique d'eaux à niveau trophique élevé (Smolders & al., 1995 ; Portielje & Roijackers, 1995).

L. minor a une large amplitude et se développe dans des eaux mésotrophes à eutrophes supportant une certaine pollution organique (Centre de recherches écologiques, 1990b).

L. gibba prolifère dans les sites mésotrophes à eutrophes voire saumâtres et pollués (Centre de recherches écologiques, 1990b). Il semble caractériser le niveau le plus eutrophe du Ried alsacien (Eglin & Robach, 1992), mais disparaît des milieux les plus pollués d'après Mériaux (1978).

Lemna

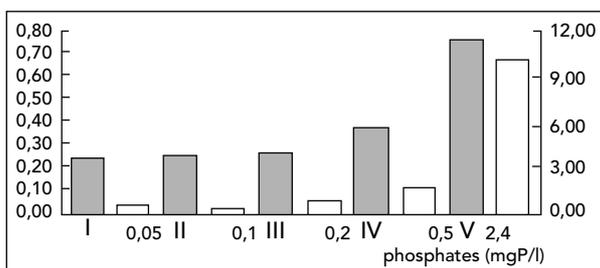
L. trisulca se rencontre en milieu mésotrophe à eutrophe (Mériaux, 1978), mais semble plus sensible à la pollution que les autres lentilles d'eau (Centre de recherches écologiques, 1990b).

En Tchécoslovaquie, l'habitat de *L. minor* est réduit à des milieux pauvres en nutriments et d'eaux relativement fraîches, tandis que *L. gibba* colonise les mares et fossés riches en nutriments (Rejmankova, 1975).

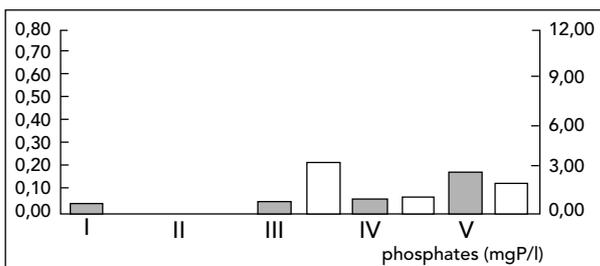
• Phosphore

Aux Pays-Bas, un enrichissement du milieu aquatique et du sédiment par les phosphates conduit au développement luxuriant de pleustophytes comme *Riccia fluitans* et *Lemna minor* (Røelofs, 1983).

Sur les cours d'eau du bassin Rhin-Meuse, *L. minor* et *L. gibba* sont présentes dans toutes les gammes de phosphates, mais leur abondance augmente avec la concentration (Grasmück, 1994) :



Profils écologiques de *L. minor*



Profils écologiques de *L. gibba*

Le taux de multiplication de *L. trisulca* peut être relié à la teneur en phosphore tissulaire, la concentration critique étant de 0,65 % (Huebert & Shay, 1991),

La longueur de la racine des Lemnacées peut être considérée comme bioindicateur du statut trophique de l'eau, en particulier pour les phosphates et la pollution organique (Elster & al., 1995). En effet, une relation négative a été observée entre la longueur des racines de *L. minor* et *Spirodela polyrhiza*, avec la concentration des phosphates dans l'eau et la DBO5 (pour la disponibilité de l'oxygène pour les racines). Ce type d'observation a également été réalisé sur *L. trisulca* (Huebert & Shay, 1991), où la longueur moyenne de la racine augmentait, ainsi que le poids moyen des frondes, avec la réduction des teneurs en phosphore.

• Azote

La nutrition des différentes Lemnacées avec des solutions de sels d'ammonium donne des taux de multiplication des frondes supérieurs à ceux obtenus avec des nitrates (Hürlimann-Lüönd, 1990). Cependant, les racines sont généralement plus longues dans les solutions nitratéées que dans celles contenant de l'ammonium.

Le taux de respiration diminue lors de limitation du milieu en azote, par retard de synthèse protéique, correspondant à un niveau d'activité enzymatique faible (Sculthorpe, 1967).

Les profils écologiques des espèces sur les cours d'eau du bassin Rhin-Meuse (Grasmück, 1994), montrent :

- pour les nitrates, *L. minor* est présent dans toutes les gammes, mais ne montre de forts développements que pour de faibles teneurs (< 0,5 mg N /l), tandis que *L. gibba* se développe aussi bien avec des teneurs faibles qu'élevées.

- pour l'ammoniac, *L. minor* est présent pour toutes les gammes, mais inversement aux nitrates, son abondance augmente avec l'accroissement des teneurs. Quant à *L. gibba*, il est absent des faibles gammes (< 0,03 mg N/l).

En fait, c'est toujours l'interaction de ces différents facteurs qui va conditionner le développement des espèces. La croissance optimale apparaît lorsqu'un bon équilibre est établi entre l'intensité de l'éclairage, la température et les nutriments (Sculthorpe, 1967). Les exigences des différentes espèces sont d'ailleurs différentes selon les conditions nutritives (Hürlimann-Lüönd, 1990).

En outre, la disponibilité des nutriments du sédiment est un aspect important du risque d'eutrophisation d'un milieu, et il a été montré que les Lemnacées sont capables d'utiliser le phosphore associé à l'argile, même à des concentrations aqueuses qui paraissent basses, car les particules du sol argileux sont capables de relarguer le phosphore pendant un laps de temps assez long (Healy & McColl, 1974).

Des relations de **compétition** apparaissent entre les différentes espèces, parfois assez complexes, en fonction de la disponibilité en lumière et nutriments (McIlraith & al., 1989)

Des expérimentations de culture de *L. minor* et *L. gibba* ont montré que cette dernière espèce, de forme gibbeuse était toujours dominante, pouvant même recouvrir et ombrager *L. minor* (Rejmankova, 1975).

Cependant sur certains sites, les différentes espèces de lentilles, plus *Azolla filiculoïdes*, sont rencontrées en mélange, dans des proportions variables, pour des raisons non encore totalement expliquées. C'est le cas du réseau de fossés d'alimentation du Marais Breton (Moreau, 1996), où le confinement du milieu et la consommation immédiate des nutriments par les producteurs primaires pourraient former des éléments explicatifs de cette situation.



VALORISATION

Les capacités de production, le contenu protéique élevé (pour une éventuelle valorisation alimentaire) et les possibilités d'accumulation d'éléments nutritifs ou de métaux

font des Lemnacées un groupe de végétaux intéressant pour l'épuration des eaux usées (Hubac & *al.*, 1984). Elles sont également utilisées comme engrais dans les rizières en Chine (Mériaux, 1978).

B I L A N

En règle générale, on peut préciser quelques différences sensibles entre les différentes espèces de lentilles d'eau :

- *L. minor* aime les eaux à courant nul ou faible, oligotrophes à eutrophes. C'est une espèce peu sensible à la turbidité, qui supporte bien les effluents d'origine domestique ou industrielle. Il se développe dans les fossés, canaux, lacs, bassins et eaux stagnantes si possible bien éclairés.

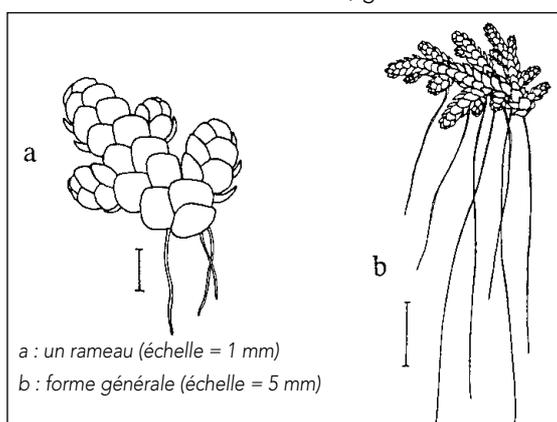
Sa grande amplitude écologique explique le caractère pionnier de ses populations. Cela pourrait correspondre aussi à un stade de dégénérescence d'une association dont le biotope a subi des modifications écologiques (Mériaux, 1978).

- *L. gibba* prolifère dans les étangs, les plans d'eau, les lacs, les bassins, les fossés et les torrents. Il supporte les eaux saumâtres ou assez polluées.
- *Lemna trisulca* est une espèce qui recherche les eaux alcalines, dans lesquelles elle nage entre deux eaux : c'est la seule lentille d'eau submergée. On la trouve dans les lacs, les fossés et les bassins mésotrophes.
- *Spirodela polyrhiza* prolifère dans les lacs, les bassins et les fossés qui n'ont pas de courant, dans des eaux mésotrophes à eutrophes (pH > 7) bien éclairées. Il n'est pas très sensible à la turbidité de l'eau mais tolère mal les pollutions.

AZOLLA FILICULOÏDES LAMK.
AZOLLA FAUSSE FOUGERE

Systématique

PTERIDOPHYTES
Famille des AZOLLACEES, genre *Azolla*



a : un rameau (échelle = 1 mm)
b : forme générale (échelle = 5 mm)

(D'après Cook, 1990)

Morphologie

- Hydrophyte flottante
- Feuilles imbriquées les unes dans les autres
- En conditions optimales, forme des tapis denses à la surface de l'eau
- Prend une couleur rouge à l'automne

Biologie, écologie

- Plante très prolifique qui peut doubler son poids en 3 à 5 jours
- Prolifère dans les étangs et les canaux aux eaux méso-trophes à eutrophes, et souvent saumâtres.
- Vit en symbiose avec une cyanobactérie qui fixe l'azote.

BIOLOGIE

Morphologie

Le lobe supérieur de la feuille est très obtus, et présente une large marge claire (Jahns, 1989). Les feuilles en forme d'écailles mesurent moins d'un demi-millimètre de long (Riemer, 1984). Selon Corillion (1994), les feuilles mesurent 2,5 x 0,9 à 1,4 mm, (2 cm maximum pour Spencer-Jones & Wade, (1986)) et sont bordées d'une large bande membraneuse.

Le lobe supérieur possède une cavité dans sa face inférieure, qui héberge une cyanophycée : *Anabaena azollae*. Le lobe inférieur non coloré est de structure scarieuse, et est supposé absorber de l'eau et des nutriments dissous, ce qui compense le faible développement des racines d'*Azolla* (Sculthorpe, 1967).

Les feuilles sont alternées, et se superposent en recouvrant la tige. Les frondes sont pennées. Chacune des feuilles est divisée en 2 lobes. Le lobe supérieur (lobe dorsal) est épais, de couleur verte, et flotte à la surface de l'eau, tandis que le lobe inférieur (ou lobe ventral) est plus fin, sans coloration, et en contact avec l'eau dans sa partie basse. Le lobe supérieur contient des cavités dans lesquelles vivent des Cyanobactéries du genre *Anabaena* (Cook, 1990a).

C'est une plante verte, qui peut se colorer en rouge par des anthocyanes situés dans les lobes supérieurs des feuilles. Ceux-ci se développent à forte luminosité lorsqu'il fait froid (Jahns, 1989 ; Ashton & Walmsley, 1976). La couleur rouge prise par *Azolla* serait liée à un manque de phosphore dans l'eau pour certains auteurs. D'autres ont remarqué qu'*Azolla* prenait une couleur rouge une fois soumise à de forts éclaircissements, mais qu'elle gardait sa couleur verte si elle restait dans l'ombre (Lumpkin & Plucknett, 1980).

Les variations de durée de photopériode n'influent pas sur la synthèse d'anthocyanes. De même, cette synthèse peut se produire en présence ou en absence d'*Anabaena*. Certains facteurs inhibiteurs de la photosynthèse, tels que les dommages créés par les insectes, un fort pH ou une faible température associée avec l'arrivée de l'hiver, limiteraient l'utilisation de fortes lumières par la fougère et entraîneraient la formation d'anthocyanes. Durant les périodes de stress, les anthocyanes protégeraient l'appareil photosynthétique des dommages créés par une trop forte intensité lumineuse, en absorbant la lumière et en la convertissant en chaleur (Lumpkin & Plucknett, 1980).

Les racines n'ont pas de poils absorbants.

• Différences entre *Azolla filiculoides* et *Azolla caroliniana* :

- *Azolla caroliniana* est vert plus foncé (Pieterse & al., 1977).
- A l'automne, *Azolla filiculoides* prend une couleur rouge "pur", alors qu'*Azolla caroliniana* prend une coloration rouge-brun (Pieterse & al., 1977).
- le nombre de cellules formant les trichomes à la surface du lobe supérieur des frondes est différent : 1 pour *Azolla filiculoides*, et 2 empilées pour *Azolla caroliniana* (Pieterse & al., 1977).
- les glochidies ne sont pas cloisonnées chez *Azolla filiculoides* (Corillion, 1994).
- la structure de la surface des mégaspores : chez *Azolla filiculoides*, des groupements de poils fins et dispersés sont situés sur des protubérances d'environ 30 µm de large, dont certains semblent provenir de l'intérieur de ces protubérances. Une ceinture équatoriale est pré-



sente tout autour de la macrospore. Chez *Azolla caroliniana* on peut observer une masse étalée, ainsi que des papilles de 3 à 4 μm de large qui émergent entre les poils, et l'absence de ceinture équatoriale.

Reproduction et propagation

• Reproduction sexuée

L'appareil reproducteur est constitué de microsporocarpes (mâles) et de macrosporocarpes (femelles) existant sur le même individu (espèce monoïque).

Dans les conditions favorables, les mégaspores germent pour donner des gamétophytes femelles qui portent des archégonies. Les microspores vont germer pour donner des prothalles mâles qui produiront des anthéridies. Ces dernières vont libérer des anthérozoïdes qui vont aller féconder les oospores sous l'eau, dans l'archégonie. L'embryon se développe dans le mégasporocarpe et le jeune sporophyte pousse à travers l'indusie.

• Reproduction végétative

Elle s'effectue par fragmentation. Celle-ci est facilitée par la présence d'une couche d'abscission qui se développe au point d'attache entre la racine et le rameau (Peters & al., 1982).

• Autres moyens de propagation

Comme d'autres petites plantes de surface, les *Azolla* s'accrochent facilement aux pattes et au plumage des oiseaux d'eau qui les emportent vers de nouveaux milieux. Il en est de même pour les petits mammifères et les amphibiens, et peut-être même pour certains insectes aquatiques : *Dytiscus* et *Notonecta*. Ces plantes sont aussi transportées par le bétail qui vient boire, les outils agricoles ou les bateaux (Sculthorpe, 1967).

Association symbiotique : assimilation d'azote atmosphérique

Les plantes sont incapables de fixer l'azote de l'air. Il faut que ce dernier ait été transformé en ammonium ou en nitrate. Cependant, quelques espèces vivent en association symbiotique avec des micro-organismes, qui eux, ont la faculté d'assimiler l'azote sous forme diatomique gazeuse. C'est le cas des légumineuses qui vivent en association avec des bactéries (notamment *Rhizobium*), et pour *Azolla*, qui vit en symbiose avec une algue bleue : *Anabaena azollae* Strasb. Il arrive que la fougère ne vive pas en association avec l'algue, mais ce cas est très rare (Lumpkin & Plucknett, 1980). Cette algue peut fixer l'azote atmosphérique dans ses hétérocystes. La fougère procure nutriments et protection à l'algue, et l'algue fournit de l'azote fixé, probablement sous forme d'ammoniaque, à *Azolla*. Selon certains auteurs, elle pourrait aussi fournir la fougère en substances de croissance. L'assimilation de l'azote fourni par l'algue est plus efficace que l'assimilation effectuée par la fougère à partir du milieu (Ashton & Walmsley, 1976). Bien que la fougère soit capable d'extraire de

l'azote dans son environnement, l'algue symbiote est capable de fournir tout l'azote nécessaire à l'association (Lumpkin & Plucknett, 1980). D'autre part il a été prouvé, (Huneke, 1933 in Anagnostidis & al., 1988), qu'*Azolla* cultivée en absence de son symbiote ne produisait plus de spores, présentait une croissance végétative lente, et était plus sensible aux attaques fongiques.

Azolla est de plus en plus utilisée comme engrais vert dans les rizières de nombreux pays (Peters & al., 1982), puisqu'employer *Azolla* revient moins cher que l'usage des engrais chimiques (Zimmerman, 1982). L'azote contenu dans *Azolla* représente entre 2 et 6 % du poids sec de la plante (Lumpkin & Plucknett, 1980 ; Zimmerman, 1982 ; Buckingham & al., 1978 in Zimmerman, 1982 ; Buckingham & al., 1977 in Lumpkin & Plucknett, 1980 ; Subudhi & Singh, 1977 ; Peters & al., 1982).

La décomposition d'*Azolla* est "lente, assurée et graduelle", ce qui fait d'elle un engrais vert intéressant (Lumpkin & Plucknett, 1980).

La production de riz est encore plus importante si l'on procure aux cultures à la fois de l'engrais chimique et des apports d'*Azolla* (Basavana Gowd & al., 1980).

Azolla-Anabaena est la seule association plante-cyanobactérie connue pour avoir des implications agronomiques (Peters & al., 1982).

Autres utilisations

En plus d'être un excellent engrais vert, *Azolla* sp. a d'autres applications notamment comme :

- **Nourriture pour animaux** : elle est constituée pour plus de 23 % par des protéines, et son coefficient de digestion est supérieur à celui de la luzerne, ce qui rend son utilisation intéressante pour l'alimentation bovine (Buckingham & al., 1978),.
- **Traitement des eaux riches en nutriments** : *Azolla* possède l'avantage de posséder une forte capacité d'assimilation du phosphore, contrairement à d'autres espèces, et de pouvoir vivre dans les eaux à faible teneur en azote. Reddy (1987) préconise l'utilisation d'*Azolla caroliniana* dans le traitement des eaux ménagères.
- **Contrôle des mauvaises herbes dans les rizières** : La présence d'*Azolla* dans les rizières empêche la prolifération de mauvaises herbes, de par l'écran qu'il oppose à la pénétration de la lumière (Satapathy & Singh, 1985).
- **Contrôle des populations de moustiques** : Appelée "mosquito fern" en anglais, *Azolla* empêche les moustiques de venir déposer leurs œufs, et empêche les larves de moustique de venir respirer à la surface. Cependant, il est difficilement utilisable dans les contrées trop chaudes (Lumpkin & Plucknett, 1980 ; Kumar & al., 1983).
- **Production de biogaz** : *Azolla* contient une forte proportion de protéines et de graisses, garantes d'une très bonne production de méthane (Kumar & al., 1983).

Azolla

Biomasses

Azolla filiculoides est une plante très prolifique qui peut doubler son poids tous les 3 à 7 jours (Riemer, 1984 ; Talley & al. in Lumpkin & Plucknett, 1980). Peters & al. (1982), observent qu'en 20 jours, le poids sec obtenu par hectare est de 1700 kg, ce qui correspond à 52 kg d'azote à l'hectare. Talley & Rains (1980) observent une biomasse maximale de 93 kg d'azote par hectare au mois d'avril (en Californie). Lumpkin & Plucknett (1980) mesurent des biomasses de 1,8 à 2,57 tonnes de poids sec par hectare (58 à 105 kg d'N/ha), et 3 tonnes de poids sec/ha (90 kg d'N/ha) au Danemark (52 kg d'N/ha après 35 jours en conditions naturelles).

Ces données sont probablement des maximums, car des mesures récentes réalisées dans le Marais Breton (Loire-Atlantique) donnent un ordre de grandeur de biomasse d'environ 50 g de poids sec par m² (soit 500 kg par hectare), pour une couverture totale du fossé étudié (données non publiées).

REPARTITION

Type de milieu

Azolla affecte les milieux peu courants ou stagnants.

Cette espèce occupe les étangs, les mares, les chenaux, les bras de décharge, les gravières (Dutartre & Capdevielle, 1982), dans les eaux mésotrophes à eutrophes, souvent saumâtres (Haslam & al., 1982).

Compte tenu de sa petite taille et de sa facilité d'entraînement à la surface, elle se développe très rarement en masse sur de grandes superficies d'un seul tenant dépassant un ordre de grandeur de l'hectare, et seulement dans des milieux très protégés des vents. Elle peut en revanche occuper des portions significatives de petits plans d'eau et de milieux aquatiques stagnants ou à faible courant, comme les fossés de drainage ou d'irrigation, pouvant même en couvrir toute la surface.

Répartition géographique mondiale

Avant d'être dispersée par l'homme, *Azolla filiculoides* était endémique du sud de l'Amérique latine jusqu'à l'ouest de l'Amérique du nord, incluant l'Alaska (Lumpkin & Plucknett, 1980). Dans la deuxième moitié du XIX^{ème} siècle, quelques individus ont été introduits dans les jardins botaniques d'Europe de l'ouest, à partir desquels ils ont conquis les eaux environnantes.

Azolla se rencontre dans le sud de l'Irlande, l'ouest, le centre et le sud de l'Europe (Haslam & al., 1982), en Amérique tropicale et tempérée (Corillion, 1994), et en Australie, Nouvelle-Zélande et Japon (Ortscheit, 1975). Des forages effectués aux Pays-Bas ont révélé la présence d'*Azolla filiculoides* sur le continent européen à l'époque interglaciaire de Mindel-Riss, puisque des macrospores fossiles ont été retrouvés. Cette espèce a ensuite disparu, pour réapparaître il y a environ 100 ans en Europe (Ortscheit, 1975).

Répartition géographique en France

Hormis dans les zones de montagne et dans le Sud-Est, cette espèce est relativement bien répartie sur l'ensemble du territoire français, du Sud-Ouest jusqu'en Alsace. Elle est fréquente dans les plans d'eau de toutes dimensions, dans les réseaux de fossés aux débits estivaux faibles ou nuls et dans les zones humides. Elle ne présente pas systématiquement de forts développements : elle peut rester très discrète, sous forme de frondes isolées, souvent abritées des vents et des mouvements des eaux dans les formations d'hélophytes des rives.

Nuisances

Du fait de son association avec une algue, *Azolla* peut se propager dans des eaux dont la concentration en azote est limitante pour la croissance d'autres espèces végétales. De plus, il forme un tapis dense à la surface de l'eau, qui empêche la captation de rayons lumineux par les espèces immergées sous-jacentes (Peters & al., 1982).

Sous les tapis d'*Azolla*, la sédimentation des matières organiques est augmentée. Sous les développements d'*Azolla*, les concentrations de phosphore, de manganèse, de fer et d'azote augmentent à cause de la décomposition de la couche inférieure (*Azolla* peut se développer sur plusieurs couches superposées), ou à cause de leur libération par les sédiments. De plus, le film joue un rôle d'écran vis-à-vis du passage de l'oxygène de l'air dans l'eau. Les processus de décomposition sont alors favorisés et des conditions d'anaérobiose peuvent se développer (Ashton & Walmsley, 1976). Sous ces tapis denses, l'écosystème ne contient que des organismes très résistants. Le milieu est entre autre défavorable au développement de poissons.

Lorsqu'elle colonise les eaux libres, *Azolla* peut former des tapis denses et épais à la surface de l'eau. Sur ces tapis peuvent alors se développer des plantes terrestres, ce qui contribue à la diminution des surfaces en eau libre. Sur le territoire français, les développements de cette espèce sont généralement très localisés et ne causent donc que des désordres limités, principalement dans certains réseaux de fossés en zones humides.

Les tapis d'*Azolla* sont sensibles à l'action du vent et du courant qui entraînent leur fragmentation. Si les *Azolla* fragmentées ne supportent pas les fortes intensités lumineuses et meurent rapidement, les sporocarpes, eux, se fragmentent difficilement et sont donc une source d'infestation importante.

Sculthorpe (1967) relate qu'en 1880, le responsable du jardin botanique de Bordeaux a noté l'invasion des étangs de la région par *Azolla filiculoides* (*Azolla caroliniana* était présente depuis 1879). La multiplication d'*Azolla filiculoides* était si rapide qu'elle menaçait d'extinction d'autres plantes flottantes telles qu'*Hydrocharis*, *Lemna* et *Salvinia natans*.

Comme nous l'avons déjà indiqué, les nuisances restent généralement localisées, mais elles peuvent prendre des



proportions notablement plus importantes lors de la conjonction de facteurs favorables : c'est par exemple le cas d'une invasion de la rivière Guadiana au Portugal en 1993 (Carrapico & al., 1996). Les débits estivaux très faibles, les teneurs élevées en phosphore de ce cours d'eau s'écoulant depuis l'Espagne vers la région d'Algarve ont permis l'invasion d'une partie notable du cours d'eau, déclenchant des opérations de contrôle de cette biomasse. Avec la disparition ultérieure des frondes d'*Azolla*, ces nuisances ont cessé, mais les auteurs insistent sur les besoins en informations fiables et en formation du public dans ce domaine.

ECOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Température

Azolla filiculoides croît sous des températures allant de 5 à 45°C. Sa température optimale est de 27,5°C pour Ashton & Walmsley (1976), et de 22 °C pour Watanabe & Berja (1983), température à laquelle le taux de croissance et la production de biomasse est maximale. La formation de sporocarpes a lieu entre 17 et 35°C. Elle est optimum pour une température de 27 °C et un pH compris entre 8,5 et 10 (Ashton, 1977). Watanabe & Berja (1983) ont obtenu une biomasse moyenne de 1450 g de matière fraîche par m² en deux semaines, pour une température de culture de 22°C. Cette moyenne chutait à 430 g de matière fraîche par m² pour une température de 33°C.

Lors d'une étude menée sur 4 espèces d'*Azolla*, Watanabe & Berja (1983) ont montré qu'*Azolla filiculoides* est l'espèce qui apprécie le plus les basses températures. La séquence de tolérance des espèces vis-à-vis des fortes températures est : *Azolla mexicana* > *A. pinnata* > *A. caroliniana* > *Azolla filiculoides*. Selon Lumpkin & Plucknett (1980), *Azolla filiculoides* supporte des températures allant jusqu'à -5°C. Cette tolérance au froid augmente avec le pH, et est maximale entre pH = 8 et pH = 10.

Les températures élevées sont plus néfastes sur les populations surpeuplées (stade de croissance stationnaire des plantes), que sur les populations en phase de croissance active. Pour une utilisation agronomique d'*Azolla*, une récolte continue est donc conseillée en période chaude, avant que les populations ne soient trop importantes.

• pH

Azolla peut vivre entre des pH de 3,5 et 10, la zone de croissance optimale se situant entre pH = 4,5 et pH = 7. La fixation d'azote décroît à la neutralité (Lumpkin & Plucknett, 1980).

• Intensité lumineuse

Le taux de croissance relative, et l'activité de la nitrogénase d'*Azolla filiculoides* sont maximaux pour un éclaircissement égal à 50 % de l'éclaircissement solaire (de 40 à

57,5 kLux). Au-delà, l'activité nitrogénase diminue quand l'intensité lumineuse augmente (Lumpkin & Plucknett, 1980).

• pH et intensité lumineuse

Azolla filiculoides présente une croissance maximale :

- pour un pH bas égal à 5 lorsqu'elle est faiblement éclairée (15 000 lux),
- ou pour un pH élevé de 9 ou 10, lorsqu'elle est soumise à un éclaircissement puissant (60 000 lux).
- pour un éclaircissement supérieur à 60 000 lux, la croissance de la plante est inhibée pour tout pH.

L'éclaircissement solaire se situe entre 80 000 et 115 000 lux. *Azolla* affecte donc plus particulièrement les milieux un peu ombragés (Ashton & Walmsley, 1976).

Le taux de croissance de la fougère aquatique est maximal pour une photopériode de 14 heures.

La formation de sporocarpes n'a lieu que pour une photopériode supérieure à 8 heures d'éclaircissement. Cependant les couches d'*Azolla* situées dans la partie inférieure du tapis sont plus susceptibles de former des sporocarpes, puisqu'elles sont à l'abri de la lumière directe (Ashton, 1977).

• Courant

Une perturbation physique entraîne la dissociation des petites feuilles d'*Azolla*. Dans cet état, la croissance de la plante est ralentie, ainsi que le taux de fixation de l'azote. Dans les plans d'eau bien exposés où l'action du vent et des vagues est puissante, la croissance de la fougère sera donc faible, et le développement de tapis denses impossible (Ashton & Walmsley, 1976). Ashton (1977) souligne que la fragmentation de la fougère sous l'action du vent et des vagues diminue la résistance de celle-ci aux températures froides.

Selon Ortscheit (1975), qui résume des observations faites durant 25 ans sur les populations d'*Azolla filiculoides* dans le bassin du Rhin, les années de fort développement de l'espèce ont été marquées par la réunion de facteurs hydrologiques et climatiques :

- une crue hivernale normale amenant une nouvelle charge eutrophisante à chaque saison,
- absence d'oscillations de crues et décrues brutales durant l'été qui provoquent une évacuation mécanique d'*Azolla* en début de saison,
- une saison estivale chaude, de maximum thermique 25 °C pour une moyenne nyctémérale de la température de l'eau de 20 °C minimum.

Plusieurs auteurs préconisent de cultiver *Azolla* dans une eau de faible profondeur. Ainsi, la fougère n'est pas sujette à l'action du vent et des vagues ; de plus, si ces racines peuvent frôler la surface du sol, elle est moins tributaire du manque de nutriments de l'eau (Lumpkin & Plucknett, 1980).

Azolla

PARAMETRES CHIMIQUES

Lors d'une étude effectuée en Colombie, Zimmerman (1982) ayant procédé à des analyses d'eau en a conclu que les variations de la quantité de nutriments présente dans l'eau, ainsi que son pH, ne pouvaient pas expliquer seule le fait qu'*Azolla* soit présente ou absente sur un site.

- **Nitrate**

La production de sporocarpes augmente quand la concentration en nitrate de l'eau croît. Elle est maximale pour une concentration de 1 mg/l de NO_3^- . A 10 mg/l, la production de sporocarpes est inhibée (Ashton, 1977).

- **Phosphore**

Le phosphore est un facteur limitant de la croissance d'*Azolla*, qui doit être fourni de façon continue à la fougère pour une bonne croissance. Cependant, la quantité de

phosphore minimale nécessaire à la croissance de la fougère est inconnue. Des apports en phosphate dans la culture d'*Azolla* permettent une augmentation de la production d'azote dans sa biomasse (Lumpkin & Plucknett, 1980).

- **Oligo-éléments**

Les oligo-éléments tels que le fer, le cobalt et le molybdène sont indispensables pour une bonne fixation de l'azote. Ils doivent donc être présents en quantité suffisante dans le milieu. Le vanadium (V) et le tungstène (W) peuvent à l'occasion remplacer le molybdène (Moore, 1969).

- **Salinité**

Le taux de croissance d'*Azolla* décroît quand la salinité de l'eau augmente. Aux environs d'1,3 % de sel, la croissance d'*Azolla* cesse.

B I L A N

- *Azolla* est susceptible de se développer dans toutes les eaux méso-eutrophes, pour peu qu'elles soient relativement stagnantes.
- *Azolla* vit en association symbiotique avec une Cyanobactérie : *Anabaena azollae* Strasb. C'est la seule association plante-Cyanobactérie ayant des implications agronomiques : grâce à son symbionte, *Azolla* peut assimiler l'azote atmosphérique, qu'il relargue dans le milieu à sa mort. Il peut ainsi se développer dans les milieux pauvres en azote.
- Sa propagation est très rapide, et s'effectue principalement de façon végétative par fragmentation. En conditions idéales, *Azolla* peut former des tapis denses à la surface de l'eau, empêchant la pénétration de la lumière et les échanges de gaz, ce qui nuit au développement des espèces submergées.
- En cas de prolifération intense de l'espèce (qui se développe alors sur plusieurs épaisseurs), des conditions d'anaérobiose peuvent résulter de son occupation de la surface de l'eau.



LES HELOPHYTES

Phragmites australis

***Typha latifolia* L.**

***Typha angustifolia* L.**

***Scirpus lacustris* L.**

***Sparganium erectum* L.**

***Phalaris arundacea* L.**

***Glyceria maxima* (Hart.) Holm**

LES HELOPHYTES

Les hélophytes sont des végétaux qui développent des appareils végétatifs ou reproducteurs totalement aériens et gardent un appareil souterrain dans un substrat vaseux gorgé d'eau, voire totalement submergé. Certains comme *Scirpus lacustris*, commencent leur cycle à l'état submergé puis développent un appareil aérien. D'autres en revanche développent leurs appareils aériens dès le début de leur cycle (Montégut, 1987).

Les hélophytes colonisent ainsi les bords des cours d'eau et constituent les ceintures végétales périphériques des étangs, des plans d'eau...

Nous n'avons pas réellement recensé de cas de "prolifération" d'hélophytes en France. Il apparaît même que plusieurs formations ou groupements hélophytiques sont en régression dans notre pays (et en Europe), comme les

phragmitaies, typhaies, glycériaies, scirpaies et sparganiaies (B. Delahaye au PNR Nord-Pas-de-Calais, communication personnelle ; Robin, 1994). Néanmoins, les hélophytes peuvent à certains endroits provoquer certaines gênes et il est intéressant de préciser certains facteurs de leur développement.

Les espèces présentées sont :

- le roseau commun (*Phragmites australis*)
- la massette à larges feuilles et la massette à feuilles étroites (*Typha latifolia* et *Typha angustifolia*)
- le jonc des chaisiers (*Scirpus lacustris*)
- le rubanier rameux (*Sparganium erectum*)
- la baldingère (*Phalaris arundinacea*)
- la glycérie aquatique (*Glyceria maxima*)

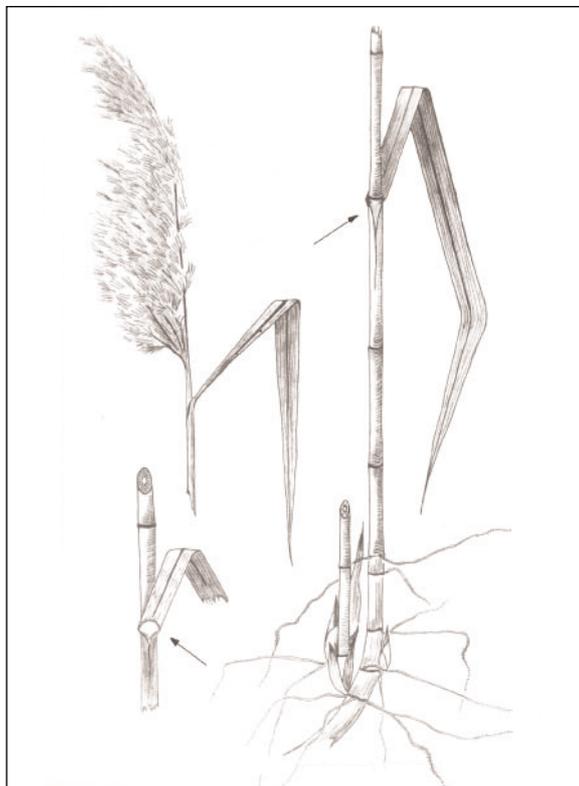


**PHRAGMITES AUSTRALIS (CAV.)
TRIN. EX ST.
ROSEAU COMMUN**

**TYPHA LATIFOLIA L.
MASSETTE A LARGES FEUILLES**

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des POACEES, Genre *Phragmites*



(D'après Dethioux, 1989)

Morphologie

- Plante semi-aquatique
- Robuste rhizome blanchâtre
- Hauteur : 1 à 3 m
- Feuilles vert glauque, plates, raides
- Ligule remplacée par des poils
- Espèce sociale montrant de nombreuses pousses alignées, persistant longtemps à l'état desséché pendant la mauvaise saison

Biologie, écologie

- Multiplication par des rejets, propagation par graines
- Eaux calmes ou dormantes, jusqu'à 1 m de profondeur
- Eaux alcalines, mésotrophes à eutrophes

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des TYPHACEES, Genre *Typha*



(D'après Dethioux, 1989)

Morphologie

- Plante semi-aquatique
- Rhizome robuste
- Hauteur : 1 à 2 m (2,5 m)
- Feuilles vert glauque, très longues (plus que la tige), larges de 1 à 2 cm
- Inflorescence mâle supérieure, blanchâtre, contiguë ou presque avec l'inflorescence femelle inférieure, brunâtre
- Espèce persistant longtemps à l'état desséché pendant la mauvaise saison

Biologie, écologie

- Se perpétue par graines et extension des rhizomes
- Fossés et bords d'eaux stagnantes ou faiblement courantes, jusqu'à 0,5-1 m de profondeur
- Eaux eutrophes

Hélophytes

***TYPHA ANGUSTIFOLIA* L.** MASSETTE A FEUILLES ETROITES

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des TYPHACEES, Genre *Typha*



(D'après Dethioux, 1989)

Morphologie

- Plante semi-aquatique
- Rhizome robuste
- Hauteur : 1 à 2 m (2,5 m)
- Feuilles vert glauque, très longues (plus que la tige), moins larges que chez *Typha latifolia* (1cm)
- Inflorescence mâle supérieure, blanchâtre, quelque peu distante de l'inflorescence femelle inférieure, brunâtre
- Espèce persistant longtemps à l'état desséché pendant la mauvaise saison

Biologie, écologie

- Se perpétue par graines et extension des rhizomes
- Fossés et bords d'eaux stagnantes ou faiblement courantes
- Eaux souvent pauvres en calcaire, éventuellement saumâtres, mésotrophes à eutrophes

***SCIRPUS LACUSTRIS* L.** JONC DES CHAISERS

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des CYPERACEES, Genre *Scirpus*



(D'après Dethioux, 1989)

Morphologie

- Plante semi-aquatique
- Rhizome noir, puissant
- Hauteur : 1 à 2 m (3 m)
- Tige cylindrique verte avec des feuilles peu nombreuses, entourant la base de la tige
- Inflorescence brunâtre au sommet de la tige, akènes à bec court

Biologie, écologie

- Multiplication végétative par bourgeonnement et morceaux de rhizomes transportés par le courant
- Milieu stagnant ou faiblement courant, jusqu'à 3 m de profondeur
- Eaux généralement calcaires, mésotrophes



SPARGANIUM ERECTUM L. RUBANIER RAMEUX

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des POACEES, Genre *Sparganium*



(D'après Dethioux, 1989)

Morphologie

- Plante semi-aquatique
- Hauteur : 0,3 à 1 m (2 m)
- Feuilles triquêtes à la base, longues et dressées
- Inflorescence ramifiée, composée de plusieurs capitules arrondis
- Fruits réunis en boules, plus ou moins anguleux, de 4 mm de large, brusquement rétrécis en bec court

Biologie, écologie

- Propagation par des morceaux de rhizomes transportés par le courant, graines
- Fossés, bords d'eaux stagnantes ou courantes, jusqu'à 1 m de profondeur
- Eaux généralement calcaires, parfois saumâtres, mésotrophes à eutrophes

PHALARIS ARUNDICEA L. BALDINGERE

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des POACEES, Genre *Phalaris*



(D'après Dethioux, 1989)

Morphologie

- Plante semi-aquatique
- Espèce à rhizome moyennement long
- Hauteur : 0,5 à 1,5 m
- Feuilles plates, rudes sur les bords, larges de 6 à 18 mm, longuement atténuées en pointe au sommet
- Ligule ovale allongée
- Inflorescence terminale rameuse
- Plante formant des touffes vertes et robustes, persistant longtemps pendant la mauvaise saison en devenant beige clair

Biologie, écologie

- Multiplication par rejets de rhizomes et propagation par graines
- Fossés, bords d'eaux stagnantes ou courantes à niveau variable
- Eaux mésotrophes à eutrophes

GLYCERIA MAXIMA (HART.) HOLM GLYCERIE AQUATIQUE

Systematique

PHANEROGAMES, Classe des MONOCOTYLEDONES
Famille des POACEES, Genre *Glyceria*



(D'après Dethioux, 1989)

Morphologie

- Plante semi-aquatique
- Rhizome fort
- Hauteur : jusqu'à 2 m
- Feuilles vert franc, larges de 10 à 20 mm, longues de 25 à 60 cm, rudes sur les bords, avec un sillon central et une extrémité carénée
- Ligule tronquée apiculée
- Inflorescence rameuse et fournie

Biologie, écologie

- Multiplication par graines et propagation par les nombreuses ramifications des rhizomes
- Fossés, bords d'eaux stagnantes ou courantes, jusqu'à 1 m de profondeur
- Eaux généralement calcaires, eutrophes voire polluées



LES HÉLOPHYTES

BIOLOGIE

Reproduction, propagation et cycle saisonnier

Les espèces étudiées se multiplient et se propagent par graines, par le développement de leurs rhizomes ou par le développement d'un bourgeon né à la base de la tige aérienne (Dethioux, 1989).

La germination des graines se fait préférentiellement dans la zone de transition entre la terre et l'eau (Clevering & al., 1996) ou dans la zone non immergée en permanence (Coops & al., 1994).

Certaines espèces s'installent en eaux profondes dans lesquelles elles mènent une vie d'hydrophyte au cours de l'hiver et du premier printemps, en développant des tiges et des feuilles aquatiques (comme *Sparganium erectum*), puis développent un appareil aérien comportant les inflorescences. Les appareils aériens persistent tout l'hiver en se dégradant lentement (Montégut, 1987).

En plan d'eau, l'expansion de la ceinture héliophytique par dispersion des graines et extension des rhizomes a lieu vers de plus grandes profondeurs par piégeage de vase, de matière organique (Granéli, 1989 ; Coops & al., 1994). Il s'agit du phénomène naturel d'atterrissement.

Biomasses

Les héliophytes peuvent largement dépasser les biomasses moyennes rencontrées pour les hydrophytes et atteindre la dizaine de kilos de matières sèches pour la plante entière, dont par exemple pour *Phalaris arundinacea*, 66 % de parties aériennes (Dubois, 1994).

REPARTITION

Type de milieu

Les héliophytes se développent au bord des cours d'eau aux eaux calmes, au bord des étangs, des plans d'eau, sur la berge au contact de l'eau (comme *Phalaris arundinacea*), ou dans l'eau peu profonde (Montégut, 1987 ; Dethioux, 1989).

Nuisances

Dans une enquête préliminaire sur les nuisances occasionnées par les plantes aquatiques en France, Dutartre (1988a) estime que la part relative des héliophytes (entre autres) est plus faible que pour d'autres types de plantes. Les nuisances que peuvent causer les héliophytes peuvent être des problèmes d'accès au plan d'eau (Robin, 1994), ou son comblement naturel, qui engendre une diminution de la production piscicole, ou une gêne à la baignade et à la navigation (Desmoulins, 1987).

ECOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Niveau de l'eau

Même si la profondeur limite l'expansion de la ceinture héliophytique, les héliophytes peuvent pousser dans une vaste gamme de profondeurs car leurs tissus photosynthétiques se situent au-dessus de l'eau et il existe à l'intérieur de la plante un transport efficace des gaz permettant le fonctionnement de la plante (Coops & al., 1994 ; Weisner & Strand, 1996).

Les héliophytes semblent en revanche plus sensibles aux variations du niveau de l'eau. Ainsi, selon Klimesova (1994), les conditions hydrologiques après la germination des graines contrôlent la régénération des populations de nombreuses espèces.

Le facteur variation du niveau de l'eau intervient de même ultérieurement sur le développement de la plante, mais ceci en relation avec les caractéristiques du substrat. Il convient donc d'étudier conjointement ces deux facteurs (cf caractéristiques chimiques du substrat page suivante).

Agitation du milieu, courant (Coops & al., 1994)

L'agitation du milieu a un effet négatif sur la photosynthèse et sur le transport des gaz à l'intérieur des héliophytes, limitant ainsi leur développement. Il existe deux types d'adaptation à l'agitation du milieu chez ce type de végétaux :

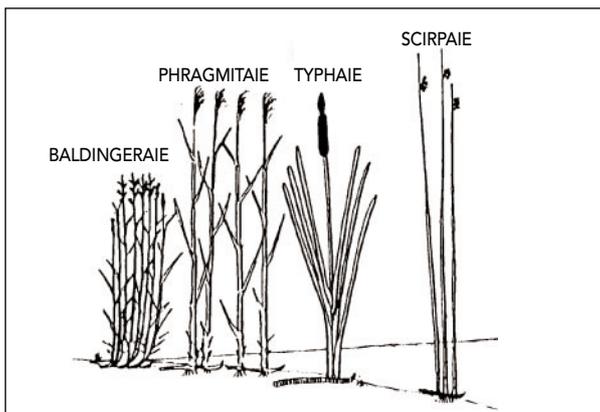
- héliophytes à structure flexible (exemple : *Scirpus lacustris*)
- héliophytes à structure rigide (exemple : *Phragmites australis*)

En plan d'eau, l'agitation du milieu dépend en partie de la profondeur : elle est plus forte en eau profonde, et baisse lorsqu'on s'approche de la rive (par perte d'énergie des vagues). Grâce à sa structure plus souple, *Scirpus lacustris* est plus adapté à l'action des vagues que *Phragmites australis*, et on le rencontre ainsi à des profondeurs plus importantes.

La baisse de l'agitation du milieu favorise donc l'implantation des héliophytes, mais néanmoins, si le milieu est trop calme, il se produit une accumulation de vase et de matière organique gênant le développement des plantes.

On peut ainsi résumer la disposition des espèces selon la profondeur par le schéma suivant (Montégut, 1987 ; Weisner, 1993 ; Van den Brink & al., 1995 ; Coops & Van der Velde, 1995).

Hélophytes



PARAMETRES CHIMIQUES (SUBSTRAT)

Les hélophytes ont de grandes capacités à exploiter les substrats enrichis en nutriments, en augmentant fortement leur biomasse produite et en concentrant ces nutriments dans leurs tissus. Par exemple, on peut les utiliser pour traiter des zones de rejets d'effluents urbains (Ulrich & Burton, 1985 ; Jordan & al., 1990).

Au niveau national, depuis près de deux décennies, des expérimentations et des suivis de lagunes à macrophytes ont permis de préciser les capacités de traitement d'effluents domestiques, généralement sur de petites unités, sans que cette technique ne se développe de manière très importante.

Lorsque les sédiments sont enrichis par de la matière organique, ils se caractérisent par des conditions anoxiques. Les hélophytes peuvent s'y développer car leur partie aérienne fournit l'oxygène aux racines grâce à un mécanisme de transport. Cette adaptation n'est possible que si la plante n'est pas totalement submergée pendant une longue période. C'est pourquoi une augmentation de la richesse du sédiment se traduit par une augmentation de la taille des plantes, afin de pouvoir émerger en cas d'une éventuelle crue.

CAUSES DE DECLIN

Les causes de déclin des espèces hélophytiques étudiées sont multiples :

Causes mécaniques (Sukopp & Markstein, 1989 ; Cizkova-Koncalova & al., 1992)

Le développement des loisirs nautiques (baignade, navigation de plaisance) est une cause de la régression des peuplements hélophytiques, les végétaux étant coupés pour avoir accès à l'eau. C'est également le cas aux alentours des postes de chasse au gibier d'eau installés sur les bordures de nombreux plans d'eau. Le développement du nautisme crée une agitation du milieu défavorable au développement des hélophytes. Le broutage par les chevaux et les bovins est aussi susceptible de réduire leur peuplement.

Causes chimiques

Chez *Phragmites australis*, l'augmentation du niveau trophique (en particulier l'augmentation de la disponibilité en azote) conduit à une diminution de la mise en réserve de sucres dans les organes de stockage, ce qui rend les plantes plus vulnérables. Cette augmentation de la disponibilité en azote diminue également la distribution de sucres vers les tissus de soutien. Les plantes sont plus longues, plus fines et moins résistantes à l'agitation du milieu, et enfin les tiges sont plus vulnérables aux parasites comme *Hyalopterus pruni* Geoffroy (Ksenofontova, 1989 ; Cizkova-Koncalova & al., 1992).

L'eutrophisation des milieux aquatiques conduit à des blooms algaux de Cyanophycées, responsables d'une diminution de la transparence de l'eau, d'une diminution de l'oxygène présent au fond de l'eau et du potentiel rédox à la surface du sédiment, ce qui nuit au développement de ces végétaux (Yamasaki, 1993).

Enfin, la manipulation des niveaux d'eau associée à l'eutrophisation intervient également dans la régression des hélophytes. On a vu que ce type de végétaux pouvait supporter les conditions anoxiques du sédiment, à condition de pouvoir émerger. Or le fait de stabiliser les niveaux d'eau revient à augmenter son niveau moyen (Réa, 1996), et les végétaux ne peuvent plus supporter l'anoxie. Leur développement est alors limité.

B I L A N

Les espèces hélophytiques présentées ne posent pas de réels problèmes de prolifération en France. Elles peuvent certes créer des gênes locales pour l'accès au milieu aquatique, mais on ne peut pas mettre en évidence une augmentation de leur développement ces dernières années. Au contraire, on assiste plutôt à des régressions.

Ainsi, à la différence de plantes rivulaires introduites comme la Renouée du Japon qui profite de l'anthropisation des milieux pour proliférer, les hélophytes indigènes sont plutôt victimes de l'eutrophisation des rivières, des manipulations des niveaux d'eau et de l'utilisation du milieu aquatique par l'homme (loisirs, navigation...).



ESPÈCES RIVULAIRES

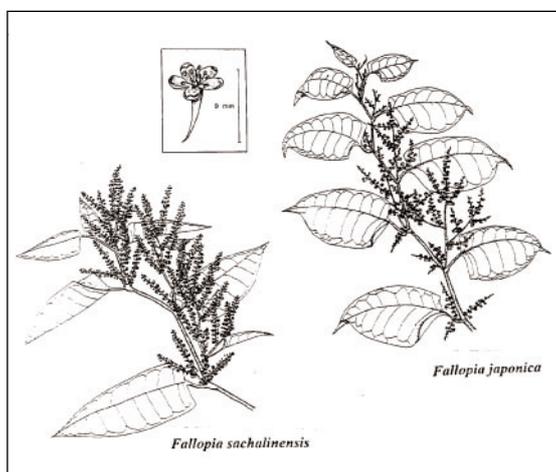
Fallopia sp.

Impatiens sp.

FALLOPIA JAPONICA **FALLOPIA SACHALINENSIS** RENOUEE DU JAPON

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des DICOTYLEDONES
Famille des POLYGONACEES, Genre *Fallopia*



Morphologie

- Plante herbacée érigée pouvant atteindre 3 m de hauteur
- Tige pigmentée de rouge, flexueuse
- Rhizome et appareil racinaire de grande taille
- Feuilles abondantes, de grande taille, à structure épaisse

Biologie, écologie

- Importance de l'hybridation entre espèces avec phénomène de polyploidie ou aneuploidie
- Fort potentiel d'expansion végétative
- Espèces introduites ayant développé des stratégies de compétiteur
- Milieux alluviaux anthropisés, le long des cours d'eau ou à proximité
- Maximum d'extension sur les berges les plus hautes (1 à 2 m au dessus de l'étiage), sur sols acides et enrichis via l'eutrophisation des eaux

BIOLOGIE

Une étude réalisée récemment (Centre de Recherches Ecologiques. Université de Metz, 1997), présente les différents taxons regroupés sous le terme de renouée du Japon, des informations de biogéographie générale, un bilan des stratégies adaptatives expliquant leur comportement compétitif, ainsi que, des éléments sur l'écologie et

les moyens de lutte contre la propagation de ces espèces dans le bassin Rhin-Meuse.

Introduction et taxonomie

Le genre *Fallopia* Andanson sensu Holub (1971) de la famille des Polygonacées est riche en formes biologiques. Il comprend des herbacées annuelles et pérennes, des taxa ligneux et des lianes. Ce genre s'appelait tout d'abord *Polygonum* (Bailey & Stace, 1992).

La taxonomie des herbacées érigées et rhizomateuses géantes appartenant au genre *Reynoutria* Houtt. a été longuement débattue. *Reynoutria* comprend deux espèces est-asiatiques *Reynoutria japonica* Houtt. (*Polygonum cuspidatum* Siebold et Zucc.) et *Reynoutria sachalinensis* (F. Schmidt ex Maxim.). Les travaux cytologiques et chromosomiques récents de Bailey & Stace (1992) ont démontré que les similarités entre les genres *Reynoutria* et *Fallopia* autorisaient la réunion de ces deux genres, en celui de *Fallopia*.

Au milieu du XIX^e siècle ont été introduits à plusieurs endroits en Europe des individus du genre *Fallopia*, comme plantes ornementales, mellifères, fourragères, fixatrices de dunes. Parmi les espèces se trouvait *Fallopia japonica* et *Fallopia sachalinensis*, qui peuvent former des hybrides entre eux. *Fallopia japonica* a été introduit en France en 1939, et la présente étude concerne essentiellement cette plante, car elle est la principale espèce invasive appartenant à ce genre.

Morphologie

F. japonica est une plante herbacée érigée pouvant atteindre une taille de 3 m. Les hybrides peuvent mesurer jusqu'à 4 m. Elle possède une tige pigmentée de rouge et très flexueuse.

C'est une espèce à rhizome de taille importante. Le système racinaire est très développé, formant un réseau dense horizontal et relativement profond, parfois au-delà de 1 m (Harper & Stott, 1966), d'une longueur de 15 à 20 m.

Le feuillage est abondant. Les feuilles sont de grande taille (5 à 12 cm de longueur, et 5 à 8 cm de largeur), à structure épaisse laissant difficilement filtrer la lumière.

La morphologie varie avec l'altitude : à haute altitude, le nombre de tiges est plus important et les feuilles sont plus petites.

Reproduction, propagation

• Reproduction sexuée

Les fleurs, pollinisées par les insectes, apparaissent tard dans la saison et sont une source de nectar complémen-



taire à une période où les fleurs se font plus rares. Les fruits mûres restent attachés à la plante-mère en hiver. Les graines sont capables de flotter, mais la persistance d'un périanthe ailé et du pédicelle suggère un mode de dispersion par le vent. Elles nécessitent une période de dormance avant de germer.

Ce mode de propagation semble courant en France alors qu'il est absent de la Grande-Bretagne. De plus l'hybride fertile existant avec la renouée de Sacchaline a des capacités compétitives (Dutartre & al., 1997a)

Un aspect particulièrement développé chez ce genre est la possibilité d'hybridation entre les espèces, avec apparition de taxons polyploïdes ou aneuploïdes lorsque les conditions deviennent plus difficiles ou que les partenaires manquent. La polyploïdie permet la création continue de nouveaux taxons très performants, une rapide conquête de l'espace et une résistance aux conditions extrêmes. Cela permet une expansion rapide et un maintien de l'espèce.

• Reproduction végétative

Chez *F. japonica*, la reproduction végétative se fait par des fragments de rhizomes : 70 % de régénération pour des segments de rhizomes de poids moyen de 4,4 g (Brock & Wade, 1992), 5 % de régénération pour des fragments de 1 cm de longueur et 0,7 g de poids frais. Les rhizomes s'allongent de façon continue et radiale par rapport à la plante-mère grâce à l'émission de bourgeons. La force de pénétration de ces racines est énorme selon Shaw (1996). Les rhizomes de *F. japonica* ont une durée de vie de 10 ans.

La reproduction végétative se fait également à partir des tissus de la tige, à raison de 3 tiges/m² en milieu humide (Brock, 1995 ; Brock & al., 1995). **Ce potentiel d'expansion végétative est favorisé lorsque les tiges de *F. japonica* sont fauchées.**

La dispersion des parties végétatives peut se faire de multiples manières. En milieu alluvial, la dispersion se fait surtout lors d'inondations, par arrachage de tiges ou transport de sédiments incluant des rhizomes lors des inondations. Elles se fait aussi par extension du système racinaire, qui produit des individus nouveaux.

Cette forme de dispersion est plus rapide que la dispersion à partir de graines, car elle ne nécessite pas de période de dormance. Elle permet également aux hybrides stériles de se maintenir pour longtemps.

La multiplication végétative explique l'extension de populations locales de zones fertiles vers des zones moins fertiles ou plus stressantes (par exemple, des bords de rives, sur les chemins ou les digues), par expansion des racines. L'attachement des individus les uns aux autres par les racines permet de nourrir les individus évoluant vers des milieux extrêmes. On peut ainsi qualifier *F. japonica* d'espèce pionnière.

Cycle saisonnier

Les rendements de la photosynthèse sont maximisés par la phénologie. En effet, le déploiement du feuillage, qui démarre très tôt, permet à la plante d'atteindre son maximum dès le début juin. L'assimilation chlorophyllienne se poursuit durant tout l'été, qui est la période où la longueur des jours, l'intensité de la lumière et les températures sont particulièrement favorables à de bons rendements photosynthétiques. Pour augmenter encore ces rendements, la plante retarde la floraison et la fructification, opérations consommant beaucoup d'énergie, à la fin de l'été, à tel point qu'elle n'arrive parfois pas à fleurir lors d'automne précoces ou en limite d'aire nordique (Grime, 1979).

Croissance

L'édification des tiges se fait à partir des réserves accumulées l'année précédente dans les rhizomes. Le rythme très rapide de croissance en hauteur de tiges (4,6 cm par jour selon les calculs de Wolf, 1971) ainsi que la croissance latérale des tiges et des racines permet aux plantes d'atteindre un plein développement en 2 mois, et d'occuper l'espace disponible dès le début du printemps, à une période où la compétition interspécifique est encore faible.

Biomasses

L'efficacité des rendements photosynthétiques se concrétise par une production de matière sèche atteignant 6 à 12 tonnes/ha pour les parties aériennes, 16 tonnes/ha pour les parties souterraines (Brock, 1995). Un tel rendement place *F. japonica* parmi les plantes herbacées les plus productives de notre flore tempérée. Mais il faut préciser que ce niveau ne peut être atteint que dans des conditions écologiques optimales pour la plante.

REPARTITION

Type de milieu

La répartition des populations de renouées asiatiques d'Europe semble directement en liaison avec les variables climatiques (Beerling, 1995).

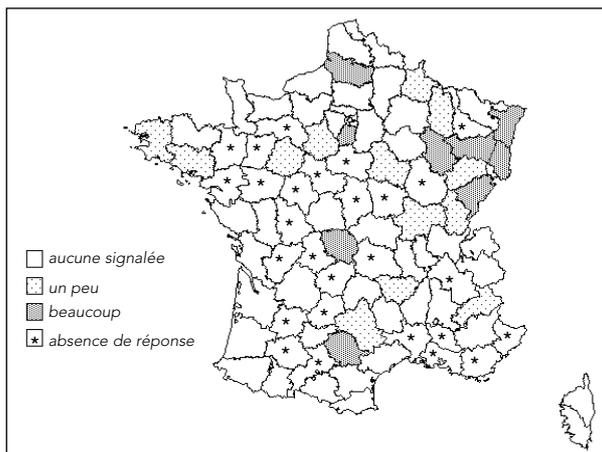
En France, *F. japonica* envahit les plaines alluviales anthropisées, le long des cours d'eau ou à proximité. Cette espèce peut même pénétrer jusque sous les saulaies et aulnaies à frêne les plus proches du lit mineur, mais pas au-delà d'une centaine de mètres, sauf si le milieu est très artificialisé.

F. japonica peut se développer jusqu'à des altitudes élevées (3776 m sur le Mont Fuji), mais ses proliférations ne sont observées qu'à basse altitude.

Répartition géographique

Cette carte, réalisée par la Direction Générale du Conseil Supérieur de la Pêche, est le résultat d'une enquête (1995) effectuée sur le territoire français.

Fallopia



(carte réalisée par la Direction Générale du C.S.P., 1995)

La situation a évolué depuis ce travail, étant donné l'extension importante de cette plante dans certaines régions, ce qui préoccupe d'ailleurs de nombreux gestionnaires. Actuellement, excepté les constats réalisés ponctuellement par des observateurs de terrain, quelques informations sont publiées :

- Dans le bassin Rhin-Meuse, les renouées montrent une extrême vitalité dans la plupart des vallées alluviales des Vosges granitiques, entre 250 et 400 m environ (vallées de la Doller, de la Thur, de la Fecht, du Giessen et de la Bruche du côté alsacien, et de la Vologne du côté lorrain). Dans ces vallées montagnardes et jusqu'au niveau des cônes alluviaux, les renouées forment des peuplements denses et quasi continus. Les invasions les plus spectaculaires sont celles de la Moselle moyenne, de la Thur et de la Doller, où les paysages naturels ont été les plus agressés par l'homme (Centre de Recherches Ecologiques. Université de Metz, 1997).
- Dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse, les proliférations de renouées sont importantes sur certains cours d'eau : le Gier, la Bourbre, certaines berges plus ou moins anthropisées du Rhône et de l'Ognon (Compagnie Nationale du Rhône, 1995), en Rhône-Alpes et en Bourgogne (Cornier, 1997). On les observait déjà il y a quelques années sur le Haut-Rhône (Pautou & Wuillot, 1989).
- Dans le bassin Loire-Bretagne, Cornier (1997) cite la renouée comme commune dans le département de la Loire, en Loire armoricaine, en Anjou occidental et en Touraine. Il signale sa présence dans le Centre et dans le lit majeur de la Loire.
- Dans le bassin Adour-Garonne, la renouée colonise de nombreux corridors fluviaux (Planty-Tabacchi, 1993, 1997 ; Planty-Tabacchi & al., 1996).
- Dans le bassin Artois-Picardie, quelques données non publiées font état de développements le long de certains cours d'eau.

Nuisances

F. japonica est souvent accusé de rendre l'accès des berges difficile et pénible, lorsque cette plante est très invasive. On lui reproche également d'augmenter les sapements de berges, ce qui rend instables les berges des rivières artificiellement stabilisées, et d'obstruer les grilles des parties canalisées par sa nécromasse.

A ces inconvénients s'ajoute la crainte d'une perte des caractéristiques paysagères traditionnelles des bords de rive auxquelles les habitants des communes sont très attachés. On lui reproche ainsi d'être la cause d'une perte de biodiversité du milieu. Ce point est très discuté par Schnitzler & Muller (1997) qui estiment que *F. japonica* ne fait que cohabiter avec la flore autochtone, et n'est invasif que dans des milieux très particuliers. Cette espèce pénètre alors dans les saulaies naturelles et les aulnaies à frêne et à saule riverains, en y remplaçant les mégaphorbiaies d'orties, de faux roseau ou de liseron, ce qui ne correspondrait pas à une perte en biodiversité "incommensurable".

Concernant les sapements de berges, Schnitzler & Muller (1997) considèrent que ceux-ci sont parfaitement naturels à l'écosystème alluvial, et que les ripisylves y sont parfaitement adaptées.

ÉCOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Eclaircissement

Pour atteindre un haut niveau de compétitivité, *F. japonica* a besoin d'une présence continue de lumière. Toutefois l'espèce peut également se développer en sous-bois de forêts alluviales où l'éclaircissement est moindre.

Niveau d'eau

Les populations de *F. japonica* atteignent leur maximum d'extension sur les berges les plus hautes, (1 à 2 m au dessus du niveau d'étiage), soumises à de fréquentes immersions qui durent peu de temps, la plante étant sensible à l'asphyxie racinaire. Elles y sont aussi protégées des destructions par l'eau ou de l'enterrement par les sédiments.

La régularité des perturbations apportées par les inondations, qui éliminent la végétation présente, ou qui déstabilisent suffisamment les écosystèmes forestiers riverains, permettent l'installation de néophytes comme *F. japonica*. La suppression des inondations les plus érosives (par aménagement du milieu) permet à cette espèce de ne plus être régulée par ce paramètre.

Substrat

Les populations de *F. japonica* se font plus rares sur les sommets des levées lorsque les sols sont filtrants et secs.

PARAMETRES CHIMIQUES

pH du sol

Concernant le pH du sol, Schmitz & Strank (1986) remarquent que cette espèce préfère les sols acides, ce que



confirme sa répartition dans le bassin Rhin-Meuse, où cette espèce trouve sa fréquence maximale dans les vallées vosgiennes sur alluvions sableuses faiblement acides ou au moins non carbonatées (Centre de Recherches Ecologiques. Université de Metz, 1997).

Nutriments

Afin de développer ses fortes capacités invasives, *F. japonica* a besoin d'un haut niveau trophique. Les sols alluviaux riches offrent ainsi un terrain propice à son invasion, et ce phénomène est amplifié par l'eutrophisation des eaux, qui augmente encore le niveau trophique de ces milieux.

RELATION AVEC LES AUTRES ESPECES

Le caractère invasif de *F. japonica* est démontré par l'extrême agressivité de cette espèce vis-à-vis des espèces voisines. Un tel comportement, qui est celui des **compétiteurs**, est dû à l'adoption d'un faisceau de stratégies biologiques génétiquement fixées dont le but est de maximiser la production photosynthétique, ce qui ne peut se faire que dans un environnement relativement stable et fertile. Cependant, l'amplitude écologique très vaste de cette espèce vers des milieux peu fertiles suppose l'adoption de stratégies intermédiaires entre compétiteurs et stress-tolérants ou alors entre compétiteurs et plantes rudérales, mais dans ce cas, l'espèce n'arrive plus aux performances obtenues en conditions optimales. Les populations restent éparées, et les individus montrent une agressivité bien moindre vis-à-vis des plantes autochtones.

Les stratégies adoptées, dont certaines ont été évoquées lors de l'étude de la biologie de cette espèce, peuvent être résumées de la façon suivante :

- présence de gros organes de réserve, facilitant la mobilisation de réserves utilisées pour l'expansion de la plante,
- rapidité de croissance des organes végétatifs, permettant d'occuper rapidement l'espace disponible,
- acquisition d'un feuillage abondant dispensant une ombre dense éliminant les concurrents directs par ombrage durant la saison végétative, et par l'épaisseur de la litière déposée en automne,
- adaptation phénologique des périodes de floraison et de fructification, maximisant la photosynthèse,
- sécrétion de substances allélopathiques à base de dérivés phénoliques par les racines, provoquant des nécroses sur les racines des plantes voisines (Barral, 1994).

D'autre part, en Europe, les prédateurs autochtones ont un impact très modéré sur cette espèce introduite.

Enfin, selon Schnitzler & Muller (1997), les aménagements divers des rives (mise en place d'enrochements, de seuils et barrages, plantations d'arbres après destruction de la ripisylve naturelle) sont responsables de perte de fonctionnalités des forêts alluviales et de leur composition floristique. Ces milieux, qui par leur diversité naturelle étaient capables de résister à l'invasion des espèces allochtones, ne le sont plus. Les renouées sont totalement absentes de ces milieux tant qu'on leur permet de maintenir une certaine biodiversité naturelle. Cette résistance s'observe également dans les forêts gérées, pourvu qu'elles conservent une certaine biodiversité naturelle.

B I L A N

L'invasion de la renouée peut être expliquée par plusieurs causes :

- Il s'agit d'une espèce introduite, nouvelle pour le milieu, et donc peu régulée par les espèces autochtones, et ce d'autant plus qu'elle a développé une stratégie de compétiteur.
- Son extension est favorisée par l'augmentation de la trophie du milieu, ainsi que par les aménagements et autres perturbations du milieu.

IMPATIENS GLANDULIFERA ROYLE BALSAMINE GEANTE

Systématique

PHANEROGAMES, Classe des DICOTYLEDONES
Famille des BALSAMINACEES, Genre *Impatiens*



(D'après Dethioux, 1989)

Morphologie

- Hélophyte
- Hauteur maximale : 2,5 m
- Feuilles opposées ou verticillées par 3, finement dentées
- Fleurs groupées par 2 à 14, pourpres ou rarement blanchâtres
- Le fruit est une capsule allongée qui éclate à maturité au moindre contact

Biologie, écologie

- Multiplication par les graines
- Espèce héliophile, nitrophile et préférant les sols riches en éléments fins

INTRODUCTION

Impatiens glandulifera est une espèce originaire d'Asie (Himalaya, Inde orientale). Elle a été naturalisée dans une grande partie de l'Europe, et cultivée pour l'ornement des jardins (Dethioux, 1989b ; Lambinon & al., 1992).

Cette espèce a surtout été étudiée en République Tchèque et dans les Iles Britanniques. En République Tchèque, *Impatiens glandulifera* est apparu en 1896. La plante a colonisé très fortement les forêts après s'être maintenue pendant 40 ans dans les sites rudéraux (Trepl, 1984 in Pysek & Prach, 1994).

BIOLOGIE

Morphologie (Dethioux, 1989b ; Lambinon & al., 1992)

Impatiens glandulifera mesure de 1 à 2,5 m de haut. Les feuilles (6 à 20 cm de long) sont opposées ou verticillées par trois, finement dentées.

Les fleurs (longues de 2,5 à 4 cm) sont comme suspendues, groupées par 2 à 14, pourpres ou rarement blanchâtres. Le fruit (capsule) est allongé et, à maturité, éclate au moindre contact, projetant les graines jusqu'à une distance de 2 m.

Reproduction, propagation et cycle saisonnier

Cette espèce fleurit de l'été à l'automne (Dethioux 1989b, Lambinon & al. 1992). Sa grande production de graines (70000 par pied) lui donne un caractère invasif (Anonyme 1994 in Dutartre & al., 1997a). Sa propagation est favorisée par les crues (Dethioux, 1989b).

Impatiens glandulifera serait fertile en milieu ouvert, stérile en milieu fermé de type forêt (Schnitzler, commun. pers.).

REPARTITION

Type de milieu

Selon certains auteurs, cette espèce serait inféodée à un habitat restreint (Newsome & Noble, 1986 in Pysek & Prach, 1993). On la trouve sur les berges et graviers des rivières et des canaux, fossés et talus humides (Lambinon & al., 1992).

Répartition des proliférations recensées

Impatiens glandulifera est capable de s'étendre vers le nord de l'Europe à des latitudes élevées (côte ouest de la Norvège, côte est de la Suède, et au nord de la Finlande (Beerling, 1993). Les limites d'expansion vers le Sud sont inconnues. Cette plante est très invasive dans les îles britanniques (Grime et al., 1988 ; Perrins et al., 1990 in Pysek & Prach, 1994).



En France, elle a été signalée en bordure des cours d'eau du sud de la France et semble remonter vers le Nord-Ouest (Dutartre & al., 1997a). Elle a été observée dans le bassin Rhin-Meuse et plus particulièrement en Alsace (Schnitzler & Muller, sous presse). Cornier (1997) a recensé *Impatiens glandulifera* en Haute-Loire, en Rhône-Alpes, en Loire bourguignonne, dans la Nièvre, dans le Centre et elle est assez commune en Loire. Plusieurs travaux signale cette espèce dans la plaine alluviale du Haut-Rhône dans les saussaies à *Salix alba* sur les replats (Pautou et al., 1985 ; Pautou & Décamps, 1985, Pautou & Wuillot, 1989).

Nuisances

Une des conséquences de la colonisation par *Impatiens glandulifera* de la ripisylve est l'augmentation de l'érosion des berges en hiver lors de la disparition de la plante (Robin, 1994).

ECOLOGIE

PARAMETRES PHYSIQUES

Impatiens glandulifera est une espèce héliophile, qui recherche les sols riches en éléments fins (Dethioux, 1989b).

PARAMETRES CHIMIQUES

Cette espèce est nitrophile (Dethioux, 1989b).

RELATIONS AVEC LES AUTRES ORGANISMES

Il existe une compétition entre *Impatiens glandulifera*, la renouée et *Heracleum mantegazzianum* en République Tchèque (Pysek & Prach, 1993) et entre *Impatiens glandulifera*, la renouée et l'ortie en Alsace. Cette compétition interspécifique joue un rôle très important dans le développement de la plante (Schnitzler & Muller, 1997 ; Prach, 1994).

B I L A N

- *Impatiens glandulifera* est une héliophyte possédant de grandes capacités d'invasion par son importante production de graines.
- C'est une espèce héliophile, nitrophile, qui préfère les sols à particules fines.



BILAN DE L'ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE

Cette partie fait le bilan des résultats de l'analyse bibliographique. Elle présente également les éléments majeurs relatifs aux paramètres (facteurs) explicatifs des proliférations végétales en milieu aquatique. Elle synthétise de plus quelques éléments sur les principaux risques et conditions de ces proliférations. Enfin quelques exemples significatifs montrent l'intérêt de la connaissance des caractéristiques biologiques et écologiques pour améliorer le contrôle de ces végétaux et la gestion des milieux qu'ils colonisent.

L'analyse bibliographique avait pour but d'effectuer un tour d'horizon des informations disponibles sur les éléments de biologie et d'écologie, permettant de cerner les processus et les conditions de prolifération de certains végétaux aquatiques. Il ne s'agit donc pas d'une bibliographie exhaustive au niveau des espèces, mais plutôt ciblée sur les documents essentiels.

Le dépouillement des documents a permis de mettre en évidence **des informations très intéressantes** sur la connaissance de **diverses stratégies** biologiques permettant à une espèce d'être plus **performante** qu'une autre.

La difficulté réside souvent en l'appréciation et la caractérisation du déséquilibre induit par les développements intensifs de végétaux, cette notion pouvant comporter une part de subjectivité ou d'intérêt immédiat. Il manque notamment une bonne définition de l'état d'équilibre et des connaissances "amont" du fonctionnement des phytocénoses dans leur biotope en situation "normale".

Quelques remarques sur cette recherche et la sélection des articles peuvent être formulées :

INÉGALITÉ ET DISPARITÉ DE L'INFORMATION

Le niveau d'information est très **inégal** selon les taxons et selon les paramètres envisagés. Ainsi trouve-t-on de nombreux documents sur les développements de cladophores, aussi bien en France qu'à l'étranger, et notamment aux Etats-Unis, où la relation entre prolifération et apport de nutriments, surtout le phosphore, y a été particulièrement étudiée en plan d'eau pour répondre au problème sur les Grands Lacs. Les travaux français les plus fournis dans ce domaine concernent la région de la Franche-Comté.

Par contre, on trouve nettement moins de documents relatifs, par exemple, à *Vaucheria sp.* qui se développe pourtant dans des milieux proches de ceux des cladophores. De la même manière, la littérature relative à *Potamogeton pectinatus* ou *Ranunculus fluitans* est bien plus abondante que celle relative à *Potamogeton gramineus* ou *Ranunculus peltatus*, dispersée dans la littérature phytosociologique.

L'information est également **disparate** parce que certains travaux sont focalisés sur un paramètre particulier et que

l'on ne trouvera que peu de données pour d'autres facteurs essentiels. Par exemple sur les élodées, il y a eu beaucoup d'expérimentations sur la fixation du carbone inorganique (CO₂...) parce que c'est un élément intéressant de leur physiologie.

L'autre raison concerne la facilité à cultiver *in vitro* ces végétaux, qui favorise les études expérimentales. Les élodées, comme les lentilles d'eau, sont en effet un matériel relativement aisé à utiliser.

Nous avons également rencontré quelques **travaux synthétiques**. Citons par exemple l'ouvrage très documenté de Sculthorpe (1967) sur la biologie des macrophytes, et plus récemment une synthèse de Barrat-Segretain (1996a). Citons également le travail de Erard (1995a,b) qui a effectué une synthèse bibliographique sur les causes, conséquences et moyens de lutte de la prolifération végétale dans les milieux aquatiques, ceux de Nauleau (1988) et d'Aquascop (1989) sur les macro-algues. A cette même époque, Dethioux (1989a,b) a édité des fascicules où abondent les informations sur la biologie et l'écologie de nombreux macrophytes dans une optique de gestion, ainsi que des illustrations dont nous nous sommes amplement inspirés. Et plus récemment vient de paraître un ouvrage très bien illustré de détermination des différents genres de macro-algues (Rodriguez & Vergon, 1996).

NÉCESSITÉ D'UNE PRÉCISION TAXONOMIQUE

L'information sur les données de biologie ou d'écologie des genres ou des espèces est parfois insuffisante à cause d'une identification limitée :

- soit à un groupe de plantes, comme cela peut arriver fréquemment : plantes flottantes, plantes immergées, plantes émergées, algues...
- soit au genre, ce qui est fréquent lorsque l'on étudie les algues, de par la difficulté ou parfois même l'impossibilité de visualiser le critère caractéristique de l'espèce (par exemple les organes reproducteurs chez *Vaucheria sp.*). Ce qui peut être considéré comme "acceptable" pour les algues devient beaucoup plus problématique pour des genres de spermatophytes (*Ranunculus*, *Callitriche*, *Potamogeton*, voire même *Myriophyllum*).

Or, lorsque les références que l'on peut obtenir concernent un genre, il est délicat de transférer ces informations à toutes les espèces de ce genre, à moins de les exprimer en gammes d'amplitude écologique comme par exemple les algues (Grasmück, 1994).

L'inverse est tout aussi délicat à appliquer, c'est-à-dire, trouver une donnée sur une espèce et l'étendre au genre. Ce type de situation peut expliquer les divergences sur les exigences écologiques des espèces (par exemple les exigences du genre *Spirogyra* vis-à-vis de la lumière et du courant).

D'autre part nous avons déjà évoqué, dans la première partie de ce document, l'**importance de la détermination la plus précise possible des plantes considérées, au genre**

et si possible à l'espèce. En effet cette précision va se répercuter sur l'appréciation environnementale du milieu.

Il peut arriver qu'une espèce soit identifiée à la place d'une autre, ayant parfois des niches écologiques proches ; c'est le cas du genre *Rhizoclonium*, proche taxonomiquement du genre *Cladophora* et qui crée des herbiers volumineux dans des milieux semblables (Franche-Comté). Mais souvent, une détermination précise va permettre d'affiner la caractérisation du milieu, d'où son importance : c'est le cas de certains potamots, de quelques espèces de renoncules ou des callitriches.

Des imprécisions peuvent également fausser les inventaires permettant d'obtenir une information correcte sur la répartition géographique des espèces et leur potentialité d'extension.

Etant donné les difficultés taxonomiques fréquemment rencontrées, il est donc nécessaire de savoir à quel niveau on se situe et quelle information on peut obtenir pour la connaissance d'une communauté, d'un groupe, d'un genre ou d'une espèce, la précision de la détermination étant malgré tout la règle idéale.

IMPORTANCE DES MENTIONS TEMPORELLES DE L'INFORMATION

Pour les espèces invasives ou d'introduction récente sur notre territoire, l'acquisition de l'information, surtout par rapport à leur intégration dans les communautés, se doit d'être accompagnée d'une **indication temporelle**.

On se rend compte que l'intégration de ces nouvelles espèces aux peuplements végétaux initiaux peut être différente selon les types de plantes et leurs capacités colonisatrices, ainsi que l'époque à laquelle on l'étudie. L'exemple de l'élodée du Canada est assez explicite : il y a plusieurs décennies, cette plante s'est mise à coloniser rapidement de nombreux milieux et donnait l'image d'une "peste d'eau" qui dominerait de nombreuses biocénoses. Or actuellement, elle paraît bien intégrée et a trouvé sa place au sein des peuplements. Par contre, elle est actuellement supplantée par l'élodée de Nuttall qui prouve ses qualités conquérantes (Thiébaud & al., 1997). On peut également citer la jussie, le myriophylle du Brésil, *Lagarosiphon major* et *Egeria densa*, etc... (Dutartre & al., 1997a).

Il est donc essentiel de prêter attention à l'époque à laquelle ont été effectués relevés et observations avant toute interprétation, en particulier sur l'extension géographique des plantes.

La problématique est voisine lorsque l'on aborde la **colonisation de milieux neufs** (création de plans d'eau, restructuration des lits de cours d'eau...). L'évolution de ces milieux va passer par des stades de colonisation de plantes pionnières comme les Characées, puis d'autres macrophytes vont apparaître. Certaines de celles-ci vont avoir des potentiels colonisateurs importants grâce à leur physiologie et à l'intervention de conditions environnementales favorables ("la Nature a horreur du vide").

L'étude des milieux en pleine évolution doit donc tenir compte de l'époque d'investigation avant de poser un diagnostic, la phase invasive supposant un déséquilibre à un moment ou à un autre.

Dans d'autres cas où ces milieux neufs se situent dans des zones déjà largement colonisées par des espèces exotiques à fort potentiel d'extension, ces habitats peuvent être directement envahis par ces plantes, ce qui peut contribuer à la mise en place de communautés végétales peu diversifiées, limitant de cette manière l'intérêt de ces sites.

IMPORTANCE DE L'ÉCHELLE SPATIALE DE L'INFORMATION

La notion même d'espèce proliférante est donc à considérer en fonction d'une échelle temporelle, mais également spatiale : Rien que sur le territoire français la notion de prolifération peut être toute relative, puisque certaines espèces vont proliférer dans certains sites et pas dans d'autres et que de plus, certaines espèces jugées proliférantes dans certaines régions peuvent être protégées sur d'autres territoires. C'est par exemple le cas de *Ranunculus fluitans* protégé en Artois-Picardie, et *Potamogeton gramineus*, protégé en Lorraine.

A un autre niveau, comme nous l'avons fait remarquer dans la première phase du travail, le recensement des études citant des développements conséquents est indicatif, mais ne peut en aucun cas être un témoin fiable de la situation précise sur tout le territoire national.

BILAN DES PARAMETRES EXPLICATIFS DE LA PROLIFERATION DES MACROPHYTES

La capacité des macrophytes et des algues benthiques et planctoniques à croître et à prospérer dans les milieux aquatiques est la résultante de séries complexes d'interactions entre les capacités intrinsèques des végétaux et leur environnement (éclairage, facteurs hydrologiques, qualité de l'eau...):

- les **stratégies biologiques** qui induisent le **potentiel proliférant des végétaux**
- les **types de milieux** et les **paramètres environnementaux** qui **favorisent les proliférations**.

La nature et la hiérarchie de ces facteurs est variable selon les espèces, bien que le milieu aquatique soit déjà une forte caractéristique commune. Nous présentons ici quelques éléments de synthèse, en reprenant l'ordre envisagé dans les chapitres descriptifs.

BIOLOGIE

Le type biologique

- La **morphologie** de certaines espèces peut leur assurer, par leur **caractère couvrant**, la dominance dans une

communauté, notamment en masquant la pénétration de la lumière pour les autres hydrophytes.

C'est le cas d'hydrophytes flottantes tels que les Lemnacees. Des hydrophytes nageants à herbiers très denses peuvent également former des **couches denses** et fortement ombrageantes en surface et induire le même effet que les précédentes. C'est le cas du potamot pectiné, du myriophylle en épi, des élodées, d'*Egeria densa*. La **taille** importante des pieds de *Lagarosiphon major* ou de *Ludwigia sp* favorise ce caractère.

La **phénoplasticité**, rencontrée chez des espèces comme les renoncules, certains potamots et les callitriches, leur offre un champ de variations morphologiques important leur permettant de **s'adapter** aux paramètres morpho-dynamiques du milieu. Un exemple caractéristique est la modification engendrée par la recherche de lumière en milieu turbide, avec un allongement des entre-nœuds et une intensification des ramifications en surface pratiquée par *Potamogeton pectinatus*.

La possibilité de variation génétique complète cette adaptation, mais ces aspects sont encore très mal connus.

Un **enracinement** profond permet à quelques unes de ces espèces un ancrage solide dans le milieu. C'est le cas du potamot pectiné, *Lagarosiphon sp.*, *Fallopia sp.*

La présence de racines adventives sur les tiges de *Ludwigia sp.* et parfois d'*Elodea sp.* constitue également un moyen de régénération efficace en cas de rupture.

- Un **taux de croissance important** permettant une croissance rapide est un facteur favorable au développement d'une espèce et à son éventuelle prédominance au sein d'un peuplement. Citons par exemple la renouée flottante, les macro-algues, la renouée du Japon etc....
- Une **activité photosynthétique efficace** est également le gage d'une bonne productivité. Celle-ci est sous l'influence de facteurs-clés tels que l'ensoleillement, la température et la ressource en carbone.

Présentent un tel potentiel, *Myriophyllum spicatum*, *Lagarosiphon major*, les macro-algues comme les cladophores.

Les **modes de reproduction et de propagation** des genres et des espèces végétales sont complètement indispensables à leur survie et à leur vitalité.

On peut trouver de nombreux éléments concernant ces différentes stratégies dans l'important ouvrage de Sculthorpe (1967), ainsi que dans une synthèse récente de Barrat-Segretain (1996a).

- Globalement, la **reproduction sexuée** n'est pas toujours un mode efficace de dissémination pour les macrophytes, y compris pour les algues. Sa fonction principale est d'assurer la pérennité de l'espèce et éventuellement la colonisation de nouveaux sites.

En effet, le milieu aquatique n'est pas un milieu favorable à l'aboutissement d'une floraison et d'une fécondation (par exemple inondation des fleurs émergées juste au-

dessus de la surface de l'eau chez les renoncules), bien que certaines plantes ont développé des adaptations telles que l'épi floral vertical ou la présence de bulle d'air autour du périanthe (renoncules), ou alors des stratégies de pollinisation aquatique sous l'eau ou par du pollen flottant à la surface comme certains potamots (Barrat-Segretain, 1996a).

Et même si la fécondation a eu lieu, le rendement de la germination des graines est souvent très faible. On peut prendre l'exemple de la germination inefficace de *Nuphar lutea* dans un bras mort du Rhône, malgré une production de 600 graines/m² (Barrat-Segretain, 1996b) qui ne colonise le milieu que grâce à l'extension de son rhizome.

Cet auteur précise également que de nombreux hybrides de renoncules sont moins fertiles que les espèces dont ils sont issus.

La reproduction sexuée peut même être inexistante pour certaines espèces, notamment les espèces introduites comme les élodées où seuls les pieds femelles sont présents en Europe.

Par contre ce mode est essentiel pour la balsamine *Impatiens glandulifera*, dont les nombreux fruits qui éclatent, projettent un très grand nombre de graines.

- En revanche, la **multiplication végétative** est généralement fondamentale dans le maintien des plantes dans le milieu. Elle est le principal élément des capacités de colonisation de la plupart des espèces proliférantes. Parfois c'est même le seul mode de reproduction efficace de l'espèce. Celle-ci peut recourir à plusieurs procédés :
- La **fragmentation** de morceaux de tiges qui ont la capacité de "bouturer" facilement, comme *Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus fluitans*, *Elodea sp.*, *Lagarosiphon major*, *Ludwigia sp.*. Les macro-algues ne bouturent pas mais ont la capacité de redémarrer une croissance à partir de filaments arrachés par le courant. La fragmentation du rhizome existe également chez *Nuphar lutea* (Barrat-Segretain, 1996b).
- La **multiplication végétative du rhizome** : ce mode propose une forme de résistance pendant la saison hivernale et est adapté à la propagation de l'espèce sur de courtes distances dès la belle saison (renouée du Japon). Il peut s'effectuer par l'intermédiaire de **tubercules** souterrains, pour les espèces présentant un enracinement profond (exemple du potamot pectiné).
- Une autre forme de multiplication végétative est la formation sur les tiges d'organes particuliers appelés **hibernacles**, ou encore **bourgeons dormants** comme chez le cératophylle, les élodées, le myriophylle en épi et le potamot crépu qui jouent le même rôle que celui présenté ci-dessus. Elle est particulièrement adaptée aux espèces à enracinement superficiel.

Ce mode de résistance hivernale est également un atout compétitif pour ces espèces.

- La **multiplication végétative par bourgeonnement** du thalle, comme peuvent le faire les frondes des Lemna-



cées, leur confère un taux de croissance particulièrement fort, qui est pour beaucoup dans leurs capacités colonisatrices.

- **Modes de propagation** : Le **transport** par le **courant** est le principal agent de dispersion des propagules (ou organes permettant la propagation de l'espèce, que ce soit des graines, des fragments végétatifs ou de rhizome). C'est également par l'intermédiaire des animaux aquatiques et surtout par les **oiseaux** qui les transportent dans leur pattes ou sur leur plumage, ainsi que par diverses **activités humaines**, qu'est assurée la dissémination de ces organes.

La propagation des espèces elles-mêmes, lorsqu'elles sont de petite taille comme les frondes de lentilles ou d'*Azolla*, peut s'effectuer par les mêmes moyens.

Cycles saisonniers.

Comme tous les végétaux, les macrophytes et les algues présentent des cycles qui peuvent varier selon leurs propres caractéristiques biologiques et physiologiques et également selon les conditions environnementales (lumière, température...). Les facteurs internes vont concerner les capacités d'installation et de croissance végétative ainsi que le déclin par mortalité due à l'âge ou au parasitisme. Ils peuvent également varier en fonction des facteurs externes comme le régime d'éclairement, les perturbations hydrauliques et l'intensité du broutage.

Les algues filamenteuses, mais également les macrophytes, sont notamment très liées au régime hydrologique qui va influencer sur leurs capacités de développement (crues, étiages..).

Les espèces à développement précoce dans la saison (potamots, renoncules, certaines algues) ont un avantage pour coloniser les sites. Par contre, lors de leur déclin pendant la saison estivale, on voit fréquemment ces mêmes sites occupés par d'autres espèces qui prennent le relais, surtout les macro-algues qui rencontrent de plus à cette période des conditions favorables à leur croissance.

La renouée du Japon présente, elle, une stratégie d'optimisation maximale de sa productivité végétale en retardant le plus possible la période de floraison dans la saison.

Cette connaissance des cycles biologiques permet de mieux appréhender les composantes des communautés floristiques, en intégrant leurs alternances. La non-synchronisation des cycles d'espèces différentes ayant des exigences écologiques voisines peut leur permettre d'atteindre un maximum d'extension géographique (Barrat-Segretain, 1996a).

Ainsi, les successions de renoncules (*R. penicillatus* var. *penicillatus*) puis de callitriches (*C. hamulata*, *C. obtusangula* et *C. platycarpa*) sont-elles un phénomène fréquent sur certaines rivières à salmonidés atlantiques, alors qu'en ruisseau, cette succession devient *R. penicillatus*, *Oenanthe crocata* puis *Apium nodiflorum*, cette dernière espèce pouvant obstruer complètement des petits cours

d'eau (Haury 1985, Haury & Baglinière 1996). Ces successions végétales en petits cours d'eau ont même permis à Dawson & al. de définir un "cyclo-climax".

Recouvrements et biomasses

La connaissance des productions végétales d'un site est un élément important pour en apprécier le niveau de prolifération.

On utilise fréquemment les classes de **pourcentage de recouvrement** proposées par Braun-Blanquet (1964) sous forme de coefficient d'abondance-dominance dans les inventaires phytosociologiques, parce qu'elles sont aisées d'utilisation avec un peu d'expérience. Ce relevé peut donner rapidement une appréciation de la répartition des espèces sur un site, et une indication sur l'étendue de l'herbier étudié s'il est complété par une description chiffrée de l'espace (Centre de Recherches Ecologiques & al., 1991).

C'est ce paramètre que l'on rencontre le plus fréquemment dans la bibliographie. De fortes densités végétales sont à relier principalement avec des **pourcentages de recouvrement supérieurs à 50 % du site, voire > 75 %**. Par contre, un fort recouvrement peut parfois correspondre à une faible biomasse pour des espèces très couvrantes comme les lentilles d'eau ou occupant un volume certain, mais de faible densité comme les spirogyres.

Il est souvent préférable d'estimer les recouvrements avec un plan d'échantillonnage précis. On peut compléter ces informations par des pesées de végétaux qui renseignent sur les biomasses en place, malgré les difficultés liées à la représentativité de l'échantillon (Haury & Gouesse-Aidara, 1990). Enfin, pour obtenir des données plus précises sur les recouvrements, la technique des points-contacts (Haury 1982, Dutartre & al. 1997b) est intéressante.

Les hydrophytes proliférantes présentent au moins **1 à 2 kg de poids frais par m²** (1 kilo correspondant à environ 80-100 grammes de poids sec selon les espèces), souvent plus. C'est le cas des macro-algues comme *Cladophora* sp. et *Vaucheria* sp.. De nombreuses espèces proliférantes peuvent atteindre largement la **dizaine de kilos par m²**, comme *Hydrodictyon reticulatum*, *Egeria densa*, *Elodea canadensis*, *Lagarosiphon major* et *Potamogeton pectinatus*, et exceptionnellement les renoncules.

Les espèces amphiphytes peuvent atteindre 2 kg de matières sèches par m². Enfin, les héliophytes peuvent largement dépasser ces valeurs et atteindre la dizaine de kg de matières sèches par m².

ÉCOLOGIE

LES PARAMÈTRES PHYSIQUES

L'éclairement

Étant donné l'importance du facteur éclairement pour la réalisation de la photosynthèse, la distribution et la productivité des végétaux est fortement liée à ce paramètre,

d'autant plus que, surtout pour les hydrophytes, le milieu aqueux fait office d'écran et limite la pénétration de la lumière. Celle-ci est directement liée à la disponibilité de la lumière d'abord selon l'éclairement du site et ensuite via la **transparence de l'eau** qui peut varier naturellement selon le substrat géologique du milieu.

L'exigence spécifique des espèces vis-à-vis de ce facteur est variable. La majorité des espèces proliférantes ont des besoins très importants, On peut citer les macro-algues, les genres *Ranunculus*, *Potamogeton* (notamment *P. pectinatus*), *Myriophyllum*, *Lemna* (sauf *L. trisulca*), *Elodea*, *Ludwigia*, *Fallopia*.

Quelques espèces sont peu exigeantes comme les Cyanobactéries, *Ceratophyllum demersum*, *Egeria densa* et *Lagarosiphon major*, et certaines sont même très tolérantes comme *Sparganium emersum* (Haslam, 1978).

Les secteurs très éclairés sont généralement très favorables au développement végétal.

Des **corrélations intensité lumineuse et biomasse** ont pu être établies bien que d'autres facteurs tels que la **turbidité** naturelle ou d'origine anthropique, l'action du courant, l'**auto-ombrage** dû à la densité des herbiers et le taux de broutage puissent intervenir sur la pénétration de la lumière.

L'influence de l'éclairement, en l'occurrence l'ombrage, peut être le facteur dominant régissant la répartition et l'abondance des macrophytes de nombreux cours d'eau de Floride, plus important que le facteur nutriments (Canfield & Hoyer, 1988), mais cette influence ne peut s'exercer que sur des cours d'eau de largeur réduite, généralement inférieur à 20-25 m.

La lumière est aussi une composante importante de l'interaction entre le phyto-plancton et les organismes benthiques.

La température

Ce paramètre conditionne le développement des macrophytes et des cyanobactéries planctoniques et **fonctionne généralement de pair avec l'éclairement**, en augmentant le taux d'activité métabolique, donc la croissance. La plupart des **espèces productives sont favorisées par une élévation des températures**, jusqu'à un certain seuil au-delà duquel leur influence devient négative. Néanmoins, la lumière peut être dissociée du facteur température, notamment dans les eaux stagnantes.

Les exigences sont cependant variables, allant d'espèces printanières comme *Spirogyra* sp., *Ranunculus* sp., à des végétaux pour lesquels l'augmentation de température favorise fortement la production de biomasse tels que les Cyanobactéries, *Cladophora* sp., *Hydrodictyon* sp., *Lagarosiphon major*, *Myriophyllum brasiliense*.

La température intervient par exemple dans la répartition des différentes espèces d'élodées, de sensibilité différente vis-à-vis de ce facteur. Plus probablement, ce sont les acci-

dents climatiques comme des gels importants et prolongés qui peuvent entraîner des réductions de populations d'espèces plus thermophiles (cas de *Egeria densa* sur l'étang de Pen-Mur qui a fortement régressé suite au gel de 1996-1997 et a disparu de nombreuses localités de rivières (Dutartre & Haury non publié).

La profondeur

Le risque de prolifération est corrélé à la profondeur du milieu, notamment en étang et plan d'eau. La profondeur à laquelle un milieu est colonisé par la végétation aquatique dépend de la disponibilité de la lumière, donc de la transparence de l'eau (voir ci-dessus).

Ainsi dans les milieux extrêmement transparents, les végétaux peuvent se développer jusqu'à une quinzaine de mètres de profondeur. Cette profondeur diminue au fur et à mesure qu'augmente notamment le **degré de trophie du milieu** (Lachavanne, 1985).

Pour ces raisons et en favorisant l'échauffement des eaux, les faibles profondeurs favorisent, aussi bien en plan d'eau que sur les radiers, les proliférations végétales et la colonisation totale des milieux. Par ailleurs, une faible profondeur favorisera des proliférations d'hélophytes sociales comme les roseaux.

Le courant et le régime hydrologique

Les deux grands types de milieux aquatiques qui abritent les macrophytes et les algues sont les milieux lenticques (plans d'eau, étangs, secteurs calmes de cours d'eau), et les milieux lotiques des cours d'eau, qui se différencient par l'importance du facteur **courant** et vitesse de courant et les conditions morpho-dynamiques. L'affinité pour le courant est variable selon les types de végétaux, et est notamment liée au type d'enracinement et d'ancrage de la plante.

Les milieux lenticques sont les sites de développement privilégiés d'une grande majorité de végétaux proliférants. Citons les Cyanobactéries planctoniques, les macroalgues comme la *Spirogyra* sp. et *Hydrodictyon* sp., *Lemna* sp., *Potamogeton* sp., *Ceratophyllum* sp., *Nuphar luteum*, *Ludwigia* sp. et *Lagarosiphon* sp... C'est également en marge de ce type de milieu que se développent les roselières et les zones à hélophytes.

Au sein des milieux lotiques, les proliférations sont principalement représentées par les macro-algues *Cladophora* sp. et *Vaucheria* sp., et par les renoncules, surtout *R. fluitans*, *R. penicillatus* et *R. peltatus*, dont les développements sont favorisés par un courant modéré à rapide.

Certaines espèces, présentant une affinité pour les courants modérés ou tolérant une certaine agitation du milieu, peuvent se développer aussi bien en milieu courant qu'en milieu stagnant. C'est le cas des Cyanobactéries benthiques, de *Potamogeton pectinatus*, *P. crispus*, *Elodea* sp., *Myriophyllum* sp.. Strand & Weisner (1996) font d'ailleurs le lien entre une certaine agitation du milieu et une augmentation de la biomasse du potamot pectiné.



En cours d'eau bien éclairé, le **régime hydrologique** (reflétant la géologie, le climat et la topographie), est le **facteur fondamental** déterminant la capacité de fournir les habitats et les schémas de répartition des macrophytes, particulièrement des macro-algues.

C'est pour Haslam (1978), avec la géologie, le **critère de développement d'une végétation aquatique luxuriante**. Janauer & Kum (1996) ont d'ailleurs observé que les secteurs du corridor fluvial du Danube protégés des fréquentes perturbations hydrologiques présentaient un nombre d'espèces et des biomasses plus élevés.

Il peut influencer sur des variables importantes pour la colonisation et la croissance (Biggs, 1996) des végétaux :

- les caractéristiques morpho-dynamiques du lit, telles la géomorphologie, la vitesse du courant de base, la granulométrie du substrat, la transparence de l'eau, ainsi que sur la concentration en nutriments,
- la mise à disposition des nutriments au sein des herbiers en accélérant leur assimilation,
- la capacité de développer des propagules végétatifs,
- la densité des invertébrés brouteurs.

Il peut être aussi un **facteur important de perturbation et de limitation du développement** (Biggs, 1996), en cassant les tiges ou en détachant les plantes et en arrachant les sédiments fins.

La période et l'intensité des crues ont des influences variables sur la végétation (Haslam, 1978). La variabilité de l'impact de l'hydrologie et particulièrement des crues a été largement étudiée sur le secteur des bras morts du Rhône (Bornette & Amoros 1991, Henry & al. 1994), ainsi que les processus de recolonisation (Henry & al., 1996).

Lors d'épisodes hydrologiques de forte intensité, les végétaux peuvent d'abord s'adapter en allongeant la longueur de leurs tiges comme *Myriophyllum spicatum* puis décroître de manière très significative en abondance, tels le *Potamogeton pectinatus*. Mais la plupart des espèces ont la capacité de se régénérer l'année suivante par graines ou organes végétatifs (Spink & Rogers, 1996). La fréquence des crues va dicter le temps disponible pour la croissance.

Les conditions stationnelles semblent donc primordiales, notamment en cas d'aménagement physique des cours d'eau.

Les caractéristiques physiques du lit exercent une forte influence sur la composition des communautés végétales, et les interventions de type curage, élargissement ou rétrécissement du lit réduisent la biodiversité et la maintenance d'espèces souhaitées (Hey & al., 1994). Après curage et reprofilage d'une rivière par exemple, on observe fréquemment une colonisation par les algues filamenteuses, espèces pionnières à développement rapide adaptées à ce type de milieu.

Cette rapidité de réaction engendrant une forte hétérogénéité de colonisation, est ainsi caractéristique du périphyton des cours d'eau du sud-est de la France fréquemment perturbés dans leur cycle hydrologique et remaniés dans leur morphométrie (Cazaubon & al., 1995).

Les secteurs à hydrologie modifiée (tronçons court-circuités ou somme d'éclusées, débits réservés), présentent souvent des déséquilibres. Le surdimensionnement des secteurs soumis à débit réservé est un facteur de risque majeur de prolifération.

Le type de substrat

La majorité des espèces proliférantes ont une forte préférence pour les substrats à **granulométrie** fine, vases ou sables, qui facilitent ou renforcent l'enracinement. C'est le cas des potamots, élodées, myriophylles et espèces introduites.

D'autres espèces de milieu lotique sont inféodées à des substrats plus grossiers, que ce soit les Cyanobactéries benthiques, cladophores et vaucherries fixées préférentiellement sur des blocs ou des pierres, voire sur cailloux et graviers.

Cependant les renoncules se développant en milieu rhéophile, caractérisé par la présence de cailloux et de substrats grossiers, sont généralement enracinées dans les sédiments fins situés entre ces éléments grossiers, dont la stabilité favorise leur ancrage.

Il ne faut pas omettre les végétaux eux-mêmes qui peuvent également servir de support au développement d'autres taxons, tels que les vaucherries sur les cladophores en fin de saison etc...

Il existe aussi quelques taxons qui ne sont pas dépendants du substrat : outre les Cyanobactéries planctoniques, ce sont par exemple les lentilles d'eau et la spirogyre qui flotte entre deux eaux.

Le type de milieu géologique

Globalement, les types géologiques les plus favorables aux explosions aquatiques végétales sont :

- les milieux **calcaires**, avec les macro-algues *Cladophora sp.* et *Vaucheria sp.*, *Ranunculus fluitans*, *Berula erecta*.
- les milieux **marno-argileux**, avec les macro-algues, *Potamogeton pectinus*, *P. crispus*, *P. lucens*, *Myriophyllum spicatum*.
- les milieux d'alternance **marno-calcaires**, avec les espèces ci-dessus + les élodées.
- Les substrats gréseux ou granitiques, qui de plus sont fréquemment présents à l'amont des cours d'eau et présentent des niveaux de minéralisation faibles, sont peu sujets à des proliférations durables et intenses, exception faite de quelques Cyanobactéries ou macro-algues printanières (*Ulothrix sp.*). Cependant ils sont favorables à l'extension importante d'herbiers à *Ranunculus penicillatus* ou *R. peltatus*, à *Elodea nuttallii*, et également de *Ludwigia sp.* dans sa région d'extension.

Cependant, on note que l'aval de ces cours d'eau présente fréquemment une banalisation de la flore, avec apparition d'espèces caractéristiques de milieux eutrophes marno-calcaires comme *Zannichelia palustris*, *Myriophyllum spicatum* et *Ceratophyllum demersum*, certains potamots, *Nuphar lutea*, voire *P. pectinatus* (Jaffré & Haury, 1996).

La renouée du Japon se développe aussi fortement le long des cours d'eau granitiques des Vosges, car elle a une préférence marquée pour les substrats meubles non carbonatés.

LES PARAMÈTRES CHIMIQUES

Les paramètres relatifs à la qualité de l'eau vont avoir un impact plus ou moins important sur le développement des communautés végétales.

Minéralisation, pH

Dans la majorité des cas de développements végétaux intenses, on se trouve dans des milieux moyennement à fortement minéralisés. C'est le cas pour les proliférations de cyanobactéries, macro-algues, de potamot pectiné, de renoncule flottante.

Une très faible minéralisation, généralement liée à l'absence de certaines espèces à capacité proliférante, induit un faible taux de recouvrement des macrophytes présents, et une dominance de bryophytes.

Cependant, on constate que pour des conductivités faibles à moyennes les milieux accueillent régulièrement un certain nombre d'espèces "à potentialité proliférante", mais la plupart du temps sans biomasses importantes. Citons par exemple les élodées du Canada et de Nuttall ou *Egeria densa* qui présentent de larges amplitudes vis-à-vis de ce facteur. Par contre, certaines espèces sont capables de s'y développer de façon marquée (*Ranunculus penicillatus* et *peltatus*).

Nutriments

Les années 1980-90 ont été marquées par la mise en évidence d'un lien entre la teneur élevée des nutriments dans le milieu aquatique et en particulier le phosphore et l'abondance des peuplements végétaux, surtout planctoniques, l'amalgame entre eutrophisation et prolifération végétale créant d'ailleurs une certaine confusion.

Effectivement, la régulation des excès de biomasses phytoplanctoniques par la réduction du **phosphore** fait actuellement partie des outils d'aide à la gestion des milieux aquatiques et donne des résultats intéressants. Par contre, cette régulation n'est pas aussi simple pour les macroalgues et les macrophytes, et la relation entre les nutriments et la prolifération végétale intervient à travers la phase aqueuse et/ou les sédiments, de façon complexe selon le type de végétal et la disponibilité du milieu. Anderson & Kalf (1988), ont montré l'importance des caractéristiques du sédiment (texture) et de ses teneurs en nu-

triments (N, P, K), sur la production des biomasses macrophytiques submergées.

Cependant d'autres auteurs estiment qu'en milieu aquatique, c'est le phosphore qui peut jouer le rôle de facteur limitant, tandis que l'azote est plutôt un élément toxique sous sa forme ammoniacale (Carbiener, 1990, 1995).

De plus, les informations recueillies sont parfois contradictoires sur le sujet et il est souvent délicat de comprendre et de préciser le rôle des nutriments dans le développement excessif d'une espèce. Cependant on estime qu'il suffit de très faibles teneurs en phosphore, de l'ordre du dixième de mg, et de l'ordre de quelques mg d'azote, pour permettre aux végétaux d'être productifs. Les nutriments sont pompés dans le milieu pendant la période de croissance et relargués en fin de saison lorsqu'ils sont dégradés.

Des études en ce sens, sur la relation entre la composition foliaire des macrophytes et les teneurs en phosphore de la phase aqueuse (Robach & al., 1996a), ont confirmé la relation existante en l'exprimant en valeurs moyennes du phosphore foliaire et moyenne annuelle de la charge phosphatée du milieu aquatique. Elles ont montré que la variabilité intra-spécifique est plus importante pour les plantes de milieu eutrophe que pour les plantes inféodées aux milieux oligotrophes ou mésotrophes.

Ces travaux ont également révélé qu'une plante hydrophyte test, *Elodea nuttallii*, espèce à enracinement superficiel, est capable de prélever du phosphore exclusivement à partir de la phase aqueuse, activité plus faible lorsque la plante est enracinée. Elle dépend de la charge phosphatée de l'eau, que la plante soit enracinée ou pas.

On peut observer des relations directes entre l'élévation des teneurs d'un nutriment et l'abondance de l'espèce. On peut citer le cas de *Vaucheria sp.*, de *Potamogeton pectinatus* et de *Lemna minor*, avec le phosphore, alors que ce n'est pas forcément le cas pour *Cladophora sp.* et *Elodea canadensis* (Grasmück, 1994).

D'autre part, sur des systèmes physiques aux paramètres géologiques et hydrologiques constants comme le Ried alsacien, les Vosges du Nord, certains sites bretons (Robach & al., 1996b ; Haury & al., 1994), on a pu établir une relation entre la distribution des macrophytes sur ces cours d'eau et les teneurs de la phase aqueuse en phosphates et en ammoniac.

Par contre, dans d'autres systèmes physiquement plus complexes et /ou atteignant des teneurs trophiques très élevées, il faut intégrer d'autres paramètres explicatifs. Lorsque le phosphore ou l'azote ne sont pas limitants dans le milieu, d'autres facteurs vont intervenir et limiter ou au contraire amplifier les effets de la trophie. Ce sont alors souvent les conditions météorologiques agissant notamment sur l'ensoleillement et la température, et les conditions hydro-dynamiques du milieu qui interviennent, dont par exemple le temps de résidence de l'eau dans les plans



d'eau liés à leur profondeur, le marnage, le courant, l'action des crues etc.....

Dans la littérature, on parle moins de l'**azote**, qui a cependant un rôle très important dans la production de matière végétale, mais qui paraît avoir une relation moins évidente à apprécier que le phosphore.

Il apparaît que pour les macrophytes, l'azote ammoniacal est souvent choisi préférentiellement aux nitrates, si le choix entre les deux formes d'azote se présente à elles, l'assimilation d' NH_4^+ demandant moins d'énergie à la plante pour l'intégrer. C'est le cas par exemple des cladophores, des élodées, de *Lagarosiphon major*. L'abondance de *Lemna minor* augmente par exemple avec les teneurs aqueuses en azote ammoniacal, tandis qu'*Elodea canadensis* préfère les teneurs moyennes.

La sensibilité à la toxicité de l'ion ammonium est variable selon les espèces de macrophytes et également au sein d'une même espèce (*Elodea sp.*) d'une écorégion à l'autre (Rolland & al., 1996, Thiébaud 1997).

Il semble qu'il puisse y avoir des sensibilités différentes, sans qu'il soit actuellement possible d'élucider les mécanismes de ces "éco-adaptations"?

Citons aussi l'augmentation d'abondance de *Vaucheria sp.*, *Potamogeton pectinatus* et *P. crispus* parallèlement aux teneurs en nitrates, tandis que l'inverse est observé pour *Myriophyllum spicatum*.

Pour les Cyanobactéries à hétérocystes, le rapport N/P est déterminant dans leur prolifération. La dominance du phosphore dans le milieu ($\text{N/P} < 7$) induit, au même titre que les légumineuses en milieu terrestre, la possibilité pour ces végétaux d'utiliser l'azote gazeux dissous et donc d'être dominant au sein de l'écosystème.

EFFET DES MACROPHYTES SUR L'ENVIRONNEMENT

Les changements survenant dans l'évolution quantitative des peuplements macrophytiques submergés, surtout s'il s'agit de développements conséquents, ont un impact non négligeable sur leur environnement aussi bien physique, chimique que biotique. Ces modifications ont une influence positive ou négative sur l'environnement et/ou sur l'utilisation anthropique de ces milieux.

Effets sur l'environnement physique (impact mécanique):

Les principaux paramètres sur lesquels vont influencer les macrophytes sont la lumière, la température, les écoulements et le substrat.

• la lumière

L'atténuation de la lumière au sein des herbiers est un phénomène connu qui réduit fortement les capacités photosynthétiques des végétaux. Elle prend le nom d'auto-ombrage lorsqu'elle s'applique à l'impact du développement de la plante sur elle-même. Elle peut être un atout com-

pétitif intéressant lorsque cette espèce empêche par ce biais le développement d'une autre espèce. Inversement elle peut constituer un risque de banalisation écologique notable lorsque l'ombrage d'une ou de quelques espèces limite la richesse biologique globale de l'habitat. C'est par exemple le cas des développements de plantes flottantes, telles que les lentilles d'eau, qui peuvent atténuer la lumière dans des proportions dépassant 80 %, ce qui peut conduire à la régression, voire à la disparition des plantes immergées, lorsque la couverture de surface est complète et permanente.

• la température

Il existe des gradients de températures marqués dans les herbiers, pouvant avoir un impact négatif sur les taux métaboliques des végétaux, épiphytes et épifaune liés à ces plantes. Peu de travaux sont disponibles sur cet aspect (Nichols, 1991) mais des différences de température pouvant dépasser 10° C peuvent se produire dans des zones d'herbiers immergés partiellement couverts en surface par des algues filamenteuses. Des températures dépassant 30° ont pu ainsi être mesurées en surface alors qu'à 15 à 20 cm en dessous, les eaux n'étaient plus qu'à 18 ou 19° (données non publiées).

• les écoulements

Bien qu'ayant un rôle positif dans la lutte contre l'érosion et dans la fixation des éléments meubles, la végétation aquatique engendre simultanément un effet négatif sur l'écoulement. L'extraction mécanique des végétaux pour éviter la montée des eaux de certaines rivières de plaine est bien connue (Sculthorpe, 1967). Watson (1987) a montré que le coefficient de rugosité hydraulique augmente considérablement avec l'importance de la végétation ; les vitesses sont alors réduites et la hauteur d'eau devient plus élevée. Giraud (1995) sur un contre-canal du Rhône (Logis Neuf) met en évidence, pour un débit constant, une augmentation de 35 cm du niveau avant faucardage.

Dans les études menées sur les macrophytes de la Charente, les mesures de vitesse de courant réalisées en période estivale permettent de vérifier la présence des macrophytes sans pour autant pouvoir les observer directement : en condition d'étiage, les vitesses de courant d'environ 10 à 15 cm/s dans les zones dégagées, se réduisaient à moins de 2 ou 3 cm/s dès que la mesure était effectuée dans les herbiers (données non publiées) ; ce ralentissement très net du déplacement des masses d'eau dans les herbiers peut engendrer de multiples effets sur la sédimentation des particules fines, l'assimilation des nutriments par le périphyton et les macrophytes, des régressions éventuelles des teneurs en oxygène, etc.

Surugue (1997) montre que l'augmentation du coefficient de rugosité entraîne un détarage des sections de jaugeage ; il en déduit une bonne relation entre la translation des courbes de tarage et le coefficient de rugosité.

En revanche, une élévation de débit se traduit par une accélération des vitesses et donc une augmentation de la force d'arrachage des végétaux. Comme ceux-ci ne sont pas tous ancrés aussi solidement, on verra successivement se détacher les cyanobactéries benthiques, les algues filamenteuses, puis, pour des caractéristiques d'enracinement comparables, les hydrophytes à feuilles flottantes et enfin les hydrophytes à feuilles laciniées.

Ces augmentations naturelles ou artificielles des débits peuvent alors constituer un moyen de limitation de certaines proliférations.

- **le substrat :**

Il est rappelé que les macrophytes limitent l'érosion et favorisent la déposition des sédiments fins.

On peut aisément observer les quantités importantes de sédiments, débris de toutes sortes que peuvent retenir de gros herbiers tels ceux des renoncules. Dans d'autres conditions, certaines des espèces susceptibles de s'installer dans des substrats très mobiles, comme par exemple les sables, peuvent, par les dépôts de sédiments qui s'accumulent dans la zone calme à l'aval de leurs herbiers, créer des micro-habitats favorables à d'autres espèces, incapables de s'installer dans les conditions normales d'écoulement et de substrat du site. C'est ainsi que dans divers biotopes des cours d'eau à fond sableux du massif landais, l'installation des callitriches en plein courant permet le développement de l'élodée du Canada dans les sédiments déposés en aval.

Effets sur l'environnement chimique

Un des impacts les plus importants, à l'origine de nuisances conséquentes pour le milieu, que peuvent créer les herbiers et surtout les fortes densités végétales, est la modification du cycle journalier de l'**oxygène dissous**, dont les amplitudes peuvent être dramatiques pour la vie aquatique et principalement pour le compartiment poisson, par les sous-saturations matinales plus ou moins prolongées (jusqu'à plusieurs heures) qu'elles induisent (Gosse 1989, AREA 1993...). Si ce phénomène est particulièrement vérifié dans les herbiers à macro-algues, dans des herbiers denses de phanérogames, ce cycle peut également tomber à zéro en fin de nuit et dépasser 250 % de saturation en fin de journée.

Parallèlement, les modifications du cycle du **pH**, qui suivent celles de l'oxygène, peuvent être très importantes puisque la différence entre le matin et le soir peut atteindre, voire dépasser 2 degrés pH avec des maximums compris entre 9 et 10, ce qui joue donc directement sur la production d'ammoniac dont les teneurs toxiques peuvent alors entraîner des mortalités piscicoles.

Citons aussi les phénomènes d'anoxie créé par les efflorescences à Cyanobactéries.

Par ailleurs, bien que l'on puisse considérer que les macrophytes jouent un certain rôle dans l'**auto-épur**ation des

milieux aquatiques, il est indispensable d'analyser ce rôle sur au moins un cycle biologique complet et à une échelle géographique dépassant les lieux où ils se développent. En effet, en plus de l'effet de pompe à substances nutritives que réalisent les végétaux dans le milieu aquatique, des relargages de substances dissoutes provenant des activités métaboliques de ces végétaux se produisent durant tout le cycle de développement ; de même une part plus ou moins importante des **matières organiques** issues de la production des plantes est entraînée lors de la sénescence automnale vers l'aval dans les cours d'eau et, généralement, dans les zones profondes des plans d'eau ce qui contribue au comblement de ces milieux dans la mesure où la dégradation bactérienne des sédiments est ralentie ou faible. Enfin, dans les milieux stagnants, une certaine désoxygénation due à la dégradation des matières organiques peut se produire qui peut engendrer des difficultés fonctionnelles de nature variable.

RELATIONS ENTRE ESPÈCES

Les relations inter-spécifiques sont multiples et variées. Elles sont liées à la **compétition** pour les facteurs nécessaires à l'accroissement des plantes.

Une espèce à croissance rapide et à fortes capacités de colonisation va occuper l'espace habitat et limiter l'accès à la lumière pour d'autres espèces.

Les capacités de propagation, d'efficacité de la photosynthèse, d'adaptation aux modifications physiques du milieu et à l'assimilation des matières nutritives vont jouer un grand rôle dans les possibilités d'extension d'une espèce plutôt qu'une autre.

Divers types de relations peuvent être observées :

Associations

On rencontre parfois les cladophores **associées** à des cyanobactéries fixatrices d'azote, leur permettant de survivre dans certaines situations déficientes en azote (Dodds & Gudder, 1992). D'autre part, la fixation d'azote par des épiphytes a été observée par Dodds (1991c).

Les algues filamenteuses peuvent aussi devenir **épiphytes** sur des macrophytes (renoncules, potamots, hélrophytes...) et inhiber physiquement leur développement par réduction de la lumière pénétrante ou en agissant sur d'autres paramètres. Des proliférations de *Melosira* sp. (Diatomées), et autres algues sont fréquentes lors de la phase de décomposition des renoncules.

Compétition au sein d'un même type biologique

Nous avons également cité le **remplacement d'espèces** par d'autres, liés à la tolérance à certains milieux, les évolutions ou les dégradations dont l'**eutrophisation**. Ainsi les cladophores remplacent-elles certains macrophytes lors d'enrichissement du milieu en matières organiques et en nutriments (Ten Cate & al., 1991). L'eutrophisation est par-



fois partiellement responsable de la régression de certains macrophytes sensibles, comme les hélrophytes.

Le peuplement à *Ranunculus penicillatus* var. *calcareus* des eaux courantes calcaires de la Saulx (51), subit de graves altérations suite aux aménagements hydrauliques drastiques et à la pollution d'origine organique qui font régresser cette espèce et favorisent les macro-algues qui présentent alors des recouvrements très importants (Ecolor & AREA, 1993).

Compétition entre phytoplancton et hydrophytes

Les algues filamenteuses et les macrophytes peuvent également entrer en compétition avec le phytoplancton en milieu stagnant, qui peut limiter la pénétration de la lumière.

On peut se trouver dans une situation d'alternance ou de remplacement phytoplancton/ macrophytes. Citons l'exemple d'une prolifération à Cyanobactérie planctonique (*Aphanizomenon* sp.) prenant le relais d'un envahissement du site (plan d'eau du Mirgenbach, Centre de Recherches Ecologiques, 1992a) par *Hydrodictyon reticulatum*, ou celle d'un remplacement d'*Egeria densa* sur le site de Pen Mur par un fort développement de *Microcystis aeruginosa* (commun. pers. Hauray & Dutartre, 1997) suite à un hiver très rigoureux.

Il faut signaler aussi que la gestion par herbicides des macrophytes peut entraîner par contre-coup des pullulations phyto-planctoniques (cas du plan d'eau à niveau constant de Naussac).

Parmi les différents mécanismes de compétition, on reconnaît l'existence de substances allélopatiques capables d'influer négativement sur d'autres espèces, mais la connaissance que l'on a de leur fonctionnement n'est que fragmentaire (Barrat-Segretain, 1996a).

La production de toxines par un certain nombre de Cyanobactéries est un phénomène connu. A l'inverse, Nakai & al. (1996) ont démontré l'effet inhibiteur marqué de *Myriophyllum spicatum* sur le développement de *Microcystis aeruginosa* et de *Selenastrum* sp., en prouvant l'existence de composés algicides d'ailleurs rapidement biodégradables. Citons également l'influence d'extraits de *Ceratophyllum demersum* faisant régresser les cyanobactéries du milieu et favorisant les Chlorophycées (Jasser, 1995).

Compétition entre phytoplancton et hélrophytes

Dans un certain nombre de cas, il semble que des proliférations phytoplanctoniques soient, au moins partiellement, responsables de régressions de roselières dans les lacs alpins (Lachavanne, 1982).

Compétition entre hydrophytes et hélrophytes

Cette compétition, classique, correspond à l'envahissement de plans d'eau ou de bras morts par des hélrophytes. Elle est connue depuis très longtemps comme succession dynamique dans les étangs (Gessner, 1955 in Hynes, 1970).

Relations plantes - animaux

La **résistance au broutage** peut être également un des facteurs qui favorise l'expansion des espèces dans les milieux aquatiques, ainsi les cyanobactéries, les cladophores, *Egeria densa*...

S Y N T H È S E

Les facteurs de milieux étudiés peuvent avoir un impact direct : un seul facteur peut contrôler ou réguler une population végétale, c'est la notion de **facteur limitant** ou **aggravant**. Mais plus généralement c'est la **conjonction** de deux ou **plusieurs de ces paramètres** qui vont agir ou non dans le sens d'une prolifération végétale.

La relative importance des variables immédiates, contrôlant directement l'augmentation ou la réduction de biomasse, reflète les caractéristiques environnementales des bassins versants, comme la topographie, l'utilisation du sol, la végétation. Elles sont le reflet des variables primaires du paysage que sont la géologie, la géomorphologie, le climat et les activités humaines (Biggs, 1996).

Cependant ces variables ne sont pas d'égale importance pour chaque espèce.

Par exemple, les paramètres physiques des stations (couple vitesse-substrat) ainsi que d'importants ap-

ports de nutriments ont été reconnus pour être à l'origine de la large extension des formations à *Cladophora* sp. et *Vaucheria* sp. sur le bassin de la Loue (SRAE Franche-Comté, 1990).

En plus de la complexité des interactions entre les végétaux, les facteurs externes peuvent agir à des niveaux écologiques différents : sur l'auto-écologie et la physiologie d'une espèce, sur une population, sur une communauté, voire sur tout un écosystème.

Il est donc important d'analyser, de considérer et de dénouer peu à peu l'écheveau de toutes les interactions multiples et complexes pour appréhender le phénomène des proliférations végétales : **Interrelations entre les paramètres, interrelations entre espèces, intégrant les relations de compétition interspécifique entre macro-algues et phanérogames ou phytoplancton etc...**

On peut résumer grossièrement l'influence des facteurs externes sur les végétaux aquatiques :

Deux types de facteurs influent sur la prolifération végétale :

- **Ceux qui déterminent l'augmentation de la biomasse,**
 - le fort éclaircissement et la pénétration de la lumière (transparence)
 - l'élévation de la température, qui intervient pour influencer le taux de métabolisme et la croissance,
 - des conditions hydrologiques stables (faible vitesse ou absence de courant)
 - la faible profondeur du substrat
 - le niveau de ressources élevé dont la minéralisation

et les nutriments.

- **Ceux qui permettent la réduction de la biomasse,**
 - l'ombrage
 - la diminution des températures (à l'automne)
 - les modifications hydrologiques créant des situations comme des vitesses de courant élevées, l'instabilité du substrat, l'abrasion ou le colmatage par les matières en suspension. Ces facteurs peuvent se combiner pendant les crues en créant des perturbations majeures.
 - la diminution des ressources en nutriments
 - la consommation par les invertébrés et les poissons.

RISQUES DE PROLIFERATION

Comme nous l'avons déjà signalé, les conditions qui vont permettre à un végétal macrophyte de proliférer sont le résultat de nombreuses interactions et se résument globalement par :

La notion

d'« **ESPECE A RISQUE DE PROLIFERATION** » résultante du potentiel biologique proliférant des végétaux, principalement lié à leur capacité :

- de croître rapidement
- de produire beaucoup
- de se maintenir et se développer dans le milieu et de coloniser d'autres sites (colonisation et propagation)

NOTION D'ESPÈCE À RISQUE

STRATÉGIES BIOLOGIQUES FAVORABLES AUX PROLIFÉRATIONS

Morphologie

- Fort pouvoir couvrant
- Phénoplasticité

Physiologie

- Photosynthèse efficace
- Taux de croissance important
- Forte productivité, d'où forts taux de recouvrement et /ou fort encombrement de l'espace et /ou fortes biomasses

Faculté de pérenniser l'espèce en conditions défavorables

Reproduction végétative très efficace favorisant la propagation.

Reproduction Taxon	Végétative Sexuée	Végétative racinaire	Végétative formes résistantes	Végétative fragmentation
Cyanobactéries Benthiques	o		xxx	xx
Cladophora sp.	x		xx	xxx
Spirogyra sp.	x			
Hydrodictyon reticulatum	x			xxx
Ranunculus fluitans	x			xx
Potamogeton pectinatus	x	xxx	xx	xx
Myriophyllum spicatum	x		xx	xxx
Ceratophyllum demersum	x		xx	xxx
Lemna sp.	x		x	xxx
Spirodela polyrhiza	x		xx	xx
Elodea sp.	o		xx	xxx
Egeria densa	o		xxx	
Lagarosiphon	o	xx		xxx
Ludwigia sp.	x	xx		xxx
Myriophyllum aquaticum	o	xx	xxx	
Fallopia japonica	x	xxx		xxxx
Impatiens glandulifera	xxx			xx

Tableau 1 : Modes de reproduction favorables à la prolifération



Taxon	Cycle : démarrage	Période de développement	Taux croissance Photosynthèse	Biomasse moyenne (g Poids Sec/ m ²)	Biomasse maximum (g) Poids.Sec/m ²)
Cyanobactéries planctoniques	fin hiver ou été				300-500 mg/chlt/m ³
Cyanobactéries benthiques	fin hiver ou été		xxx		
Cladophora sp. ou + tardif	précoce	souvent bimodal	xx	100- 200	400-600
Vaucheria sp.		peut subsister hiver	xxx	100- 200	400
Spirogyra sp.	précoce	printanier	xxx	70	
Hydrodyction sp.	tardif	estival-automnal	xxxx		600
Ranunculus fluitans	précoce	souvent bimodal	xxx	150- 300	500
Potamogeton pectinatus	assez précoce	printanière ou pérenne		500- 700 g	1000
Myriophyllum spicatum		espèce pérenne	xxx	100- 200	300
Ceratophyllum demersum				100- 300	600
Lemna sp.			xxx	30- 50 g	150
Spirodela polyrhiza				300	650
Elodea sp.		estival	xx	300	700
Egeria densa	cycle bimodal	espèce pérenne	xxx	300- 500	600
Lagarosiphon			xxxx	600- 700	1200
Ludwigia			xxx	500- 800	1800
Myriophyllum aquaticum			xx	300- 500	800?
Fallopia japonica	précoce	floraison tardive	xxx	600- 1200	

Tableau 2 : Physiologie et productivité des espèces proliférantes
* dans les tableaux suivants, les croix (X) correspondent à l'intensité du facteur par rapport à la prolifération

La notion de "MILIEU A RISQUE" résultante du croisement entre les types de milieu et les facteurs environnementaux favorables, naturels ou d'origine anthropique, permettant à une ou plusieurs espèces "à risque" de développer son potentiel proliférant par une **occupation de**

l'espace disponible, en surface et/ou en volume, pouvant induire une nuisance.

C'est la résultante de la rencontre de ces deux aspects qui va conduire à une situation de prolifération.

NOTION DE MILIEU À RISQUE : FACTEURS DE MILIEU FAVORABLES

Types de Milieu

- stagnant (nombreuses espèces)
- courant (macro-algues, renoncules, parfois potamots)

Conditions hydrodynamiques stables (courant + substrat)

- Rôle fondamental du régime hydrologique au cours de la période végétative

Faible profondeur

Type géologique :

- marno - calcaire
- rarement granites ou grès

Type de substrat

- granulométrie fine (vases/ sables) pour de nombreuses espèces.
- parfois pierres, blocs

Fort Eclaircissement

- besoins importants pour de nombreuses espèces

Élévation de la Température

- au cours de la période végétative, > 15°C

Minéralisation de l'eau : moyenne à élevée.

Nutriments

Taxon	Milieu lentique Plan d'eau	Milieu lotique Cours d'eau amont	Géologie aval	granites grès	Substrat marno- calcaire	pierres blocs	cailloux graviers	sable vase	Profondeur
Cyano. benthiques	xxx		x			bloc	xx		< 2 m
Cyano. plancton.	xxx		x						
Cladophora sp.	x	x	xxx	o	xxx	xxx	x	x	faible
Vaucheria sp.	x	x	xxx	o	xxx	xx	x	xx	<70 cm
Spirogyra sp.	xxx			o	xx	x	x	x	< 1 m
Hydrodictyon sp.	xxx			o	xxx				
Ranunculus fluit.		x	xxx	o	xxx	x	xxx		< 1 m
Pot. pectinatus	xxx	x	xxx	o	xxx			xxx	1à3 m, pfs>
Myriophyllum spic.	xxx		xxx	o	xxx			xxx	< 1 m ?
Ceratophyl. dem.	xxx		xx	o	xxx		x	xxx	eaux profondes
Lemna sp.	xxx		x	x	xx				
Spirodela polyr.	xxx		x	o	xx				
Elodea sp.	xxx		xx	x	xx			xxx	< 1 m
Lagarosiphon sp.	xxx		x					vase	< 7 m
Ludwigia sp.	xxx		x	granites	xx			vase sable	3 m
Myriophyl. aquat.	xxx		x					vase sable	< 3 m
Fallopia japonica	Berges		Berges	granite	x			xxx	1-2 m >niv. étiage
Impatiens gl.	Berges	Berges							

Tableaux 3 et 4 : Types de milieu et facteurs favorables aux proliférations

Taxon	Lumi	° C	Courant	Turbi.	Minéralis Conduct.	Duret	pH	Mat. Org	Azote	Phosph
Cyanobactéries	x	xxxxx	calme				alc.		rap.N/P < 7	
Cladophora sp.	xxxx	xxx	moyen-rapide		panel large	xxxx	alc.	xx	xx	xx
Vaucheria sp.	xxx	xx	moyen-rapide		xxx	xxxx	alc.	xxx	xxx	xxx
Spirogyra sp.	xxxx	x	calme	non	moyenne-forte	xx			xxx	xx
Hydrodictyon sp	xxx	xxxx	calme		xxxx			xx	xxx	xxx
Ranunculus fluit.	xxx	x (xx)	rapide	sensible	xxx	xxx	alc.		xxx	xxx
Pot. pectinatus	xxx	xx	calme-moderé	tolère	xxx		alc.	xx	xx	xx(x)
Myriophyllum sp.	xxxx	xx ?	calme-moderé		xxx		alc.	xx	xxx	xxx
Ceratophyl. dem.	x	xxx	calme-moderé	tolère	xx			tolère	xxx	xxx
L. minor	xxx	xx?	calme	tolère	xxx			tolère	xxx	xxx
L. gibba		xxx	calme	tolère	xxxx		alc.	tolère	xx	xx
L. trisulca	x		calme	sensible	xxx			sensible		
Spirodela polyr.	xxx	xxx	calme		xx					
E. canadensisxx	xx	x	calme-faible	sensible	panel large		neutre à		xxx	xx
E. nuttallii	xx	xx	calme-faible		xxx		alc.		xxxx	xxx
E. ernstiae	xx	x	calme-faible		panel large	xxx				xxx
Egeria densa	x	x	calme-faible	tolère	panel large	x	acide-alkalin	sensibl.	xxx	xxx
Lagarosiphon	x		calme-faible	tolère					xx	xx
Ludwigia sp.	xxx	x	calme-moderé	tolère	panel large		acide-alkalin tolère		panel large	
Myriophyl. aquat.	xxx	xxx	calme-moderé	tolère			panel large tolère		xx	xx
Fallopia japonica	xxxx					non	acide		xxx	
Impatiens gl.	xxxx								xxx	

* dans les tableaux suivants, les croix (X) correspondent à l'intensité du facteur par rapport à la prolifération



Il n'est guère envisageable, à ce niveau, d'établir de classification précise permettant de décrire les différentes situations de proliférations végétales qui peuvent se développer avec certitude et constance dans les milieux aquatiques.

Tout d'abord ce classement dépendrait de l'analyse que l'on fait de la situation : par rapport au fonctionnement de l'écosystème aquatique lui-même et/ou par rapport à la satisfaction des usages anthropiques de ce milieu.

D'autre part, comme il a été précisé précédemment, une des difficultés va résider dans la définition du ou des facteurs prédominants ou déclenchants, au sein des situations variées liées au cumul variable des différents facteurs à l'origine de ces phénomènes.

Il est néanmoins possible de dégager des **tendances**, en considérant que les situations de risque sont des situations multi-paramètres pouvant être réduites à des grilles multi-entrées (voir tableaux précédents).

- C'est ainsi que si l'on s'interroge sur le **type d'espèce qui risque** de proliférer, grossièrement les questions posées vont être de l'ordre :

Où, quand, comment ?

Exemples :

- si l'on s'interroge sur le risque maximal d'avoir des problèmes de Cyanobactéries,
où : milieu stagnant
quand : fort éclaircissement, peu de profondeur, chaleur,
comment : bloom, diminution transparence de l'eau, risque anoxie du milieu.
- si l'on s'interroge sur le risque maximal d'avoir des problèmes d'algues filamenteuses
où : milieu courant calcaire ou marneux
quand : fort éclaircissement, courant modéré et stable, minéralisation et trophie moyenne à forte
comment : développement saisonnier.
- si l'on s'interroge sur le risque maximal d'avoir des problèmes de potamot pectiné :
où : milieu courant ou stagnant, marno-calcaire
quand : fort éclaircissement, au printemps ou toute l'année suivant la situation géographique, agitation modérée du milieu
comment : colonisation importante du milieu.
- De même si l'on s'interroge sur le **type de milieu à risque**,

Si l'on a affaire à un milieu stagnant, on risque d'avoir des proliférations :

- d'un panel d'espèces assez large, selon la situation géographique (espèces exotiques ou non)
- avec un éclaircissement maximal, ce qui est la règle générale
- une faible profondeur, ce qui est fréquent
- des conditions hydro-dynamiques calmes, des nuances : avec peu d'agitation, on aura plutôt du myriophille en épi, tandis que le potamot pectiné préférera une certaine turbulence.

Si l'on a affaire à un milieu courant, on risque d'avoir des proliférations :

- d'une gamme d'espèces plus réduite : macro-algues (cladophore, vauchérie), renoncules, potamot pectiné et autres, élodées, cératophylle.
- La situation géographique entre peu en ligne de compte, mais le fort éclaircissement du cours d'eau est essentiel.
- Par contre le substrat marno-calcaire est souvent en cause, ainsi qu'une faible profondeur de milieu et un régime hydrologique stable pendant la période végétative.

L'intensité des développements végétaux étant fonction des conditions climatiques et hydrologiques,

*Certains milieux vont présenter un **Risque minimal**. Globalement ce sont les secteurs amont de cours d'eau sur substrat gréseux ou granitiques, souvent ombragés, qui de par leurs caractéristiques morpho-dynamiques et le plus souvent par la pauvreté minérale et nutritive de leurs eaux, ne sont pas propices à engendrer d'importants développements végétaux.*

*A l'opposé, certains milieux vont présenter, soit naturellement, soit après un aménagement ou une anthropisation ou souvent en cumulant les deux, un **Risque maximal**. Ce sont généralement des milieux fort éclairés, stagnants et de faible profondeur ou des milieux courants, à éclaircissement important, sur terrains marno-calcaires, dont les eaux et /ou les sédiments se situent dans une gamme de forte minéralisation et de trophie.*

Entre ces deux situations extrêmes, se situe un nombre varié de situations pour lesquelles il est possible d'effectuer des croisements entre les conditions environnementales et les espèces potentielles adaptées à ce type de milieu.

Les notions sont de plus en plus précises sur les types de végétation caractéristiques des divers types de cours d'eau.

Un certain nombre d'études ont déjà permis d'améliorer la connaissance de la composition des peuplements et de leurs variations spatio-temporelles, à l'échelon local et régional (travaux de Hauray, du Centre de recherches écologiques, de Dutartre, de Carbiener & Trémolières, etc...). Plus récemment, une étude sur l'application du protocole MEV à l'échelon national, à la demande des Agences de l'Eau, a permis d'affiner ces données, même si des lacunes persistent et demandent à être complétées.

Il devient possible d'envisager une modélisation de la production végétale et ainsi la prévision des risques de prolifération en fonction des types de cours d'eau.

C'est une partie du travail qui est actuellement engagé dans le bassin Rhin-Meuse, à la demande de l'Agence de l'Eau régionale - en partenariat avec l'Université de Metz et les équipes belges des Universités de Namur et de Liège, dans le cadre d'une étude visant à affiner le compartiment phytobenthos du modèle Pégase, déjà fonctionnel dans l'optique de planification de l'épuration à l'échelle du bassin.

GESTION DES PLANTES AQUATIQUES

Les techniques de gestion des plantes aquatiques sont relativement bien connues et de nombreuses publications existent qui en présentent la gamme, les modalités d'application et les éventuels impacts. Un ouvrage relativement récent ayant le mérite de faire un point à l'échelle mondiale sur ce sujet est celui publié sous la responsabilité de Pieterse & Murphy en 1990.

Ces techniques peuvent être classées en deux groupes :

- l'un, intervenant sur un des paramètres de répartition ou de développement des plantes, correspond à des modifications, ou des manipulations de l'habitat. Ce sont des **méthodes préventives**, elles tentent d'empêcher ou de limiter le développement des plantes.
- l'autre comporte des moyens d'action directe sur les plantes, mécaniques, chimiques ou biologiques, qui sont des **méthodes curatives**. Ces techniques sont les plus connues, elles ont pour but de détruire, d'enlever ou de faire régresser les plantes dans les biotopes où elles sont installées.

Dans l'état actuel des connaissances, il est toutefois nécessaire de préciser que si la gestion des phanérogames est relativement bien documentée, c'est moins vrai pour les algues planctoniques et filamenteuses : des recherches appliquées manquent encore sur ces groupes taxonomiques pour assurer une gestion plus acceptable de leurs développements jugés nuisibles.

Dans de nombreux cas, subsistent toutefois d'importantes lacunes dans l'analyse préalable des difficultés. Elles réduisent l'efficacité des travaux et en augmentent souvent le coût environnemental, en produisant dans les milieux traités des nuisances secondaires ou des modifications fonctionnelles non souhaitées. Ces lacunes dans l'analyse peuvent, entre autres, être liées :

- aux limites de compatibilité entre les usages (et les usagers !),
- aux manques de connaissances du fonctionnement écologique des milieux à traiter,
- aux efforts commerciaux de sociétés privées préconisant des interventions directement fonction de leur propre capacité d'intervention,
- etc.

Mais une des limites fréquemment rencontrée est le manque de connaissance sur la (ou les) plante(s) jugée(s) nuisible(s). Un manque de connaissance qui a trait à la nature même de ces plantes (pour le public, ce sont des « algues » !), mais aussi à leur biologie et à leur écologie. La prise en compte de l'ensemble de ces éléments devrait pourtant permettre de réaliser des choix d'intervention plus cohérents et limiter les dommages causés aux éléments de l'environnement non visés par le traitement (Nichols, 1991).

Toutefois, la nécessaire intégration de ces caractéristiques biologiques et écologiques rend complexe une approche uniquement basée sur cet angle de vision. En effet, les traits biologiques des espèces, comme par exemple la capacité de bouturage, interviennent rarement seuls dans les critères de choix des techniques adéquates de gestion : selon que cette espèce à forte capacité de bouturage sera immergée ou amphibie, dans un cours d'eau ou dans un plan d'eau, les techniques pourront être différentes. De plus, pour un même trait biologique, le choix pourra se porter sur des moyens divers. Par exemple, dans un contexte donné, alors que des interventions mécaniques ou chimiques sont envisageables, cette capacité de bouturage devra être intégrée dans les risques inhérents au traitement : l'action de tel herbicide sur la plante visée peut engendrer une nécrose partielle des tiges et l'entraînement de fragments revivifiables vers d'autres habitats.

C'est pourquoi pour rendre plus facilement compréhensible cette approche des choix de gestion, nous présentons plutôt un panorama des techniques, illustré d'exemples tirés de ce corpus de connaissances sur les plantes. La plupart de ces exemples concernent les plans d'eau pour lesquels existent plus d'informations sur des expériences de contrôle et de gestion.

MÉTHODES PRÉVENTIVES

De par leur nature intrinsèque, elles s'appliquent généralement sur d'autres « objets » que les sites où se développent les nuisances et, de ce fait, elles rencontrent des difficultés de mise en œuvre relativement importantes. En effet, si l'effort doit porter par exemple sur l'amont du site où l'on désire contrôler des nuisances, comment faire accepter le principe d'efforts de gestion à des personnes ou des collectivités qui ne sont pas directement concernées ?

Depuis quelques années se mettent toutefois en place des procédures de natures diverses qui peuvent contribuer à améliorer cette situation et favoriser l'emploi de ces méthodes préventives. La loi sur l'eau de 1992 est un de ces éléments mais toute la problématique de gestion intégrée des bassins versants qui est en train de se mettre en place va participer de manière importante à cette évolution.

Qualité des eaux

La qualité physico-chimique des eaux et des sédiments peut directement influencer sur la nature, la diversité et la répartition des végétaux aquatiques, puisqu'ils peuvent se nourrir dans ces deux compartiments de l'écosystème ; de nombreuses recherches ont été menées sur cet aspect de la nutrition des plantes aquatiques et parmi les synthèses disponibles on peut citer par exemple celle de Nichols (1991). Cette influence peut être négative, dans le cas de pollutions organiques importantes ou de pollutions toxiques, ou positive, dans le cas de pollutions organiques faibles ou d'eutrophisation.

Ainsi toute action visant à réduire les apports en matières organiques ou en nutriments sur le bassin versant devrait



engendrer des limitations de l'extension et de la croissance des peuplements de macrophytes. Certaines proliférations observées sur le territoire sont des conséquences évidentes d'une augmentation des apports en nutriments dans les eaux. C'est par exemple le cas du Vair en Lorraine présentant sur l'amont de son cours, des développements très intenses de *Cladophora sp.* et de *Potamogeton pectinatus* suite à des rejets phosphorés conséquents dans le milieu (Peltre & al., 1993).

Toutefois, diverses observations montrent que les évolutions de la qualité des eaux (et en conséquence celles des sédiments) ne font souvent que favoriser ou limiter les développements végétaux, sans que ce paramètre explique de manière dominante la présence et l'abondance des plantes : l'influence des efforts de limitation des rejets sur les bassins versants peut donc rester relativement mineure.

Par exemple, les investigations menées sur le fleuve Charente semblent indiquer que, dans ce cas, la qualité des eaux n'est pas le critère prépondérant de répartition des macrophytes (données Dutartre non publiées). Toutefois les observations indiquent également que certaines manifestations les plus évidentes d'occupation des habitats par les macrophytes, en l'occurrence le développement, à la surface des herbiers de plantes immergées, de placages d'algues filamenteuses et de lentilles d'eau sont susceptibles de régresser voire de disparaître si la qualité des eaux s'améliore notablement ; la régression ou la disparition de ces développements correspondrait sans doute à une diminution nette des demandes de gestion des plantes sur ce fleuve.

Par ailleurs, les teneurs en azote et phosphore présentes dans les eaux superficielles et les eaux interstitielles des sédiments sont très rarement limitantes de la production des macrophytes. Selon Dawson & Kern-Hansen (1979), il faudrait diminuer jusqu'à des valeurs extrêmement faibles les quantités de nutriments présents dans l'eau et le sédiment pour contrôler la production de biomasse, et l'action sur le carbone inorganique dissout dans l'eau serait peu envisageable.

Des travaux consacrés à l'autoécologie de telle ou telle espèce confirment généralement ces observations : pour le potamot pectiné, *P. pectinatus*, par exemple, les nutriments sont rarement limitants car il y a un pompage de ces éléments dans l'eau et le sédiment. Ces nutriments sont alors souvent en quantité suffisante pour une croissance luxuriante de la végétation, ce qui limite l'effet d'une éventuelle réduction d'apport en nutriments (van Wijk, 1986). Par contre, selon cet auteur, le carbone pourrait être limitant pour cette espèce, car les ions HCO_3^- sont essentiellement pompés par les tiges feuillées, et ils peuvent ne pas être en concentration optimale dans l'eau.

Des possibilités de gestion des Cyanobactéries semblent en revanche plus accessibles dans ce domaine.

En effet, le rééquilibrage du rapport N/P pourrait permettre de limiter le développement de ces algues. Selon

l'équation de Redfield, la photosynthèse est maximale pour un rapport (en masse) N/P égal à 7. Si ce rapport est supérieur à 7, le phosphore devient alors facteur limitant de l'activité photosynthétique. Lorsque ce rapport est inférieur à 7, l'azote devient à son tour limitant. Ceci explique qu'en milieu déficitaire en azote, seules les Cyanobactéries, capables de fixer l'azote gazeux, peuvent devenir proliférantes.

Des essais par apports de substances azotées dissoutes (Barica & al., 1980; Findlay & al., 1987) ont montré qu'il est possible de limiter ainsi les Cyanobactéries et de les remplacer par des chlorophycées, généralement mieux supportées et mieux utilisées dans l'édifice trophique.

D'autres recherches en ce sens montrent la réduction de croissance de ces algues, en l'occurrence *Microcystis aeruginosa*, dans des milieux à forte teneur en potassium (Parker & al., 1997). D'autre part, la production de microcystine serait inhibée par la limitation de fer dans le milieu (Utliken & Gjølme, 1995).

Il est bien sûr évident que les techniques doivent être appliquées avec d'autant plus de prudence qu'elles sont apparemment en contradiction avec les efforts de limitation des apports nutritifs engagés sur de nombreux bassins versants : une analyse globale des enjeux et des risques est ici indispensable.

Il devrait en être de même en ce qui concerne l'emploi de la paille d'orge pour limiter les développements algaux dans les cours d'eau. Depuis quelques années, des expérimentations utilisant cette paille ont été réalisées en Grande Bretagne et en Irlande (Welch & al. 1990, Barrett & al. 1996, Harriman & al. 1997) ; elles montrent des régressions notables des populations algales, qu'il s'agisse d'algues filamenteuses ou de Cyanobactéries, ce qui est un succès, mais des apports de matières organiques en décomposition se produisent qui peuvent risquer de compromettre l'efficacité globale de cette méthode.

Lumière, ombrage

Les besoins en lumière des plantes doivent être assurés pour qu'elles puissent se développer dans de bonnes conditions. Si l'ombrage par la végétation de bordure peut permettre une réduction des proliférations végétales dans les cours d'eau de faible largeur, il n'en est pas de même pour les plans d'eau, aux dimensions plus importantes : cette limitation ne peut se produire que dans des situations particulières, limitées géographiquement à certaines zones de rives très ombragées.

En ce qui concerne les cours d'eau, selon divers auteurs, l'ombrage peut jouer un rôle pour des largeurs maximales du lit d'environ 25 mètres mais ce maximum doit être à relativiser en fonction de l'orientation du cours.

Dawson & Kern-Hansen (1979) montrent l'efficacité de l'ombrage sur la réduction de la croissance des végétaux. Ils suggèrent un ombrage partiel qui réduirait de manière significative la biomasse, et augmenterait la diversité floristique.

L'ombrage a un impact différent selon l'espèce considérée. Par exemple, *Elodea canadensis* résiste mieux à l'ombrage que *Myriophyllum spicatum* (Abernethy & al., 1996). Si ces deux espèces cohabitent, et dans la mesure où l'ombrage reste modéré, un contrôle par cette méthode risque simplement de donner avantage à l'élodée, et l'effet sera plus limité. Certaines espèces sont particulièrement bien adaptées à l'ombrage, comme *Ceratophyllum demersum*. Cette espèce est en effet capable de croître rapidement à 5-10% de l'intensité maximale (Holm & al., 1977).

Là encore, si cette technique peut s'appliquer avec succès dans des milieux particuliers, il semble impossible de la généraliser car la gestion des ripisylves doit obéir à d'autres objectifs que le contrôle du développement des plantes aquatiques.

Il est également possible de provoquer une augmentation de la turbidité des eaux. Par exemple, la présence de poissons fousseurs comme la carpe, *Cyprinus carpio*, augmentant la turbidité de l'eau, est susceptible de réduire la croissance des végétaux. Lors de l'introduction de carpes dans un milieu, il se produit une phase d'accoutumance à leur nouvel environnement, ce qui se traduit par de nombreux mouvements et donc une augmentation de la turbidité. Cette turbidité demeure ensuite élevée à cause de leur recherche de nourriture dans la vase (Sidorowicz & al., 1996).

Des expériences menées par Hootsmans & al. (1996) suggèrent également qu'un moyen de limiter la croissance de *Potamogeton pectinatus* consisterait effectivement à augmenter la turbidité du milieu, notamment par l'introduction de *Cyprinus carpio*.

Comme nous l'avons déjà signalé, l'emploi d'une telle technique doit faire l'objet d'une analyse préalable complète pour ne pas causer des dommages à d'autres compartiments de l'écosystème et il est subordonné à une contention des poissons dans les sites à traiter.

Hydrologie

• Niveau d'eau

Dans les retenues il est souvent possible de manipuler les niveaux d'eau, soit en les élevant, soit en mettant à sec.

Dans le premier cas, l'augmentation de niveau joue sur la quantité de lumière arrivant jusqu'à la plante et peut en limiter la croissance, mais ces effets sont en général faibles, sauf si l'élévation moyenne de niveau dépasse quelques décimètres et qu'elle dure plusieurs années (Wallsten & Forsgren, 1989). Cette technique reste cependant peu applicable, compte tenu de ses contraintes et des aménagements fixes souvent réalisés en bordure des plans d'eau qui ne supportent pas d'immersion prolongée.

L'assec est une technique, à la fois préventive et curative, de limitation des macrophytes employée assez classiquement dans les étangs de pisciculture : elle permet la dessiccation des plantes et, en cas d'assec hivernal, peut éga-

lement permettre leur gel ; elle donne souvent des résultats satisfaisants, mais la période d'assec est une contrainte importante (et quelquefois insupportable), dans la gestion de milieux aquatiques à usages multiples.

De plus elle peut produire des modifications dans la diversité végétale qui ne sont pas obligatoirement souhaitées par les gestionnaires. Dans d'autres cas elle peut même permettre des développements végétaux importants liés à la minéralisation partielle des sédiments.

Par exemple, une mise en assec avait été proposée pour réduire la colonisation d'un étang des Landes par quelques espèces immergées (myriophylle, characées, en particulier). Cette mise en assec a été accompagnée d'un décapage superficiel des sédiments dont les couches de surface étaient très riches en matières organiques (40 %). L'année qui a suivi ces interventions, la colonisation végétale a gagné une part très importante de la superficie du plan d'eau et la diversité végétale a été nettement augmentée. Si cette évolution pouvait être jugée satisfaisante en matière de fonctionnement du milieu, le jugement de la municipalité gestionnaire était tout autre puisque le souhait de départ était l'obtention d'un miroir d'eau, non d'un plan d'eau abritant une dizaine d'espèces de plantes (Durtarte & al., 1993).

• Ecoulements

Les écoulements sont un des principaux paramètres de répartition des plantes aquatiques. Les plantes sont d'autant plus sensibles aux déplacements de l'eau que leur enracinement est superficiel. Certaines d'entre elles sont en revanche fortement enracinées, comme les nénuphars ou les potamots et sont capables de résister à des vitesses élevées. Même si les crues sont susceptibles de «nettoyer» de manière presque totale les parties épigées des plantes, les systèmes racinaires enfouis dans les sédiments subsistent tant que ceux-ci ne sont pas entraînés et peuvent donc reconstituer les herbiers.

Les crues printanières ont des impacts notables sur les macrophytes en début de croissance et peuvent arracher les tiges et feuilles des macrophytes enracinés ainsi que l'ensemble des espèces faiblement enracinées.

Des observations réalisées avant et après une crue du mois de juin, sur la fréquence et la diversité des plantes sur des stations de référence du fleuve Charente ont par exemple montré une très nette régression des cératophylles et la disparition des algues filamenteuses (Données non publiées). Des observations équivalentes ont été consignées par Dethioux (1982) sur les arrachages de renoncules dus à de tels épisodes hydrologiques.

En ce qui concerne les Cyanobactéries, des interventions peuvent également être envisagées dans ce domaine. Les Cyanobactéries benthiques prolifèrent sur les substrats fins (limon, sable) ou sur les galets dans des zones peu profondes (hauteur d'eau inférieure à 50 cm) et à courant faible (inférieur à 0,1 m/s). Une solution pour les éliminer



de leur lieu de fixation pourrait donc consister en une augmentation de la vitesse de courant au fond de telle façon qu'il y ait arrachement du peuplement de Cyanobactéries. Cette opération peut s'effectuer par augmentation artificielle (chasse) ou naturelle (crue) du débit.

De nombreux travaux ont montré que la circulation de l'eau a un effet défavorable sur les efflorescences à Cyanobactéries planctoniques (Sevrin-Reyssac, 1989 ; Steinberg & Zimmermann, 1998). Une déstratification, provoquée par des appareils à moteurs électriques ou thermiques, peut entraîner une déstabilisation des Cyanobactéries qui affectionnent les couches calmes et bien éclairées. Selon Howard & al. (1995), les espèces du genre *Oscillatoria* sont tolérantes au brassage ; en revanche, la plupart des autres espèces sont sensibles dans la mesure où toute l'épaisseur de la couche euphotique est homogénéisée.

La création de crues «artificielles» à des périodes judicieusement choisies par rapport au développement végétal pourrait donc théoriquement permettre de réduire dans des proportions difficiles à préciser les développements végétaux ; de même, les aménagements de soutien d'étiage qui sont construits pour limiter les impacts des prélèvements d'eau à usage agricole pourraient jouer un rôle de limitation des développements estivaux des plantes. Mais ces manipulations hydrologiques ou hydrauliques sont difficiles à mettre en œuvre alors même que la gestion quantitative des eaux se fait sans cesse plus précise pour des raisons de raréfaction de la ressource. Il ne faut donc pas trop espérer du potentiel d'utilisation de ces approches.

De même, les opérations de déstratification des plans d'eau pourraient limiter les développements planctoniques, mais le coût élevé de ces techniques les rend utilisables que dans des milieux présentant une valeur ajoutée notable, comme par exemple les retenues de production d'eau potable.

MÉTHODES CURATIVES

Contrôle manuel et mécanique

• Contrôle manuel

Des travaux manuels sont possibles sur de très petits plans d'eau ou sur des zones à traiter de faibles superficies, mais il s'agit de travaux pénibles qui font toujours partie des techniques employées dans le tiers-monde (N. A. S., 1976). Sur le territoire français, ils ont été progressivement remplacés par d'autres techniques, recourant à une main d'œuvre moins importante.

Certaines situations de début de colonisation par des espèces exotiques peuvent toutefois être combattues par des arrachages sélectifs de petits herbiers en cours d'installation. De tels travaux ont été réalisés dans quelques sites des Landes, comme par exemple sur l'Étang Noir. Ce plan d'eau fait partie d'une Réserve Naturelle : des travaux

d'arrachage de la jussie ont permis d'enlever environ 5 m³ la première année, alors que la récolte menée l'année suivante était réduite à 60 litres de plantes, preuve de l'intérêt d'un entretien régulier dans ce type de site en début de colonisation.

De même, des travaux de finition de certaines opérations laissant dans le milieu un nombre important de boutures peuvent être réalisés à la main tant que la superficie à traiter n'est pas trop grande : un entretien manuel de ce type a été réalisé sur l'étang du Turc, un plan d'eau d'une dizaine d'hectares, au cours du printemps qui a suivi des travaux d'arrachage mécanique de la jussie. L'objectif était double puisqu'en plus de cet entretien destiné à allonger la durée d'action de l'arrachage, il était envisagé d'attirer l'attention des usagers sur ce mode d'entretien régulier. Bien que cette opération, faute d'un nombre suffisant de participants, ne puisse être considérée comme un succès dans l'un ou l'autre domaine, nous avons pu constater qu'une portion de rive ayant fait l'objet d'un enlèvement minutieux de toutes les boutures flottantes et des fragments encore enracinés de cette espèce s'est recolonisée de manière beaucoup plus lente que le restant des rives.

• Contrôle mécanique

La gamme d'appareils mécaniques est relativement large, adaptée à la plupart des situations requérant un contrôle de la végétation. Les matériels disponibles en France sont très divers et permettent des travaux dans la quasi-totalité des milieux aquatiques (Dutartre & al., 1990).

La majeure partie de ces appareils est constituée d'une embarcation portant des barres de coupe. Les plus anciens ne procèdent qu'à une coupe de plantes (**faucardage**). Comme un des reproches majeurs fait au faucardage est l'abandon des plantes dans le milieu, pouvant causer des déficits en oxygène liés au pourrissement, et une **recolonisation du milieu par bouturage**, divers constructeurs proposent maintenant des systèmes de ramassage.

Les engins les plus récents permettent une réelle **moisson** des plantes : de grandes dimensions, ils sont plus adaptés aux plans d'eau de superficies importantes (exemple du Marais Poitevin). Mais tous ces appareils sont relativement fragiles et sont plus efficaces dans des milieux présentant des fonds réguliers, sans obstacles, ce qui n'est généralement pas le cas des cours d'eau.

Ces engins disposent éventuellement de certains dispositifs spéciaux comme des godets faucardeurs, des fraises rotatives... qui leur permettent de s'adapter au travail demandé.

Le **curage** ou le **dragage** sont également des techniques de contrôle des plantes aquatiques. Intervenant sur les parties superficielles les plus riches en nutriments des sédiments et sur les parties des plantes enfouies dans le sédiment (racines, stolons ou rhizomes), ces techniques, bien que coûteuses, sont relativement efficaces mais présen-

tent une durée d'action limitée dans le cas de plantes à forte capacité de bouturage.

Un **hersage** permettant l'arrachage des stolons et des rhizomes est également envisageable : par exemple, chez *Potamogeton pectinatus*, le hersage semble efficace, bien que cela soit à confirmer sur le long terme (Erard, 1995). Selon van Wijk (1986), l'arrachage des rhizomes pour cette espèce semble difficile, car ils peuvent se trouver jusqu'à des profondeurs de 30 cm dans le sédiment. C'est également le cas des rhizomes des nymphéacées qui sont souvent profondément enfouis. Il est par ailleurs évident que la nature granulométrique des sédiments est un élément très important de l'efficacité de ce hersage : les vases sont relativement faciles à traiter de cette manière, mais des sédiments présentant des fractions granulométriques variables, comme dans les cours d'eau, sont très probablement difficiles, voire impossibles à traiter. Enfin, une attention particulière devrait être portée à la fragmentation des stolons et des rhizomes engendrée par cette technique, pour ne pas favoriser la dispersion des morceaux revivifiables des plantes.

La durée d'action de ces travaux dépasse rarement deux saisons d'été ; elle est très variable selon la nature des plantes et leur facilité de bouturage. La récolte des plantes limite la recolonisation des secteurs traités.

Dans certains cas la coupe des plantes favorise leur repousse, ce qui limite l'efficacité de la technique. Cette évolution a été observée dans certains lacs aux USA sur *Myriophyllum spicatum* dont la croissance est plus rapide dans les zones coupées que dans les zones témoins. La **période de coupe** est importante, elle doit tenir compte des cycles saisonniers des plantes qui présentent des variations notables selon les espèces et selon l'évolution climatique de l'année. Cette coupe doit généralement se faire avant la floraison et la production de graines mais si elle est trop précoce, les risques de repousse rapide sont importants. Par exemple, la repousse de *Myriophyllum spicatum* diminue lorsque la coupe est plus tardive dans la période de croissance, car une coupe tardive altère le stockage des sucres de réserve. Si la coupe est précoce, la repousse peut être importante. Pour cette espèce, la biomasse dans les zones traitées redevient comparable à celle dans les zones non traitées après des périodes variables (de 3 à 6 semaines) selon les conditions de milieu : turbidité, température et profondeur. Toujours pour cette espèce, schématiquement, une fréquence mensuelle de coupe semble donner de bons résultats (Kimbél & Carpenter 1981 ; Crowell & al., 1994).

Quoi qu'il en soit, les opérations de moisson des plantes sont entreprises lorsque les nuisances causées sont jugées inacceptables et les gestionnaires ont généralement des objectifs de calendriers qui ne tiennent pas compte des caractéristiques des plantes. En particulier, les moissons sur les plans d'eau touristiques sont généralement réalisées avant la période de fréquentation estivale, en mai ou juin, à une époque où les plantes sont en phase de crois-

sance rapide. L'objectif est de permettre la pratique des loisirs nautiques et, dans la mesure où la surface et les premiers décimètres des eaux sont dégagés des plantes, l'opération est jugée satisfaisante, même si les plantes occupent à nouveau les mêmes biotopes à l'automne. Des efforts importants restent à faire pour optimiser ces techniques de contrôle de la végétation, entre les contraintes des gestionnaires et le fonctionnement écologique des plantes et des milieux.

Les **risques** et **incidences** secondaires de ces travaux ont été examinés par divers auteurs, dont Carpenter & Adams (1977). Ces opérations entraînent une remise en suspension momentanée de la couche superficielle fluide des sédiments. Il peut également se produire un relargage des nutriments contenus dans les eaux interstitielles des sédiments fins et organiques.

Le devenir des plantes coupées non récoltées constitue dans la quasi-totalité des cas une des incidences les plus négatives de ce mode de contrôle (risques déjà évoqués de bouturage, de déficit en oxygène).

Les plantes aquatiques participent au bilan nutritif des milieux aquatiques et leur moisson peut être un moyen de jouer sur ce bilan mais il ne peut s'agir que d'une action à long terme car les quantités de nutriments contenues dans les plantes sont en général faibles par rapport aux quantités présentes dans les milieux (Neel & al., 1973).

La quantification préalable des herbiers à contrôler est nécessaire pour une définition correcte des travaux à engager. Cette quantification peut être réalisée par des mesures ou des estimations de biomasse ou de volume. Les entreprises spécialisées dans ces travaux aquatiques utilisent plus fréquemment le volume comme moyen de calcul de l'ampleur du travail et donc des coûts. Dans ces estimations, l'architecture des herbiers est un critère utilisé quelquefois de manière empirique.

Il est important de préciser la **nature des plantes** car volumes et biomasses présentent de grandes variations. Entre une couverture de lentilles d'eau dont la biomasse sèche est souvent inférieure à 100 g/m² et des espèces immergées très denses, fortement ramifiées, comme les élodées, les myriophylles, etc, qui peuvent présenter une biomasse sèche un peu supérieure à 1 kg, la marge est d'importance et la caractérisation des travaux se ressentira d'une mauvaise estimation de départ.

De même, l'impression d'occupation de la surface des eaux par des plantes peu ramifiées, développant des feuilles de taille notable, comme certains potamots, peut amener à une certaine surestimation des quantités de plantes à évacuer et donc à des risques d'inadaptation des propositions de travaux. Cette quantification présente également un grand intérêt pour les autres types de traitements curatifs.

Le **devenir des produits extraits** doit faire partie des éléments du choix parmi les techniques mécaniques. Ce choix devrait être réalisé en fonction des caractéristiques



de la situation que l'on veut traiter : caractéristiques du milieu, objectifs des travaux, nature des déchets, possibilités de transport, de stockage ou de recyclage, etc.... Les macrophytes contiennent des matières organiques et des nutriments et, surtout, près de 90 % d'eau.

Leur dépôt sur les rives ou en décharge est possible. Toutefois, le choix des sites de dépôts, temporaires ou permanents, doit également tenir compte des risques d'émission de jus de lixiviation, fortement chargés en matières organiques fermentescibles, et donc susceptibles de créer une pollution organique par retour de ces jus dans les eaux lorsque le dépôt est trop proche du milieu aquatique. Divers mode de recyclage des macrophytes ont été examinés par de nombreux chercheurs, mais dans le contexte du territoire métropolitain, il semble que seules des utilisations ne nécessitant pas d'opérations ultérieures complexes de traitement des plantes soient viables : la plus évidente est leur emploi comme engrais vert ou compost. Concernant le compost, un essai de valorisation de *P. pectinatus* sous cette forme a été entrepris sur un lac de Meuse envahi par cette plante (Lac de Madine). L'étude montre que cette plante présentant en composition un rapport C/N trop faible, ne peut être compostée seule, mais doit être mélangée à un autre produit (comme du fumier par exemple) (Centre de Recherches Ecologiques, 1996b).

Les plantes récoltées dans les milieux aquatiques sont généralement non contaminées par des micropolluants mais si un doute subsiste, il sera nécessaire de vérifier leur composition chimique avant de les recycler. Enfin, la présence de déchets macroscopiques dans les plantes récoltées peut réduire l'intérêt de ce recyclage.

Enfin, les risques de reprise des plantes déposées ne doivent pas être sous-estimés : ils concernent principalement les espèces amphibiennes à fort pouvoir de bouturage.

Dans tous les cas, ces possibilités de recyclage ne peuvent être considérées au mieux que comme des solutions de limitations des coûts globaux des interventions et non comme un objectif de rentabilisation. Limiter les distances de transports des matières organiques, par exemple, ou proposer gratuitement les végétaux récoltés comme engrais vert aux exploitants agricoles proches plutôt que de les déposer en décharge avec un coût notable, etc.

Dans le cas de l'Etang Blanc (Landes), des efforts importants ont été entrepris pour optimiser cette opération d'entretien, aussi bien en ce qui concerne les déplacements des engins, le chargement et le transport des plantes sur le plan d'eau que le transport et le dépôt ultérieur à terre.

Contrôle chimique

L'utilisation d'**herbicides** en milieu aquatique a débuté après la deuxième guerre mondiale. En France, quelques matières actives sont homologuées pour la «destruction des mauvaises herbes aquatiques et semi-aquatiques»: certaines sont destinées au contrôle des hydrophytes,

d'autres au contrôle des hélrophytes ; leur liste actualisée figure dans l'Index Phytosanitaire, ouvrage édité chaque année par l'Association de Coordination Technique Agricole (ACTA).

Il s'agit d'une technique régulièrement employée en France : dans l'enquête menée en 1986-1987, sur 65 cas de contrôle de la végétation aquatique réalisés dans diverses régions, environ un cinquième correspondait à l'application d'herbicides (Dutartre, 1988a).

L'utilisation de ces produits, source de contamination de l'environnement, rencontre des réticences et suscite diverses polémiques dans la plupart des pays où elle est permise.

Hormis les **risques toxicologiques** à court et à moyen terme vis à vis des organismes non visés par les applications, et en particulier des poissons, des **incidences secondaires** notables lui sont reprochées : il s'agit en particulier des risques de désoxygénation du milieu, liées à la consommation d'oxygène nécessaire à la dégradation bactérienne des plantes mortes, et des modifications d'habitats quelquefois radicales qu'elle peut engendrer dans certains écosystèmes (Dutartre, 1992a).

Les utilisations ultérieures des eaux des milieux traités et des milieux situés en aval doivent également être prises en compte, en observant un délai de sécurité, permettant la dilution ou la dégradation des produits.

Des sélections de flore sont également possibles qui peuvent engendrer une banalisation des milieux et des nuisances nouvelles. Enfin, l'aspect généralement très peu esthétique des secteurs traités constitue un autre facteur de rejet de ces techniques.

L'emploi de ces produits doit donc être envisagé avec beaucoup de prudence et ne pas être systématisé à l'encontre du milieu à traiter, afin de limiter les risques vis-à-vis de l'environnement et de se prémunir contre toutes les nuisances secondaires qu'il peut causer.

Bien que souvent importante, l'**efficacité** des traitements chimiques n'est pas parfaite et divers exemples montrent les limites de ce type de méthode.

C'est en particulier le cas de traitements expérimentaux réalisés sur l'Etang Blanc avec le **fluridone** (Sonar P5) à l'occasion d'essais préalables à l'homologation du produit en milieu aquatique. Les résultats ont été jugés non satisfaisants car, après avoir montré des signes évidents de chlorose des tiges et feuilles, les herbiers de lagarosiphon ont présenté une repousse évidente. Ce relatif échec avait alors conduit à réaliser des tests de laboratoire, destinés à examiner l'efficacité du produit en fonction du type de sédiments. Ces tests ont nettement montré que le produit perdait son efficacité en présence de quantités importantes de matières organiques dans les sédiments alors que le traitement sur substrat sableux restait pleinement efficace. Une partie du produit restait piégé dans les sédiments organiques, ce qui pouvait expliquer ces différences (Dubernet & al, 1992).

Selon van Wijk (1986), le fait que les rhizomes de *Potamogeton pectinatus* soient profondément enfouis dans le sédiment les met relativement à l'abri des herbicides. Ceux-ci détruisent la partie supérieure de la plante, mais celle-ci est capable de se rédévelopper grâce aux rhizomes qui ont été préservés. Cette capacité de repousse est fréquente chez toutes les plantes stolonifères ou rhizomateuses.

Dans la mesure où les herbicides sont généralement non sélectifs, il importe de ne pas négliger les **impacts secondaires sur les plantes** non visées et les risques d'extension de l'effet phytotoxique des produits : un traitement respectera très rarement les plantes non visées, sauf si elles sont d'un type biologique notablement différent de la plante à contrôler.

Lors d'essais en plans d'eau, les zones présentant des atteintes aux plantes peuvent atteindre 1,5 à 2 fois la surface originellement traitée. Cette dérive des produits peut être limitée par l'emploi de granulés qui tombent au fond et sont facilement entraînaibles mais ce risque subsiste.

Dans un cours d'eau, l'entraînement des produits vers l'aval est également un risque important qu'il est indispensable d'analyser au préalable, en fonction de la sensibilité et des usages du milieu aval. Quelles que soient les précautions prises, même dans le cas de traitement sur les héliophytes des berges, des quantités de produits qu'il est difficile d'estimer tombent dans les eaux et sont diluées dans le milieu.

En ce qui concerne la gestion des populations de **cyanophycées**, aucun produit homologué en milieu aquatique n'est, à notre connaissance, actuellement disponible.

Classiquement utilisé contre les algues par les pisciculteurs, le **sulfate de cuivre** présente des risques notables. La toxicité de ce sel sur les organismes vivants est généralement attribuée à l'ion cuivrique Cu^{++} . Sous forme de traces, cet élément est nécessaire aux fonctions métaboliques comme la synthèse des chlorophylles et les enzymes végétales ou animales (Januszko, 1976). En milieu aquatique, lorsque sa concentration est excessive, le cuivre provoque une inhibition de la photosynthèse. Les Cyanobactéries sont plus sensibles que les chlorophycées, leur croissance serait inhibée pour des teneurs de l'ordre de 15 à 50 $\mu g/l$ de Cu , tandis que les chlorophycées résisteraient à des doses supérieures à 500 $\mu g/l$ (Sugiura et al., 1982 ; Tseng et al., 1986 ; Hawkins et al., 1987). Ce type de traitement permet de limiter l'impact d'une efflorescence sur le milieu aquatique mais doit être répété tous les ans voire plusieurs fois par an car il ne s'attaque pas aux causes du mal. Par ailleurs, il nous semble que les risques d'accumulation de cuivre dans les milieux et les chaînes alimentaires sont encore insuffisamment documentés pour que cette technique soit appliquée sans discernement.

La **simazine** est un puissant inhibiteur de la photosynthèse. Une application de l'ordre de 1 à 2 g/m^3 est suffisante pour obtenir une limitation des Cyanobactéries. Un tel traite-

ment peut provoquer un déficit en O_2 dissous et une réduction du maillon des consommateurs primaires. Cet herbicide est d'ailleurs également efficace sur les phanérogames. Dans des essais de laboratoire, Sutton & Bingham (1969) ont montré qu'une application de Simazine, de concentration supérieure à $1,0 \times 10^{-7}$ M, sur les racines de *Myriophyllum brasiliense* entraîne une inhibition de la croissance de la plante. Les auteurs ont noté une concentration de Simazine constante dans le milieu durant l'expérience, ce qui tend à prouver que l'absorption de Simazine se fait parallèlement à celle de l'eau.

Les produits homologués agissent soit par contact, soit après pénétration dans les plantes.

Par exemple, le **Diquat** est un produit de contact généralement pulvérisé en aérosol mais son utilisation peut être modifiée. Sutton & Bingham (1970) signalent que l'application de Diquat donne de bons résultats sur le myriophylle du Brésil lorsqu'il est appliqué sur les racines de la plante : la croissance et la transpiration des plantes traitées diminuent sensiblement. Les auteurs montrent que cette absorption par les racines se fait passivement, sans dépense énergétique, par absorption de la molécule entière, puisqu'aucun produit de dégradation n'est observé. En revanche, l'application du Diquat sur le feuillage du myriophylle n'entraîne aucune absorption du produit par la plante. Enfin, les individus les plus vieux (tests effectués sur des plantes âgées d'une et deux semaines) sont plus sensibles à l'action de l'herbicide.

Parmi les produits testés contre lagarosiphon lors des essais réalisés dans les Landes (Dutartre & Oyarzabal, 1993), des difficultés ont été rencontrées avec le fluridone, mais certaines des applications de dichlobenil n'ont pas non plus été pleinement satisfaisantes, probablement pour des raisons similaires, c'est-à-dire fixation du produit sur les matières organiques des sédiments.

L'application d'herbicides est donc plus complexe que ne le laissent supposer une part notable des informations facilement disponibles dans les médias. Elle doit être considérée comme l'introduction d'un toxique dans l'environnement. L'analyse préalable devrait comporter un bilan des risques éventuels sur le milieu traité et sur l'aval, afin de limiter les dommages à l'environnement non visé.

Contrôle biologique

Il s'agit d'utiliser des organismes consommant les plantes, leur provoquant des maladies ou limitant leur croissance.

Une grande variété d'organismes a été utilisée ou étudiée : virus, champignons, insectes, acariens, crustacés, poissons, oiseaux, mammifères, ainsi que la compétition inter-spécifique. Les recherches dans ce domaine sont diversement avancées, pour une grande part encore en phase pré-expérimentale et donc peu envisageable dans le contexte actuel.

Le mode le plus ancien de contrôle biologique des plantes aquatiques émergées (roseau, scirpes, etc.) est le pâturage



par des animaux domestiques des plantes émergées ou amphibies dans les zones humides. En France, c'est une technique régulièrement utilisée dans les espaces naturels protégés, comme par exemple les Réserves Naturelles ou certaines réserves de chasse. Un groupe de travail de Réserves Naturelles de France (RNF), le «Brouteur Fan Club» existe sur ce sujet. Depuis peu, un réseau E.S.P.A.C.E. (pour Entretien des Sites à Préserver par des Animaux Conduits en Extensif) s'est d'ailleurs mis en place avec des crédits européens «LIFE» qui réunit RNF, les ministères de l'Agriculture et de l'Environnement et l'Office National de la Chasse. Les espèces bovines ou équines utilisées sont la plupart du temps des races rustiques pouvant s'accommoder des conditions de vie souvent difficiles dans ces milieux. Cette technique n'est toutefois applicable que dans des sites clôturés où les troupeaux sont contenus et font l'objet d'une gestion régulière et adaptée.

Des mammifères et des oiseaux inféodés aux milieux aquatiques ont été également étudiés comme «agents de contrôle» des plantes. Mais dans la plupart des cas leurs potentialités paraissent réduites ; de plus des difficultés de contrôle de ces populations d'herbivores peuvent se produire en l'absence de gestion continue, qui limitent encore ces potentialités ou peuvent même causer des nuisances. C'est une des principales remarques des travaux menés sur ce mode de gestion de proliférations de *Myriophyllum spicatum* dans un petit plan d'eau de Charente Maritime : après deux années de contrôle jugé correct, l'arrivée intempestive de canards colverts, des hybridations avec les canards installés par le gestionnaire et un changement de responsable de cette opération ont permis à la plante de recoloniser le milieu, recréant de ce fait les nuisances originelles (Dutartre & Dubois, 1986).

La carpe chinoise (*Ctenopharyngodon idella* Val.) est un des moyens de contrôle biologique des macrophytes les plus prometteurs dans les zones tropicales. Elle est présente depuis une trentaine d'années en Europe (De Nie, 1987). En France, son introduction est interdite dans les eaux libres, ce qui est censé la proscrire des cours d'eau et des retenues, bien que de nombreuses introductions sauvages lui ait probablement permis de s'installer dans des milieux aquatiques très diversifiés sur le territoire français.

Les effets de l'introduction de la carpe chinoise sur les écosystèmes aquatiques ont été étudiés dans divers pays et ils doivent inciter à une grande prudence dans le cas de mi-

lieux à usages multiples, même si ce sont des eaux closes. Une des limites très importantes de leur emploi est leur faculté de choix alimentaire : elles sont en effet capables de consommer préférentiellement une espèce végétale donnée, qui ne sera pas obligatoirement l'espèce que les gestionnaires du milieu souhaiteront combattre, ce qui peut engendrer des dommages aux espèces non visées par la gestion mise en place.

De rares espèces de poissons des zones tempérées sont utilisables : en Camargue, Crivelli (1983) a montré qu'une forte augmentation de la densité de la carpe commune supérieure à 250 kg/ha diminue la biomasse de certaines macrophytes submergées.

L'utilisation d'insectes herbivores spécifiques de quelques plantes aquatiques est en cours dans quelques cas mais ne concerne que les plantes tropicales les plus nuisibles à l'échelle mondiale et, à notre connaissance, seules quelques recherches sont lancées sur les cas de la jussie et du myriophylle du Brésil.

C'est par exemple le cas du coléoptère *Lysathia (Altica) ludoviciana* (Fall), qui se nourrit de *Myriophyllum aquaticum*, *Ludwigia peploides* et *Ludwigia grandiflora* durant son stade larvaire. En ce qui concerne la jussie, la larve consomme les pousses de jeunes feuilles. Mc Gregor & al. (1996), étudiant un étang d'un hectare colonisé par la jussie, ont comparé sa biomasse avant et après introduction du coléoptère. La biomasse sèche de la jussie est passée de **61 g/m² en juillet à 7 g/m² fin septembre**. Dans le même temps, la biomasse de *Pontederia cordata*, autre espèce végétale commune dans le lac est passée de 1 g/m² à 36 g/m².

D'autres exemples de contrôle biologique réalisés par des insectes existent qui montrent que, dans la mesure où la spécificité de l'herbivore est réelle, il est possible de recourir à cette technique sans risque notable pour l'environnement. Toutefois ces exemples concernent des espèces végétales tropicales de répartition mondiale, comme la jacinthe d'eau. En effet, la mise en œuvre d'un contrôle biologique est en général lourde et coûteuse : se garantir des effets secondaires indésirables, en établissant avec certitude la spécificité de l'action de l'agent de contrôle, nécessite en effet un grand nombre d'expérimentations préalables.

S Y N T H È S E

Avant de mettre en place une gestion des plantes aquatiques, des analyses préalables sont utiles ; parmi elles devrait figurer une réflexion sur l'objet à traiter : quel est-il ? Est-il seulement le secteur de plan d'eau dans lequel se produisent les nuisances, ou le milieu dans son ensemble ? L'intervention doit-elle se restreindre à ce secteur ou s'étendre, selon diverses modalités, à l'ensemble de l'écosystème ? Doit-on traiter les conséquences (les symptômes) par des moyens curatifs ou les causes par des moyens préventifs ?

La notion de bassin versant a déjà notablement pénétré dans « l'environnement conceptuel » des gestionnaires, aussi devient-il plus facile de leur faire prendre conscience de l'échelle adéquate de la réflexion. Dans une moindre mesure, les interconnexions entre les divers usages, leurs incidences et leurs contraintes commencent également à faire partie des analyses de situation.

Toutefois la nature même des complexités à gérer dans le cadre d'un bassin versant continue d'engendrer des décalages d'appréciation importants entre les moyens curatifs (qui sont applicables localement, rapidement, et donnent très vite des effets visibles mais souvent temporaires) et les moyens préventifs (qui s'appliquent souvent ailleurs, dans des zones non visiblement concernées par les nuisances, et ont des effets retardés) : en effet, les premiers semblent satisfaisants à court terme alors que les seconds n'interviennent que sur le long terme (Dutartre, 1992a).

Les choix des gestionnaires prennent généralement en compte ces échéances, privilégiant l'immédiat et négligeant de ce fait le lointain, alors que l'approche environnementale, analyse plus globale, met plutôt en avant les techniques préventives, plus sûrement garantes d'un meilleur fonctionnement du système à gérer. La gestion des écosystèmes ne peut être envisagée autrement qu'à long terme si l'on ne veut pas voir le potentiel d'accueil du milieu se réduire progressivement. Elle doit prendre l'aspect d'un entretien régulier. De plus l'ensemble des usages ne peut en général coexister de manière harmonieuse dans le même milieu : des choix doivent être faits là aussi.

Une analyse la plus complète possible est donc nécessaire, en confrontant les avis, les besoins, les objectifs à la réalité observable et aux interrelations existant au sein du bassin versant : définir la bonne échelle d'espace et de temps, définir la nature de la nuisance, sa localisation, son intensité, sa périodicité éventuelle, la replacer dans son contexte, tout cela demande des efforts, du temps et donc de l'argent, mais permet de

mieux prévoir les modalités des travaux, les contraintes à prendre en compte et les risques à courir, et donc, à terme, de mieux satisfaire les demandes.

Enfin, cette analyse doit comporter, parmi les éléments des choix, la « durée de vie » des travaux et les besoins d'entretien ultérieur, dans la mesure où ils vont directement influencer l'évolution des milieux traités, l'organisation à mettre en place ou à conserver pour assurer la maintenance de la situation, les modes de financements des travaux, etc....

Il subsiste des difficultés d'utilisation provenant de mises en œuvre de techniques peu ou pas adaptées dans une situation donnée : en effet, chaque technique présente des contraintes d'utilisation et des limitations, qui ne sont pas toujours correctement analysées par les gestionnaires des milieux et pouvant conduire à des déboires ou à des ratages (Dutartre, 1992a).

La recherche de cohérence doit s'appliquer sur l'ensemble du processus (de la définition des contraintes et des besoins jusqu'à l'exécution des travaux et à la mise en place de leur entretien) : la qualité globale de la gestion restera toujours au niveau du maillon le plus faible.....

La gamme de techniques utilisables dans la gestion des plantes aquatiques semble assez vaste pour s'adapter à la diversité des besoins. Mais leur application dans de bonnes conditions rend nécessaire la mise en place de formations complémentaires de l'ensemble des acteurs de la gestion, à tous les niveaux d'organisation, de décision et d'action.

De même, s'il est indispensable de continuer à mettre en place des structures et des dynamiques organisationnelles pérennes, telles que Syndicats Intercommunaux, etc, qui permettent une gestion collective des écosystèmes, il reste à mieux définir les échelles géographiques et fonctionnelles de ces structures, afin de les faire plus étroitement correspondre à la réalité spatiale et temporelle des difficultés de cette gestion.

Une autre lacune actuelle, qui mérite d'être analysée et comblée, est le manque d'informations sur les travaux effectivement réalisés (caractéristiques des milieux traités, objectifs des traitements, techniques appliquées) et les résultats obtenus. Dans la mesure où chaque cas reste particulier, seul le recueil de ces informations et leur diffusion pourrait être un moyen de limiter et de corriger les erreurs commises, en particulier sur les plans de l'organisation et de la technique, et donc de réduire les dégradations inutiles de l'environnement.

C O N C L U S I O N

CONCLUSION

Ce travail sur l'étude des caractéristiques biologiques et écologiques des végétaux aquatiques proliférants, a été principalement mené selon une optique opérationnelle de la gestion des milieux aquatiques, et non pas en simple appréciation d'un déséquilibre des écosystèmes. Plusieurs enseignements sont à retenir :

- Il existe un certain nombre d' "espèces à risque", développant des stratégies biologiques qui induisent fortement les capacités de prolifération.
- Un certain nombre de "milieux à risque" de prolifération, présente des caractéristiques environnementales déclenchantes ou aggravantes.

Le croisement de ces deux risques peut permettre d'apprécier la probabilité de se trouver confronté à une prolifération, au travers de situations nombreuses et variées.

S'il est relativement aisé de caractériser des situations extrêmes à risque nul ou minimal ainsi que des situations de risque maximal, il semble actuellement prématuré d'aller au-delà en proposant une démarche unique. En effet, une caractérisation des peuplements et une appréciation des potentialités de développement des végétaux et de leur productivité sont nécessaires ainsi qu'une certaine hiérarchisation des facteurs déclanchants, qui peut varier selon les situations. Ces approches existent, bien que fragmentaires et à des niveaux de connaissance variés, surtout en cours d'eau et demandent à être développées. Elles peuvent permettre d'envisager à terme une modélisation de la production végétale et ainsi la prévision des risques de prolifération en fonction des types de milieux. Une démarche identique serait à conduire pour les milieux stagnants.

Par contre des études au cas par cas, en fonction des connaissances déjà acquises, peuvent être menées, en intégrant les paramètres sensibles selon une grille multi-entrées.

Il apparaît de plus nécessaire de prendre en compte le fonctionnement global des écosystèmes, en abordant les interactions complexes des facteurs qui peuvent déterminer la prolifération d'une ou de plusieurs espèces, notamment en cas de compétition interspécifique.

Une sensibilisation et une amélioration de la connaissance des différentes structures gestionnaires sur les bonnes conditions d'application des diverses techniques de contrôle et de gestion des proliférations végétales, curatives et préventives, semblent en outre une des voies à développer le plus rapidement possible. Pour cela, combler le manque d'informations sur les travaux effectivement réalisés et les résultats obtenus, serait d'une grande utilité dans un souci premier d'efficacité, de façon à limiter les erreurs de gestion et les impacts négatifs qui en résultent sur l'environnement.

Rappelons pour terminer cette synthèse que ce travail est daté, c'est-à-dire que la période de recueil d'informations comporte une date de fin.

La dynamique importante d'extension géographique de certaines espèces végétales, l'évolution des usages dans les milieux et la sensibilité des usagers, sont autant de paramètres présentant de fortes évolutions dans le temps et pour lesquels les flux d'informations disponibles sont continus.

Cela implique la nécessité de réviser et de compléter régulièrement cette première analyse.



REFERENCES CITEES

- ABERNETHY V.J., SABBATINI M.R., MURPHY K.J., 1996. Response of *Elodea canadensis* Michx and *Myriophyllum spicatum* L to shade, cutting and competition in experimental culture. *Hydrobiol.*, **340** : 219-224.
- ADAMEC L., 1993. Rapid inhibition of HCO₃ use by high concentration of free CO₂ in *Elodea canadensis*. *Aquat. bot.*, **45** : 311-324.
- AFNOR, 1994. Dictionnaire de l'environnement. Les termes normalisés. AFNOR, Paris. 307 p.
- AGENCE DE L'EAU RHONE-MEDITERRANEE-CORSE, 1988. L'eutrophisation dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse. Rapport d'étude. 149 p.
- AGENCE DE L'EAU RHONE-MEDITERRANEE-CORSE, 1992. Développement des végétaux aquatiques dans les cours d'eau du bassin Rhône-Méditerranée-Corse : bilan pour l'année 1992. Rapport d'étude. 6 p.
- AGENCE DE L'EAU RHONE-MEDITERRANEE-CORSE, 1996. L'eutrophisation des cours d'eau dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse. 6 p.+9 cartes.
- ALEYA L., DESMOLLES F., MICHARD M., BONNET M.P., DEVAUX J., 1994. The deterministic factors of the *Microcystis aeruginosa* blooms over a biyearly survey in the hypertrophic reservoir of Villerest (Roanne, France). *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, **99** : 489-515.
- ANAGNOSTIDIS K., ECONOMOU-AMILLI A., OVERBECK J., 1988. *Anabaena azollae* STRASSB. and the periphyton of *Azolla filiculoides* LAM. in the lake Trichonis and the lagoon of Aetolikon, Hellas (Greece). *Arch. Hydrobiol.*, **113** (3) : 321-343.
- ANDERSON L.W.J., 1990. Aquatic weed problems and management in North America, pp 371-391. In : Pieterse A. & Murphy K. (ed.). Aquatic weeds. The ecology and management of nuisance aquatic vegetation. University Press, Oxford.
- ANDERSON M.R., KALFF J., 1988. Submerged aquatic macrophyte biomass in relation to sediment characteristics in ten temperate lakes. *Freshw. biol.*, **19** : 115-121.
- ANONYME, 1990. Contribution à l'inventaire de la flore, département de l'Indre. *Bull. soc. bot. Centre-ouest*, **21** : 185-188.
- AQUASCOP. ANGERS, 1989. Caractérisation des facteurs déterminant la prolifération des algues filamenteuses en rivières courantes. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Seine-Normandie, Nanterre. 67 p.
- AQUASCOP. MONTPELLIER, 1994. Les phénomènes de proliférations végétales dans la rivière Ardèche. Rapport d'étude pour le compte du Syndicat intercommunal de la Vallée de l'Ardèche. 75 p.
- AQUASCOP. MONTPELLIER, 1996. Etude des phénomènes d'eutrophisation sur la Reyssouze. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 99 p.
- AQUASCOP. NANCY, 1997. Etudes des développements végétaux sur la Bouzaise. Résultats de 1996. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 49 p.
- AREA EAU-ENVIRONNEMENT, 1991. Qualité des eaux superficielles dans les bassins de la Saulx, l'Ornain, la Chee, l'Aisne et l'Aire. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Seine-Normandie, Nanterre. 325 p.
- AREA EAU-ENVIRONNEMENT, 1993. Etude des développements végétaux sur la Bouzaise (Côte d'Or). Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 98 p.
- AREA EAU-ENVIRONNEMENT, 1997. Etudes des rivières prioritaires eutrophisées. Lot 1. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 55 p. (sous presse)
- ASHTON P. J., 1977. Factors affecting the growth and development of *Azolla filiculoides* Lam. *J. proc. natl. weeds conf. S. Africa* : 249-268.
- ASHTON P. J., WALMSLEY R.D., 1976. La fougère aquatique *Azolla* et son symbiote *Anabaena*. *Endeavour*, **35** : 39-44.
- AUER M.T., CANALE R.P., 1982a. Ecological studies and mathematical modeling of *Cladophora* in lake Huron : 2. Phosphorus uptake kinetics. *J. great lakes res.*, **8** : 84-92.
- AUER M.T., CANALE R.P., 1982b. Ecological studies and mathematical modeling of *Cladophora* in lake Huron : 3. The dependence of growth rates on internal phosphorus pool size. *J. great lakes res.*, **8** : 93-99.
- BAILEY J.P., STACE A., 1992. Chromosome number, morphology, pairing, and DNA values of species and hybrids in the genus *Fallopia* (Polygonaceae). *Pant syst. evol.*, **180** : 20-52.
- BALVAY G., 1980. Fonctionnement et contrôle du réseau trophique en étang, pp 47-79. In : Billard R. (ed.). La pisciculture en étang. INRA, Paris.
- BARBE J., 1984. Les végétaux aquatiques. Données biologiques et écologiques. Clés de détermination des macrophytes de France. *Bull. fr. piscic.* (n° spécial) : 42 p.
- BARBE J., BARTHÉLÉMY R., 1995. Conditions de développement et gestion des proliférations des Cyanobactéries sur le Vieux-Rhône de Belley. Rapport Cemagref BELY/Lyon. 18 p-annexes.
- BARBE J., DESCOTES L., 1996. Développement des algues filamenteuses et qualité des eaux des bassins du champ captant de Crépieux-Charmy. Rapport d'étude Cemagref Lyon pour le compte de CGE Lyon. 25 p.
- BARICA J., 1975. Summerkill risk in prairie ponds and possibilities of its prediction. *J. fish. res. board can.*, **32** : 1283-1288.
- BARICA J., 1987. Le point sur les problèmes de qualité de l'eau reliés à la forte productivité des lacs dans les prairies canadiennes. *Bull. qual. eaux*, **XII** : 120-129.

- BARICA J., KLING H., GIBSON J., 1980. Experimental manipulation of algal bloom composition by nitrogen addition. *Can. j. fish. aquat. sci.*, **37** : 1175-1183.
- BARKO J.W., 1983. The growth of *Myriophyllum spicatum* L. in relation to selected characteristics of sediment and solution. *Aquat. bot.*, **15** : 91-103.
- BARKO J.W., SMART R.M., 1980. Mobilization of sediment phosphorus by submersed freshwater macrophytes. *Freshw. biol.*, **80** : 229-238.
- BARKO J.W., SMART R.M., 1981a. Comparative influences of light and temperature on the growth of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecol. monogr.*, **51** : 219-235.
- BARKO J.W., SMART R.M., 1981b. Sediment-based nutrition of submersed macrophytes. *Aquat. bot.*, **10** : 339-352.
- BARKO J.W., SMART R.M., 1986. Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. *Ecol.*, **67** : 1328-1340.
- BARKO J.W., GUNNISON D., CARPENTER S.R., 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquat. bot.*, **41** : 41-65.
- BARNETT R.H., 1984. Research control of taste and odor producing algae in surface reservoirs. Proc. American Water Workes Association. Water quality technol. conf. (2-5 déc 83).
- BARRAL V., 1994. Biologie et biogéographie de *Polygonum cuspidatum*. Mém. maîtrise : Université de Grenoble. 26 p.
- BARRAT-SEGRETAIN M.H., 1996a. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants : a review. *Vegetatio*, **123** : 13-37.
- BARRAT-SEGRETAIN M.H., 1996b. Germination and colonisation dynamics of *Nuphar lutea* (L.) in a former river channel. *Aquat. bot.*, **55** : 31-38.
- BARRETT P.R.F., CURNOW J.C., LITTLEJOHN J.W., 1996. The control of diatom and cyanobacterial blooms in reservoirs using barley straw. *Hydrobiol.*, **340** : 307-311.
- BASAVANA GOWD B.M., LAKSHMIPATHY K., SUBRAMANIAN C.K., SRINIVASAN M.A., 1980. *Azolla* can be useful source of nitrogen to rice. *Curr. res.*, **9** (3) : 41-42.
- BEERLING D. J., 1993. The impact of temperature on the northern distribution limits of the introduced species *Fallopia japonica* and *Impatiens glandulifera*. *J. biogeogr.*, **20** : 45-53.
- BEERLING D.J., HUNTLEY B., BAILEY J.P., 1995. Climate and the distribution of *Fallopia japonica* : use of an introduced species to test the predictive capacity of response surfaces. *J. veg. sci.*, **6** : 269-282
- BERNER L., 1956. Observations sur *Jussieuia repens* L.(= *J. grandiflora* Michx.). *Arch. Hydrobiol.*, **52** (1-2) : 287-291.
- BERNER L., 1971. Note sur *Jussieuia* en France. *Bull. cent. étud. rech. sci., Biarritz*, **8** (4) : 675-692.
- BEST E.P.H., 1977. Seasonal changes in mineral and organic components of *Ceratophyllum demersum* and *Elodea canadensis*. *Aquat. bot.*, **3** : 337-348.
- BEST E.P.H., VAN DER WERF A.K., 1986. Respiration in relation to reserve substances in the submersed macrophyte *Ceratophyllum demersum* L. *Aquat. bot.*, **26** : 235-246.
- BEST E.P.H., VISSER H.W.C., 1987. Seasonal growth of the submersed macrophyte *Ceratophyllum demersum* L. in mesotrophic Lake Vechten in relation to insolation, temperature and reserve carbohydrates. *Hydrobiol.*, **148** : 231-243.
- BEST E.P.H., WOLTMAN H., JACOBS F.H.H., 1996. Sediment-related growth limitation of *Elodea nuttallii* as indicated by a fertilization experiment. *Freshw. biol.*, **36** : 33-44.
- BI-EAU (LEITAO M.), S.R.A.E. BRETAGNE, 1989. Etude hydrobiologique sur le Scorff. *Hydrodictyon reticulatum*. Rapport d'étude pour le compte du SIVOM de Lorient. 29 p.
- BIGGS B.J.F., 1996. Patterns in benthic algae of streams, pp 31-56. In : Stevenson R.J., Bothwell M.L., Lowe R.L. (ed.). Algal ecology : freshwater benthic ecosystems. Academic Press, London.
- BIGGS B.J.F., PRICE G.M., 1987. A survey of filamentous algal proliferations in New Zealand rivers. *N. Z. j. mar. freshw. res.*, **21** : 175-191.
- BILLY F., 1991. Compléments auvergnats. *Le monde des plantes*, (440) : 9-10.
- BJORNDAL G., NILSEN S., 1985. Growth potential of *Lemna gibba* : effect of CO₂ enrichment at high photon flux rate. *Aquat. bot.*, **22** : 79-82.
- BLAKE G., DUBOIS J.P., 1982. L'épuration des eaux par les plantes aquatiques. AFEE, Paris. 103 p.
- BLOMQUIST P., PETTERSSON A., HYENSTRAND P., 1994. Ammonium-nitrogen : a key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems. *Arch. Hydrobiol.*, **132** : 141-164.
- BODNER M., 1994. Inorganic carbon source for photosynthesis in the aquatic macrophytes *Potamogeton natans* and *Ranunculus fluitans*. *Aquat. bot.*, **48** : 109-120.
- BONNARD R., MICHON A., 1981. Les groupements de macrophytes aquatiques de la Loue. *Ann. limnol.*, **17** : 105-120.
- BONNIER G., DOUIN R., 1990. La grande flore en couleurs de Gaston Bonnier : France, Suisse, Belgique et pays voisins. Belin, Paris. 4 t., index.
- BORCHARDT M.A., HOFFMANN J.P., COOK P.W., 1994. Phosphorus uptake kinetics of *Spirogyra fluviatilis* (Charophyceae) in flowing water. *J. phycol.*, **30** : 403-417.
- BORNETTE G., AMOROS C., 1991. Aquatic vegetation and hydrology of a braided river floodplain. *J. veg. sci.*, **2** : 497-512.

- BOSCA C., DAUTA A., 1992. Les algues filamenteuses dans le canal du Midi. 15ème conférence du COLUMA. Versailles. *Ann. ANPP*, III : 1091-1099.
- BOSCA C., DAUTA A., GAZAGNES G., 1992. Eutrophisation du canal du Midi. Rapport de fin d'étude de l'Université P. Sabatier et de Gazagnes bureau d'étude pour le compte du Service de la Navigation de Toulouse. 75 p.
- BOUBY H., 1971. Sur quelques localités de Jussieu. *Bull. cent. étud. rech. sci., Biarritz*, 8 (4) : 693.
- BOUCHAREYCHAS V., 1995. La végétation de cours d'eau bretons : échantillonnage et confrontation de méthodes de bioindication. Mém. DESS : Eaux continentales : Université de Franche-Comté. ISTE : Dijon. 43 p.
- BOULLARD B., 1988. Dictionnaire de botanique. Ed. Marketing, Paris. 398 p.
- BOURRELLY P., 1968. Les algues d'eau douce : initiation à la systématique. Tome II : Les Algues jaunes et brunes. Boubée, Paris. 438 p.
- BOURRELLY P., 1970. Les Algues d'eau douce. Initiation à la systématique. Tome III : les Algues bleues et rouges. Paris : Boubée. 511 p.
- BOURRELLY P., 1990. Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. Tome I : Les Algues vertes. 2ème éd. Boubée, Paris. 569 p.
- BOUSSION D., 1995. Prolifération de végétaux à l'Etang de Pen Mur, commune de Muzillac (Morbihan). Note du Conseil Supérieur de la Pêche, Rennes. Non publiée. 3 p.
- BOYD C.E., PRATHER E.E., PARKS R.W., 1975. Sudden mortality of a massive phytoplankton bloom. *Weed sci.*, 23 : 61-67.
- BRAUN-BLANQUET J., 1964. Pflanzensoziologie. Springer Verlag, Wien. 865 p.
- BRISTOW J.M., WHITCOMBE M., 1971. The role of roots in nutrition of aquatic vascular plants. *Am. j. bot.*, 58 : 8-13.
- BRL INGENIERIE, 1997. Etude des rivières prioritaires eutrophisées. Lot 2. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 61 p. (sous presse).
- BROCK J.H., 1995. Technical note : standing crop of *Reynoutria japonica* in the autumn of 1991 in the United Kingdom. *Preslia Praha*, 66 : 337-343.
- BROCK J.H., WADE M., 1992. Regeneration of Japanese knotweed *Fallopia japonica* from rhizome and stems. Observations from greenhouse trials, pp 85-94. IXème Colloque international sur la biologie des mauvaises herbes.
- BROCK J.H., CHILD L.E., de WAAL L.C., WADE M., 1995. The invasive nature of *Fallopia japonica* is enhanced by vegetative regeneration from stem tissues, pp 131-139. In : Pysek P., Prach K., Reymanek M., Wade M. (ed.). Plants invasions. General aspects and special problems. SPB acad. publ., Amsterdam.
- BROWN J.M.A., DROMGOOLE F.I., 1977. The ecophysiology of *Lagarosiphon* in the Roorua lakes, pp 130-134. Proc. 30th N. Z. Weed Pest Control Conf.
- BROWN J.M.A., DROMGOOLE F.I., TOWSEY M.W., BROWSE J., 1974. Photosynthesis and photorespiration in aquatic macrophytes. *R. soc. N. Z. bull.*, 12 : 243-249.
- BROWSE J.A., 1980. Malate synthesis and metabolism during photosynthesis in *Egeria densa* Planch. *Aquat. bot.*, 8 : 295-305.
- BROWSE J.A., DROMGOOLE F.I., BROWN J.M.A., 1977. Photosynthesis in the aquatic macrophyte *Egeria densa*. I. $^{14}\text{CO}_2$ fixation at natural CO_2 concentrations. *Aust. j. plant. physiol.*, 4 : 169-76.
- BROWSE J.A., BROWN J.M.A., DROMGOOLE F.I., 1979a. Photosynthesis in the aquatic macrophyte *Egeria densa*. II. Effects of inorganic carbon conditions on ^{14}C fixation. *Aust. j. plant. physiol.*, 6 : 1-9.
- BROWSE J.A., DROMGOOLE F.I., BROWN J.M.A., 1979b. Photosynthesis in the aquatic macrophyte *Egeria densa*. III. Gas exchange studies. *Aust. j. plant. physiol.*, 6 : 499-512.
- BUCKINGHAM K.W., ELA S.W., MORRIS J.G., GOLDMAN C.R., 1978. Nutritive value of the nitrogen-fixing aquatic fern *Azolla filiculoides*. *J. agric. food chem.*, 26 : 1230-1234.
- BUDD J., LILLIE R.A., RASMUSSEN P., 1995. Morphological characteristics of the aquatic macrophyte, *Myriophyllum spicatum* L., in Fish Lake, Wisconsin. *J. freshw. ecol.*, 10 : 19-31.
- CALDERAN P., CLEMENT P., FULLENWARTH I., MENGUY S., 1997. Gestion des étangs. Prolifération du *Lagarosiphon major* dans deux étangs de la commune de Montgermont (35). Rapport de l'ENSA de Rennes, D.A.A. de l'environnement, 15 p.
- CANFIELD D.E., HOYER M.V., 1988. Influence of nutrient enrichment and light availability on the abundance of aquatic macrophytes in Florida streams. *Can. j. fish. aquat. sci.*, 45 : 1467-1472.
- CAPDEVIELLE P., 1977. La plante aquatique *Elodea crista* Hort. Rapport à l'intention de M. le Maire de Biscarrosse (40). 7 p.
- CARBIENER R., 1990. Rapport au Secrétaire d'état auprès du Premier Ministre chargé de l'environnement sur les compositions lessiviées avec ou sans phosphates et protection des milieux aquatiques. Université L. Pasteur, Strasbourg. 182 p.
- CARBIENER R., TREMOLIERES M., MERCIER J.L., ORTSCHNEIT A., 1990. Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace). *Vegetatio*, 86 : 71-88.



- CARBIENER R., TREMOLIERES M., MULLER S., 1995. Végétation des eaux courantes et qualité des eaux : une thèse, des débats, des perspectives. *Acta bot. gallica*, **142** : 489-531.
- CARMICHAËL W.W., 1988. Toxins of freshwater algae, 121-147. In : Tu A.T. (ed.). Handbook of natural toxins. V.3. Marine toxins and venoms. Marcel Dekker, New-York.
- CARMICHAËL W.W., JONES C.L.A., MAHMOOD N.A., THEISS W.C., 1985. Algal toxins and water based diseases. *Crit. rev. environ. control.*, **15** : 275-313.
- CARPENTER S.R., ADAMS M.S., 1977. Environmental impacts of mechanical harvesting of submersed aquatic plants. University of Wisconsin, Center for Biotic Systems. IES Report 77. 30 p.
- CARPENTER S.R., LODGE D.M., 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquat. bot.*, **26** : 341-370.
- CARRAPICO F., COSTA M. H., COSTA M. I., TEIXEIRA G., FRAZAO A.A., SANTOS M. C. R., BAILOA M. V., 1996. The uncontrolled growth of *Azolla* in the Gaudiana River. *Aquaphyte*, 2 p.
- CASPER S.J., KRAUSCH H.D., 1981. Süßwasserflora von Mitteleuropa. G. Fischer, Stuttgart. 943 p.
- CAZAUBON A., ROLLAND T., LOUDIKI M., 1995. Heterogeneity of periphyton in French Mediterranean rivers. *Hydrobiol.*, **300/301** : 105-114.
- CELLULE D'APPLICATION EN ECOLOGIE. UNIVERSITE DE BOURGOGNE, 1990. Etat d'eutrophisation de la rivière Marne. Secteur Langres-Saint Dizier (département 52). Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Seine-Normandie, Nanterre. 113 p.
- CELLULE D'APPLICATION EN ECOLOGIE. UNIVERSITE DE BOURGOGNE, 1992. Le ruisseau de la Bruyère et la plan d'eau de Nolay (Côte d'Or) : état de qualité. Possibilités de limitation de la végétation aquatique. Rapport d'étude pour le compte du SIVOM de Nolay. 32 p.
- CELLULE D'APPLICATION EN ECOLOGIE. UNIVERSITE DE BOURGOGNE, 1994. Diagnostic de qualité du lac de Marcenay-Larrey (Côte d'Or). Rapport d'étude pour le compte du Syndicat mixte du lac de Marcenay-Larrey. 34 p.
- CEMAGREF. (CTGREF) BORDEAUX, 1978. Végétation aquatique : plantes exotiques du sud-ouest : répartition actuelle et risques d'extension. Compte rendu n°45. 24 p.
- CEMAGREF. BORDEAUX, 1991. L'eutrophisation du fleuve Charente. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, Toulouse. 146 p.
- CENTRE D'ECOLOGIE DES RESSOURCES RENOUVELABLES (CNRS), 1991. Les herbiers de la Dordogne entre Argentat et Vayrac : évolution, typologie, propositions d'aménagement. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne. 34 p.
- CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES. UNIVERSITE DE METZ (LEGLIZE L., PELTRE M.C.), 1988. Végétaux aquatiques fixés et eutrophisation du bassin amont de la Meuse. Cas du Vair (juillet-octobre 1987). Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 67 p.
- CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES. UNIVERSITE DE METZ (LEGLIZE L., PELTRE M.C.), 1990a. Etude des végétaux aquatiques sur le bassin amont du Vair (campagne estivale 1988). Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 25 p.
- CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES. UNIVERSITE DE METZ (MULLER S.), 1990b. Végétaux aquatiques dans les rivières du bassin Rhin-Meuse. Synthèse bibliographique. Liste commentée des espèces vasculaires. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 46 p.
- CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES. UNIVERSITE DE METZ (LEGLIZE L., PESEUX J.Y., GRASMUCK N.), 1990c. Végétaux aquatiques dans les rivières du bassin Rhin-Meuse (campagne-test 1989). Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 30 p.
- CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES. UNIVERSITE DE METZ (LEGLIZE L. & al.), ECOLOR, GEREEA, LOISIRS ET DETENTE (Groupe «MEV»), 1991. Etude des végétaux fixés en relation avec la qualité du milieu. Rapport d'étude inter-agences de l'eau. N° hors série. 105 p.
- CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES. UNIVERSITE DE METZ (PIHAN J.C. & al.), 1992a. Etude hydrobiologique de la retenue du Mirgenbach. Synthèse bibliographique 1991-1992. Rapport d'étude pour le compte du Centre de Production Nucléaire de Cattenom. 172 p.
- CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES. UNIVERSITE DE METZ (LEGLIZE L., GRASMUCK N.), 1992b. Etude des végétaux aquatiques des cours d'eau lorrains. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 42 p.
- CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES. UNIVERSITE DE METZ (LEGLIZE L.), CETE DE L'EST, 1993a. Aménagement du Vieux-Pré. Rapport d'étude pour le compte d'EDF/CNEH Savoie Technolac, Le Bourget. 237 p.
- CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES. UNIVERSITE DE METZ (LEGLIZE L.), CETE DE L'EST, 1993b. Etude du lac de Bairon. Suivi 1993. Rapport d'étude pour le compte du Conseil Général des Ardennes. 40 p.
- CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES. UNIVERSITE DE METZ (PELTRE M.C. & al.), 1995. Etude des proliférations végétales au lac de Madine (avril-octobre 1995). Rapport d'étude pour le compte du Syndicat mixte du lac de Madine, Vigneulles (55). 36 p.
- CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES. UNIVERSITE DE METZ (MULLER S., THIEBAUT G.), 1996a. Structura-

- tion et évolution des groupements macrophytiques induits par les perturbations liées à l'eutrophisation ou l'acidification des eaux. Rapport d'étude pour le compte du P.N.R. des Vosges du Nord. 95 p.
- CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES. UNIVERSITE DE METZ (PELTRE M.C. & al.), 1996b. Suivi des proliférations végétales et de leur contrôle sur le site de Madine. Année 1996. Rapport d'étude pour le compte du Syndicat mixte du Lac de Madine, Vigneulles. 10p.-annexes.
- CENTRE DE RECHERCHES ECOLOGIQUES. UNIVERSITE DE METZ (SCHNITZLER A., SCHLESIER S.), 1997. Ecologie, biogéographie et possibilités de contrôle des populations invasives de renouées asiatiques en Europe. Le cas particulier du bassin Rhin-Meuse. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 145 p.
- CHAMBERS P.A., 1987. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. II. *In situ* observations. *J. ecol.*, **75** : 621-628.
- CHAMBERS P.A., KALFF J., 1985. The influence of sediment composition and irradiance on the growth and morphology of *Myriophyllum spicatum* L. *Aquat. bot.*, **22** : 253-263.
- CHAMBERS P.A., PREPAS E.E., HAMILTON H.R., BOTHWELL M.L., 1991. Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. *Ecol. appl.*, **1** : 249-257.
- CHAPMAN V.J., 1970. A history of the lake weed infestation of the Rotorua lake and the lakes in Waikato hydroelectric system. New-Zealand Department of scientific and industrial research. information. Series 78. 52 p.
- CHIMITS P., 1962. Sur quelques stations de plantes américaines naturalisées. *Rev.for. fr.*, **11** : 939-941.
- CHIMITS P., 1978. Une plante exotique inquiétante pour nos étangs. *Rev. for. fr.*, **4** : 317-318.
- CIZKOVA-KONCALOVA H., KVET J., THOMPSON K., 1992. Carbone starvation : a key to reed decline in eutrophic lakes. *Aquat. bot.*, **43** : 105-113.
- CLEVERING O.A., BLOM C.W.P.M., VAN VIERSSSEN W., 1996. Growth and morphology of *Scirpus lacustris* and *S. maritimus* seedlings as affected by water level and light availability. *Funct. ecol.*, **10** : 289-296.
- CODHANT H., 1991. L'eutrophisation dans les rivières du bassin Loire-Bretagne. Mém. : DESS : Espaces et milieux : Université Paris 7. 49 p.
- CODHANT H., VALKMAN G., HAURY J., DUTARTRE A., 1991. Les macrophytes aquatiques bioindicateurs de la qualité des eaux courantes - Département de la Lozère : bilan 1990-1991. Rapport d'étude Cemagref. Bordeaux et INRA/INSA Rennes pour le Conseil Général de Lozère, Mende. 146 p.
- COFFEY B.T., 1975. Submerged weed control by lake lowering, pp 143-152. Proc. 28th N.Z. weed and pest control conference.
- COFFEY B.T., CHU KAR WAH, 1988. Pressure inhibition of anchorage-root production in *Lagarosiphon major* (Ridley) Moss : a possible determinant of its depth range. *Aquat. bot.*, **29** : 289-301.
- COFFEY B.T., MILLER S.T., 1988. *Hydrodictyon reticulatum* L. Lagerheim, Chlorophyta : a new genus record for New Zealand. *N Z j. bot.*, **26** : 317-320.
- COMPAGNIE NATIONALE DU RHONE, 1995. Traitement des Renouées du Japon. Bilan après un an d'expérience. CNR, Lyon. 23 p.
- CONSEIL SUPERIEUR DE LA PECHE, D.G., 1995. Enquête sur la répartition des deux espèces de renouées introduites en France. 2 cartes.
- COOK C.D.K., 1966. A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray. *Mitt. bot. Staats-samml. München*, **6** : 47-237.
- COOK C.D.K., 1985. Range extensions of aquatic vascular plant species. *J. aquat. plant manag.*, **23** : 1-6.
- COOK C.D.K., 1990a. Aquatic plant book. SPB acad. publ., The Hague. 228 p.
- COOK C.D.K., 1990b. Origin, autoecology, and spread of some of the world's most troublesome aquatic weeds, pp 31-39. In : Pieterse A. & Murphy K. (ed.). Aquatic weeds, the ecology and management of nuisance aquatic vegetation. University Press, Oxford.
- COOK C.D.K., URMI-KÖNIG K., 1984. A revision of the genus *Egeria* (Hydrocharitaceae). *Aquat. bot.*, **19**, 73-96.
- COOPS H., GEILEN N., VAN DER VELDE G., 1994. Distribution and growth of the helophyte species *Phragmites australis* and *Scirpus lacustris* in water depth gradients in relation to wave exposure. *Aquat. bot.*, **48** : 273-284.
- COOPS H., VAN DER VELDE G., 1995. Seed dispersal, germination and seedling growth of six helophyte species in relation to water-level zonation. *Freshw. biol.*, **34** : 13-20.
- CORDO H.A., DELOACH C.J., 1982a. Notes on the weevils *Tyloderma*, *Auleutes*, and *Onychylis* that feed on *Ludwigia* and other aquatic plants in Southern South America. *Coleopterists bull.*, **36** (2) : 291-297.
- CORDO H.A., DELOACH C.J., 1982b. The flea beetle, *Lysathia flavipes*, that attacks *Ludwigia* (water primrose) and *Myriophyllum* (parrotfeather) in Argentina. *Coleopterists bull.*, **36** (2) : 298-301.
- CORILLION R., 1962. *Elodea densa* (Planch.) Casp. (Hydrocharitacée) (= *Egeria densa* Planch.) en Bretagne. *Bull. soc. sci. Bretagne*, **37** : 81-83.
- CORILLION R., 1991. Variations récentes de la composition de la flore ligérienne (Anjou et proche Touraine). *Le monde des plantes*, (440) : 6-9.
- CORILLION R., 1994. Flore aquatique du Massif armoricain. Angers. 96 p.
- CORNIER T., 1997. Liste provisoire des plantes vasculaires du lit majeur de la Loire. Rapport d'étude de l'Equipe



- pluridisciplinaire d'assistance aux maîtres d'ouvrage « Plan Loire Grandeur Nature ». 48 p.
- COSTE H., 1937. Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes. 3 tomes. Librairie Sci. & Arts, Paris.
- CREED R.P., SHELDON S.P., 1993. The effect of feeding by a North American weevil, *Euhrychiopsis lecontei*, on Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum*). *Aquat. bot.*, **45** : 245-256.
- CRIVELLI A.J., 1983. The destruction of aquatic vegetation by carp. *Hydrobiol.*, **106** : 37-41.
- CROWELL W., TROELSTRUP N., QUEEN L., PERRY J., 1994. Effects of harvesting on plant communities dominated by Eurasian watermilfoil in lake Minnetonka, MN. *J. aquat. plant manag.*, **32** : 56-60.
- DALE H.M., 1986. Temperature and light : the determining factors in maximum depth distribution of aquatic macrophytes in Ontario, Canada. *Hydrobiol.*, **133** : 73-77.
- DANAIS M., 1994. Le myriophylle du Brésil en rivière Erdre. Statut, perspectives, méthode de contrôle. Rapport d'étude d'Ouest Aménagement pour le compte de l'EDEN. 13 p.
- DANIEL H., HAURY J., 1995. Effects of fish farm pollution on phytocenoses in an acidic river (the River Scorff, South Brittany, France). *Acta bot. gallica*, **142** : 639-650.
- DANIEL H., HAURY J., 1996. Ecologie des macrophytes aquatiques d'une rivière armoricaine (Le Scorff, Bretagne sud, France), application à la bioindication. *Ecologie*, **27** : 245-256.
- DAUTA A., 1982. Conditions de développement du phytoplancton. Etude comparée du comportement de 8 espèces en culture. II- Rôle des nutriments : assimilation et stockages intracellulaires. *Ann. limnol.*, **18** : 263-292.
- DAWSON F.H., KERN-HANSEN U., 1979. The effect of natural and artificial shade on the macrophytes of lowland streams and the use of shade as a management technique. *Int. Rev. gesamen Hydrobiol.*, **64** : 437-455.
- de la HAYE M.A.A., 1992a. Croissance et survie de Renoncule flottante (*Ranunculus fluitans* Lam.) dans la Meuse : transplantation et semi experiment du champ. Rapport d'étude n°2. RIZA, Arnhem. 30 p.
- de la HAYE M.A.A., 1992b. Les fluctuations du niveau des eaux ont-elles de l'effet sur la croissance, la survie et la germination de la renoncule flottante dans les eaux de la Meuse ?. RIZA, Arnhem. 50 p.
- de la HAYE M.A.A., 1994. Est-ce que il y a un avenir pour la Renoncule aquatique flottante dans la Meuse ?. RIZA, Arnhem. 32 p.
- DE LANGE L., 1975. Gibbosity in the complex *Lemna gibba* / *Lemna minor* : literature survey and ecological aspects. *Aquat. bot.*, **1** : 327-332.
- DELATTRE L., REBILLARD J. P., 1996. La végétation aquatique de l'Adour de Bagnères de Bigorre à Saint Sever. Rapport d'étude du CEPEE pour le compte de l'Agence de l'Eau Adour Garonne, Toulouse. 69 p.-annexes.
- DENDENE M.A., ROLLAND T., TREMOLIERES M., CARBIENER R., 1993. Effect of ammonium ions on the net photosynthesis of three species of *Elodea*. *Aquat. bot.*, **46** : 301-315.
- DE NIE H.W., 1987. The decrease in aquatic vegetation in Europe and its consequences for fish populations. EIFAC/CECPI Occasional paper, (19) : 52 p.
- DES ABBAYES H., CLAUSTRES G., CORILLION R., DUPONT P., 1971. Flore et végétation du Massif armoricain. Tome I. Flore vasculaire. Presses universitaires de Bretagne, St Brieuc. 867 p.
- DESCOTES L., 1996. Etude des proliférations végétales en milieu stagnant. Champ captant de Crépieux-Charmy (69). Plan d'eau de Rhinau (67). Rapport de stage effectué au Cemagref Lyon : Génie de l'environnement : ESI : Université de Savoie : Chambéry. 55 p.
- DESCY J.P., 1976. La végétation algale benthique de la Somme (France) et ses relations avec la qualité des eaux. *Mém. soc. r. bot. Belg.*, **7** : 101-128.
- DESMOULINS I., 1987. Végétation aquatique. Répartition, problèmes actuels. Analyse d'une enquête sur la prolifération des végétaux aquatiques en France. Rapport de stage : maîtrise : I.S.I.M. 84 p.
- DETHIOUX M., 1982. Données sur l'écologie de *Ranunculus penicillatus* (Dum.) Bab. et *R. fluitans* Lam. en Belgique, pp. 187-191. In : Symoens J.J., Hooper S.S., Compère P. (ed.). Studies on aquatic vascular plants. Royal botanical society of Belgium, Brussels.
- DETHIOUX M., 1989a. Espèces aquatiques des eaux courantes. Ministère de la Région Wallonne, Namur. 72 p.
- DETHIOUX M., 1989b. Les espèces herbacées du bord des eaux. Ministère de la Région Wallonne, Namur. 143 p.
- DIRECTION REGIONALE DE L'ENVIRONNEMENT (DIREN). FRANCHE COMTE, 1994. Proliférations des algues en Franche Comté. Plaquette d'information. 10 p.
- DIRECTION REGIONALE DE L'ENVIRONNEMENT (DIREN). ILE DE FRANCE, 1995. Eutrophisation de l'Es-sonne : diagnostic. Rapport d'étude. 149 p.
- DODDS W.K., 1991a. Factors associated with dominance of the filamentous green alga *Cladophora glomerata*. *Water res.*, **25** : 1325-1332.
- DODDS W.K., 1991b. Community interactions between the filamentous alga *Cladophora glomerata* (L.) Kuetzing, its epiphytes, and epiphyte grazers. *Oecol.*, **85** : 572-580.
- DODDS W.K., GUDDER D.A., 1992. The ecology of *Cladophora*. *J. phycol.*, **28** : 415-427.
- DUBERNET J.F., DUTARTRE A., JEQUEL M., 1992. Influence de la nature du sédiment sur la maîtrise d'une plante aquatique (*Lagarosiphon major* (Ridley) Moss) par

le Fluridone. Suivi en laboratoire. 15^{ème} conférence du COLUMA. Versailles. *Ann. ANPP*, III : 1117-1125.

DUBOIS J.P., 1989. L'assimilation des éléments minéraux majeurs chez les macrophytes aquatiques enracinés en conditions naturelles et en conditions d'épuration. Thèse de doctorat : Sci. vie : Université de Paris-Sud : Orsay. 181 p.

DUBOIS J.P., 1994. Uptake of macroelements by the helophyte *Phalaris arundinacea* L. *Aquat. sci.*, 56 : 70-79.

DUBOIS J.P., BLAKE G., GERBEAUX P., BRUN G., 1988. Aquatic vegetation of Lake Annecy. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 50 : 96-110.

DUPLESSIS L., 1960. *Helodea crispata* Hort. (*Lagarosiphon crispus*) à Montesson (S. et O.). *Bull. féd. fr. soc. sci. nat.*, 2^e série, 21 : 4-5.

DUPONT P., VISSET L., 1968. L'envahissement de la vallée de l'Erdre et de quelques canaux de la Loire-Atlantique par *Elodea densa*. *Bull. soc. sci. Bretagne*, 43 : 285-287.

DUTARTRE A., 1979. Recherches préliminaires sur *Lagarosiphon major* dans le lac de Cazaux-Sanguinet-Biscarosse. *Mém. D. E. A. : Université de Bordeaux* 1. 73 p.

DUTARTRE A., 1980. Etudes préliminaires d'une plante aquatique adventice des lacs du littoral aquitain : *Lagarosiphon major* (Ridley) Moss (Hydrocharitaceae). VI^e colloque international sur l'écologie, la biologie et la systématique des mauvaises herbes, 7-8 mai 1980, Montpellier. 12 p.

DUTARTRE A., 1986a. Dispersion des plantes vasculaires aquatiques. Revue bibliographique, exemples de quelques plantes adventices des milieux aquatiques du littoral aquitain. 13^{ème} conférence. du COLUMA. Versailles. *Ann. ANPP*, II : 255-264.

DUTARTRE A., 1986b. Aquatic plants introduced in freshwater lakes and ponds of Aquitaine (France). Dispersion and ecology of *Lagarosiphon major* and *Ludwigia peploides*, pp 93-98. Proceedings EWRS/AAB. 7th symposium on aquatic weeds.

DUTARTRE A., 1988a. Nuisances occasionnées par les plantes aquatiques en France. Résultats d'une enquête préliminaire, pp. 497-506. In : ANPP, EWRS (ed.). 8^{ème} Colloque international sur la biologie, l'écologie et la systématique des mauvaises herbes. ANPP. Paris.

DUTARTRE A., 1988b. Répartition d'une plante récemment introduite dans le lac de Lacanau (Gironde) : *Lagarosiphon major*. Cemagref, Bordeaux. 5 p.

DUTARTRE A., 1992a. Gestion des plantes aquatiques et des sédiments. *Inform. tech. CEMAGREF (87)*, note 5. 8 p.

DUTARTRE A., 1992b. Gestion de la végétation aquatique. Proliférations de certaines espèces, nuisances induites et mode de contrôle, pp 213-232. Actes des Journées techniques sur les lacs et les étangs aquitains, Cemagref/Agence de l'eau Adour-Garonne/Assoc. fr. limnologie, 14-15 mai 1992.

DUTARTRE A., 1993. Retenue de la Forge, Ychoux (Landes). Développements de végétaux aquatiques. Bilan des opérations de contrôle. Propositions. Compte rendu n° 87. Cemagref, Bordeaux. 13 p.

DUTARTRE A., CAPDEVIELLE P., 1982. Répartition actuelle de quelques végétaux vasculaires aquatiques introduits dans le sud-ouest de la France, pp 390-393. In : Symoens J.J. & al. (ed.). Studies on aquatic vascular plants. Royal Botanical Society of Belgium, Brussels.

DUTARTRE A., COSTE M., 1996. Etude de la Touvre (16). Qualité biologique des eaux : indices diatomiques. Macrophytes : aspects qualitatifs et quantitatifs. Rapport d'étude pour le compte du Syndicat intercommunal d'aménagement hydraulique et piscicole du bassin de la Touvre. Etude n° 11. Cemagref, Bordeaux. 81 p.

DUTARTRE A., DUBOIS J.P., 1986. Biological control of eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.) using waterfowl, La Jamelle pond (France), pp 99-104. Proc. EWR/AAB, 7th Symp. Aquat. weeds.

DUTARTRE A., OYARZABAL J., 1993. Gestion des plantes aquatiques dans les lacs et étangs landais. *Hydroécol. appl.*, 5 : 43-60.

DUTARTRE A., DELARCHE A., DULONG J., 1989. Plan de gestion de la végétation aquatique des lacs et des étangs landais. Rapport d'étude Cemagref. Bordeaux/Géolandes/Gerea. Etude n° 38. 121 p.

DUTARTRE A., GRILLAS P., LEVET D., 1990. Revue sur les techniques de contrôle des plantes aquatiques. 14^{ème} conférence du COLUMA. *Ann. ANPP*, I : 265 - 273.

DUTARTRE A., HAURY J., PLANTY-TABACCHI A-M., 1997a. Introductions de macrophytes aquatiques et riverains dans les hydrosystèmes français métropolitains : essai de bilan. *Bull. fr. pêche piscic.*, 344/345 : 407-426.

DUTARTRE A., HAURY J., JIGOREL A., LAPLACE C., 1997b. Possibilités de gestion de l'invasion de la retenue de Pen Mur (Muzillac, Morbihan) par une plante aquatique exotique : *Egeria densa*. Rapport d'étude de Cemagref, ENSA/INRA, INSA. pour le compte du Conseil Général du Morbihan, 142 p.

ECOLOR, 1993. Etude des développements végétaux. Bassin de la Tille (Tille-Venelle, Ignon, Bèze-Norge). Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 31 p.

ECOLOR, AREA EAU-ENVIRONNEMENT, 1993. Développement des végétaux macrophytes dans la Saulx en amont de l'Ormain. I. Cadre de l'étude et végétaux macrophytes. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Seine-Normandie, Nanterre. 41 p.

EDWARDS D.J. 1974. Weed preference and growth of young grass carp in New Zealand. *N.Z.J.mar. freshw.res.*, 8 (2) : 341-50.

EGLIN I., ROBACH F., 1992. Typologie et végétation de l'hydrosystème rhénan dans le secteur central de la plaine d'Alsace : interprétation et fonctionnement éco-



- logique. Thèse de doctorat : Ecol. vég. : Université L. Pasteur : Strasbourg 1. 143 p.
- EICHENBERGER E., 1983. The effect of the seasons on the growth of *Ranunculus fluitans* Lam., pp 63-66. In : International symposium on aquatic macrophytes. Nijmegen, The Netherlands.
- EICHENBERGER E., WEILENMANN H.U., 1982. The growth of *Ranunculus fluitans* Lam. in artificial canals, pp 324-332. In : Symoens J.J., Hooper S.S., Compère P. (ed.). Studies on aquatic vascular plants. Royal botanical society of Belgium, Brussels.
- EIGLE D., DUTARTRE A., 1996. Bilan des proliférations végétales exotiques aquatiques dans le département des Landes. Répartition. Bilan des opérations engagées pour les contrôler. Propositions. Rapport de CEPEE/Cemagref pour le compte du Conseil Général des Landes. 112 p.-annexes.
- ELSTER J., KVET J., HAUSER V., 1995. Root length of duckweeds (*Lemnaceae*) as an indicator of water trophic status. *Ekologia*, **14** : 43-59.
- ERARD M., 1995a. Etude de la prolifération végétale dans le plan d'eau de Quinson-Montmeyan (Verdon). Propositions de réhabilitation de la qualité du milieu. Mém. : DESS : Espace rural et environnement : Dijon. 68 p.
- ERARD M., 1995b. La prolifération végétale dans les milieux aquatiques. Causes, conséquences et méthodes de lutte. Synthèse bibliographique. Rapport d'étude pour le compte de la Société du Canal de Provence, Aix-en-Provence. 44 p.-annexes.
- FELZINES J.C., 1977. Analyse des relations entre la minéralisation des eaux douces stagnantes et la distribution des végétaux qui les peuplent : étude sur les étangs en Bourbonnais, Nivernais, Morvan, Puisaye. *Ann. sci. nat., bot.*, **18** : 221-250.
- FELZINES J.C., 1983. Plasticité écologique et compétition interspécifique : application à la distribution de quelques macrophytes aquatiques du centre de la France. *Bull. soc. bot. Fr.*, **36** : 15-26.
- FERNANDEZ O.A., 1979. Ensaio de herbicidas contra Pinheirinha (*Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc.). Direcção de Protecção da produção agrícola e centro de botânica aplicada a agricultura da Universidade técnica de Lisboa. 5 p.
- FERNANDEZ O.A., SUTTON D.L., LALLANA V.H., SABBATINI M.R., IRIGOYEN J.H., 1990. Aquatic weed problems and management in south and central America, pp 406-426. In : Pieterse A. & Murphy K. (ed.). Aquatic weeds. The ecology and management of nuisance aquatic vegetation. University Press, Oxford.
- FEUILLADE J., 1961a. Une plante aquatique nouvelle pour la France *Elodea densa* (Planch.) Casp.. *Bull. soc. linn. Normandie*, **2** : 47-51.
- FEUILLADE J., 1961b. Note complémentaire sur *Elodea densa* (Planch.) Casp.. *Bull. soc. linn. Normandie*, **2** : 185-188.
- FEUILLADE J. (ed.), 1985. Caractérisation et essais de restauration d'un écosystème dégradé : le lac de Nantua. I.N.R.A., Versailles. 165p.
- FEUILLADE J., 1994. Studies on Lake Nantua : the cyanobacterium (blue-green alga) *Oscillatoria rubescens*. D.C. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **41** : 77-93.
- FEUILLADE J., ORAND A., 1974. Paramètres physico-chimiques du réseau hydrographique du lac de Nantua. Relations avec la prolifération des Oscillaires. *Ann. hydrobiol.*, **5** (2) : 95-120.
- FEUILLADE M., DAVIES A., 1994. Studies on Lake Nantua: Seasonal variations and long-term trends in phytoplankton pigments. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **41** : 95-111.
- FINDLAY D.L., KASIAN S.E.M., 1987. Phytoplankton community responses to nutrient addition in Lake 226, experimental lakes area, northwestern Ontario. *Can. j. fish. aquat. sci.*, **44** (suppl. 1) : 35-46.
- FISH G.R., WILL G.M., 1966. Fluctuations in the chemical composition of two lakeweeds from New Zealand. *Weed res.*, **6** : 346-349.
- FLORY J.E., HAWLEY G.R.W., 1994. A *Hydrodictyon reticulatum* bloom at Loe Pool, Cornwall. *Eur. j. phycol.*, **29** : 17-20.
- FOGG G.E., 1972. Gas-vacuoles and their ecological significance, pp 300-303. In : Desikachary T.V. (ed.). Taxinomy and biology of blue green algae.
- FREEMAN M.C., 1986. The role of nitrogen and phosphorus in the development of *Cladophora glomerata* (L.) Kützinger in the Manawatu River, New Zealand. *Hydrobiol.*, **131** : 23-30.
- GAMRASNI M., 1986. Le goût de l'eau. Etude de synthèse. AFEE, Paris. 63 p.
- GAUCHER S., 1995. Synthèse des données concernant les développements de macrophytes aquatiques. Cours d'eau du bassin de Loire. Rapport de stage 2^e année : INA : Paris-Grignon. 149 p.
- GEISSERT F., SIMON M., WOLFF P., 1985. Investigations floristiques et faunistiques dans le nord de l'Alsace et quelques secteurs limitrophes. *Bull. assoc. philomath. Alsace Lorraine*, **21** : 111-127.
- GENTILE J.H., MALONEY T.B., 1969. Toxicity and environmental requirements of a strain of *Aphanizomenon flos aquae* (L.) Ralfs. *Can. j. microbiol.*, **15** : 165-173.
- GEREA BORDEAUX, 1995. Relevés floristiques, déterminations taxonomiques et physico-chimiques sur 12 cours d'eau français : le cas de la Dronne et de la Lère. Rapport d'étude pour le compte des Inter-agences de l'Eau. 75 p.

- GERLOFF G.C., FITZGERALD G.P., 1976. The nutrition of Great Lakes *Cladophora*. Report 600/3-76-044. US EPA, Cincinnati.
- GERLOFF G.C., KROMBOLZ P.H., 1966. Tissue analysis as a measure of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants. *Limnol. oceanogr.*, **11** : 529-537.
- GETSINGER K.D., DILLON C.R., 1984. Quiescence, growth and senescence of *Egeria densa* in lake Marion. *Aquat. bot.*, **20** : 329-338.
- GEVREY J., MICHEL S., EUZÉBY J., 1972. Mise en évidence de la toxicité d'un complexe algal sur la faune aquatique. Note 2 : Toxicité à l'encontre de diverses espèces de limnées. *Bull. soc. sci. vét. et méd.comparée*, **74** : 191-194.
- GIRAUD C., 1995. Détermination et optimisation des méthodes de faucardage et de contrôle de la végétation aquatique pratiqués dans les contre-canaux du Bas-Rhône. Mém. licence : Université C. Bernard : Lyon1. 56 p.-annexes.
- GOMMES R., MUNTAU H., 1975. La distribution de quelques métaux lourds (Zn, Cu, Cr, Ni, Mn, Co) dans la zone littorale des bassins sud et de Pallanza du Lac Maggiore. *Mem. ist. Ital. idrobiol.*, **32** : 245-259.
- GOPHEN M., 1982. Unusually dense watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.) vegetation in the southern basin of Lake Kinneret (Israël) in 1979. *Aquat. bot.*, **13** : 307-315.
- GORHAM P.R., CARMICHAEL W.W., 1988. Hazards of freshwater blue-green algae (*Cyanobacteria*), pp 403-431. In : Lembi C.A. and Waaland J.R. (ed.). *Algae and human affairs*. University Press, Cambridge.
- GOSSE P., 1989. Influence des végétaux fixés sur la qualité de l'eau du Vair et du Petit Vair en aval de Vittel. Note technique (HE 31/89 n°6) EDF. DER, Chatou. 82 p.
- GOUBAULT DE BRUGIERE O., DUTARTRE A., 1995. Référentiel de l'utilisation des bioadditifs dans les milieux aquatiques. Rapport d'étude CEPEE/CEMAGREF Bordeaux pour le compte des Agences de l'eau. (Etude inter-Agences, n° 47). 145 p.
- GOUESSE AIDARA L., 1986. Biomasse, production, phénumétrie et composition minérale de quelques macrophytes des cours d'eau breton. Thèse Doct.-ing. : Ecologie : Rennes 1. 135 p.
- GRAHAM J.M., AUER M.T., CANALE R.P., HOFFMANN J.P., 1982. Ecological studies and mathematical modeling of *Cladophora* in lake Huron : 4. Photosynthesis and respiration as functions of light and temperature. *J. great lakes res.*, **8** : 100-111.
- GRAHAM J.M., LEMBI C.A., ADRIAN H.L., SPENCER D.F., 1995. Physiological responses to temperature and irradiance in *Spirogyra* (Zygnematales, Charophyceae). *J. phycol.*, **31** : 531-540.
- GRANELI W., 1989. Influence of standing litter on shoot production in reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Aquat. bot.*, **35** : 99-109.
- GRASMUCK N., 1994. La végétation aquatique des cours d'eau de Lorraine : typologie floristique et écologique. Contribution à l'étude de l'autoécologie des espèces de la flore aquatique lorraine. Thèse de doctorat : Sci. vie : Université de Metz. 219 p.
- GRILLAS P., 1988. *Haemonia appendiculata* Panzer (Chrysomelidae, Donaciinae) and its impact on *Potamogeton pectinatus* L. and *Myriophyllum spicatum* L. Beds in the Camargue (France). *Aquat. bot.*, **31** : 347-353.
- GRILLAS P., TAN HAM L., DUTARTRE A., MESLEARD F., 1992. Distribution de *Ludwigia* en France. Etude des causes de l'expansion récente en Camargue. 15ème conférence du COLUMA. 1991. Versailles. *Ann. ANPP*, **III** : 1083-1090.
- GRIME J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. J. Wiley, Chichester. 216 p.
- GUILIZZONI P., 1991. The role of heavy metals and toxic materials in the physiological ecology of submersed macrophytes. *Aquat. bot.*, **41** : 87-109.
- GUO Y.H., COOK C.D.K., 1989. Pollination efficiency of *Potamogeton pectinatus* L. *Aquat. bot.*, **34** : 381-384.
- GUYOT S., 1994. Evaluation de l'eutrophisation sur le bassin Artois-Picardie. Mém. DESS : Gestion des ressources renouvelables : USTL : Lille. 84 p.
- HANAZATO T., YASUNO M., 1987. Evaluation of *Microcystis aeruginosa* as food zooplankton in a eutrophic lake. *Hydrobiol.*, **144** : 251-259.
- HARAMOTO T., IKUSIMA I., 1988. Life cycle of *Egeria densa* Planch., an aquatic plant naturalized in Japan. *Aquat. bot.*, **30**, 389-403.
- HARPER C.W., STOTT K.G., 1966. Chemical control of Japanese knotweed, pp 268-276. Report Agric. Hort. res. Stn, University Bristol.
- HARRIMAN R., ADAMSON E.A., SHELTON R.G.J., MOFFETT G., 1997. An assessment of the effectiveness of straw as an algal inhibitor in an upland Scottish loch. *Bio-control sci. technol.*, **7** : 287-296.
- HARTLEB C.F., MADSEN J.D., BOYLEN C.W., 1993. Environmental factors affecting seed germination in *Myriophyllum spicatum* L. *Aquat. bot.*, **45** : 15-25.
- HASLAM S.M., 1978. River plants. The macrophytic vegetation of watercourses. Cambridge university press, Cambridge. 396 p.
- HASLAM S.M., SINKER C., WOLSELEY P., 1982. British water plants. Ed. Field Studies, Taunton, England. 351 p.
- HAURY J., 1982. Quelques méthodes d'étude de la végétation macrophytique en écosystème dulçaquicole courant. Application au réseau hydrographique du Scorff (Bretagne). *Sci. agron. Rennes* (2) : 17-33.



- HAURY J., 1985. Etude écologique des macrophytes du Scorff (Bretagne Sud). Thèse Doct.-ing. : Ecologie : Rennes 1. 243 p.
- HAURY J., BAGLINIERE J.L., 1996. Les macrophytes, facteurs structurant de l'habitat piscicole en rivière à salmonidae. Etude de microrépartition sur un secteur végétalisé du Scorff (Bretagne-sud). *Cybium*, **20** (3) suppl. : 111-127.
- HAURY J., GOUESSE AIDARA L., 1990. Etude méthodologique préliminaire de la biomasse des macrophytes en rivières. 14ème conférence internationale COLUMA. Versailles. *Ann. ANPP*, **1** : 247-255.
- HAURY J., PATTEE E., 1997. Conséquences écologiques des introductions dans les hydrosystèmes : essai de synthèse. *Bull. fr. pêche piscic.*, **344/345** : 455-470.
- HAURY J., BERNEZ I., LAHILLE V., 1996a. Influence de la retenue de Rabodanges sur les peuplements macrophytiques de l'Orne. In : Mérot P. & Jigorel A. (ed.). Hydrologie dans les pays celtiques. Rennes. 8-11 juillet 1996. *Colloq. INRA*, **79** : 283-290.
- HAURY J., THIEBAUT G., MULLER S., 1994. Les associations rhéophiles des rivières acides du Massif armoricain, de Lozère et des Vosges du Nord, dans un contexte ouest-européen. *Colloq. phytosociol.* «Large area vegetation surveys», **XXIII** : 145-168.
- HAURY J., DANIEL H., KEIME M.P., ROUZEAU O., LAMMERTYN G., BROUSSEAU E., 1996b. Indices macrophytiques, qualité de l'eau et usage des bassins versants. In : Mérot P. & Jigorel A. (ed.). Hydrologie dans les pays celtiques. Rennes. 8-11 juillet 1996. *Colloq. INRA*, **79** : 267-274.
- HAWES I., HOWARD-WILLIAMS C., WELLS R., CLAYTON J., 1991. Invasion of water net, *Hydrodictyon reticulatum* : the surprising success of an aquatic plant new to our flora. *N. Z. j. mar. freshw. res.*, **25** : 227-229.
- HAWKINS P.R., GRIFFITHS D.J., 1987. Copper as an algicide in a tropical reservoir. *Water res.*, **21** (4) : 475-480.
- HEALEY F.P., HENDZEL L.L., 1976. Physiological changes during the course of blooms of *Aphanizomenon flos-aquae*. *J. fish. res. board Can.*, **33** : 36-41.
- HEALY W.B., McCOLL R.H.S., 1974. Clay particles as sources of phosphorus for *Lemna* and their role in eutrophication. *N. Z. j. sci.*, **17** : 409-420.
- HENRY C.P., BORNETTE G., AMOROS C., 1994. Differential effects of floods on the aquatic vegetation of braided channels of the Rhône River. *J. N. am. benthol. soc.*, **13** : 439-467.
- HENRY C.P., AMOROS C., BORNETTE G., 1996. Species traits and recolonization processes after flood disturbances in riverine macrophytes. *Vegetatio*, **122** : 13-27.
- HEY R.D., HERITAGE G.L., PATTESON M., 1994. Impact of flood alleviation schemes on aquatic macrophytes. *Regul. riv.*, **9** : 103-119.
- HOFFMANN J.P., GRAHAM L.E., 1984. Effects of selected physicochemical factors on growth and zoosporegenesis of *Cladophora glomerata* (Chlorophyta). *J. phycol.*, **20** : 1-7.
- HOLM L.G., PLUCKNETT D.L., PANCHO J.V., HERBERGER J.P., 1977. *Ceratophyllum demersum* L., pp. 207-211. In : The world's worst weeds : distribution and biology. University Press of Hawaii, Honolulu.
- HOOTSMANS M.J.M., 1991. A growth analysis model for *Potamogeton pectinatus* L., pp 263-310. In : Hootsmans M.J.M., Vermaat J.E (ed.). Macrophytes, a key to understanding changes caused by eutrophication in shallow freshwater ecosystems. IHE, Delft.
- HOOTSMANS M.J.M., SANTAMARIA L., VERMAAT J.E., 1995. How to survive darkness ? Photosynthetic and other solutions provided by three submerged aquatic macrophytes (*Potamogeton pectinatus* L., *Ruppia drepanensis* tinea and *Zostera noltii* Hornem.). *Water sci. technol.*, **32** : 49-51.
- HOOTSMANS M.J.M., DROVANDI A.A., SOTO PEREZ N., WIEGMAN F., 1996. Photosynthetic plasticity in *Potamogeton pectinatus* L. from Argentina : strategies to survive adverse light conditions. *Hydrobiol.*, **340** : 1-5.
- HOUGH R.A., 1979. Photosynthesis, respiration, and organic carbon release in *Elodea canadensis* Michx. *Aquat. bot.*, **7** : 1-11.
- HOUGH R.A., FORNWALL M.D., 1988. Interactions of inorganic carbon and light availability as controlling factors in aquatic macrophyte distribution and productivity. *Limnol. oceanogr.*, **33** : 1202-1208.
- HOWARD A., KRIKBY M.J., KNEALE P.E., MC DONALD A. T., 1995. Modelling the growth of cyanobacteria. *Hydrolog. proc.*, **9** : 809-820.
- HOWARD-WILLIAMS C., 1993. Processes of aquatic weed invasions : the New Zealand example. *J. aquat. plant. manag.*, **31** : 17-23.
- HOWARD-WILLIAMS C., ALLANSON B.R., 1981. Phosphorus cycling in a dense *Potamogeton pectinatus* L. bed. *Oecol.*, **49** : 56-66.
- HUBAC J.M., BEUFFE H., BLAKE G., CORRADI M., DUTARTRE A., VAUCOULOUX M., VUILLOT M., 1984. Les plantes aquatiques utiles : les lentilles d'eau ou Lemnacees. Utilisation en phyto-épuration et valorisation. AFEE, Paris. 115 p.
- HUEBERT D.B., SHAY J.M., 1991. The effect of external phosphorus, nitrogen and calcium on growth of *Lemna trisulca*. *Aquat. bot.*, **40** : 175-183.
- HURLIMANN-LÜÖND A.M., 1990. The development of some Lemnaceae under different nutrient conditions. *Folia geobot. phytotaxon.*, **25** : 309-314.
- HUTCHINSON G.E., 1975. A treatise on limnology. Vol. III. Limnological botany. J. Wiley, New York. 323 p.

- HYNES H.B.N., 1970. The ecology of running waters. Liverpool university press. 555 p.
- IDESTAM-ALMQUIST J., KAUTSKY L., 1995. Plastic responses in morphology of *Potamogeton pectinatus* L. to sediment and above-sediment conditions at two sites in the northern Baltic proper. *Aquat. bot.*, **52** : 205-216.
- JAAG O., 1972. *Oscillatoria rubescens* D.C., pp 296-299. In : Desikachary T.V. (ed.). Taxonomy and biology of blue-green algae.
- JACKSON M.B., 1988. The dominant attached filamentous algae of Georgian Bay, the North Channel and Eastern Lake Huron : field ecology and biomonitoring potential during 1980. *Hydrobiol.*, **163** : 149-171.
- JAFFRE M., HAURY J., 1996. Protocole «Milieu et végétaux aquatiques fixés» (M.E.V.) : harmonisation et traitement des données. Réflexions critiques sur la méthode et sa mise en oeuvre, propositions préliminaires d'amélioration. Rapport d'étude INRA/ENSA Rennes pour le GIS Macrophytes des eaux continentales. 80 p.-annexes.
- JAHNS H.M., 1989. Guide des fougères, mousses et lichens d'Europe. Delachaux & Niestlé, Lausanne. 258 p.
- JANAUER G.A., KUM G., 1996. Macrophytes and flood plain water dynamics in the River Danube ecotone research region (Austria). *Hydrobiol.*, **340** : 137-140.
- JANUSZKO M., 1976. Algae in copper treated fish ponds. *Pol. arkiv. hydrobiol.*, **23** (1) : 95-103.
- JASSER I., 1995. The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions. *Hydrobiol.*, **306** : 21-32.
- JENSEN J.P., JEPPESEN E., OLRİK K., KRISTENSEN P., 1994. Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish lakes. *Can. j. fish. aquat. sci.*, **51** : 1692-1699.
- JEUNE B., 1975. Croissance des feuilles aériennes de *Myriophyllum brasiliense* CAMB. *Adansonia*, ser. 2, **15** (2) : 257-271.
- JEUNE B., 1977. Fonctionnement des centres générateurs intrafoliaires du *Myriophyllum aquaticum* (VELL.) VERDC. (= *Myriophyllum brasiliense* CAMB.). *Adansonia*, ser. 2, **16** (4) : 493-507.
- JONES J.I., EATON J.W., HARDWICK K., 1993. Physiological plasticity in *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. *J. aquat. plant manag.*, **31** : 88-94.
- JORDAN T.E., WHIGHAM D.F., CORRELL D.L., 1990. Effects of nutrient and litter manipulations on the narrow-leaved cattail, *Typha angustifolia* L. *Aquat. bot.*, **36** : 179-191.
- JOVET P., 1971. Plantes adventices et naturalisées du sud-ouest de la France. Actes du VI Symposium de Flora Europaea. *Boissiera*, **19** : 305-318.
- JOVET P., BOURASSEAU A., 1952. *Jussiaea repens* L. var *glabrescens* Ktze et *L. michauxiana* Fern en France. *Le monde des plantes* : 285-286.
- JOVET P., VILMORIN R., 1979. Supplément à la Flore descriptive et illustrée de la France de Coste. 2nd vol. Librairie A. Blanchard, Paris. 173 p.
- JUNGMANN D., HENNING M., JÜTTNER F., 1991. Are the same compounds in *Microcystis* responsible for toxicity to *Daphnia* and inhibition of its filtering rate ? *Int. Rev. gesamten Hydrobiol.*, **76** : 47-56.
- JURDANT J. M., 1987. Les jardins aquatiques. Un rêve, un défi, une découverte ! Vander, Bruxelles. 320 p.
- KADONO Y., 1982. Occurrence of aquatic macrophytes in relation to pH, alkalinity, Ca⁺⁺, Cl⁻ and conductivity. *Jpn j. ecol.*, **32** : 39-44.
- KELLER L., 1997. Les macrophytes aquatiques du Rhône court-circuité à Pierre-Bénite (69). De l'écologie physique à la gestion des proliférations. Mém. de fin d'études ing. : Ecole supérieure d'agriculture : Angers. Stage effectué au Cemagref. Lyon. 50 p.-annexes.
- KHALANSKI M., BONNET M., GREGOIRE A., 1987. Evaluation quantitative de la biomasse végétale en Durance à l'aval de Serre-Ponçon. Rapport EDF-DER, Chatou. 58 p.-annexe.
- KHALANSKI M., BONNET M., GREGOIRE A., 1990. Evaluation quantitative de la biomasse végétale en Durance à l'aval du barrage de Serre-Ponçon. *Hydroécol. appl.*, **1-2** : 55-89.
- KIMBEL J.C., 1982. Factors influencing potential intralake colonization by *Myriophyllum spicatum* L. *Aquat. bot.*, **14** : 295-307.
- KIMBEL J.C., CARPENTER S.R., 1981. Effects of mechanical harvesting on *Myriophyllum spicatum* L. regrowth and carbohydrate allocation to roots and shoots. *Aquat. bot.*, **11** : 121-127.
- KLIMESOVA J., 1994. The effects of timing and duration of floods on growth of young plants of *Phalaris arundinacea* L. and *Urtica dioica* L. : an experimental study. *Aquat. bot.*, **48** : 21-29.
- KLOSOWSKI S., TOMASZEWICZ H., 1989. Habitat conditions of the phytocoenoses of *Myriophylletum alterniflori* Lemée em. Siss. 1943, *Myriophylletum verticillati* Soo 1927 and *Myriophylletum spicati* Soo 1927 in Poland. *Aquat. bot.*, **35** : 337-356.
- KÖHLER J., 1992. Influence of turbulent mixing on growth and primary production of *Microcystis aeruginosa* in the hypertrophic Bautzen reservoir. *Arch. Hydrobiol.*, **123** : 413-429.
- KOLLMAN A.L., WALI M.K., 1976. Intraseasonal variations in environmental and productivity relations of *Potamogeton pectinatus* communities. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. **50** : 439-472.
- KONOPKA A., 1982. Physiological ecology of a metalimnic *Oscillatoria rubescens* population. *Limnol. oceanogr.*, **27** : 1154-1161.



- KSENOFONTOVA T., 1989. General changes in the Matsalu bay reedbeds in this century and their present quality (Estonian SSR). *Aquat. bot.*, **35** : 111-120.
- KULSHRESHTHA M., 1982. Comparative ecological studies on two species of *Ceratophyllum*. Proc. EWRS 6th symposium on Aquatic weeds : 29-36.
- KUMAR T.S., VASUDEVAN P., PATWARDHAN S.V., 1983. *Azolla* as a source of biomass : a comparison with water hyacinth (a survey). *Int. j. environ. stud.*, **20** : 275-279.
- KUNII H., 1981. Characteristics of the winter growth of detached *Elodea nuttallii* (planch.) St. John in Japan. *Aquat. bot.*, **11** : 57-66.
- KUNII H., 1984. Seasonal growth and profile structure development of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in pond Ojaga-Ike, Japan. *Aquat. bot.*, **18** : 239-247.
- LACHAVANNE J.B., 1982. Influence de l'eutrophisation des eaux sur les macrophytes des lacs suisses : résultats préliminaires, pp 333-339. In : Hooper J.J.S. & Compere P. (eds). Studies on aquatic vascular plants. Royal botanical society of Belgium, Brussels.
- LACHAVANNE J.B., 1985. The influence of accelerated eutrophication on the macrophytes of Swiss lakes : abundance and distribution. *Verh. int. Verein. Limnol.*, **22** : 2950-2955.
- LAMBINON J., DE LANGHE J.E., DELVOSALLE L., DUVI-GNEAUD J., 1992. Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 4ème éd. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise. 1092 p.
- LAMPERT W., 1981. Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on daphnia. *Int. Rev. gesamten Hydrobiol.*, **66** : 285-298.
- LANCASTER R.J., COUP M.R., HUGUES M.R., 1971. Toxicity of arsenic present in lake weed. *N. Z. j. sci.*, **19** : 141-145.
- LECLERC H., GAILLARD J.L., SIMONET M., 1995. Microbiologie générale. La bactérie et le monde bactérien. Doin, Paris. 535 p.
- LELEU L., 1989. Eléments pour une quantification des phénomènes d'eutrophisation en rivière : applications à l'Aube et à l'Aujon. Mém. : DESS : Espace et milieux : Université Paris 7. 68 p.
- LEONARDSON L., 1984. Does N₂ fixation meet the nitrogen requirements of heterocystous blue-green algae in shallow eutrophic lakes ? *Oecologia*, **63** : 398-404.
- LEROY R., 1976. Prolifération des végétaux aquatiques dans le cours de l'Erdre ; études et moyens d'intervention. Rapport d'étude du CETE de Nantes pour le compte du Service Maritime de la Navigation. 57 p.
- LESTER W.W., ADAMS M.S., FARMER A.M., 1988. Effects of light and temperature on photosynthesis of the nuisance alga *Cladophora glomerata* (L.) Kutz from Green Bay, Lake Michigan. *New phytol.*, **109** : 53-58.
- LEUKART P., HANELT D., 1995. Light requirements for photosynthesis and growth in several macroalgae from a small soft-water stream in the Spessart Mountains, Germany. *Phycol.*, **34** : 528-532.
- LIN C.K., 1971. Availability of phosphorus for *Cladophora* growth in Lake Michigan., pp. 39-43. In : Proc. 14th Conf. Great Lakes Research.
- LUMPKIN T.A., PLUCKNETT D.L., 1980. *Azolla* : botany, physiology, and use as a green manure. *Econ. bot.*, **34** : 11-153.
- MACKINTOSH C., BEATTIE K.A., KLUMP S., COHEN P., CODD G.A., 1990. Cyanobacterial microcystin - LR in a potent and specific inhibitor of protein phosphatases 1 and 2A from both mammals and higher plants. *FEBS letters*, **264** : 187-192.
- MADSEN J.D., ADAMS M.S., 1988a. The germination of *Potamogeton pectinatus* tubers : environmental control by temperature and light. *Can. j. bot.*, **66** : 2523-2526.
- MADSEN J.D., ADAMS M.S., 1988b. The seasonal biomass and productivity of the submerged macrophytes in a polluted Wisconsin stream. *Freshw. biol.*, **20** : 41-50.
- MADSEN J.D., ADAMS M.S., 1989a. The light and temperature dependence of photosynthesis and respiration in *Potamogeton pectinatus* L. *Aquat. bot.*, **36** : 23-31.
- MADSEN J.D., ADAMS M.S., 1989b. The distribution of submerged aquatic macrophyte biomass in a eutrophic stream, Badfish Creek : the effect of environment. *Hydrobiol.*, **171** : 111-119.
- MADSEN J.D., HARTLEB C.F., BOYLEN C.W., 1991. Photosynthetic characteristics of *Myriophyllum spicatum* and six submersed aquatic macrophyte species native to Lake George, New York. *Freshw. biol.*, **26** : 233-240.
- MADSEN T.V., SAND-JENSEN K., 1994. The interactive effects of light and inorganic carbon on aquatic plant growth. *Plant cell environ.*, **17** : 955-962.
- MANTAI K.E., 1987. Energy relations in *Cladophora glomerata* from Lake Erie. *J. great lakes res.*, **13** : 279-284.
- MANTAI K.E., NEWTON M.E., 1982. Root growth in *Myriophyllum* : a specific plant response to nutrient availability ? *Aquat. bot.*, **13** : 45-55.
- MARCHAIS J.F., 1997. Approche typologique des peuplements de macrophytes aquatiques du marais breton-vendéen. Suivi du réseau hydraulique d'une zone expérimentale. Mém. DESS : Eau, santé, environnement : Univ. Bordeaux 2. Stage effectué au Cemagref. Bordeaux. 121 p.-annexes.
- MARION L., 1992. Lac de Grand-Lieu. Lot 3, 2ème partie : productivité végétale. Macrophytes et microphytes. Rapport d'étude pour le compte du Syndicat d'Aménagement hydraulique sur Loire réalisé à l' Université de Rennes-SES LG. 58 p.
- MARY N., 1994. Répartition et quantification des macrophytes du fleuve Charente. D.E.S. : Hydrobiol. : Université P. Sabatier : Toulouse. 234 p.

- MATHEY A., 1993. Etude biologique et écotoxicologique de la Chlorophycée *Hydrodictyon reticulatum* (L.) Lagerh., génératrice d'une fleur d'eau. Thèse de doctorat : doct. : Sci. agron. : INPL, Nancy. 213 p.
- MATTSON R., WILLEN T., 1986. Toxin producing blue-green algae in Swedish Lakes 1985. Naturvardsverket Rapport 3096. Laboratoriet for miljökontroll, Uppsala.
- McILRAITH A.L., ROBINSON G.G.C., SHAY J.M., 1989. A field study of competition and interaction between *Lemna minor* and *Lemna trisulca*. *Can. j. bot.*, **67** : 2904-2911.
- McQUEEN D.J., LEAN D.R.S., 1987. Influence of water temperature and nitrogen to phosphorus ratios on the dominance of blue-green algae in Lake St. George, Ontario. *Can. j. fish. aquat. sci.*, **44** : 598-604.
- MENZIE C.A., 1979. Growth of the aquatic plant *Myriophyllum spicatum* in a littoral area of the Hudson River Estuary. *Aquat. bot.*, **6** : 365-375.
- MERIAUX J.L., 1977. *Elodea nuttallii* (Planch) St-John, espèce nouvelle pour le nord de la France. *Bull. soc. bot. Nord* : 3 p.
- MERIAUX J.L., 1978. Etude analytique et comparative de la végétation aquatique d'étangs et marais du nord de la France (Vallée de la Sensée et Bassin Houiller du Nord-Pas-de-Calais). *Doc. phytosociol.*, **III** : 1-244.
- MERIAUX J.L., 1979. *Elodea ernstiae* St-John, espèce nouvelle pour la flore régionale (nord de la France). *Doc. florist.*, **2** : 55-59.
- MERIAUX J.L., GEHU J.M., 1979. Réactions des groupements aquatiques et subaquatiques aux changements de l'environnement. Tüxen, Cramer. *Epharmonie* : 121-142.
- MERIAUX J.L., WATTEZ J.R., 1981. Groupements végétaux aquatiques et subaquatiques de la vallée de la Somme, pp. 369-414. In : Gehu J.M. (ed.). *Colloq. phytosociol.*, **X**. « Les végétaux aquatiques et amphibies ». J. Cramer, Vaduz.
- MICHARD M., ALEYA L., VERNEAUX J., 1996. Mass occurrence of the Cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* in the hypereutrophic Villerest Reservoir (Roanne, France) : usefulness of the biyearly examination of N/P and P/C couplings. *Arch. Hydrobiol.*, **135** : 337-359.
- MICHEL S., GEVREY J., WAUTIER J., 1972. Mise en évidence de la toxicité d'un complexe algal sur la faune aquatique, Note 1 : Influence sur certains éléments de la faune benthique et sur quelques espèces de poissons. *Bull. soc. sci. vét. et méd. comparée*, **74** : 185-189.
- MONARD A., 1981. Etude sur la prolifération des lentilles d'eau. Rapport d'étude de la Direction régionale de la Navigation du Nord & Pas-de-Calais pour le compte de l'Agence de l'Eau Artois-Picardie, Douai. 33 p.
- MONTEGUT J., 1987. Les plantes aquatiques. 1. Milieu aquatique et flore. 2. Clé de détermination. 3. Planches - index. 4. Entretien - désherbage. ACTA, Paris.
- MOORE A.W., 1969. *Azolla* biology and agronomic significance. *Bot. rev.*, **35** : 17-34.
- MOREAU A., 1996. Etude des plantes aquatiques du marais breton-vendéen. Mise au point d'un protocole de quantification des hydrophytes flottantes. Stage effectué au Cemagref. Bordeaux. Mém. DESS : Sci. nat. : Université de Bordeaux 1. 171 p.-annexes.
- MORGILLO A., 1995. La prolifération des macrophytes dans le plan d'eau de Miribel-Jonage : causes et moyens de limitation. Mém. fin d'études : Ecole nationale des travaux publics de l'Etat. 82 p.
- NAKAI S., HOSOMI M., OKADA M., MURAKAMI A., 1996. Control of algal growth by macrophytes and macrophyte-extracted bioactive compounds. *Water sci. technol.*, **34** : 227-235.
- NAKANASHI M., SARACENI C., KURATA A., 1989. Comparison of some limnological variables in the waters between the upper and lower littoral areas within an *Egeria* stand. *Arch. Hydrobiol.*, **116** : 313-331.
- N.A.S. (WASHINGTON), 1976. Making aquatic weed useful : some perspectives for developing countries. National Academy of Sciences, Washington D.C. 174 p.
- NAULEAU O., 1988. Les conditions de développement des algues dulcicoles à formations macroscopiques. Analyse bibliographique. Suivi du développement algal sur le Doubs inférieur. Mém. DESS : Eaux continentales : Université de Franche Comté : Besançon. 85 p.
- NEEL J.K. & al., 1973 - Weed harvest and lake nutrient dynamics. EPA, Cincinnati. (Ecological Research Series : 660/3-73-001). 91 p.
- NICHOLS S.A., [s.d.]. Depth, substrate, and turbidity relationships of some Wisconsin lake plants. *Trans. Wis. acad. sci. arts lett.* : 97-118.
- NICHOLS S.A., 1991. The interaction between biology and the management of aquatic macrophytes. *Aquat. bot.*, **41** : 225-252.
- NICHOLS S.A., 1994. Factors influencing the distribution of Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.) biomass in Lake Wingra, Wisconsin. *J. freshw. ecol.*, **9** : 145-151.
- NICHOLS S.A., YANDELL B., 1995. Habitat relationships for some Wisconsin lake plant associations. *J. freshw. ecol.*, **10** : 367-377.
- NISHIWAKI-MATSUSHIMA R., OHTA T., NASHIWAKI S., SGANUMA M., KOHYAMA K., ISHIKAWA T., CARMICHAEL W.W., FUJIKI H., 1992. Liver tumour promotion by the cyanobacterial cyclic peptide toxin microcystin L.R. *J. cancer res. clin. oncol.*, **118** : 420-424.
- OBERMEYER A.A., 1964. The south African species of *Lagarosiphon*. *Bothalia*, **8** : 139-146.
- OCDE, 1982. Eutrophisation des eaux. Méthodes de surveillance, d'évaluation et de lutte. OCDE, Paris. 164 p.



- OLSEN Y., VADSTEIN O., ANDERSEN T., JENSEN A., 1989. Competition between *Staurastrum luetskemuellerii* (Chlorophyceae) and *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyceae) under varying modes of phosphate supply. *J. phycol.* **25** : 499-508.
- ORTSCHEIT A., 1975. Le complexe hydrographique du confluent Ill-Rhin en aval de Strasbourg, ses originalités hydrobiologiques. Thèse de doctorat : Université Louis Pasteur : Strasbourg.
- OZIMEK T., GULATI R., VAN DONK E., 1990. Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes ? The Lake Zwemlust example. *Hydrobiol.*, **200/201** : 399-407.
- OZIMEK T., PIECZYNSKA E., HANKIEWICZ A., 1991. Effects of filamentous algae on submerged macrophyte growth : a laboratory experiment. *Aquat. bot.*, **41** : 309-315.
- OZIMEK T., VAN DONK E., GULATI R.D., 1993. Growth and nutrient uptake by two species of *Elodea* in experimental conditions and their role in nutrient accumulation in a macrophyte-dominated lake. *Hydrobiol.*, **251** : 13-18.
- PAINTER D.S., KAMAITIS G., 1987. Reduction of *Cladophora* biomass and tissue phosphorus in Lake Ontario. *Can. j. fish. aquat. sci.*, **44** : 2212-2215.
- PALMER C.M., 1977. Algae and water pollution. EPA, Cincinnati. 123 p.
- PARENT S., 1991. Dictionnaire des sciences de l'environnement. Terminologie bilingue français-anglais. Hatier-Rageot, Paris. 748 p.
- PARKER D.L., KUMAR H.D., RAI L.C., SINGH J.B., 1997. Potassium salts inhibit growth of the Cyanobacteria *Microcystis* spp. in pond water and defined media : implications for control of microcystin-producing aquatic blooms. *Appl. environ. microbiol.*, **63** : 2324-2329.
- PAUTOU G., DÉCAMPS H., 1985. Ecological interactions between the alluvial forests and hydrology of the Upper Rhône. *Arch. Hydrobiol.*, **104** (1) : 13-37.
- PAUTOU G., WUILLOT J., 1989. La diversité spatiale des forêts alluviales dans les îles du Haut-Rhône français. *Bull. ecol.*, **20** (3) : 211-230.
- PAUTOU G., DÉCAMPS H., AMOROS C., BRAVARD J-P., 1985. Successions végétales dans les couloirs fluviaux : l'exemple de la plaine alluviale du Haut-Rhône français. *Bull. ecol.*, **16** (3) : 203-212.
- PELLETIER J., DRUART J.C., 1968. Colonisation. du Léman par *Oscillatoria rubescens*. *Rev. algol.*, **9** : 187-193.
- PELTRE M.C., LEGLIZE L., SALLERON J.L., 1993. Végétation fixée et phosphore en petit cours d'eau. Conséquences d'une réduction des apports de phosphore. *Bull. fr. pêche piscic.*, **331** : 357-371.
- PETERS G.A., CALVERT H.E., KAPLAN D., ITO O., TOIA R.E. J., 1982. The *Azolla-Anabaena* symbiosis : morphology, physiology and use. *Israel j. bot.*, **31** : 305-323.
- PEVERLY J.H., 1979. Elemental distribution and macrophyte growth downstream from an organic soil. *Aquat. bot.*, **7** : 319-338.
- PIERRE J.F., 1972. Sur un problème de colmatage de prises d'eau par des algues. *Tech. eau assain.*, **303** : 36-40.
- PIETERSE A. H., MURPHY K.J. (ed.), 1990. Aquatic weeds. The ecology and management of nuisance aquatic vegetation. University Press, Oxford. 593 p.
- PIETERSE A.H., DE LANGE L., VAN VLIET J.P., 1977. A comparative study of *Azolla* in the Netherlands. *Acta bot. neerl.*, **26**, 6 : 433-449.
- PIP E., 1989. Water temperature and freshwater macrophyte distribution. *Aquat. bot.*, **34** : 367-373.
- PITCAIRN C.E.R., HAWKES H.A., 1973. The role of phosphorus in the growth of *Cladophora*. *Water res.*, **7** : 159-171.
- PLANAS D., MABERLY S.C., PARKER J.E., 1996. Phosphorus and nitrogen relationships of *Cladophora glomerata* in two lake basins of different trophic status. *Freshw. biol.*, **35** : 609-622.
- PLANTY-TABACCHI A.M., 1993. Invasions des corridors riverains fluviaux par des espèces végétales d'origine étrangère. Thèse de doctorat : Sci. vie : Université de Toulouse 3. 193 p.-annexes.
- PLANTY-TABACCHI A.M., 1997. Invasions of riparian corridors in Southwestern France by exotic plant species. *Bull. fr. pêche piscic.*, **344/45** : 427-439.
- PLANTY-TABACCHI A.M., TABACCHI E., NAIMAN R., DE FERRARI C., DECAMPS H., 1996. Invasibility of species-rich communities in riparian zones. *Conserv. biol.*, **10** : 598-607.
- POCOCK M.A., 1960. *Hydrodictyon*, a biological study. *J. S. Afr. bot.*, **26** : 167-319.
- POKORNY J., KVET J., ONDOK J.P., TOUL Z., OSTRY I., 1984. Production-ecological analysis of a plant community dominated by *Elodea canadensis* Michx. *Aquat. bot.*, **19** : 263-292.
- PORTIELJE R., ROIJACKERS R.M.M., 1995. Primary succession of aquatic macrophytes in experimental ditches in relation to nutrient input. *Aquat. bot.*, **50** : 127-140.
- PORTIER F., 1997. Dossier sur les comptes-rendus d'enquêtes concernant la végétation aquatique exotique en Vendée. Rapport d'enquêtes pour le compte de la FDAPPMA Vendée. Données non publiées.
- POURRIOT R., MEYBECK M. (ed.), 1995. Limnologie générale. Masson, Paris. 947 p.
- PRACH K., 1994. Seasonal dynamics of *Impatiens glandulifera* in two riparian habitats in Central England, pp 127-133. In : de WAAL L.C. & al. (ed.). Ecology and management of invasive riverside plants. J. Wiley, Chichester.
- PRESCOTT G.W., 1978. How to know the freshwater algae ? Wm. C. Brown Company, Dubuque, Iowa. 293 p.

- PRYGIEL J., LEITAO M., 1994. Cyanophycean blooms in the reservoir of Val Joly (northern France) and their development in downstream rivers. *Hydrobiol.*, **289** : 85-96.
- PYSEK P., PRACH K., 1993. Plant invasions and the role of riparian habitats : a comparison of four species alien to central Europe. *J. biogeogr.*, **20**, 413-420.
- PYSEK P., PRACH K., 1994. How important are rivers for supporting plant invasions, pp 19-26. In : de WAAL L.C. & al. (ed.). Ecology and management of invasive river-side plants. J. Wiley, Chichester.
- RAMADE F., 1993. Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement. Ediscience, Paris. 822 p.
- RATAJ K., HOREMAN J., 1978. Les plantes d'aquarium. Identification, culture, écologie. T.F.H. publ. 448 p.
- RATTRAY M.R., 1995. The relationship between P, Fe and Mn uptakes by submersed rooted angiosperms. *Hydrobiol.*, **308** : 117-120.
- RATTRAY M.R., HOWARD-WILLIAMS C., BROWN J.M.A., 1991. Sediment and water as sources of nitrogen and phosphorus for submerged rooted aquatic macrophytes. *Aquat. bot.*, **40** : 225-237.
- RAVERA O., GARAVAGLIA C., STELLA M., 1984. The importance of the macrophytes in two lakes with different trophic degree : lake Comabbio and lake Monate (Province of Varese, Northern Italy). *Verh. int. Verein. Limnol.*, **22** : 1119-1130.
- RAYNAL-ROQUES A., 1994. La botanique redécouverte. Belin, Paris. 510 p.
- REA N., 1996. Water levels and Phragmites: decline from lack of regeneration or dieback from shoot death. *Folia geobot. phytotaxon.*, **31** : 85-90.
- REDDY K.R., 1987. Nitrogen fixation by *Azolla* cultured in nutrient enriched waters. *J. aquat. plant manag.*, **25** : 43-48.
- REDDY K. R., DEBUSK W. F., 1985. Nutrient removal potential of selected aquatic macrophytes. *J. environ. qual.*, **14** : 459-462.
- REDDY K.R., TUCKER J.C., DEBUSK B.M., 1987. The role of *Egeria* in removing nitrogen and phosphorus from nutrient enriched waters. *J. aquat. plant manag.*, **25** : 14-19.
- REJMANKOVA E., 1975. Comparison of *Lemna gibba* and *Lemna minor* from the production ecological viewpoint. *Aquat. bot.*, **1** : 423-427.
- REJMANKOVA E., 1992. Ecology of creeping macrophytes with special reference to *Ludwigia peploides* (H.B.K.) Raven. *Aquat. bot.*, **43** : 283.
- RIEMER D.N., 1984. Introduction to freshwater vegetation. Van Reinhold, New York. 207 p.
- ROBACH F., TREMOLIERES M., 1993. Le phosphore dans les relations entre les phytocénoses aquatiques et la qualité de l'eau. Rapport d'étude du Laboratoire de botanique et d'écologie végétale, UFR Sciences pharmaceutiques, Univ. Strasbourg pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 26 p-annexes.
- ROBACH F., EGLIN I., CARBIENER R., 1991. Hydrosystème rhénan : évolution parallèle de la végétation aquatique et de la qualité de l'eau (Rhinau). *Bull. écol.*, **22** : 227-241.
- ROBACH F., HAJNSEK I., EGLIN I., TREMOLIERES M., 1995. Phosphorus sources for aquatic macrophytes in running waters : water or sediment ? *Acta bot. Gallica*, **142**, 6, 719-731.
- ROBACH F., MERLIN S., ROLLAND T., TREMOLIERES M., 1996a. Assimilation et stockage du phosphore par des macrophytes aquatiques bioindicateurs du niveau trophique de l'eau. *Ecologie*, **27** : 203-214.
- ROBACH F., THIEBAUT G., TREMOLIERES M., MULLER S., 1996b. A reference system for continental running waters : plant communities as bioindicators of increasing eutrophication in alkaline and acidic waters in north-east France. *Hydrobiol.*, **340** : 67-76.
- ROBERT P., 1971. Dictionnaire alphabétique et analogique de la langue française. Société du Nouveau Littre. Le Robert. Ed., Paris. 6 volumes.
- ROBIN J., 1994. La régression des roselières à *Phragmites australis*. Etang de Fallavier (Isère). Mém. DEA : Université Claude Bernard : Lyon 1. 50 p.
- ROBLIN L., 1994. Alien invasive weeds- an example of national rivers Authority Sponsored Research, pp 89-93. In : de WAAL L.C. & al. (ed.). Ecology and management of invasive riverside plants. J. Wiley, Chichester.
- RODRIGUEZ S. BUREAU D'ETUDE, VERGON J.P. (DIREN FRANCHE-COMTE), 1996. Guide pratique de détermination générique des algues macroscopiques d'eau douce. Rapport d'étude pour le compte du Ministère de l'Environnement, DIREN Franche-Comté, Besançon. 110 p.
- ROELOFS J.G.M., 1983. Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters in the Netherlands. 1. Field observations. *Aquat. bot.*, **17** : 139-155.
- ROLLAND T., 1995. Approche écophysiological du rôle de l'azote ammoniacal dans la répartition de deux macrophytes aquatiques, *Elodea canadensis* Michx. et *Elodea nuttallii* St John. Impact sur l'activité nitrate réductase et l'activité photosynthétique. Thèse de doctorat : Ecotoxicol. : Université L. Pasteur, Strasbourg. 303 p.
- ROLLAND T., TREMOLIERES M., 1995. The role of ammonium nitrogen in the distribution of two species of *Elodea*. *Acta bot. Gallica*, **142** : 733-739.
- ROLLAND T., ROBACH F., TREMOLIERES M., DESTER S., 1996. L'activité nitrate réductase chez les plantes aquatiques : un outil biologique du suivi de la contamination ammoniacale. *Ecologie*, **27** : 215-222.
- RORSLETT B., BERGE D., JOHANSEN S.W., 1986. Lake enrichment by submersed macrophytes : a Norwegian



- whole-lake experience with *Elodea canadensis*. *Aquat. bot.*, **26** : 325-340.
- ROTHHAUPT K.O., 1991. The influence of toxic and filamentous rotifer *Brachionus rubens*. *Int. Rev. gesamen Hydrobiol.*, **76** : 67-72.
- SAITO K., MATSUMOTO M., SEKINE T., MURAKOSHI I., 1989. Inhibitory substances from *Myriophyllum brasiliense* on growth of blue-green algae. *J. natural products*, **52** (6) : 1221-1226.
- SALENCON M.J., 1995. Evolution de l'écosystème de la retenue de Grangent de 1978 à 1992. Rapport d'étude EDF-DER. 45 p.-10 p. annexes.
- SALVUCCI M.E., BOWES G., 1982. Photosynthetic respiratory responses of the aerial and submerged leaves of *Myriophyllum brasiliense*. *Aquat. bot.*, **13** : 147-164.
- SASTROUTOMO S.S., 1981. Turion, formation, dormancy and germination of curly pondweed, *Potamogeton crispus* L. *Aquat. bot.*, **10** : 161-173.
- SATAPATHY K.B., SINGH P.K., 1985. Control of weeds by *Azolla* in rice. *J. aquat. plant manag.*, **23** : 40-42.
- SAURET C., 1995. Etude des macrophytes sur des cours d'eau du bassin Loire-Bretagne : impact sur l'eutrophisation. Rapport de stage : maîtrise : Université B. Pascal : Clermont-Ferrand. 18 p.
- SCHMITZ J., STRANK K.J., 1986. Zur Soziologie der *Reynoutria-sippen* (Polygonaceae) im Aachener Stadtwald. *Decheniana* (Bonn), **139** : 141-147
- SCHNITZLER A., MULLER S., 1997. Ecologie et biogéographie de plantes hautement invasives en Europe : les renouées géantes du Japon (*Fallopia japonica* et *F. sachalinensis*). *Terre et Vie*, (sous presse)
- SCHWARZ A.M., HOWARD-WILLIAMS C., 1993. Aquatic weed-bed structure and photosynthesis in two New Zealand lakes. *Aquat. bot.*, **46** : 263-275.
- SCOPPOLA A., 1982. Considérations nouvelles sur les végétations des *Lemnetea minoris* (R.Tx.1955) em. A. Schwabe et R.Tx.1981 et contribution à l'étude de cette classe en Italie centrale. *Doc. phytosociol.*, N.S., **VI** : 1-130.
- SCULTHORPE C. D., 1967. The biology of aquatic vascular plants. E. Arnold, London. 610 p.
- SELL Y., 1968. Les Elodées. *Aquarama*, (2) : 18-23.
- SERVICE REGIONAL DE L'AMENAGEMENT DES EAUX (SRAE). FRANCHE COMTE, 1988. Apparition de goûts et mortalités de poissons en relation avec le développement de populations d'algues dans les eaux du Doubs en amont de Montbéliard. Rapport d'étude. 108 p.
- SERVICE REGIONAL DE L'AMENAGEMENT DES EAUX (SRAE). FRANCHE COMTE, 1989. Les algues filamenteuses benthiques du bassin du Doubs. Historique et conditions de développement. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 93 p.
- SERVICE REGIONAL DE L'AMENAGEMENT DES EAUX (SRAE). FRANCHE COMTE, 1990. Proliférations algales. Loue : été 1989. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée e-Corse, Lyon. 44 p.
- SERVICE REGIONAL DE L'AMENAGEMENT DES EAUX (SRAE). FRANCHE COMTE, 1991. Le Dessoubre. Délimitation et caractéristiques du bassin d'alimentation. Etude des apports, charges véhiculées et sources de pollution. Influence sur les édifices biologiques. Rapport d'étude pour le compte du Conseil Général du Doubs, Besançon. 122 p.
- SERVICE REGIONAL DE L'AMENAGEMENT DES EAUX (SRAE). RHONE-ALPES, 1987. Eutrophisation des cours d'eau. Mesures complémentaires sur le bassin versant de la Chalaronne, de la Veyle et sur le Chassezac. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 61 p.
- SEVRIN-REYSSAC J., 1989. Fertilisation organique et Cyanobactéries dans les étangs de production. *EAS special publ.*, **10** : 229-230.
- SEVRIN-REYSSAC J., 1995. Le réseau alimentaire dans les étangs de cypriniculture, pp 25-55. In : Billard R. (ed.). Les carpes: biologie et élevage. INRA publ., Paris.
- SEVRIN-REYSSAC J., PLETIKOSIC M., 1990. Cyanobacteria in fish ponds. *Aquac.*, **88** : 1-20.
- SEYMOUR E.A., 1980. The effects and control of algal blooms in fish ponds. *Aquac.*, **19** : 55-74.
- SHAW D., 1996. Research proposal : a classical biological control of japanese knotweed in the United Kingdom using both arthropod and pathogenic agents collected from the plant's natural range. (Rapport en cours d'élaboration)
- SHEATH R.G., COLE K.M., 1992. Biogeography of stream macroalgae in North America. *J. phycol.*, **28** : 448-460.
- SIDORKEWICJ N.S., LOPEZ CAZORLA A.C., FERNANDEZ O.A., 1996. The interaction between *Cyprinus carpio* L. and *Potamogeton pectinatus* L. under aquarium conditions. *Hydrobiol.*, **340** : 271-275.
- SIEE (SOCIETE D'INGENIERIE POUR L'EAU ET L'ENVIRONNEMENT), 1994-1995. Etude de l'eutrophisation du Tarn. 5 volumes. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne.
- SIMON M., 1991. *Lemna minuscula*, Herter, espèce nouvelle pour la Somme. *Bull. soc. bot. Centre-Ouest*, **22** : 197-206.
- SIMONS J., VAN BEEM A.P., 1990. *Spirogyra* species and accompanying algae from pools and ditches in The Netherlands. *Aquat. bot.*, **37** : 247-269.
- SIMPSON P.S., EATON J.W., 1986. Comparative studies of the photosynthesis of the submerged macrophyte *Elodea canadensis* and the filamentous algae *Cladophora glomerata* and *Spirogyra* sp. *Aquat. bot.*, **24** : 1-12.

- SKA B., VAN DER BORGHT P., 1986. The problem of *Ranunculus* development in the river Semois. Proc. EWR/AAB Symp. Aquat. weeds, pp 307-314.
- SMITH C.S., ADAMS M.S., 1986. Phosphorus transfer from sediments by *Myriophyllum spicatum*. *Limnol. oceanogr.*, **31** : 1312-1321.
- SMITH V.H., 1983. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science*, **221** : 669-671.
- SMITH V.H., 1986. Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in lake phytoplankton. *Can. j. fish. aquat. sci.*, **43** : 148-153.
- SMOLDERS A.J.P., ROELOFS J.G.M., DEN HARTOG C., 1995. Internal eutrophication of aquatic ecosystems : mechanisms and possible remedies. *Acta bot. Gallica*, **142** : 707-717.
- SOCIETE D'ETUDE DE LA FLORE D'ALSACE, 1982. Flore d'Alsace. Plaine rhénane, Vosges, Sundgau. 2ème éd. Société d'étude de la flore d'Alsace, Strasbourg. 621 p.
- SORREL B.K., DROMGOOLE S.I., 1987. Oxygen transport in submerged plants *Egeria densa*. I. Oxygen production storage in release. *Aquat. bot.*, **28** : 63-80.
- SOURNIA A., 1986. Atlas du phytoplancton marin (vol. I), Ed. CNRS, Paris. 219 p.
- SPENCER D.F., 1990. Influence of organic sediment amendments on growth and tuber production by *Potamogeton pectinatus* L. *J. freshw. ecol.*, **5** : 255-263.
- SPENCER D.F., KSANDER G.G., 1995. Influence of propagule size, soil fertility, and photoperiod on growth and propagule production by three species of submersed macrophytes. *Wetlands*, **15** : 134-140.
- SPENCER W., BOWES G., 1990. Ecophysiology of the world's most troublesome aquatic weeds, pp 39-74. In : Pieterse A., Murphy K. (ed.). Aquatic weeds, the ecology and management of nuisance aquatic vegetation. University Press, Oxford.
- SPENCER-JONES D., WADE M., 1986. Aquatic plants. A guide to recognition. ICI, Farnham, England. 169 p.
- SPINK A., ROGERS S., 1996. The effects of a record flood on the aquatic vegetation of the Upper Mississippi River System : some preliminary findings. *Hydrobiol.*, **340** : 51-57.
- STEINBERG C., ZIMMERMANN G.M., 1988. Intermittent destratification : a therapy measure against *Cyanobacteria* in lakes. *Environ. technol. lett.*, **9** : 337-350.
- STEVENSON R.J., 1996. The stimulation and drag of current, pp. 321-340. In : Stevenson R.J., Bothwell M.L., Lowe R.L. (ed.). Algal ecology : freshwater benthic ecosystems. Academic press, London.
- STRAND J.A., WEISNER S.E.B., 1996. Wave exposure related growth of epiphyton: Implications for the distribution of submerged macrophytes in eutrophic lakes. *Hydrobiol.*, **325** : 113-119.
- SUBUDHI B.P.R., SINGH P.K., 1978. Nutritive value of the water fern *Azolla pinnata* for chicks. *Poultry sci.*, **57** : 378-380.
- SUGIURA K., GOTO M., KURIHARA Y., 1982. Effects of Cu⁺⁺ stress on an aquatic microcosm : a holistic study. *Environ. res.*, **27** : 307-315.
- SUKOPP H., MARKSTEIN B., 1989. Changes of the reed beds along the Berlin Havel, 1962-1987. *Aquat. bot.*, **35** : 27-39.
- SURUGUE N., 1997. Dynamique de l'écoulement en rivière et développement végétal. Mém. 3ème année : ENGEES : Strasbourg. 101 p.
- SUTTON D.L., BINGHAM S.W., 1969. Absorption and translocation of simazine in parrotfeather. *Weed sc.* **17** (4) : 431-435.
- SUTTON D.L., BINGHAM S.W., 1970. Uptake of diquat in parrotfeather. *Hyacinth control j.*, **8** : 2-4.
- SUTTON D.L., BINGHAM S.W., 1973. Anatomy of emersed parrotfeather. *Hyacinth control j.*, **11** : 49-54.
- SYMOENS J.J., TRIEST L., 1983. Monograph of African genus *Lagarosiphon* Harvey (Hydrocharitaceae). *Bull. jard. bot. nat. Belg.*, **53** : 441-488.
- SYSTMA M. D., ANDERSON L. W. J., 1993a. Criteria for assessing nitrogen and phosphorus deficiency in *Myriophyllum aquaticum*. *J. freshw. ecol.*, **8** (2) : 155-163.
- SYSTMA M. D., ANDERSON L. W. J., 1993b. Nutrient limitation in *Myriophyllum aquaticum*. *J. freshw. ecol.*, **8** (2) : 165-176.
- TALLEY S.N., RAINS D.W., 1980. *Azolla filiculoides* Lam. as a fallow-season green manure for rice in a temperature climate. *Agron. j.*, **72** : 11-18.
- TANNER C.C., CLAYTON J.S., WELLS R.D.S., 1993. Effects of suspended solids on the establishment on growth of *Egeria densa*. *Aquat. bot.*, **45** : 299-310.
- TELES A. N., PINTO DA SILVA A. R., 1975. A «Pinheirinha» (*Myriophyllum aquaticum* (VELL.) VERDC.) uma agressiva infestante aquatica. *Agron. lusit.*, **36** (3) : 307-323.
- TEN CATE J.H., SIMONS J., SCHREURS H., 1991. Periphytic macro- and microalgae in dutch freshwater ditches and their significance as ecological indicators of water quality. *Arch. Hydrobiol.*, **122** : 275-296.
- THIEBAUT G., 1997. Effets des perturbations liés à l'eutrophisation et l'acidification des cours d'eau des Vosges du Nord sur les phytocénoses aquatiques. Approche spatio-temporelle et expérimentale. Thèse de doctorat : Sci. vie : Université de Metz. 2 tomes.
- THIEBAUT G., MULLER S., 1995. Apparition récente dans les Vosges du Nord de deux espèces proliférantes de macrophytes aquatiques : *Callitriche obtusangula* et *Elodea nuttallii*. 16ème conférence du COLUMA. Reims. *Ann. ANPP*, **III** : 1411-1420.
- THIEBAUT G., ROLLAND T., ROBACH F., TREMOLIERES M., MULLER S., 1997. Quelques conséquences de l'introduction de deux espèces de macrophytes, *Elodea ca-*



- nadensis* Michaux et *Elodea nuttallii* St. John, dans les écosystèmes aquatiques continentaux : exemple de la plaine d'Alsace et des Vosges du Nord (nord-est de la France). *Bull. fr. pêche piscic.*, **344/345** : 441-452.
- TREBITZ A.S., NICHOLS S.A., CARPENTER S.R., LATHROP R.C., 1993. Patterns of vegetation change in Lake Wingra following a *Myriophyllum spicatum* decline. *Aquat. bot.*, **46** : 325-340.
- TREMOLIERES M., CARBIENER R., ORTSCHHEIT A., KLEIN J.P., 1994. Changes in aquatic vegetation in Rhine floodplain streams in Alsace in relation to disturbance. *J. veg. sci.*, **5** : 169-178.
- TRIEST L., 1982. *Lagarosiphon major* (Hydrocharitaceae) een Zuidafrikaans waterondruid in nieuw-zeeland en Europa. *Ver. Onderwijs. Biol.*, **5** : 113-121.
- TRIMBEE A.M., PREPAS E.E., 1987. Evaluation of total phosphorus as a predictor of the relative biomass of blue-green algae with emphasis on Alberta lakes. *Can. j. fish. aquat. sci.*, **44** : 1337-1342.
- TSENG I.C., WANG G. SY-YING, 1986. Effective control of algae problems with copper sulphate in a reservoir. *Water supply*, **4** : 131-139.
- TWILLEY R.R., BARKO J.W., 1990. The growth of submersed macrophytes under experimental salinity and light conditions. *Estuaries*, **13** : 311-321.
- ULRICH K.E., BURTON T.M., 1985. The effects of nitrate, phosphate and potassium fertilization on growth and nutrient uptake patterns of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Aquat. bot.*, **21** : 53-62.
- UNIVERSITE LYON 1. ARALEPBP, 1980. Etude hydrobiologique du plan d'eau de la zone de loisirs de St Pierre de Bœuf. Rapport d'étude pour le compte de la Compagnie nationale du Rhône, Lyon. 39 p.
- URBANC-BERCIC O., 1995. Aquatic vegetation in two pre-alpine lakes of different trophic levels (Lake Bled and Lake Bohinj) : vegetation development from the aspect of bioindication. *Acta bot. Gallica*, **142** : 563-570.
- USHER H.D., BLINN D.W., 1990. Influence of various exposure periods on the biomass and chlorophyll A of *Cladophora glomerata* (Chlorophyta). *J. phycol.*, **26** : 244-249.
- UTERMÖHL V.H., 1982. *Phragmites* stands damaged by periphyton of *Cladophora* in the lake Grosser Ploner See. *Arch. Hydrobiol.*, **95** (1/4) : 487-490.
- UTKILEN H., GJOLME N., 1995. Iron-stimulated toxin production in *Microcystis aeruginosa*. *Appl. environ. microbiol.*, **61** : 797-800.
- VAN DEN BRINK F.W.B., VAN DER VELDE G., BOSMAN W.W., COOPS H., 1995. Effects of substrate parameters on growth responses of eight helophyte species in relation to flooding. *Aquat. bot.*, **50** : 79-97.
- VAN DEN HOEK C., 1963. Revision of the European species of *Cladophora*, pp 1-32. E.J. Brill, Leiden.
- VAN DEN HOEK C., 1982. The distribution of benthic marine algae in relation to the temperature regulation of their life histories. *Biol. j. linn. soc.*, **18** : 81-144.
- VAN DER BORGHT P., SKA B., SCHMITZ A., WOLLAST R., 1982. Eutrophisation de la rivière Semois : le développement de *Ranunculus* et ses conséquences sur l'écosystème aquatique, pp. 340-345. In : Symoens J.J., Hooper S.S., Compère P. (ed.). Studies on aquatic vascular plants. Royal botanical society of Belgium, Brussels.
- VAN DIJK G.M., JANSE J.H., 1993. Modelling resource allocation in *Potamogeton pectinatus* L. *J. aquat. plant manag.*, **31** : 128-134.
- VAN DIJK G.M., VAN VIERSSEN W., 1991. Survival of a *Potamogeton pectinatus* L. population under various light conditions in a shallow eutrophic lake (Lake Veluwe) in The Netherlands. *Aquat. bot.*, **39** : 121-129.
- VAN DONK E., GULATI R.D., IEDEMA A., MEULEMANS J.T., 1993. Macrophyte-related shifts in the nitrogen and phosphorus contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake. *Hydrobiol.*, **251** : 19-26.
- VAN WIJCK C., DE GROOT C.J., 1993. The impact of desiccation of a freshwater marsh (Garcines Nord, Camargue, France) on sediment-water-vegetation interactions. The submerged macrophyte vegetation. *Hydrobiol.*, **252** : 95-103.
- VAN WIJCK C., DE GROOT C.J., GRILLAS P., 1992. The effect of anaerobic sediment on the growth of *Potamogeton pectinatus* L. : the role of organic matter, sulphide and ferrous iron. *Aquat. bot.*, **44** : 31-49.
- VAN WIJK R.J., 1986. Life cycle characteristics of *Potamogeton pectinatus* L. in relation to control, pp. 375-380. In : E.W.R.S. (ed.). 7th symposium on aquatic weeds. E.W.R.S, Wageningen.
- VAN WIJK R.J., 1988. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions. *Aquat. bot.*, **31** : 211-258.
- VAN WIJK R.J., 1989a. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. III. Reproductive strategies and germination ecology. *Aquat. bot.*, **33** : 271-299.
- VAN WIJK R.J., 1989b. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. IV. Nutritional ecology, field observations. *Aquat. bot.*, **35** : 301-318.
- VAN WIJK R.J., VAN GOOR E.M.J., VERKLEY J.A.C., 1988. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. II. Autoecological characteristics, with emphasis on salt tolerance, intraspecific variation and isoenzyme patterns. *Aquat. bot.*, **32** : 239-260.
- VAQUER A., CHAMPEAU A., 1991. Spatial distribution of aquatic macrophytes in the recent reservoir of Ste Croix, Provence, France. *Hydroécol. appl.*, **1** : 127-145.
- VERGON J.P., BARBE J., MASSON J.P., 1977. Observations et données écologiques récentes sur quelques lacs du Jura central. *Bull. féd. soc. hist. nat. Franche-Comté*, (78) : 51-63.

- VEZIE C., BERTRU G., BRIENT L., LEFEUVRE J.C., 1997a. Blooms de cyanobactéries hépatotoxiques dans l'ouest de la France. *Tech. sci. méthodes*, (10) : 39-46.
- VEZIE C., BRIENT L., SIVONEN K., BERTRU G., LEFEUVRE J.C., SALKINOJA-SALONEN M., 1997b. Occurrence of microcystin-containing cyanobacterial blooms in freshwaters of Brittany (France). *Arch. Hydrobiol.*, **139** : 401-413.
- VILLE DE PARIS. INSTITUTION INTERDEPARTEMENTALE DES BARRAGES-RESERVOIRS DU BASSIN DE LA SEINE, 1994. Suivi écologique des grands lacs de Seine : année 1994. Rapport d'étude. 47 p.
- VYMAZAL J., 1987. Ammonium uptake and biomass interaction in *Cladophora glomerata* (Chlorophyta). *Br. phycol. j.*, **22** : 163-167.
- WACHTER K., 1995. Le jardin aquatique. Ulmer, Paris. 256 p.
- WADE P.M., 1990. Physical control of aquatic weeds, pp 93-136. In : Pieterse A. & Murphy K. (ed.). Aquatic weeds, the ecology and management of nuisance aquatic vegetation. University Press, Oxford.
- WALLSTEN M., FORSGREN P.O., 1989. The effects of increased water level on aquatic macrophytes. *J. aquat. plant manag.*, **27** : 32-36.
- WANG J.C., HOSHAW R.W., MCCOURT R.M., 1989. Diversity of *Spirogyra* (Chlorophyta) filament types on an altitudinal gradient. *Br. phycol. j.*, **24** : 367-373.
- WATANABE I., BERJA N.S., 1983. The growth of four species of *Azolla* as affected by temperature. *Aquat. bot.*, **15** : 175-185.
- WATSON D., 1987. Hydraulic effects of aquatic weeds in U.K. rivers. *Regul. riv. res. manag.*, **1** : 211-227.
- WEDGE R.M., BURRIS J.E., 1982. Effects of light and temperature on duckweed photosynthesis. *Aquat. bot.*, **12** : 133-140.
- WEISNER S.E.B., 1993. Long-term competitive displacement of *Typha latifolia* by *Typha angustifolia* in a eutrophic lake. *Oecol.*, **94** : 451-456.
- WEISNER S.E.B., STRAND J.A., 1996. Rhizome architecture in *Phragmites australis* in relation to water depth: Implications for within-plant oxygen transport distances. *Folia geobot. phytotaxon.*, **31** : 91-97.
- WELCH I.M., BARRETT P.R.F., GIBSON M.T., RIDGE I., 1990. Barley straw as an inhibitor of algal growth. I. Studies in the Chesterfield Canal. *J. appl. phycol.*, **2** : 231-239.
- WHITTON B.A., 1970. Biology of *Cladophora* in freshwaters. *Water res.*, **4** : 457-476.
- WHITTON B.A., 1973. Freshwater plankton, pp 353-367. In : Carr.N.G., Whitton B.A. (ed.). The biology of blue-green algae. Blackwell, Oxford.
- WIEGLEB G., BRUX H., 1991. Comparison of life history characters of broad-leaved species of the genus *Potamogeton* L. 1. General characterization of morphology and reproductive strategies. *Aquat. bot.*, **39** : 131-146.
- WIEGLEB G., BRUX H., HERR W., 1991. Human impact on the ecological performance of *Potamogeton* species in northwestern Germany. *Vegetatio*, **97** : 161-172.
- WIGGINS I.L., 1971. Flora of the Galapagos Islands. Stanford univ. press, Stanford, Calif.
- WOLFF.T., 1971. The growth rate of *Polygonum cuspidatum*. *J. Tennessee acad. sci.*, **46** : 80
- WONG S.L., CLARK B., 1976. Field determination of the critical nutrient concentrations for *Cladophora* in streams. *J. fish. res. board Can.*, **33** : 85-92.
- WONG S.L., CLARK B., KIRBY M., KOSCIUW R.F., 1978. Water temperature fluctuations and seasonal periodicity of *Cladophora* and *Potamogeton* in shallow rivers. *J. fish. res. board Can.*, **35** : 866-870.
- WONG S.L., WAINWRIGHT J.F., 1993. The ultrastructural response of two morphologically distinct forms of *Cladophora glomerata* to the algicide hyamine. *J. great lakes res.*, **19** : 333-341.
- YAMASAKI S., 1993. Probable effects of algal bloom on the growth of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *J. plant res.*, **106** : 113-120.
- YEN S., MYERSCOUGH P.J., 1989. Co-existence of three species of amphibious plants in relation to spatial and temporal variation : field evidence. *Aust. j. ecol.*, **15** : 291-303.
- ZIMMERMAN W.J., 1982. The occurrence of *Azolla* in Colombia. *Aquat. bot.*, **13** : 197-201.
- ZOHARY T. & BREEN C.M., 1989. Environmental factors-favouring the formation of *Microcystis aeruginosa* hyper-scums in a hypertrophic lake. *Hydrobiol.*, **178** : 179-192.

**LISTE
BIBLIOGRAPHIQUE**





abscission (n. f.)

Processus préparatoire à la chute des feuilles, des fleurs ou des fruits, qui se traduit par la différenciation d'une zone de cellules subérisées à la base du pétiole d'une feuille ou du pédoncule d'une fleur ou d'un fruit.

adventice (adj et n. f.)

Plante étrangère, venue accidentellement à la suite d'une action humaine et qui ne s'intègre pas à la végétation locale.

adventif ou adventive (adj.)

Se dit d'une racine ou bourgeon se formant, postérieurement à la germination de la graine, sur une partie quelconque de la plante.

aérenchyme (n. m.)

Parenchyme lâche caractéristique de certains végétaux aquatiques. Entre les cellules disjointes abondent les espaces aérifères (méats ou lacunes).

akène = achaine = achène (n. m.)

Fruit sec indéhiscent dont la graine n'est pas soudée au péricarpe.

akinète (n. m.)

Spore durable unicellulaire à paroi épaissie : forme de survie.

albedo (Alb.) (n.m.)

Rapport de la quantité de lumière diffusée à la quantité de lumière reçue par une surface éclairée.

allélopathie (n. f.)

Coaction entre plantes, en général, d'espèces différentes où une espèce est inhibée dans sa croissance ou dans sa reproduction par une espèce inhibitrice qui sécrète dans le milieu des substances plus ou moins toxiques.

amphiphyte (n. m. et adj.)

Espèce possédant des formes ou organes aquatiques et palustres, dont la morphologie dépend du milieu de vie et qui végètent dans ou hors de l'eau.

anabolisme (n. m.)

Phase d'assimilation dans les processus du métabolisme.

aneuploidie (n. f.)

Etat d'une plante dans laquelle le nombre de chromosomes n'est pas un multiple entier du nombre de chromosomes constituant le génome de base.

anthéridie (n. f.)

Compartiment mâle au sein duquel s'élaborent les gamètes mâles (anthérozoïdes).

anthérozoïde (n. m.)

Gamète mâle chez les végétaux. Cellule le plus souvent ciliée ou flagellée, et donc mobile.

anthocyanes (n. f. pl.)

Pigments phénoliques colorant certaines cellules végétales, en général en rouge.

apex (n. m.)

Pointe, sommet d'un organe, d'un appendice.

apiculé (adj.)

Qualifie un organe dont l'apex se rétrécit brusquement en une pointe courte, assez molle et arquée.

archégone (n. m.)

Organe, le plus souvent en forme de bouteille, qui contient dans sa partie ventrale la cellule fertile femelle ou oosphère.

autotrophe (adj.)

Se dit d'un organisme vivant capable de réaliser la synthèse de ses composés organiques à partir des éléments minéraux prélevés dans le milieu et d'une source d'énergie extérieure, soit l'énergie solaire, soit des réactions chimiques exothermiques.

baéocyste (n. m.)

Forme de reproduction asexuée chez les algues.

broutage (n. m.)

Consommation de particules organiques par le zooplancton filtreur (terme anglo-saxon : «grazing»).

canopée (n. f.)

Ensemble des cimes des arbres constituant le couvert d'une forêt.

capitule (n. m.)

Inflorescence dense, centripète, indéfinie, résultant de la juxtaposition de nombreuses fleurs supportées par le sommet du pédoncule élargi en plateau.

carène (n. f.)

Saillie longitudinale à section triangulaire, sur le dos de certains organes.

caroténoïde (adj.)

Qualifie un pigment photosynthétique de couleur jaune à rouge.

cénobe (n. m.)

Colonie formée de cellules agencées en une structure régulière de 2,4,8,16, etc cellules.

chloroplaste (n. m.)

Organe inclus dans le cytoplasme, contient la chlorophylle, siège de la photosynthèse.

culture axénique

Culture d'une seule espèce en milieu stérile.

cyanobactéries (n. f. pl.)

Anciennement Cyanophycées ou Algues bleues.

cytoplasme (n. m.)

Structure complexe qui constitue le corps de la cellule, contient le noyau et les organites.

déhiscence (n. f.)

Se rapporte à la fission de toute partie d'un végétal qui s'ouvre spontanément à maturité.

déstratification (n. f.)

Opération qui a pour but de casser la superposition de couches.

dichotomie (n. f.)

Mode de ramification caractérisé par l'égale importance des deux branches au niveau de chaque bifurcation.

G L O S S A I R E

dioïque (adj.)

Se dit d'une plante dont les fleurs sont unisexuées, mâles ou femelles, et portées par des individus différents.

dystrophe (adj.)

Se dit d'un lac dont les eaux sont riches en acides humiques, pauvres en matières nutritives et en plancton, peu transparentes et brunes.

efflorescence (n. f.)

Floraison épanouie et luxuriante. Par extension, correspond au terme anglo-saxon : *bloom* algal.

épilimnion (n. m.)

Couche superficielle chaude en été dans un milieu stagnant.

épiphyte (adj. et n. m.)

Végétal qui se développe sur un autre végétal sans qu'il y ait entre eux la moindre relation trophique directe.

équipement photosynthétique (n. m.)

Ensemble des éléments du plaste assurant l'assimilation chlorophyllienne.

euphotique (adj.)

Qualifie la zone éclairée par au moins 1% de l'énergie de surface et suffisant à la photosynthèse.

eurytherme (adj.)

Qualifie un organisme capable de supporter d'importantes variations de température.

eurytopique (adj.)

Qui se développe dans une vaste gamme d'habitats.

eutrophe (adj.)

Se dit des eaux riches en matières nutritives et peu oxygénées en profondeur.

eutrophisation (n. f.)

Enrichissement naturel des milieux aquatiques stagnants en nutriments et en matières organiques.

Par extension, eutrophisation provoquée (ou hypertrophie) : enrichissement des eaux en matières nutritives qui peut entraîner des changements symptomatiques tels que l'accroissement de la production d'algues et de macrophytes, la dégradation de la qualité de l'eau et d'autres modifications considérées comme indésirables et néfastes aux divers usages de l'eau.

exudat (n. m.)

Substance excrétée.

géotropisme (n. m.)

Orientation de la croissance de certains organes des végétaux du fait de la pesanteur. En général, les racines poussent vers le centre de la terre : géotropisme positif, et les tiges en sens inverse : géotropisme négatif.

glochidie (n. f.)

Poil raide ou petite épine portant au sommet des crochets dirigés vers le bas.

héliophile (adj.)

Se dit d'une plante qui recherche la lumière du soleil.

hélophytes (n. f. pl.)

Formes biologiques des plantes dont seule la partie hypogée et (parfois) la base de l'appareil végétatif sont durablement ou temporairement submergées.

hétérocyste (n. m.)

Cellule à paroi épaisse, à contenu cellulaire homogène et clair dont le rôle n'est pas bien défini.

hibernacle (n. m.)

Bourgeon spécialisé apparaissant en automne chez certains hydrophytes et pouvant se détacher pour assurer la pérennité de la plante durant l'hiver.

hormogonie (n. f.)

Fragment de filament pluricellulaire qui se détache du thalle des Algues. Il constitue une forme de reproduction végétative.

hydrophytes (n. f. pl.)

Formes biologiques des plantes dont les organes assurant la pérennité de l'espèce passent la saison défavorable sous le plan d'eau.

indusie (n. f.)

Chez les Fougères : petite formation membraneuse recouvrant un ensemble de sporanges.

Chez les algues : fine membrane recouvrant un amas d'organes reproducteurs superficiels.

inflorescence (n. f.)

Mode de groupement des fleurs d'une plante.

isogamie (n.f.)

Reproduction sexuée par union de 2 gamètes de morphologie semblable.

lentique (adj.)

Qualifie des eaux calmes, stagnantes ou faiblement courantes.

ligule (n. f.)

Languette membraneuse à l'aisselle des feuilles de certaines plantes.

lotique (adj.)

Qualifie des eaux douces à circulation rapide.

macrospore (n. f.)

Chez les Ptéridophytes, spore produite par un macrosporangium, qui donnera en germant un gamétophyte femelle.

mésotrophe (adj.)

Se dit d'un milieu limnique de type oligotrophe dégradé. Il s'agit d'un état transitoire entre l'oligo-trophie et l'eutrophie.

microspore (n. f.)

Chez les Ptéridophytes, spore produite par un microsporangium, qui donnera en germant un gamétophyte mâle.

monoïque (adj.)

Qualifie une plante possédant des fleurs mâles et des fleurs femelles apparaissant sur le même individu.

mucilage (n. m.)

Production végétale liquide à base de glucides très divers (mais surtout pectosiques) susceptibles de gonfler au contact de l'eau.

mucron (n. m.)

Courte pointe raide au sommet d'une feuille, d'un sépale,...

naturalisation (n. f.)

Phénomène d'adaptation permanente d'une espèce animale ou végétale par lequel cette espèce parvient à se reproduire et à se maintenir naturellement dans un biotope qui lui était étranger.

oligotrophe (adj.)

Se dit d'un lac ou d'un cours d'eau dont les eaux contiennent peu de matière nutritives dissoutes mais sont riches en oxygène. Ces eaux renferment une biomasse peu élevée.

oogamie (n. f.)

Dans la reproduction sexuée, fusion d'éléments mâles biflagellés mobiles avec des cellules femelles immobiles.

oomycètes (n. m. pl.)

Groupe de champignons inférieurs dont les spores ou les gamètes sont biflagellés. Ils aiment les milieux humides et sont souvent parasites.

oosphère (n. f.)

Gamète femelle volumineux non fécondé.

oospore (n. f.)

Spore à coque résistante, issues de la fécondation de l'oeuf chez les Oomycètes.

papille (n. f.)

Saillie obtuse d'une cellule épidermique. L'abondance des papilles rend "veloutée" la face supérieure des pétales de la pensée.

parenchyme (n.m.)

Tissu homogène développé en trois dimensions, à cellules peu différenciées.

pédicelle (n. m.)

Petit pédoncule. Dans une inflorescence, petit axe portant une fleur à son extrémité.

penné (adj.)

Qualifie une feuille ou une fronde dont les folioles (pour la feuille) ou les pennes (pour la fronde) sont disposés de chaque côté de l'axe principal.

périanthe (n. m.)

Ensemble des pièces protectrices de la fleur : calice et corolle.

phénoplasticité (n. f.)

Adaptation morphologique aux changements de conditions de milieu.

phéophycées (n.f.pl.)

Algues brunes.

phototrophe (adj.)

Désigne les organismes utilisant grâce à la chlorophylle l'énergie lumineuse pour élaborer leurs composés organiques à partir du CO₂ (= photosynthétique).

phycobiline (n.f.)

Pigment hydrosoluble.

phycocyanine (n.f.)

Pigment hydrosoluble bleu.

phycoérythrine (n.f.)

Pigment hydrosoluble rouge

plaste discoïde (n.m.)

Appareil photosynthétique en forme de disque.

pleustophytes (n. f. pl.)

Hydrophytes libres flottantes.

polyploïde (adj.)

Se dit du noyau d'une cellule qui possède plusieurs lots de chromosomes.

propagule (n. f.)

Chez les mousses et hépatiques, amas pluricellulaire chlorophyllien, élaboré soit librement (sur un bord de feuille ou à l'apex d'un axe), soit au sein de petites corbeilles différenciées à la surface des thalles. Biologiquement parlant, ce sont des boutures.

ptéridophyte (n. m)

Plante feuillée généralement munie de racines et pourvue de tissus vasculaires, se reproduisant par des spores.

prothalle (n. m.)

Gamétophyte des Ptéridophytes. Formation souvent fugace, issue de la spore, porteuse d'archégonies ou d'antheridies.

pyrénoïde (n.m.)

Structure protidique que l'on observe par exemple chez les algues filamenteuses, participant à l'élaboration des réserves amylacées à partir de la photosynthèse.

rameuse (adj.)

Qui est divisée en rameaux.

rhéophile (adj.)

Se dit des végétaux qui sont adaptés aux eaux vives.

rhizoïde (n.m.)

Filament par lequel certains végétaux inférieurs se fixent et qui fait office de racine.

rhizome (n. m.)

Tige souterraine vivace, gorgée de réserves nutritives, émettant au fil des ans des pousses aériennes, des feuilles écailleuses et des racines adventives.

rudéral (adj.)

Se dit d'une espèce vivant sur les décombres, sur le bord des chemins ou à proximité des points d'occupation par l'homme.

saprobe (adj.)

Se dit d'un organisme animal ou végétal qui vit dans les matières organiques en décomposition.

**scarieux (adj.)**

Se dit d'un organe écailleux, assez coriace et souvent semi-transparent.

sessile (adj.)

Se dit d'un organe dépourvu de support, de pétiole, de pédoncule, de pédicelle.

siphonocladales (n. f. pl.)

Parmi les algues vertes, ordre regroupant des algues filamenteuses parfois en thalle discoïde.

sore (n. m.)

Chez certains champignons et algues : groupe de sporocystes supportés par un pédicelle commun, ou une plage de production intense de spores,
Chez les fougères : groupe de sporanges protégés (ou non) par une (ou plusieurs) indusie(s).

spermaphyte (n. m.)

= **spermatophyte**

Plante feuillée munie de racines et de tissus vasculaires, se reproduisant par des graines.

sporange (n. m.)

Organe constitué d'une zone centrale fertile et d'une partie périphérique stérile, qui est le siège de l'élaboration de spores à la faveur d'une méiose.

sporocarpe (n. m.)

Type de sore clos et à paroi coriace

sporocyste (n. m.)

Organe dans lequel a lieu la production de spores chez les Thallophytes.

sporogénèse (n. f.)

Mécanisme conduisant à la formation des spores.

sporophyte (n. m.)

Toujours issu de la fécondation, c'est l'individu producteur de spores.

sténotherme (adj.)

Se dit des organismes ne supportant que de faibles variations de température.

stipule (n.f.)

Organe foliacé localisé à la base du pétiole d'une feuille.

stolon (n. m.)

Tige rampante à feuilles réduites courant sur le sol qui produit une nouvelle plante à son extrémité.

thalle (n. m.)

Appareil végétatif des plantes inférieures constitué par un tissu non différencié, non vascularisé.

trichome (n. m.)

Formation pluricellulaire, filamenteuse, non bifurquée, que savent élaborer divers représentants du monde des Procaryotes (Cyanobactéries et quelques bactéries).

triquètre (adj.)

Se dit d'un organe de section triangulaire : qui présente 3 angles saillants séparés par 3 faces planes, ou un peu concaves.

tubercule (n. m.)

Organe renflé, de nature caulinaire, généralement souterrain, appartenant à un végétal vasculaire, et au niveau duquel la plante stocke des réserves. Apte à développer des bourgeons au printemps, le tubercule est un précieux organe pour la multiplication de l'espèce. On appelle aussi tubercules des racines gorgées de réserves.

turion (n. m.)

Bourgeon se développant sur les rhizomes de végétaux vivaces, et susceptibles d'engendrer une nouvelle tige.

vacuole (n. f.)

Inclusion cytoplasmique contenant un liquide ou un gaz.

verticille (n. m.)

Ensemble d'organes (feuilles, fleurs,...) disposés en cercle autour du même nœud d'un axe primaire.

vivace (adj.)

Qualifie un végétal qui vit plus de 2 ans, perdurant par son appareil végétatif.

xanthophycée (n. f.)

Classe parmi les algues chromophytes. Présence de chlorophylle e.

zoospore (n. f.)

Spore mobile et flagellée. Organe de reproduction asexuée.

zygote (n. m.)

Cellule diploïde résultant de la fusion de deux gamètes de sexes opposés.

Ouvrages consultés : AFNOR, 1994 ; BARBE J., 1984 ; BOULLARD B., 1988 ; LAMBINON J. & al., 1992 ; OCDE, 1982 ; PARENT S., 1991 ; RAMADE F., 1993 ; RAYNAL-ROQUES A., 1994 ; RODRIGUEZ S. & VERGON J.P.(DIREN Franche-Comté), 1996.



ANNEXE 1 • LISTE BI

BIBLIOGRAPHIE SUR LES ESPECES VEGETALES PROLIFERANTES EN FRANCE

1. **AGENCE DE L'EAU ARTOIS-PICARDIE**, 1994. Etude sur la qualité du lac du Val Joly. Récapitulatif de trois années de campagnes : 1990-1992. Rapport d'étude. Douai. 29 p.
2. **AGENCE DE L'EAU RHIN-MEUSE, DIRECTION DEPARTEMENTALE DE L'AGRICULTURE ET DE LA FORET**, 1993. Eutrophisation des eaux superficielles en Moselle. Rapport technique. Moulins-lès-Metz. 44 p.
3. **AGENCE DE L'EAU RHONE-MEDITERRANEE-CORSE**, 1988. L'eutrophisation dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse. Rapport d'étude. Lyon. 149 p.
4. **AGENCE DE L'EAU RHONE-MEDITERRANEE-CORSE**, 1992. Développement des végétaux aquatiques dans les cours d'eau du bassin Rhône-Méditerranée-Corse : bilan pour l'année 1992. Rapport d'étude. Lyon. 6 p.
5. **AGENCE DE L'EAU RHONE-MEDITERRANEE-CORSE**, 1996. L'eutrophisation des cours d'eau dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse. 6p.+9 cartes. (*cette référence porte le n° 252)
6. **AGENCE DE L'EAU SEINE NORMANDIE**, 1987. Développement excessif de la végétation aquatique dans les petites rivières. Compte rendu d'activités. Nanterre.
7. **AGENCE DE L'EAU SEINE NORMANDIE**, 1988. Eutrophisation, constat qualitatif des proliférations végétales. Bassin de Seine-Normandie. Rapport d'étude. Nanterre. 20 p.
8. **AGENCE DE L'EAU SEINE-NORMANDIE**, 1989. Etude de la qualité des eaux du lac des Settons. Rapport d'étude. Nanterre. 50 p.
9. **ALEYA L., DESMOLLES F., MICHARD M., BONNET M.P., DEVAUX J.**, 1994. The deterministic factors of the *Microcystis aeruginosa* blooms over a biyearly survey in the hypertrophic reservoir of Villerest (Roanne, France). *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, **99** : 489-515.
10. **ALLARD L.**, 1986. Les matières organiques produites par l'eutrophisation en eau douce : effets. Cas particulier des algues bleues. Rapport destiné au groupe de travail « Eutrophisation et matières organiques » du Comité scientifique EAU. Agence de l'eau Seine-Normandie, Nanterre. 46 p.
11. **ANONYME**, 1990. Contribution à l'inventaire de la flore, département de l'Indre. *Bull. soc. bot. Centre-ouest*, **21** : 185-188.
12. **AQUASCOP. ANGERS**, 1989. Caractérisation des facteurs déterminant la prolifération des algues filamenteuses en rivières courantes. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Seine-Normandie, Nanterre. 67 p.
13. **AQUASCOP. MONTPELLIER**, 1994. Les phénomènes de proliférations végétales dans la rivière Ardèche. Rapport d'étude pour le compte du Syndicat intercommunal de la Vallée de l'Ardèche. 75 p.
14. **AQUASCOP. MONTPELLIER**, 1996. Etude des phénomènes d'eutrophisation sur la Reyssouze. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 99 p.
15. **AQUASCOP. NANCY**, 1997. Etudes des développements végétaux sur la Bouzaise. Résultats de 1996. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 49 p.
16. **AREA EAU-ENVIRONNEMENT**, 1991. Qualité des eaux superficielles dans les bassins de la Saulx, l'Ornain, la Chee, l'Aisne et l'Aire. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Seine-Normandie, Nanterre. 325 p.
17. **AREA EAU-ENVIRONNEMENT**, 1993. Etude des développements végétaux sur la Bouzaise (Côte d'Or). Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 98 p.
18. **AREA EAU-ENVIRONNEMENT**, 1997. Etudes des rivières prioritaires eutrophisées. Lot 1. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 55 p. (sous presse).
19. **AUSCHER F.**, 1988. Eutrophisation : constat qualitatif des proliférations végétales. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Seine-Normandie, Nanterre. 6 p.
20. **AUSCHER F.**, 1989. Eutrophisation dans le bassin Seine-Normandie. Rapport interne Agence de Bassin Seine-Normandie, Nanterre. 147 p.
21. **BARBE J., BARTHELEMY R.**, 1995. Conditions de développement et gestion des proliférations de Cyanobactéries sur le vieux Rhône de Belley. Rapport final. Cemagref, Lyon. 14 p.
22. **BARBE J., DESCOTES L.**, 1996. Développement des algues filamenteuses et qualité des eaux des bassins du champ captant de Crépieux-Charmy. Rapport d'étude du Cemagref. Lyon pour le compte de CGE de Lyon. 25 p.
23. **BARRAL V.**, 1994. Biologie et biogéographie de *Polygonum cuspidatum*. Mém. maîtrise : Université de Grenoble. 26 p.
24. **BARROIN G.**, 1994. The sewage diversion and hypolimnetic oxygenation projects : techniques and effectiveness. *Arch. Hydrobiol.*, **41** : 17-31.
25. **BERNER L.**, 1956. Observations sur *Jussieua repens* L. (= *J. grandiflora* Michx.). *Arch. Hydrobiol.*, **52** : 287-291.
26. **BERNER L.**, 1971. Note sur *Jussieua* en France. *Bull. cent. étude rech. sci. Biarritz*, **8** : 675-692.
27. **BI-EAU (LEITAO M.), S.R.A.E. BRETAGNE**, 1989. Etude hydrobiologique sur le Scorff. *Hydrodictyon reticulatum*. Rapport d'étude pour le compte du SIVOM de Lorient. 29 p.
28. **BILLY F.**, 1991. Compléments auvergnats. *Le monde des plantes*, **440** : 9-10.
29. **BITSCH J.**, 1990. Répartition écologique et géographique des renoncules aquatiques (sous-genre *Batrachium*) en Grande-Bretagne, Belgique, Allemagne et

BIBLIOGRAPHIQUE FRANCE

- régions du nord de la France. Diplôme d'Etat de docteur en pharmacie : Université L. Pasteur : Strasbourg. 96 p.
29. **BLAKE G., DUBOIS J.P., GERBEAUX P.**, 1986. Distributional changes of populations of macrophytes in an alpine lake (Lac d'Aiguebelette, Savoie, France). *In* : Proc. EWRS/AAB, pp 43-50.
 30. **BONNARD R., MICHON A.**, 1981. Les groupements de macrophytes aquatiques de la Loue. *Ann. limnol.*, **17** : 105-120.
 31. **BONNIER G., DOUIN R.**, 1990. La grande flore en couleurs de Gaston Bonnier : France, Suisse, Belgique et pays voisins. Belin, Paris. 4 t., index.
 32. **BOSCA C., DAUTA A.**, 1992. Les algues filamenteuses dans le canal du Midi. *In* : ANPP (Ed.). 15ème conférence du COLUMA. Versailles. *Ann. ANPP*, **III** : 1091-1099.
 33. **BOSCA C., DAUTA A., GAZAGNES G.**, 1992. Eutrophisation du canal du Midi. Rapport de fin d'étude de l'Université P. Sabatier et de Gazagnes-Bureau d'étude pour le compte du Service de la Navigation de Toulouse. 75 p.
 34. **BOUBY H.**, 1971. Sur quelques localités de *Jussieu*. *Bull. cent. étude rech. sci. Biarritz*, **8** : 693.
 35. **BOUHAREYCHAS V.**, 1995. La végétation de cours d'eau bretons : échantillonnage et confrontation de méthodes de bioindication. Mém. DESS : Eaux continentales : Université de Franche-Comté. ISTE: Dijon. 43 p.
 36. **BOUSSION D.**, 1995. Prolifération de végétaux à l'Étang de Pen Mur, commune de Muzillac (Morbihan). Note. CSP, Rennes. 3 p.
 37. **BRECHET C.**, 1990. Incidences des proliférations algales sur l'habitabilité des substrats d'eau courante ; Loue, Dessoubre. Bassin du Doubs. Rapport de stage : IUT Tours. Besançon : S.R.A.E. Franche Comté.
 38. **BRL. INGENIERIE**, 1997. Etude des rivières prioritaires eutrophisées. Lot 2. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 61 p. (sous presse).
 39. **CALDERAN P., CLEMENT P., FULLENWARTH I., MENGUY S.**, 1997. Gestion des étangs. Prolifération du *Lagarosiphon major* dans deux étangs de la commune de Montgermont (35). Rapport de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, D.A.A. de l'environnement, 15 p.
 40. **CAPDEVIELLE P.**, 1977. La plante aquatique *Elodea crista* Hort. Rapport à l'intention de M. le Maire de Bis-carosse. 7 p.
 41. **CARBIENER R., TREMOLIERES M., MERCIER J.L., ORTSCHHEIT A.**, 1990. Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace). *Vegetatio*, **86** : 71-88.
 42. **CELLULE D'APPLICATION EN ECOLOGIE. UNIVERSITE DE BOURGOGNE**, 1990. Etat d'eutrophication de la rivière Marne. Secteur Langres-Saint Dizier (département 52). Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Seine-Normandie, Nanterre. 113 p.
 43. **CELLULE D'APPLICATION EN ECOLOGIE. UNIVERSITE DE BOURGOGNE**, 1991. Retenue de Saint-Agnan (58) : diagnostic de qualité. Définition du niveau trophique : année 1990. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Seine-Normandie, Nanterre. 19 p.
 44. **CELLULE D'APPLICATION EN ECOLOGIE. UNIVERSITE DE BOURGOGNE**, 1992a. Restauration de la qualité des eaux du lac de Saint-Martial (Ardèche). 1ère Phase. Rapport d'étude pour le compte du Syndicat départemental d'Equipement de l'Ardèche. 26 p.
 45. **CELLULE D'APPLICATION EN ECOLOGIE. UNIVERSITE DE BOURGOGNE**, 1992b. Le ruisseau de la Bruyère et le plan d'eau de Nolay (Côte d'Or) : état de qualité. Possibilités de limitation de la végétation aquatique. Rapport d'étude pour le compte du SIVOM de Nolay. 32 p.
 46. **CELLULE D'APPLICATION EN ECOLOGIE. UNIVERSITE DE BOURGOGNE**, 1994. Diagnostic de qualité du lac de Marcenay-Larrey (Côte d'Or). Rapport d'étude pour le compte du Syndicat mixte du lac de Marcenay-Larrey. 34 p.
 47. **CELLULE D'APPLICATION EN ECOLOGIE. UNIVERSITE DE BOURGOGNE**, 1996. Quantification des phénomènes d'eutrophication sur 5 cours d'eau de Bourgogne. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon.
 48. **CEMAGREF (anciennement CTGREF) BORDEAUX**, 1978. Végétation aquatique : plantes exotiques du sud-ouest : répartition actuelle et risques d'extension. Compte rendu n° 45. Bordeaux. 24 p.
 49. **CEMAGREF. BORDEAUX**, 1991. L'eutrophication du fleuve Charente. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, Bordeaux. 146 p.
 50. **CEMAGREF. LYON**, 1988. Etude de caractérisation des étangs de pisciculture du Forez : analyse des facteurs de production. Applications à la gestion piscicole des étangs. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne, Orléans. 123 p.
 51. **CEMAGREF. LYON**, 1991. Etude de caractérisation des étangs de pisciculture du Forez : analyse des facteurs de production. Applications à la gestion piscicole des étangs. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne, Orléans. 59 p.
 52. **CENTRE D'ECOLOGIE DES RESSOURCES RENOUVELABLES. (DECAMPS H., CAPBLANCO J.)**, 1980. Recherches sur le bassin Lot-Dordogne et l'herbier d'Argentat. Rapport d'étude pour le compte du Ministère de l'Environnement. Université P. Sabatier, Toulouse. 42 p.

53. CENTRE D'ÉCOLOGIE DES SYSTÈMES AQUATIQUES CONTINENTAUX. (LASCAUX J.M., DE-CAMPS H.), 1991. Les herbiers de la Dordogne entre Argentat et Vayrac : évolution, typologie, propositions d'aménagement. Rapport d'étude de l'Université P. Sabatier pour le compte de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, Toulouse. 34 p.
54. CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES. UNIVERSITÉ DE METZ (PIHAN J.C. & al.), 1988a. Etude hydrobiologique de la retenue du Mirgenbach (janvier-décembre 1988). Rapport d'étude pour le compte du Centre de Production Nucléaire de Cattenom. Cattenom (57). 147 p.
55. CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES. UNIVERSITÉ DE METZ (LEGLIZE L., PELTRE M.C.), 1988b. Végétaux aquatiques fixés et eutrophisation du bassin amont de la Meuse. Cas du Vair (juillet-octobre 1987). Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 67 p.
56. CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES. UNIVERSITÉ DE METZ (LEGLIZE L., PELTRE M.C.), 1990a. Etude des végétaux aquatiques sur le bassin amont du Vair (campagne estivale 1988). Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 25 p.
57. CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES. UNIVERSITÉ DE METZ (LEGLIZE L., PESEUX Y., GRASMUCK N.), 1990b. Végétaux aquatiques dans les rivières du bassin Rhin-Meuse (campagne-test 1989). Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 30 p.
58. CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES. UNIVERSITÉ DE METZ (MULLER S.), 1990c. Végétaux aquatiques dans les rivières du bassin Rhin-Meuse. Synthèse bibliographique. Liste commentée des espèces vasculaires. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 46 p.
59. CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES. UNIVERSITÉ DE METZ (LEGLIZE L. & al.), 1992a. Etude des végétaux aquatiques des cours d'eau lorrains. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 42 p.
60. CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES. UNIVERSITÉ DE METZ (PIHAN J.C. & al.), 1992b. Etude hydrobiologique de la retenue du Mirgenbach (synthèse 1991-1992). Rapport d'étude pour le compte du Centre de Production Nucléaire de Cattenom. Cattenom (57). 172 p.
61. CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES. UNIVERSITÉ DE METZ (LEGLIZE L.), CETE DE L'EST (COLLIN J.), 1993a. Aménagement du Vieux Pré : suivi d'impact hydrobiologique et physico-chimique. Rapport d'étude pour le compte d'EDF/CNEH Savoie Technolac, Le Bourget-du-Lac. 237 p.
62. CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES. UNIVERSITÉ DE METZ (LEGLIZE L.), C.E.T.E. DE L'EST (GIGLEUX M.), 1993b. Etude du lac de Bairon. Suivi 1993. Rapport d'étude pour le compte du Conseil Général des Ardennes et de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse. 40 p.
63. CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES. UNIVERSITÉ DE METZ (PIHAN J.C. & al.), 1993c. Etude hydrobiologique de la retenue du Mirgenbach (synthèse 1992-1993). Rapport d'étude pour le compte du Centre de Production Nucléaire de Cattenom (57). 164 p.
64. CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES. UNIVERSITÉ DE METZ (MULLER S., LEGLIZE L., PELTRE M.C.), 1995. Etude des proliférations végétales au lac de Madine (avril-octobre 1995). Rapport d'étude pour le compte du Syndicat mixte du lac de Madine, Vigneulles (55). 36 p.
65. CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES. UNIVERSITÉ DE METZ (MULLER S., THIEBAUT G.), 1996. Structuration et évolution des groupements macrophytiques induits par les perturbations liées à l'eutrophisation ou l'acidification des eaux. Rapport d'étude pour le compte du P.N.R. des Vosges du Nord. 95 p.
66. CENTRE DE RECHERCHES ÉCOLOGIQUES. UNIVERSITÉ DE METZ (SCHNITZLER A., SCHLESIER S.), 1997. Ecologie, biogéographie et possibilités de contrôle des populations invasives de renouées asiatiques en Europe. Le cas particulier du bassin Rhin-Meuse. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 145 p.
67. CHIMITS P., 1962. Sur quelques stations de plantes américaines naturalisées. *Rev.for. fr.*, 11 : 939-941.
68. CHIMITS P., 1978. Une plante exotique inquiétante pour nos étangs. *Rev. for. fr.*, 4 : 317-318.
69. CODHANT H., 1991. L'eutrophisation dans les rivières du bassin Loire-Bretagne. Mém. : DESS : Espaces et milieux : Université Paris 7. 49 p.
70. CODHANT H., VALKMAN G., HAURY J., DUTARTRE A., 1991. Les macrophytes aquatiques bioindicateurs de la qualité des eaux courantes - Département de la Lozère : bilan 1990-1991. Rapport d'étude Cemagref. Bordeaux et INRA/INSA Rennes pour le Conseil Général de Lozère. Mende. 146 p.
71. COMPAGNIE NATIONALE DU RHONE, 1995. Traitement des Renouées du Japon. Bilan après un an d'expérience. C.N.R., Lyon. 23 p.
72. CONSEIL SUPERIEUR DE LA PECHE, D.G., 1995. Enquête sur la répartition des deux espèces de renouées introduites en France. 2 cartes.
73. CORILLION R., 1962. *Elodea densa* (planch.) Casp. (Hydrocharitacée) (= *Egeria densa* Planch.) en Bretagne. *Bull. soc. sci. Bretagne*, XXXVII : 81-83.
74. CORILLION R., 1991. Variations récentes de la composition de la flore ligérienne (Anjou et proche Touraine). *Le monde des plantes*, 440 : 6-9.
75. CORILLION R., 1994. Flore aquatique du Massif armoricain. Angers. 96 p.

ANNEXE 1 LISTE BIBLIOGRAPHIQUE FRANCE



76. CORNIER T., 1997. Liste provisoire des plantes vasculaires du lit majeur de la Loire. Rapport d'étude de l'Equipe pluridisciplinaire d'assistance aux maîtres d'ouvrage «Plan Loire Grandeur Nature». 48 p.
77. COULET D., 1989. Sédimentation et prolifération végétale dans les ouvrages du Canal de Provence : un phénomène couplé et auto-entretenu. Rapport de stage. Aix-en-Provence : SCP: 59 p.
78. COUTE A., LEITAO M., MARTIN C., 1997. Première observation du genre *Cylindrospermopsis* (Cyanophyceae, Nostocales) en France. *Cryptogam. algol.*, **18** : 57-70.
79. DANAIS M., 1994. Le myriophylle du Brésil en rivière Erdre. Statut, perspectives, méthode de contrôle. Rapport d'étude d'Ouest Aménagement pour le compte de l'EDEN. 13 p.
80. DANIEL H., HAURY J., 1995. Effects of fish farm pollution on phytocenoses in an acidic river (the River Scorff, South Brittany, France). *Acta bot. Gallica*, **142** : 639-650.
81. DANIEL H., HAURY J., 1996. Ecologie des macrophytes aquatiques d'une rivière armoricaine (Le Scorff, Bretagne sud, France), application à la bioindication. *Ecologie*, **27** : 245-256.
82. DELATTRE L., REBILLARD J. P., 1996. La végétation aquatique de l'Adour de Bagnères de Bigorre à Saint Sever. Rapport d'étude du CEPEE pour le compte de l'Agence de l'Eau Adour Garonne, Toulouse. 69 p.-annexes.
83. DES ABBAYES H., CLAUSTRÉS G., CORILLION R., DUPONT P., 1971. Flore et végétation du Massif armoricain. Tome I. Flore vasculaire. Presses universitaires de Bretagne, St Briec. 867 p.
84. DES DORIDES I., 1993. Proliférations des végétaux aquatiques du Marais poitevin. Récolte et valorisation. Mémoire : Institut supérieur européen des métiers de l'environnement : Niort.
85. DESCOTES L., 1996. Etude des proliférations végétales en milieu stagnant. Champ captant de Crépieux-Charmy (69). Plan d'eau de Rhinau (67). Rapport de stage effectué au Cemagref. Lyon : Génie de l'environnement : ESI : Université de Savoie : Chambéry. 55 p.
86. DESCY J.P., 1976. La végétation algale benthique de la Somme (France) et ses relations avec la qualité des eaux. *Mém. soc. r. bot. Belg.*, **7** : 101-128.
87. DESMOULINS I., 1987. Végétation aquatique. Répartition, problèmes actuels. Analyse d'une enquête sur la prolifération des végétaux aquatiques en France. Rapport de stage : maîtrise : I.S.I.M. 84 p.
88. DIRECTION REGIONALE DE L'ENVIRONNEMENT. FRANCHE COMTE, 1994. Proliférations des algues en Franche Comté. Plaque de l'information. Besançon. 10 p.
89. DIRECTION REGIONALE DE L'ENVIRONNEMENT. ILE DE FRANCE, 1995. Eutrophisation de l'Essonne : diagnostic. Rapport d'étude. Cachan. 149 p.
90. DUBOIS J.P., BLAKE G., GERBEAUX P., BRUN G., 1988. Aquatic vegetation of Lake Annecy. *Schweiz. Z. Hydrol.*, **50** : 96-110.
91. DUPLESSIS L., 1960. *Elodea crista* Hort. (*Lagarosiphon crispus*) à Montesson (S. et O.). *Bull. féd. Fr. soc. sci. nat.*, **21** : 4-5.
92. DUPONT P., VISET L., 1968. L'invasion de la vallée de l'Erdre et de quelques canaux de Loire-Atlantique par *Elodea densa*. *Bull. soc. sci. Bretagne*, **XLIII** : 285-287.
93. DUTARTRE A., 1979. Recherches préliminaires sur *Lagarosiphon major* dans le lac de Cazaux-Sanguinet-Biscarosse. Mém. DEA : Université de Bordeaux: Bordeaux 1. 73 p.
94. DUTARTRE A., 1980. Etudes préliminaires d'une plante aquatique adventice des lacs du littoral aquitain : *Lagarosiphon major* (Ridley) MOSS. (Hydrocharitaceae), pp 1-13. In : ANPP, EWRS (Ed.). 6ème Colloque international sur l'Ecologie, la biologie et la systématique des mauvaises herbes. ANPP : Paris.
95. DUTARTRE A., 1984. Données préliminaires sur les macrophytes immergées du lac de Biscarosse-Cazaux-Sanguinet (Aquitaine). *Rev. fr. sci. eau*, **3** : 409-419.
96. DUTARTRE A., 1986a. Dispersion des plantes vasculaires aquatiques. Revue bibliographique, exemples de quelques plantes adventices des milieux aquatiques du littoral aquitain. 13ème conférence du COLUMA. Versailles. *Ann. ANPP*, **II** : 255-264.
97. DUTARTRE A., 1986b. Aquatic plants introduced in freshwater lakes and ponds of Aquitaine (France) : dispersion and ecology of *Lagarosiphon major* and *Ludwigia peploides*, pp 93-98. In : Proceedings EWRS/AAB 7th Symposium on Aquatic weeds. Loughborough, England.
98. DUTARTRE A., 1986c. Plantes aquatiques introduites dans les étangs Noir, Blanc, de Hardy et dans le lac de Soustons (Landes) : répartition actuelle, risque d'extension. Moyens de contrôle. Compte rendu n° 40. Cemagref, Bordeaux. 4 p.
99. DUTARTRE A., 1988a. Nuisances occasionnées par les plantes aquatiques en France. Résultats d'une enquête préliminaire, pp 497-506. In : ANPP, EWRS (Ed.). 8ème Colloque international sur la biologie, l'écologie et la systématique des mauvaises herbes. ANPP : Paris.
100. DUTARTRE A., 1988b. Répartition d'une plante récemment introduite dans le lac de Lacanau (Gironde) : *Lagarosiphon major*. Compte rendu n° 58. Cemagref, Bordeaux. 6 p.
101. DUTARTRE A., 1992a. Gestion de la végétation aquatique. Proliférations de certaines espèces, nuisances induites et mode de contrôle, pp 213-232. In : Cemagref Bordeaux, Agence de l'Eau Adour-Garonne, Association française de limnologie (Ed.). Journées techniques sur les lacs et les étangs aquitains.

102. DUTARTRE A., 1992b. Lac de Saint Pée sur Nivelles (64) : diagnostic limnologique 1991. Compte rendu n° 82. Cemagref, Bordeaux. 16 p.
103. DUTARTRE A., 1993a. Gestion des plantes aquatiques dans les lacs et les étangs landais. Etang Blanc : observations sur *Lagarosiphon*. Rapport d'étude pour le compte du Syndicat mixte Géolandes. Cemagref, Bordeaux. 8 p.
104. DUTARTRE A., 1993b. Gestion des plantes aquatiques dans les lacs et les étangs landais. Etang Blanc. Etang de Hardy : observations sur la répartition de la Jussie. Rapport d'étude pour le compte du Syndicat mixte Géolandes. Cemagref, Bordeaux. 6 p.
105. DUTARTRE A., 1993c. Gestion des plantes aquatiques dans les lacs et les étangs landais. Etang de Léon : campagne 1993. Rapport d'étude pour le compte du Syndicat mixte Géolandes. Cemagref, Bordeaux. 18 p.
106. DUTARTRE A., 1993d. Gestion des plantes aquatiques dans les lacs et les étangs landais. Etang du Turc : campagne 1993. Rapport d'étude pour le compte du Syndicat mixte Géolandes. Cemagref, Bordeaux. 8 p.
107. DUTARTRE A., 1993e. Gestion des plantes aquatiques dans les lacs et les étangs landais. Suivi du développement des espèces exotiques et proposition d'interventions. Etang de Soustons : campagne 1993. Rapport d'étude pour le compte du Syndicat mixte Géolandes. Cemagref, Bordeaux. 11 p.
108. DUTARTRE A., 1993f. Retenue des Forges, Ychoux (Landes). Développements de végétaux aquatiques. Bilan des opérations de contrôle. Propositions. Compte rendu n° 87. Cemagref, Bordeaux. 13 p.
109. DUTARTRE A., 1993g. Suivi limnologique de l'Etang Noir : 1992. Compte rendu n°86. Cemagref, Bordeaux. 25 p.
110. DUTARTRE A., 1995. Les plantes exotiques, de simples curiosités ou de véritables risques pour l'environnement ?. In : ANPP (Ed.). 16ème Conférence du COLUMA. Reims. Ann. ANPP, III : 1383-1391.
111. DUTARTRE A., CAPDEVIELLE P., 1982. Répartition actuelle de quelques végétaux vasculaires aquatiques introduits dans le sud-ouest de la France, pp 390-393. In : Symoens J.J., Hooper S.S., Compère P. (Ed.). Studies on aquatic vascular plants. Royal botanical society of Belgium, Brussels.
112. DUTARTRE A., COSTE M., 1996. Etude de la Touvre (16). Qualité biologique des eaux : indices diatomiques. Macrophytes : aspects qualitatifs et quantitatifs. Rapport d'étude pour le compte du Syndicat intercommunal d'aménagement hydraulique et piscicole du bassin de la Touvre. Etude n° 11. Cemagref, Bordeaux. 81 p.
113. DUTARTRE A., HAURY J., 1996. Enseignements des exemples étrangers d'introductions de macrophytes. In : Séminaire «Espèces introduites».
114. DUTARTRE A., OYARZABAL J., 1993. Gestion des plantes aquatiques dans les lacs et les étangs landais. *Hydroécol. appl.*, 2 : 43-60.
115. DUTARTRE A., CODHANT H., MARY N., 1994. Les végétaux aquatiques et le transfert des nutriments dans le fleuve Charente : les macrophytes», p. 10. In : Symposium «Relations continent-zones côtières. La Rochelle.
116. DUTARTRE A., DELARCHE A., DULONG J., 1989. Plan de gestion de la végétation aquatique des lacs et étangs landais. Etude n° 38. Cemagref, Bordeaux. 121 p.
117. DUTARTRE A., HAURY J., OYARZABAL J., 1994. Gestion des plantes aquatiques. Réseaux locaux de surveillance et d'intervention. Application au département de la Lozère et aux plans d'eau des Landes. In : Journées du Programme Environnement du CNRS.
118. DUTARTRE A., HAURY J., PLANTY-TABACCHI A-M., 1997a. Introductions de macrophytes aquatiques et riverains dans les hydrosystèmes français métropolitains: essai de bilan. *Bull. fr. pêche piscic.*, 344/345 : 407-426.
119. DUTARTRE A., HAURY J., JIGOREL A., LAPLACE C., 1997b. Possibilités de gestion de l'invasion de la retenue de Pen Mur (Muzillac, Morbihan) par une plante aquatique exotique : *Egeria densa*. Rapport d'étude Cemagref, ENSA/INRA, INSA pour le compte du Conseil Général du Morbihan, 142 p.
120. ECOLOR, 1993. Etude des développements végétaux. Bassin de la Tille (Tille-Venelle, Igon, Bèze-Norge). Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 31 p.
121. ECOLOR, AREA EAU-ENVIRONNEMENT, 1993. Développement des végétaux macrophytes dans la Saulx en amont de l'Ornain. I. Cadre de l'étude et végétaux macrophytes. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Seine-Normandie, Nanterre. 41 p.
122. EGLIN I., ROBACH F., 1992. Typologie et végétation de l'hydrosystème rhénan dans le secteur central de la plaine d'Alsace : interprétation et fonctionnement écologique. Thèse de doctorat : Ecol. vég. : Université L. Pasteur : Strasbourg 1. 143 p.
123. EGLIN I., TREMOLIERES M., CARBIENER R., 1992. Etude du niveau d'eutrophisation des rivières phréatiques de la plaine d'Alsace à partir de la répartition des groupements végétaux. Cartographie. Rapport d'étude réalisé au Laboratoire de botanique et d'écologie végétale du CEREG (URA 95 CNRS/ULP), Univ. L. Pasteur, Strasbourg. 23 p.
124. EIGLE D., 1995. Marais d'Orx : typologie de la végétation aquatique et risque d'évolution. Mémoire de DESS : Université de Bourgogne : Dijon. 44 p.-annexes.
125. EIGLE D., DUTARTRE A., 1996. Bilan des proliférations végétales exotiques aquatiques dans le départ-

ANNEXE 1 LISTE BIBLIOGRAPHIQUE FRANCE



- tement des Landes. Répartition. Bilan des opérations engagées pour les contrôler. Propositions. Rapport CEPEE/Cemagref. Bordeaux pour le compte du Conseil Général des Landes. 112 p.-annexes.
126. **ERARD M.**, 1995a. Etude de la prolifération végétale dans le plan d'eau de Quinson-Montmeyan (Verdon). Propositions de réhabilitation de la qualité du milieu. Mém. : DESS : Espace rural et environnement : Dijon. 68 p.
127. **ERARD M.**, 1995b. La prolifération végétale dans les milieux aquatiques. Causes, conséquences et méthodes de lutte. Synthèse bibliographique. Rapport d'étude pour le compte de la Société du Canal de Provence, Aix-en-Provence. 44 p.-annexes.
128. **FELZINES J.C.**, 1977. Analyse des relations entre la minéralisation des eaux douces stagnantes et la distribution des végétaux qui les peuplent : étude sur les étangs en Bourbonnais, Nivernais, Morvan, Puisaye. *Ann. sci. nat., bot.*, **18** : 221-250.
129. **FELZINES J.C.**, 1983. Plasticité écologique et compétition interspécifique : application à la distribution de quelques macrophytes aquatiques du centre de la France. *Bull. soc. bot. Fr.*, **36** : 15-26.
130. **FEUILLADE J.**, 1961a. Une plante aquatique nouvelle pour la France *Eloдея densa* (Planch.) Casp. *Bull. soc. linn. Normandie*, **2** : 47-51.
131. **FEUILLADE J.**, 1961b. Note complémentaire sur *Eloдея densa* (Planch.) Casp. *Bull. soc. linn. Normandie*, **2** : 185-188.
132. **FEUILLADE J.** (ed.), 1985. Caractérisation et essais de restauration d'un écosystème dégradé : le lac de Nantua. I.N.R.A., Versailles. 165p.
133. **FEUILLADE J.**, 1992. Les toxines des Cyanobactéries : revue de synthèse. *Rev. sci. eau*, **5** : 489-508.
134. **FEUILLADE J.**, 1994. Studies on Lake Nantua : the cyanobacterium (blue- green alga) *Oscillatoria rubescens*. D.C. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **41** : 77-93.
135. **FEUILLADE J., ORAND A.**, 1974. Paramètres physico-chimiques du réseau hydrographique du lac de Nantua. Relations avec la prolifération des Oscillaires. *Ann. hydrobiol.*, **5** (2) : 95-120.
136. **FEUILLADE M., DAVIES A.**, 1994. Studies on Lake Nantua: Seasonal variations and long-term trends in phytoplankton pigments. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **41** : 95-111.
137. **GAILLARD T.**, 1993. Gestion du lac de Bairon. Rapport de stage : maîtrise : Sci. environ. : Fondation universitaire luxembourgeoise : Arlon (Belgique). 27 p.
138. **GALVIN-CHABRIERE N., CAZAUBON A.**, 1983. Etude du périphyton d'un secteur pollué d'une rivière varoise, l'Argens. Evolution spatiale du peuplement algal en période d'intense pollution. *Ann. limnol.*, **19** : 169-178.
139. **GAUCHER S.**, 1995. Synthèse des données concernant les développements de macrophytes aquatiques. Cours d'eau du bassin de Loire. Rapport de stage 2^e année : INA : Paris-Grignon. 149 p.
140. **GEHU J.M., MERIAUX J.L.**, 1983. Distribution et caractères phytosociologiques des Renoncles du sous-genre *Batrachium* dans le nord de la France. *Bull. soc. bot. Fr.*, **130** (1) : 57-67.
141. **GEISSERT F., SIMON M., WOLFF P.**, 1985. Investigations floristiques et faunistiques dans le nord de l'Alsace et quelques secteurs limitrophes. *Bull. assoc. philomath. Alsace Lorraine*, **21** : 111-127.
142. **GEREA BORDEAUX**, 1995. Relevés floristiques, déterminations taxonomiques et physico-chimiques sur 12 cours d'eau français : le cas de la Dronne et de la Lère. Rapport d'étude pour le compte des Inter-agences de l'Eau. Martillac. 75 p.
143. **GOSSE P.**, 1989. Influence des végétaux fixés sur la qualité de l'eau du Vair et du Petit Vair en aval de Vitte. Note technique (HE 31/89 n°6). EDF. DER, Chatou. 82 p.
144. **GOSSE P.**, 1994. Première analyse du modèle d'eutrophisation de la Vire développé en 1992. Rapport technique EDF/A.E.S.N., Chatou. 20 p.
145. **GOUBIER V.**, 1993. Essai de contrôle des peuplements phytoplanctoniques de six étangs de pisciculture de la plaine du Forez. Rapport d'étude de l'IRRA, Université catholique de Lyon. 23 p.
146. **GOUESSE AIDARA L.**, 1986. Biomasse, production, phénométrie et composition minérale de quelques macrophytes des cours d'eau breton. Thèse Doct.-ing. : Ecologie : Rennes 1. 135 p.
147. **GRASMUCK N.**, 1994. La végétation aquatique des cours d'eau de Lorraine : typologie floristique et écologique. Contribution à l'étude de l'autoécologie des espèces de la flore aquatique lorraine. Thèse de doctorat : Sci. vie : Université de Metz. 219 p.
148. **GRASMUCK N., HAURY J., LEGLIZE L., MULLER S.**, 1993. Analyse de la végétation aquatique fixée des cours d'eau lorrains en relation avec les paramètres d'environnement. *Ann. limnol.*, **29** : 223-237.
149. **GRILLAS P., TAN HAM L., DUTARTRE A., MESLEARD F.**, 1992. Distribution de *Ludwigia* en France. Etude des causes de l'expansion récente en Camargue. 15^e Conférence du COLUMA. Versailles. *Ann. ANPP*, **III** : 1083-1090.
150. **GUYOT S.**, 1994. Evaluation de l'eutrophisation sur le bassin Artois-Picardie. Mém. DESS : Gestion des ressources renouvelables : USTL : Lille. 84 p.
151. **HAURY J.**, 1985. Etude écologique des macrophytes du Scorff (Bretagne Sud). Thèse Doct.-ing. : Ecologie : Rennes 1. 243 p.
152. **HAURY J.** 1994. Barrage de Rabodanges : impact de l'augmentation du débit réservé sur les peuplements de macrophytes. Rapport de synthèse INRA/ENSA, Rennes pour le compte d'EDF. G.M.E. Bretagne. 80 p.

153. HAURY J., BAGLINIERE J.L., 1996. Les macrophytes, facteurs structurant de l'habitat piscicole en rivière à *salmonidae*. Etude de microrépartition sur un secteur végétalisé du Scorff (Bretagne-sud). *Cybiurn*, **20** (3) suppl. : 111-127.
154. HAURY J., GOUESSE AIDARA L., 1990. Etude méthodologique préliminaire de la biomasse des macrophytes en rivières. 14^e conférence internationale COLUMA. Versailles. *Ann. ANPP*, **1** : 247-255.
155. HAURY J., PATTEE E., 1997. Conséquences écologiques des introductions dans les hydrosystèmes : essai de synthèse. *Bull. fr. pêche piscic.*, **344-345** : 455-470.
156. HAURY J., BERNEZ I., LAHILLE V., 1996a. Influence de la retenue de Rabodanges sur les peuplements macrophytiques de l'Orne. In : Mérot P. & Jigorel A. (ed.). *Hydrologie dans les pays celtiques*. Rennes. 8-11 juillet 1996. *Colloq. INRA*, **79** : 283-290.
157. HAURY J., DANIEL H., KEIME M.P., ROUZEAU O., LAMMERTYN G., BROSSEAU E., 1996b. Indices macrophytiques, qualité de l'eau et usage des bassins versants. In : Mérot P. & Jigorel A. (ed.). *Hydrologie dans les pays celtiques*. Rennes. 8-11 juillet 1996. *Colloq. INRA*, **79** : 267-274.
158. HAURY J., THIEBAUT G., MULLER S., 1994. Les associations rhéophiles des rivières acides du Massif armoricain, de Lozère et des Vosges du Nord, dans un contexte ouest-européen. *Colloq. phytosociol.*, **23** : 145-168.
159. INSTITUT DE BOTANIQUE. UNIVERSITE L. PASTEUR, STRASBOURG, 1996. Relations entre la végétation aquatique et la qualité de l'eau en plaine d'Alsace. Rôle particulier du phosphore. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz. 122 p.
160. ISAMBERT C., 1989. Le faucardage en rivière (analyse comparative des techniques de faucardage recensées sur le bassin Seine-Normandie). Mém. : DAA : Systèmes de production et aménagement : ENSA : Rennes. 50 p.
161. JAFFRE M., HAURY J. (INRA/ENSA Rennes), 1996. Protocole «Milieu et végétaux aquatiques fixés» (M.E.V.) : harmonisation et traitement des données. Réflexions critiques sur la méthode et sa mise en œuvre, propositions préliminaires d'amélioration. Rapport d'étude pour le GIS Macrophytes des eaux continentales. 80 p.-annexes.
162. JAGER C., 1994. Répartition, écologie et possibilités de contrôle de la renouée du Japon dans le bassin Rhin-Meuse. Rapport de maîtrise : MMCCBBT : Université de Metz.
163. JOVET P., 1971. Plantes adventices et naturalisées du sud-ouest de la France. *Boissiera*, **19** : 305-318.
164. JOVET P., BOURASSEAU A., 1952. *Jussiaea repens* L. var. *glabrescens* Ktze et *L. michauxiana* Fern en France. *Le monde des plantes* : 285-286.
165. JOVET P., VILMORIN R., 1979. Supplément à la Flore descriptive et illustrée de la France de Coste. 2nd vol. Librairie A. Blanchard, Paris. 173 p.
166. JUGE R., AUBERT M., GREPPIN H., 1981. Effets d'extraits d'*Oscillatoria rubescens* sur la croissance de quelques algues phytoplanctoniques du Léman. *Arch. sci.*, **34** : 264-272.
167. KELLER L., 1997. Les macrophytes aquatiques du Rhône court-circuité à Pierre-Bénite (69). De l'écologie physique à la gestion des proliférations. Mém. de fin d'études ing. : Ecole supérieure d'agriculture : Angers. Stage effectué au Cemagref. Lyon. 50 p.-annexes.
168. KHALANSKI M., BONNET M., GREGOIRE A., 1987. Evaluation quantitative de la biomasse végétale en Durance à l'aval de Serre-Ponçon. 58 p.-annexe. Rapport EDF-DER, Chatou.
169. KHALANSKI M., BONNET M., GREGOIRE A., 1990. Evaluation quantitative de la biomasse végétale en Durance à l'aval du barrage de Serre-Ponçon. *Hydroécol. appl.*, **1-2** : 55-89.
170. LABORATOIRE POUR L'ETUDE DES MILIEUX AQUATIQUES ET TERRESTRES (BOURRAIN X., CHAUVIN C., SIMONNOT J.L.), 1986. Eutrophisation des cours d'eau : Bourgogne Franche Comté. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 21 p.
171. LAMBINON J., DE LANGHE J.E., DELVOSALLE L., DUVIGNEAUD J., 1992. Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). 4^{ème} éd. Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise. 1092 p.
172. LEFEBRE M., 1950. *Aphanizomenon gracile* lemm. cyanophyte défavorable au zooplancton. *Ann. stn. centrale hydrobiol. appl.*, **III** : 205-208.
173. LELEU L., 1989. Eléments pour une quantification des phénomènes d'eutrophisation en rivière : applications à l'Aube et à l'Aujon. Mém. : DESS : Espace et milieu : Université Paris 7. 68 p.
174. LEROY R., 1976. Prolifération des végétaux aquatiques dans le cours de l'Erdre (de Nort/Erdre au canal de Nantes à Brest) : étude et moyens d'interventions. Rapport d'étude du CETE de Nantes pour le compte du Service Maritime et de Navigation de Nantes. 57 p.
175. LEUGLET J.P., 1986. Prolifération, élimination et valorisation des lentilles d'eau dans le Nord-Pas-de-Calais. Rapport d'étude pour le compte du Service des Voies Navigables du Nord-Pas-de-Calais. 71 p.
176. MAIRE F., 1995. Lac de Bairon : lutte contre la prolifération des cyanophycées. Etude et propositions. Mém. DESS : Ressour. nat. & Environ. : INPL/ENSAIA, Univ. Nancy 1: Univ. Metz. 25 p.
177. MARCHAIS J.F., 1997. Approche typologique des peuplements de macrophytes aquatiques du marais

ANNEXE 1 LISTE BIBLIOGRAPHIQUE FRANCE



- breton-vendéen. Suivi du réseau hydraulique d'une zone expérimentale. Mém. DESS : Eau, santé, environnement : Univ. Bordeaux 2. Stage effectué au Cemagref. Bordeaux. 121 p.-annexes.
178. **MARION L.**, 1992. Lac de Grand-Lieu. Lot 3, 2ème partie : productivité végétale. Macrophytes et microphytes. Rapport d'étude pour le compte du Syndicat d'Aménagement hydraulique sur Loire réalisé à l'Université de Rennes-SES LG. 58 p.
179. **MARY N.**, 1994. Répartition et quantification des macrophytes du fleuve Charente. D.E.S. : Hydrobiol. : Université P. Sabatier : Toulouse. 234 p.
180. **MATHEY A.**, 1993. Etude biologique et écotoxicologique de la Chlorophycée *Hydrodictyon reticulatum* (L.) Lagerh., génératrice d'une fleur d'eau. Thèse de doctorat : doct. : Sci. agron. : INPL, Nancy. 213 p.
181. **MERIAUX J.L.**, 1977. *Elodea nuttallii* (Planch) St-John, espèce nouvelle pour le nord de la France. *Bull. soc. bot. Nord* : 3 p.
182. **MERIAUX J.L.**, 1978. Etude analytique et comparative de la végétation aquatique d'étangs et marais du Nord de la France (Vallée de la Sensée et Bassin Houiller du Nord-Pas-de-Calais). *Doc. phytosociol.*, III : 1-244.
183. **MERIAUX J.L.**, 1979. *Elodea ernstiae* St-John, espèce nouvelle pour la flore régionale (nord de la France). *Doc. florist.*, 2 : 55-59.
184. **MERIAUX J.L.**, **GEHU J.M.**, 1979. Réactions des groupements aquatiques et subaquatiques aux changements de l'environnement. *Ber. int. symp. int. Verein. Vegetationskunde, Epharmonia* : 121-142.
185. **MERIAUX J.L.**, **WATTEZ J.R.**, 1981. Groupements végétaux aquatiques et subaquatiques de la vallée de la Somme, pp. 369-414. *In* : Gehu J.M. (ed.). Colloques phytosociologiques. X. Les végétaux aquatiques et amphibies. J. Cramer. Vaduz.
186. **MICHARD M.**, **ALEYA L.**, **VERNEAUX J.**, 1996. Mass occurrence of the *Cyanobacteria Microcystis aeruginosa* in the hypertrophic Villerest reservoir (Roanne, Fr.) : usefulness of the biyearly examination of N/P (nitrogen phosphorus) and P/C (protein/carbohydrate). *Arch. Hydrobiol.*, 135 : 337-359.
187. **MICHEL S.**, **GEVREY J.**, **WAUTIER J.**, 1972. Mise en évidence de la toxicité d'un complexe algal sur la faune aquatique, Note 1 : Influence sur certains éléments de la faune benthique et sur quelques espèces de poissons. *Bull. soc. sci. vét. et méd. comparée*, 74 : 185-189.
188. **MONARD A.**, 1981. Etude sur la prolifération des lentilles d'eau. Rapport d'étude de la Direction régionale de la Navigation du Nord & Pas-de-Calais pour le compte de l'Agence de l'Eau Artois-Picardie. 33 p.
189. **MOREAU A.**, 1996. Etude des plantes aquatiques du marais breton-vendéen. Mise au point d'un protocole de quantification des hydrophytes flottantes. Stage effectué au Cemagref. Bordeaux. Mém. DESS : Sci. nat. : Université de Bordeaux 1. 171 p.-annexes.
190. **MORGILLO A.**, 1995. La prolifération des macrophytes dans le plan d'eau de Miribel-Jonage : causes et moyens de limitation. Mém. fin d'études : Ecole Nationale des Travaux Publics de l'Etat. 82 p.
191. **MOUCHET P.**, 1979. A propos des algues toxiques. 1^{re} partie. *Eau industrie*, 33 : 36.
192. **MOUCHET P.**, 1979. A propos des algues toxiques. 2^e partie. *Eau industrie*, 50.
193. **NATURALIA & BIOLOGIA (M.N.H.N. Paris)**, 1992. Suivi phytoplanctonique de l'étang du Quesnoy : année 1991. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Artois-Picardie, Douai. 51 p.
194. **NATURALIA & BIOLOGIA (M.N.H.N. Paris)**, 1993. Phytoplancton des plans d'eau de la vallée de la Sensée. Résultats des campagnes 1991-1992. Essai de caractérisation des niveaux trophiques. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Artois-Picardie, Douai. 85 p.
195. **NAULEAU O.**, 1988. Les conditions de développement des algues dulcicoles à formations macroscopiques. Analyse bibliographique. Suivi du développement algal sur le Doubs inférieur. Mém. DESS : Eaux continentales : Université de Franche Comté : Besançon. 85 p.
196. **ORTSCHEIT A.**, 1975. Le complexe hydrographique du confluent Ill-Rhin en aval de Strasbourg, ses originalités hydrobiologiques. Thèse de doctorat : Université Louis Pasteur : Strasbourg.
197. **PACAUD G.**, 1988. Lac du Moulin du Vallon. Rapport d'étude pour le compte de la Ville d'Autun. 52 p.
198. **PACINI N.**, 1988. Rapport sur les développements d'algues filamenteuses dans les petites rivières de la région Champagne-Ardenne. Rapport de stage de licence : Université C. Bernard : Lyon 1. (Stage effectué à l'Agence de l'Eau Seine-Normandie).
199. **PAUTOU G.**, **DÉCAMPS H.**, 1985. Ecological interactions between the alluvial forests and hydrology of the Upper Rhône. *Arch. Hydrobiol.*, 104 (1) : 13-37.
200. **PAUTOU G.**, **DÉCAMPS H.**, **AMOROS C.**, **BRAVARD J.P.**, 1985. Successions végétales dans les couloirs fluviaux : l'exemple de la plaine alluviale du Haut-Rhône français. *Bull. ecol.*, 16 (3) : 203-212.
201. **PAUTOU G.**, **WUILLOT J.**, 1989. La diversité spatiale des forêts alluviales dans les îles du Haut-Rhône français. *Bull. ecol.*, 20 (3) : 211-230.
202. **PELLETIER J.**, **DRUART J.C.**, 1968. Colonisation. du Léman par *Oscillatoria rubescens*. *Rev. algol.*, 9 : 187-193.
203. **PELTRE M.C.**, **LEGLIZE L.**, **SALLERON J.L.**, 1993. Végétation fixée et phosphore en petit cours d'eau. Conséquences d'une réduction des apports de phosphore. *Bull. fr. pêche piscic.*, 331 : 357-371.
204. **PELTRE M.C.**, **PETITDIDIER D.**, **LEGLIZE L.**, **MULLER S.**, 1995. Proliférations macrophytiques sur le plan d'eau de Madine (Meuse). Estimation quantitative et

- possibilités de gestion. In : ANPP (Ed.). 16ème Conférence du COLUMA. Reims. *Ann. ANPP*, III: 1401-1409.
205. PESEUX J.Y., 1989. Analyse de la végétation macrophytique de quelques cours d'eau lorrains. Bases pour une esquisse typologique. Mém. : DAA : Sci. agron. : INPL : Nancy. 76 p.
206. PETITJEAN F., 1981. Etude de l'herbier à *Ranunculus fluitans* d'Argentat sur Dordogne. Thèse 3ème cycle : Hydrobiol. : Université P. Sabatier : Toulouse. 188 p.
207. PHULPIN Y., 1996. Lutter contre la renouée du Japon sur les cours d'eau du bassin de la Haute Moselle. Rapport de stage : MST : Aménagement-Environnement : Université de Metz. Stage effectué à la DDAF Vosges. 35 p.
208. PIERRE J.F., 1972. Sur un problème de colmatage de prises d'eau par des algues. *Tech. eau assain.*, 303 : 36-40.
209. PIPET N., 1995. Maîtrise de la prolifération et valorisation des végétaux flottants et subaquatiques du Marais poitevin. Mémoire de stage : BTS : Institution départementale du bassin de la Sèvre niortaise. 39 p.-annexes.
210. PLANTY-TABACCHI A.M., 1993. Invasions des corridors riverains fluviaux par des espèces végétales d'origine étrangère. Thèse de doctorat : Sci. vie : Université de Toulouse 3. 193 p.-annexes.
211. PLANTY-TABACCHI A.M., 1995. Invasion des rivières du Sud-Ouest par des espèces exotiques. *Adour-Garonne*, 63 : 7-12.
212. PLANTY-TABACCHI A.M., 1997. Invasions of riparian corridors in Southwestern France by exotic plant species. *Bull. fr. pêche piscic.*, 344/45 : 427-439.
213. PLANTY-TABACCHI A.M., TABACCHI E., NAIMAN R., DE FERRARI C., DECAMPS H., 1996. Invasibility of species-rich communities in riparian zones. *Conserv. biol.*, 10 : 598-607.
214. PORTIER F., 1997. Dossier sur les comptes rendus d'enquêtes concernant la végétation exotique en Vendée. FDAPPMA Vendée. Données non publiées.
215. PRYGIEL J., LEITAO M., 1994. Cyanophycean blooms in the reservoir of Val Joly (northern France) and their development in downstream rivers. *Hydrobiol.*, 289 : 85-96.
216. RITZ D., 1988. Etude de la prolifération végétale dans les ouvrages de la Société du Canal de Provence. Rapport de stage : Société du Canal de Provence, Aix-en-Provence. 40 p.
217. ROBACH F., EGLIN I., CARBIENER R., 1991. Hydro-système rhéna : évolution parallèle de la végétation aquatique et de la qualité de l'eau (Rhinau). *Bull. écol.*, 22 : 227-241.
218. ROBIN J., 1994. La régression des roselières à *Phragmites australis*. Etang de Fallavier (Isère). Mém. DEA : Université Claude Bernard : Lyon 1. 50 p.
219. RODRIGUEZ S. (BUREAU D'ETUDE), VERGON J.P. (DIREN FRANCHE-COMTE), 1996. Guide pratique de détermination générique des algues macroscopiques d'eau douce. Besançon : Ministère de l'Environnement, DIREN Franche-Comté. 110 p.
220. SALENÇON M.J., 1995. Evolution de l'écosystème de la retenue de Grangent de 1978 à 1992. Rapport d'étude EDF-DER/Agence de l'Eau Loire-Bretagne, Chatou. 45 p.
221. SAURET C., 1995. Etude des macrophytes sur des cours d'eau du bassin Loire-Bretagne : impact sur l'eutrophisation. Rapport de stage : maîtrise : Université B. Pascal : Clermont-Ferrand. 18 p.
222. SCHLESIER S., 1996. Répartition, écologie et possibilités de contrôle des espèces de Renouées aquatiques (*Polygonum cuspidatum*, *P. x Bohemica* et *Polygonum sachalinense*) dans le bassin Rhin-Meuse. Mém. DESE : Fondation universitaire luxembourgeoise : Arlon. 65 p.
223. SCHNITZLER A., MULLER S., 1997. Ecologie et biogéographie de plantes hautement invasives en Europe : les renouées géantes du Japon (*Fallopia japonica* et *F. sachalinensis*). *Terre et Vie*, (sous presse).
224. SEMA, 1993. Charges en nutriments et proliférations algales. Haut Doubs : situation 1991-1992. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon.
225. SEMA, 1996. Charge en nutriments et proliférations algales. Haut Doubs : situation 1993. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon.
226. SERVICE REGIONAL DE L'AMENAGEMENT DES EAUX. FRANCHE COMTE (MASSON J.P., VERGON J.P.), 1973. Bassin du Doubs. Etiage 1972. Analyses physico-chimiques en relation avec le développement des algues filamenteuses. Rapport d'étude. Besançon.
227. SERVICE REGIONAL DE L'AMENAGEMENT DES EAUX. FRANCHE COMTE (NAULEAU O.), 1988a. Analyse bibliographique des conditions du développement des algues coloniales à formations macroscopiques. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 25 p.
228. SERVICE REGIONAL DE L'AMENAGEMENT DES EAUX. FRANCHE COMTE, 1988b. Apparition de goûts et mortalités de poissons en relation avec le développement de populations d'algues dans les eaux du Doubs en amont de Montbéliard. Rapport d'étude. Besançon. 108 p.
229. SERVICE REGIONAL DE L'AMENAGEMENT DES EAUX. FRANCHE COMTE, 1989. Les algues filamenteuses benthiques du bassin du Doubs. Historique et conditions de développement. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 93 p.

ANNEXE 1 LISTE BIBLIOGRAPHIQUE FRANCE



230. SERVICE REGIONAL DE L'AMENAGEMENT DES EAUX. FRANCHE COMTE, 1990. Proliférations algales. Loue : été 1989. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 44 p.
231. SERVICE REGIONAL DE L'AMENAGEMENT DES EAUX. FRANCHE COMTE, 1991. Le Dessoubre. Délimitation et caractéristiques du bassin d'alimentation. Etude des apports, charges véhiculées et sources de pollution. Influence sur les édifices biologiques. Rapport d'étude pour le compte du Conseil Général du Doubs, Besançon. 122 p.
232. SERVICE REGIONAL DE L'AMENAGEMENT DES EAUX. RHONE-ALPES, 1987. Eutrophisation des cours d'eau. Mesures complémentaires sur le bassin versant de la Chalaronne, de la Veyle et sur le Chassezac. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Lyon. 61 p.
233. SEVRIN-REYSSAC J., PLETIKOSIC M., 1990. Cyanobacteria in fish ponds. *Aquac.*, **88** : 1-20.
234. S.I.E.E., 1994-95. Etude de l'eutrophisation du Tarn. Rapport d'étude pour le compte de l'Agence de l'eau Adour-Garonne, Toulouse. 5 vol.
235. TABACCHI E., 1995. Structural variability and invasions of pioneer plant communities in riparian habitats of the middle Adour River (SW France). *Can. j. bot.*, **73** : 33-44.
236. THIEBAUT G., MULLER S., 1995. Apparition récente dans les Vosges du Nord de deux espèces proliférantes de macrophytes aquatiques : *Callitriche obtusangula* et *Elodea nuttallii*. In : ANPP (Ed.), 16ème conférence du COLUMA. Reims. *Ann. ANPP*, III : 1411-1420.
237. THIEBAUT G., ROLLAND T., ROBACH F., TREMOLIERES M., MULLER S., 1997. Quelques conséquences de l'introduction de deux espèces de macrophytes, *Elodea canadensis* Michaux et *Elodea nuttallii* St. John, dans les écosystèmes aquatiques continentaux : exemple de la plaine d'Alsace et des Vosges du Nord (nord-est de la France). *Bull. fr. pêche piscic.*, **344/345** : 441-452.
238. TREMEA L., 1987. Note sur la prolifération végétale dans le canal de Manosque. Rapport interne. Société du Canal de Provence, Aix-en-Provence. 7 p.
239. TREMEA L., 1988. Note sur l'envasement du Canal de Manosque. Conséquence sur la prolifération végétale. Rapport interne. Société du Canal de Provence, Aix-en-Provence. 10 p.
240. TREMOLIERES M., CARBIENER R., ORTSCHHEIT A., KLEIN J.P., 1994. Changes in aquatic vegetation in Rhine floodplain streams in Alsace in relation to disturbance. *J. veg. sci.*, **5** : 169-178.
241. UNIVERSITE DE FRANCHE COMTE. LAB. D'HYDROBIOLOGIE (VERNEAUX J.), 1967. Prolifération de Spirogyres dans le St Point : examen des causes. Note CÉRAFER pour le compte de la DDAF du Doubs, Besançon.
242. UNIVERSITE DE FRANCHE COMTE. LAB. D'HYDROBIOLOGIE, 1981. Le lac des Rousses : étude biologique et écologique. Rapport d'étude. Besançon. 68 p.
243. UNIVERSITE DE LYON 1. ARALEPBP, 1980. Etude hydrobiologique du plan d'eau de la zone de loisirs de St Pierre de Boeuf. Rapport d'étude pour le compte de la Compagnie nationale du Rhône, Lyon. 39 p.
244. VAQUER A., CHAMPEAU A., 1991. Spatial distribution of aquatic macrophytes in the recent reservoir of Ste Croix, Provence, France. *Hydroécol. appl.*, **1** : 127-145.
245. VERGON J.P., BARBE J., MASSON J.P., 1977. Observations et données écologiques récentes sur quelques lacs du Jura central. *Bull. féd. soc. hist. nat. Franche-Comté*, (78) : 51-63.
246. VEZIE C., BERTRU G., BRIENT L., LEFEUVRE J.C., 1997a. Blooms de cyanobactéries hépatotoxiques dans l'ouest de la France. *Tech. sci. méthodes*, (10) : 39-46.
247. VEZIE C., BRIENT L., SIVONEN K., BERTRU G., LEFEUVRE J.C., SALKINOJA-SALONEN M., 1997b. Occurrence of microcystin-containing cyanobacterial blooms in freshwaters of Brittany (France). *Arch. Hydrobiol.*, **139** : 401-413.
248. VEZIE C., SIVONEN K., BRIENT L., BERTRU G., LEFEUVRE J.C., 1996. Développement de Cyanobactéries toxiques dans l'ouest de la France. *Ann. limnol.*, **32** : 123-128.
249. VILLE DE PARIS. INSTITUTION INTERDEPARTEMENTALE DES BARRAGES-RESERVOIRS DU BASSIN DE LA SEINE, 1994. Suivi écologique des grands lacs de Seine : année 1994. Rapport d'étude. Paris. 47 p.
250. VIVANT J., 1980. Phanérogames adventices se naturalisant dans les Landes et les Pyrénées-atlantiques. *Bull. soc. bot. Fr., Lettres bot.*, **127, 3** : 289-295.
251. WURTZ A., 1949. Propriétés particulières d'une fleur d'eau de Cyanophycée : *Microcystis aeruginosa* Kütz. *Bull. soc. bot. Fr.*, **96** : 49-50.
252. AGENCE DE L'EAU RHONE-MEDITERRANEE-CORSE, 1996. L'eutrophisation des cours d'eau dans le bassin Rhône-Méditerranée-Corse. 6 p.-9 cartes. (*)

ANNEXE 2

INDEX SYSTEMATIQUE



CYANOBACTERIES

(1) (7) (8) (9) (20) (23) (43) (50) (51) (60) (61) (62)
(78) (132) (133) (134) (135) (136) (137) (138) (145)
(172) (176) (186) (187) (191) (192) (197) (202) (215)
(220) (233) (245) (246) (247) (248)

ALGUES FILAMENTEUSES

(2) (3) (4) (7) (11) (12) (13) (14) (15) (16) (17) (21)
(26) (30) (32) (33) (35) (37) (38) (42) (44) (45) (46)
(49) (54) (55) (56) (57) (58) (59) (60) (65) (69) (70)
(80) (81) (85) (86) (87) (88) (89) (90) (120) (121) (122)
(126) (127) (139) (142) (143) (147) (148) (150) (156)
(157) (158) (161) (167) (168) (169) (170) (173) (177)
(180) (195) (203) (205) (208) (219) (221) (226) (227)
(228) (229) (230) (231) (232) (234) (240) (241) (242)
(243) (244)

RANUNCULUS

(11) (12) (15) (17) (28) (30) (38) (41) (42) (52) (53)
(57) (58) (70) (80) (121) (123) (146) (151) (152) (153)
(154) (156) (158) (167) (173) (206) (240)

POTAMOGETON

(13) (17) (31) (38) (41) (45) (55) (56) (57) (58) (59)
(64) (89) (90) (112) (115) (116) (123) (126) (127) (128)
(129) (167) (170) (171) (179) (189) (190) (203) (204)
(217) (234) (240) (244) (249)

MYRIOPHYLLUM SPICATUM

(12) (16) (29) (30) (31) (33) (38) (49) (52) (53) (57)
(58) (64) (90) (108) (126) (127) (128) (129) (142) (147)
(167) (217) (232) (234) (240) (244)

CERATOPHYLLUM

(12) (33) (38) (46) (128) (129) (167) (177) (178) (179)
(189) (240)

ELODEES

(16) (30) (46) (58) (89) (90) (96) (122) (141) (147)
(171) (177) (181) (182) (183) (184) (189) (236) (237)

LAGAROSIPHON MAJOR

(38) (39) (82) (93) (94) (97) (99) (100) (101) (102)
(103) (114)

ELODEA Densa OU EGERIA Densa

(36) (73) (92) (118) (119) (130) (131) (174)

JUSSIA SP. OU LUDWIGIA SP.

(10) (24) (25) (27) (34) (74) (82) (96) (97) (98) (99)
(104) (105) (106) (109) (111) (114) (116) (118) (124)
(125) (149) (164) (165) (214)

MYRIOPHYLLUM AQUATICUM

(48) (67) (68) (79) (96) (98) (105) (111) (114) (116)
(163) (210) (214)

LEMNA SP.

(4) (38) (49) (58) (69) (80) (95) (116) (121) (122) (139)
(147) (150) (171) (179) (182) (185) (188) (189) (232)
(243)

AZOLLA

(75) (111) (196)

HELOPHYTES

(87) (99) (218)

FALLOPIA

(22) (66) (71) (72) (76) (201) (210) (211) (212) (213)
(223)

IMPATIENS

(76) (118) (199) (200) (201) (223)

ANNEXE 3

INDEX GEOGRAPHIQUE

ADOUR-GARONNE

(10) (32) (33) (34) (40) (48) (49) (52) (53) (67) (68)
(70) (72) (82) (91) (93) (94) (95) (96) (97) (98) (100)
(101) (102) (103) (104) (105) (106) (107) (108) (109)
(111) (112) (114) (115) (116) (117) (124) (125) (142)
(158) (163) (179) (206) (210) (211) (212) (213) (214)
(234) (235) (250)

ARTOIS-PICARDIE

(1) (28) (72) (86) (140) (150) (175) (182) (184) (185)
(188) (193) (194) (215)

LOIRE-BRETAGNE

(8) (10) (26) (28) (35) (36) (39) (50) (51) (69) (72)
(73) (74) (75) (76) (79) (80) (81) (83) (84) (92) (118)
(128) (129) (139) (145) (146) (151) (152) (153) (157)
(158) (174) (177) (178) (186) (189) (209) (220) (221)
(246) (247) (248)

RHIN-MEUSE

(2) (28) (41) (54) (55) (56) (57) (58) (59) (60) (61)
(62) (63) (64) (65) (66) (72) (85) (122) (123) (137)
(141) (143) (147) (148) (158) (159) (162) (176) (180)
(196) (203) (204) (205) (207) (208) (217) (222) (223)
(236) (237) (240)

RHONE-MEDITERRANEE-CORSE

(3) (4) (12) (13) (14) (16) (17) (20) (21) (29) (30) (37)
(38) (41) (44) (45) (46) (47) (71) (72) (77) (85) (88)
(90) (120) (126) (127) (132) (134) (135) (136) (138)
(149) (166) (167) (168) (169) (170) (190) (195) (197)
(200) (201) (202) (216) (218) (224) (225) (226) (227)
(228) (229) (230) (231) (232) (238) (239) (241) (242)
(243) (244) (245) (252)

SEINE-NORMANDIE

(5) (6) (7) (9) (11) (15) (18) (19) (42) (43) (72) (78)
(89) (121) (130) (131) (144) (156) (160) (172) (173)
(198) (249)

ADOUR-GARONNE

(10) (32) (33) (34) (40) (48) (49) (52) (53) (67) (68) (70) (72) (82) (91) (93) (94) (95) (96) (97) (98) (100) (101) (102) (103) (104) (105) (106) (107) (108) (109) (111) (112) (114) (115) (116) (117) (124) (125) (142) (158) (163) (179) (206) (210) (211) (212) (213) (214) (234) (235) (250)

ARTOIS-PICARDIE

(1) (28) (72) (86) (140) (150) (175) (182) (184) (185) (188) (193) (194) (215)

LOIRE-BRETAGNE

(8) (10) (26) (28) (35) (36) (39) (50) (51) (69) (72) (73) (74) (75) (76) (79) (80) (81) (83) (84) (92) (118) (128) (129) (139) (145) (146) (151) (152) (153) (157) (158) (174) (177) (178) (186) (189) (209) (220) (221) (246) (247) (248)

RHIN-MEUSE

(2) (28) (41) (54) (55) (56) (57) (58) (59) (60) (61) (62) (63) (64) (65) (66) (72) (85) (122) (123) (137) (141) (143) (147) (148) (158) (159) (162) (176) (180) (196) (203) (204) (205) (207) (208) (217) (222) (223) (236) (237) (240)

RHONE-MEDITERRANEE-CORSE

(3) (4) (12) (13) (14) (16) (17) (20) (21) (29) (30) (37) (38) (41) (44) (45) (46) (47) (71) (72) (77) (85) (88) (90) (120) (126) (127) (132) (134) (135) (136) (138) (149) (166) (167) (168) (169) (170) (190) (195) (197) (200) (201) (202) (216) (218) (224) (225) (226) (227) (228) (229) (230) (231) (232) (238) (239) (241) (242) (243) (244) (245) (252)

SEINE-NORMANDIE

(5) (6) (7) (9) (11) (15) (18) (19) (42) (43) (72) (78) (89) (121) (130) (131) (144) (156) (160) (172) (173) (198) (249)

• INDEX GEOGRAPHIQUE

Cette "Synthèse bibliographique à caractère opérationnel sur l'écologie des espèces végétales aquatiques proliférant en France" a été menée à la demande des Agences de l'Eau. Elle a été réalisée par les membres du G.I.S. Macrophytes des Eaux Continentales et coordonnée par le Centre de Recherches Ecologiques de l'Université de Metz, avec la participation du Cemagref de Lyon pour l'étude des Cyanobactéries et du Cemagref de Bordeaux pour les espèces introduites.

Agence de l'Eau Adour-Garonne
90, rue du Férétra
31078 TOULOUSE CEDEX
Tél. : 05 61 36 37 38
Fax : 05 61 36 37 28

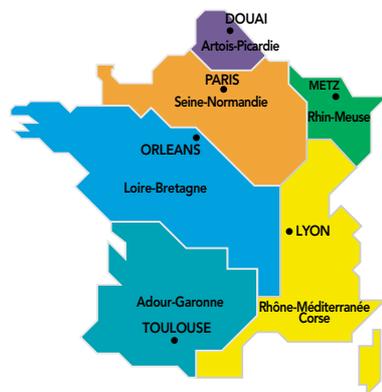
Agence de l'Eau Artois-Picardie
200, rue Marceline
59508 DOUAI CEDEX
Tél. : 03 27 99 90 00
Fax : 03 27 99 90 15

Agence de l'Eau Loire-Bretagne
Avenue Buffon - B.P. 6339
45063 ORLEANS CEDEX 2
Tél. : 02 38 51 73 73
Fax : 02 38 51 74 74

Agence de l'Eau Rhin-Meuse
Route de Lessy-Roziérieulles
B.P. 30019
57161 MOULIN-LES-METZ CEDEX
Tél. : 03 87 34 47 00
Fax : 03 87 60 49 85

Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse
2-4, allée de Lodz
69363 LYON CEDEX 07
Tél. : 04 72 71 26 00
Fax : 04 72 71 26 01

Agence de l'Eau Seine-Normandie
51, rue Salavador Allende
92027 NANTERRE CEDEX
Tél. : 01 41 20 13 00
Fax : 01 41 20 16 09



**Ministère de l'Aménagement
du Territoire
et de l'Environnement**
Direction de l'Eau
20, avenue de Ségur
75302 PARIS 07 SP
Tél. : 01 42 19 20 21
Fax : 01 42 19 12 22

