

Les communautés de macrophytes : typologie, dynamique et production

Jacques Haury^a et Serge Muller^b

Les espèces de macrophytes ne sont pas indépendantes les unes des autres. Elles forment des herbiers bien visibles, ce qui correspond bien au caractère des macrophytes. L'objet du présent travail est alors d'analyser les communautés macrophytiques des hydrosystèmes.

Le passage de la distribution des individus et des populations pour la constitution d'ensembles floristiques (ensembles hétérogènes) mais aussi de communautés (ensembles homogènes au sens des phytosociologues), commence par des études de micro-distribution qui permettent de définir ces communautés à l'échelle locale. Il s'avère que les herbiers comprennent non seulement des espèces appartenant au même type biologique ou écomorphologique (par exemple, des batrachiides pour les végétaux dominants des « rivières à renoncules » [Gaudillat et Haury, 2002]), mais incluent aussi des espèces de morphologie différente déterminant des strates différenciées. Il faut alors comprendre le déterminisme et la structure des ensembles floristiques et des communautés à l'échelle locale.

L'identification des communautés végétales et donc leurs patrons structuraux associés à leur composition floristique est une étape essentielle permettant de mettre en évidence des motifs répétitifs, fondements même de l'écologie des communautés. Il devient possible d'affirmer que les groupements macrophytiques ne résultent pas uniquement de la rencontre fortuite

des dynamiques des populations des espèces constitutives, mais que des liens sociaux entre ces populations, liés à la compétition, mais aussi à une coopération interspécifique de résistance au facteur adverse que représente par exemple le courant, ou encore aux successions d'espèces. La délimitation spatiale des communautés est une conséquence de l'existence de motifs observables sur le terrain.

Les ensembles floristiques comme les communautés présentent des variations spatio-temporelles, tant en termes de recouvrement, de composition floristique que de production. Leur déterminisme n'est pas très éloigné de celui qui gouverne la distribution spécifique. Ces changements participent au fonctionnement de l'écosystème.

Enfin, il est nécessaire d'établir une typologie des communautés, en les replaçant dans un cadre national et international, *via* la classification phytosociologique.

Micro-distribution des herbiers en cours d'eau et en plans d'eau

La micro-distribution des espèces en cours d'eau et en plan d'eau leur permettant de former des herbiers correspond à des motifs assez différents entre ces types de milieux.

Pour les plans d'eau, en fonction de la profondeur et du substrat, il y a formation de ceintures de végétation (photo 1) correspondant typique-

Les contacts

a. UMR INRA-Agrocampus Rennes 985, Écologie et santé des écosystèmes, Laboratoire d'écologie et sciences phytosanitaires, 65 rue de Saint Briec, CS 84215, 35042 Rennes Cedex
b. Laboratoire des interactions écotoxicologie, biodiversité, écosystèmes, Université Paul Verlaine, UMR CNRS 7146, Campus Bridoux, rue du général Delestraint, 57070 Metz Cedex

ment, des zones profondes vers les zones les plus externes à :

- des végétations submergées, isoétides, charides, myriophyllides ;
- ensuite, des végétations à feuilles flottantes, nymphéides puis batrachiïdes ;
- des végétations amphibies comme des cressonnières, puis des phragmitides et enfin des caricides.



▲ Photo 1 – Ceintures d'un plan d'eau : hydrophytes (nénuphar jaune), amphiphytes (cresson jaune), hélophytes (massettes) – Photo : Jacques Haury.



▲ Photo 2 – Cours d'eau : zone centrale (renoncules submergées), zone marginale (renoncules affleurantes), puis berge (faux-roseau) – Photo : Jacques Haury.

Lorsqu'il y a d'importantes zones de marnage, on trouvera aussi les pelouses à littorales et des végétations d'annuelles plus ou moins nitrophiles.

Pour les cours d'eau, la situation se complique. On distingue classiquement une zone centrale où la végétation est plus rhéophile et le plus souvent submergée ; la végétation s'y présente sous forme de taches plus ou moins disjointes. À proximité des berges, dans la zone marginale où la vitesse de courant s'annule, on trouve une bande d'hydrophytes nageantes comme des callitriches, et éventuellement des hydrophytes libres flottantes, puis des espèces amphibies comme du faux cresson, et enfin des bandes d'hélophytes (photo 2). Dans la plupart des cas, il y a une pluristratification, notamment entre les bryophytes et les phanérogames.

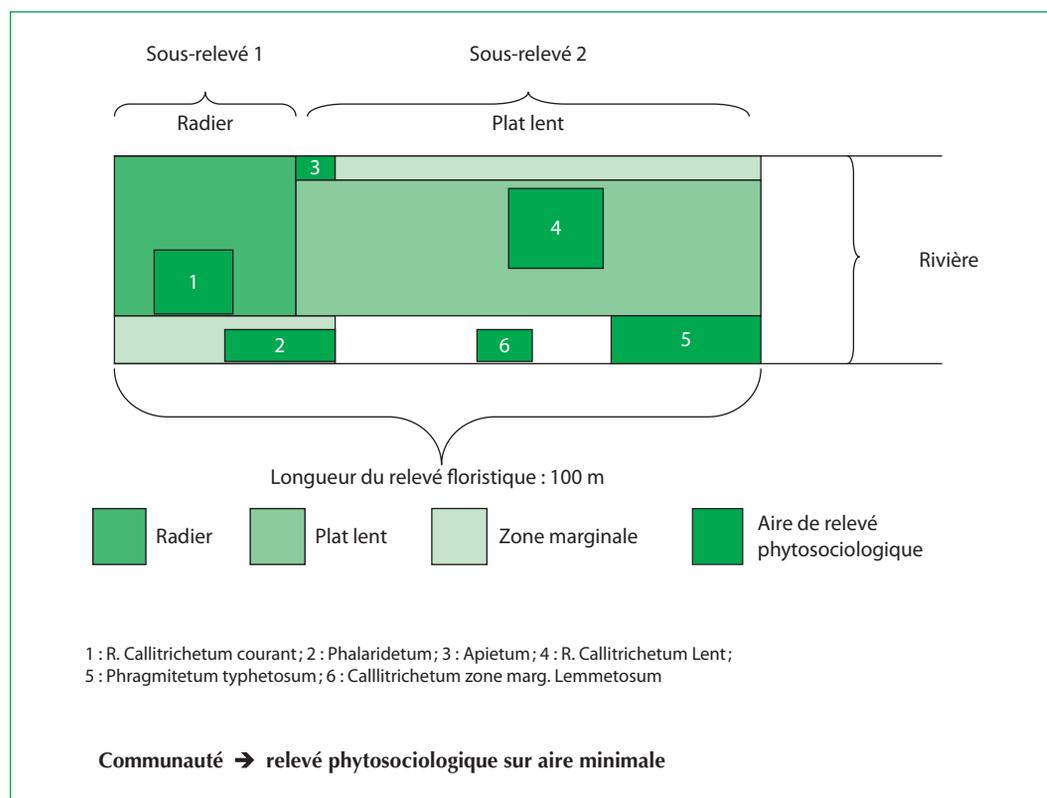
L'identification des communautés végétales

La notion même de communauté végétale (ou phytocénose) repose sur le constat que les populations des différentes espèces ne sont pas isolées les unes des autres. Trois approches prévalent : l'identification d'ensembles floristiques, puis celle de communautés végétales (individus d'associations des phytosociologues), enfin celle de biotypes (phytocénoses de référence ou témoignant d'une plus ou moins grande perturbation/pollution).

L'étude des communautés végétales ou phytosociologie s'est développée au cours du XX^e siècle, depuis les premiers travaux de Braun-Blanquet. Un schéma permet d'illustrer la différence entre les ensembles floristiques et les communautés végétales (figure 1). On comprend que si l'on dispose d'une végétation très diversifiée, notamment en zone marginale, il est préférable de croiser les méthodes d'inventaires entre des relevés phytosociologiques sur des zones floristiquement, physiologiquement et écologiquement homogènes, et des inventaires floristiques correspondant à l'ensemble du tronçon.

Évolution spatio-temporelle, successions, dynamiques de colonisation

En rivière, les dynamiques de la végétation s'expriment selon différents gradients spatio-temporels, mais aussi à différents pas de temps.



◀ Figure 1 – Schéma permettant de différencier les ensembles floristiques et les communautés végétales.

La saisonnalité des macrophytes est assez remarquable dans les cours d'eau soumis à de fortes variations de débit (notamment les cours d'eau sur substrats imperméables, schistes et gneiss spécialement, et acides – Haury et Baglinière, 1996 ; Haury et Gouesse-Aïdara, 1999), amenant à la notion de « cyclo-climax » développée par Dawson *et al.* (1978). En revanche, dans les cours d'eau phréatiques et les cours d'eau calcaires à débit plus stable, cette saisonnalité semble moins marquée. Ces différences justifient la prise en considération de la perméabilité des roches dans le protocole « Milieu et végétaux aquatiques fixés » (MEV) initial (Léglize *et al.*, 1990 ; Peltre et Léglize, 1992).

Cette saisonnalité s'exprime par une succession des pics de recouvrements dans une même station, avec une permanence des bryophytes, un développement printanier des hydrophytes submergés puis affleurants, notamment les renoncules (et des rhodophycées), puis, en été, une forte extension des grands potamots et des lentilles, en parallèle avec des développements parfois fugaces d'algues vertes ou jaunes fila-

menteuses (Haury et Gousse-Aïdara, 1999). On observe donc :

- des apparitions ou disparitions d'espèces sur quelques semaines (hydro-thérophytes comme les lentilles d'eau, ou bryophytes annuels comme *Fissidens pusillus*), voire quelques jours (proliférations de macro-algues) ;
- des changements importants de recouvrements de certaines espèces pérennes par leurs rhizomes (renoncules) ;
- mais aussi des périodes de floraison restreintes (ces mêmes renoncules), voire des floraisons occasionnelles (*Ceratophyllum demersum*, *Oenanthe fluviatilis* ou les lentilles d'eau par exemple).

Dans certains cas, des proliférations de certaines espèces, par exemple l'hydrothérophyte introduite *Azolla filiculoides*, peuvent être très épisodiques. Ainsi, dans les hydrosystèmes d'eau calme (canaux, gravières) du Nord-Est de la France, cette espèce apparaît et forme des peuplements mono-spécifiques très denses certaines années, puis elle peut être totalement absente plusieurs années consécutives (Muller, 2006).

Compte tenu du gradient longitudinal amont-aval, les dynamiques de colonisation sont permanentes, et assurent d'ailleurs une possibilité de récupération grâce aux refuges que sont par exemple les affluents (Haury *et al.*, 1996b). À l'évidence, ces phénomènes sont pris en considération dès que l'on prévoit des méthodes de lutte contre les espèces envahissantes. Les dynamiques détaillées de colonisation ont été étudiées par Chiarello et Barrat-Segrétain (1997), et seront précisées par ailleurs.

À moyen terme (l'échelle de la décennie), on observe des modifications non négligeables des phytocénoses se traduisant par une progression des espèces indicatrices de pollution ou d'eutrophisation et une régression des espèces fontinales (en raison du manque d'entretien des fossés) et oligotrophes (Haury, 1996a ; Daniel, 1998). Il faut noter toutefois le manque de données de références, sinon floristiques (pour les espèces rares) – Bernez *et al.*, 2001 – permettant d'évaluer cette évolution. Une régression assez généralisée des phytocénoses à renoncules semble toutefois exister en Picardie (Boulet, communication personnelle), tout comme Dawson et Newman (1998) l'ont montré au Royaume-Uni.

Ces évolutions des phytocénoses à moyen terme sont d'autant plus problématiques qu'en France, trop peu de cours d'eau ont fait l'objet d'inventaires, si bien que l'on est encore démuné lorsqu'il faut évaluer l'état écologique des cours d'eau à partir des macrophytes pour tous les sites d'intérêt patrimonial. La synthèse réalisée en 2007 à dire d'expert inclut certaines approximations et des critères relativement discutables sur le plan scientifique : il faut donc poursuivre les efforts d'inventaires pour établir un état des lieux fiable, mais aussi comprendre comment évoluent ou se maintiennent sans grand changement les phytocénoses macrophytiques.

Évolution quantitative, biomasses et productivité primaire

La biomasse en place et la production des macrophytes en cours d'eau sont des outils d'évaluation du volet quantitatif de ces végétaux. Ils sont relativement difficiles à aborder pour que les chiffres obtenus aient une grande précision statistique hormis quand on dispose d'herbiers mono-spécifiques et de grande étendue, ce qui est assez rare, sauf sur quelques cours d'eau calcaires (Durance : Fayolle, 1998 ; Sorgues : Comte, 2001).

Au niveau des populations, différentes approches méthodologiques ont été réalisées par Haury (1982) qui a montré qu'il existe localement une bonne corrélation entre recouvrements sur petits quadrats et biomasses pour une profondeur donnée, ainsi qu'entre des estimations de fréquence par les points contacts et les biomasses. Ultérieurement, Gouesse-Aidara (1986) a pu estimer les relations entre recouvrements, biovolumes et biomasses pour différentes populations de renoncules. Les biomasses de pieds de renoncules moyens ont donc pu être estimées, ainsi que leur accumulation minérale et leur taux de production. Par exemple, sur l'Aff, le pied moyen de *Ranunculus penicillatus ssp. penicillatus* a varié entre 470 g de matière fraîche et 7 680 g entre octobre 1984 et juillet 1985, avec un maximum en mai. L'accumulation journalière maximale d'azote a été obtenue pendant la phase de croissance active, entre mars et avril avec 0,267 mg d'azote stocké par jour.

Au niveau des peuplements plurispécifiques, des recherches méthodologiques ont conclu à l'impossibilité d'avoir une stabilisation correcte de la variance à partir d'un échantillonnage aléatoire dans des cours d'eau possédant des peuplements diversifiés de bryophytes, d'algues et de phanérogames avec une distribution apparemment aléatoire de ces différents groupes taxonomiques (Haury et Gouesse-Aidara, 1990). Aussi, un échantillonnage stratifié en fonction des recouvrements moyens des strates biologiques a-t-il été réalisé, avec des tests préliminaires sur la taille et l'orientation des quadrats de prélèvement. Il en ressort que :

- des quadrats de $\frac{1}{2}$ m² perpendiculaires au courant sont à retenir pour l'estimation des biomasses dominées par des phanérogames, alors que $\frac{1}{4}$ m² suffit pour les biomasses de bryophytes ;
- des biomasses moyennes autour de la pisciculture de Pontcalleck ont pu être récoltées, et divers chiffres publiés, montrant que la pisciculture a plutôt un effet négatif sur les biomasses en place

Des ordres de grandeur ont été obtenus par différents auteurs sur les cours d'eau français, avec des estimations de quelques dizaines de grammes de bryophytes (Dawson, 1973, *in* : Haury, 1985), des chiffres moyens de l'ordre de 60 g de matière sèche (MS) par m² en ruisseau et de 160 g MS/m² en rivière acides, et des fourchettes pour les biomasses maximales dans les rivières de l'Est de la

France oscillant entre 200 et 700 g MS/m² à plus de 1 kg dans les rivières eutrophisées marneuses (Descy *et al.*, 1999, 2000).

Pour les cours d'eau plus profonds, peu de chiffres existent. La méthode la plus pratique est un échantillonnage sur points-contacts (Breugnot *et al.*, 2004), mais elle ne permet au mieux que d'estimer les recouvrements. Toutefois, des prélèvements sur quadrats, dans le cadre du programme sur la Charente, ont permis d'obtenir quelques chiffres de biomasse (Dutartre *et al.*, 2004 ; tableau 1).

▼ Tableau 1 – Biomasses récoltées sur quadrat par plongée en 1992 et 1993 : moyenne et valeurs extrêmes en grammes de matières sèches par m² (g MS/m²) – Dutartre *et al.*, 2004.

Espèces	Biomasse moyenne (g MS/m ²)	Valeurs extrêmes
<i>Ceratophyllum demersum</i>	310	10-600
<i>Nuphar lutea</i>	250	85-290
<i>Potamogeton fluitans</i>	160	65-255
<i>Sparganium emersum</i>	130	10-190

Récemment, une étude sur le canal de Bourgogne a permis d'estimer des biomasses pour *Naias minor* de 110 à 140 g MS/m² et pour *Vallisneria spiralis* de 150 à 300 g MS/m² (Dutartre *et al.*, 2006a).

Enfin, il faut signaler que dès que l'on s'intéresse aux communautés d'espèces introduites, les ordres de grandeur changent : il n'est pas rare d'avoir localement des biomasses de plusieurs kilogrammes de matière sèche de jussie par m² (Dandelot, 2004 ; Dutartre *et al.*, 2007).

Déterminisme de distribution des communautés macrophytiques en cours d'eau

Les facteurs écologiques déterminants

Les communautés végétales présentent de grandes variations en fonction des caractères morphométriques, physiques et chimiques des milieux aquatiques. Les paramètres environnementaux

principaux qui déterminent la composition des communautés végétales sont les suivants :

– **la vitesse du courant**, qui sépare les communautés d'eau courante de celles d'eau stagnante ;

– **la profondeur de l'eau**, qui individualisera des communautés de pleustophytes (en eau profonde), d'hydrophytes enracinées (en eau moyennement profonde) et d'hélophytes (en eau peu profonde), avec de nombreuses variations intermédiaires ;

– **la nature du substrat et la minéralisation de l'eau**, qui distinguera des communautés se développant dans des eaux très faiblement minéralisées (conductivité inférieure à 50 µS/cm), jusqu'à des communautés caractérisant des eaux très minéralisées (conductivité supérieure à 1 000 µS/cm), avec tous les intermédiaires ;

– **le potentiel hydrogène (pH) et l'alcalinité**, dépendant également de la nature du substrat, avec des variations allant de communautés acidiphiles, se développant dans des eaux à pH inférieur à 5 jusqu'à des communautés caractérisant des eaux alcalines, à pH supérieur à 8 ;

– **le niveau trophique**, lié aux teneurs en orthophosphates et éléments azotés, permettant de distinguer des communautés oligotrophes, mésotrophes, eutrophes et hypertrophes ;

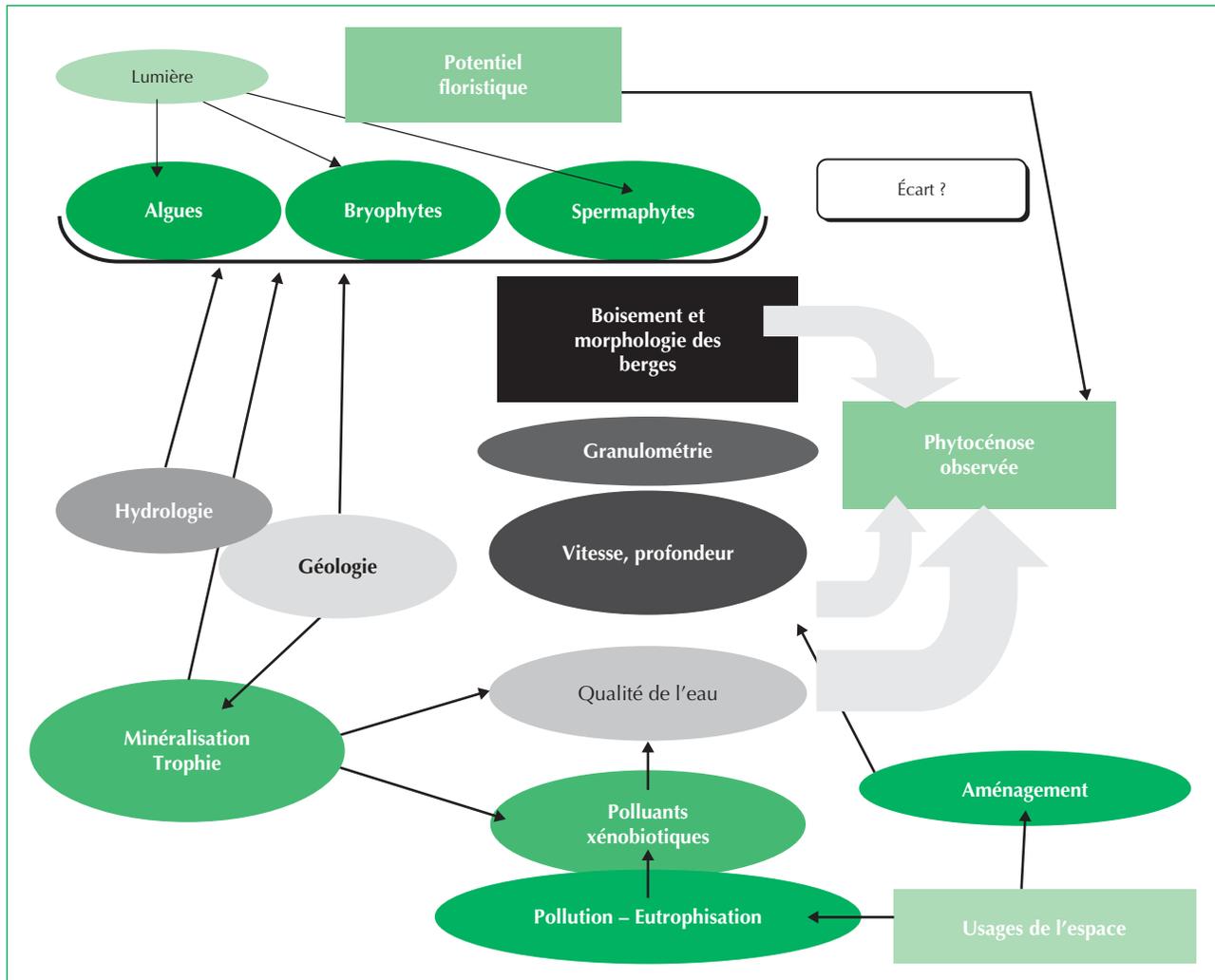
– **la lumière**, communautés sciaphiles à héliophiles ;

– **la température de l'eau**, variant en fonction du climat, individualisant des communautés cryophiles (cours d'eau ou lacs de montagne) à thermophiles (zones méridionales).

On peut donc présenter un schéma synthétique de la sélection des espèces pour constituer les phytocénoses en cours d'eau (Haury, 1996a, modifié ; figure 2).

Conséquence : les patrons de répartition

Les macrophytes ne sont donc pas distribués de manière homogène dans les cours d'eau (Daniel et Haury, 1996a). Deux niveaux complémentaires de la distribution géographique peuvent être envisagés : (i) les faciès d'écoulement, ce qui est en lien avec les précisions sur la micro-distribution des espèces et herbiers présentées précédemment dans le texte (1 et 2), et (ii) la zonation longitudinale.



▲ Figure 2 – Schéma du processus de constitution de phytocénoses en cours d'eau.

On observe des variations correspondant aux faciès d'écoulement (*sensu* Malavoi, 1989) et aux séquences qu'ils forment (Léglize *et al.*, 1990). Ainsi, les ensembles potamophiles à nénuphars colonisent les secteurs profonds, alors que les groupements à renoncules caractérisent plutôt les radiers.

Ces différents facteurs ne sont pas indépendants les uns des autres, mais présentent des corrélations souvent étroites entre certains d'entre eux. Celles-ci se traduisent en particulier au niveau de la zonation longitudinale au sein des cours d'eau, qui est reconnue depuis longtemps (Butcher, 1933). La distinction entre le crénon, le rithron et le potamon est d'ailleurs utilisée par certains auteurs pour différencier les phytocénoses de référence (par exemple, Haury et Muller, 1991). La zonation

longitudinale qui affecte tous les organismes aquatiques se traduit par des biotypes dépendant notamment de l'importance relative des cours d'eau, de la pente, de la géologie et de l'ordre de drainage (Haury, 1985, 1988a et b, 1996a, 1996b ; Eglin et Robach, 1992 ; Grasmück *et al.*, 1993 et 1995 ; Robach *et al.*, 1996a ; Thiébaud, 1997 ; Daniel, 1998 ; Bernez, 1999 ; Chatenet, 2000 ; Abou-Hamdani *et al.*, 2005). De façon générale, on observe, de l'amont vers l'aval, un gradient d'enrichissement en phanérogame strictement aquatiques, et, souvent, une diminution du nombre de bryophytes (Haury, 1988b). De plus, vers l'aval, on constate une augmentation du nombre de strates végétales, les bryophytes étant dominés par les hydrophytes qui se développent parfois sous un tapis d'hélophytes (Haury, 1996b).

Les inventaires floristiques ont donc permis d'établir des biotypologies de cours d'eau (Haury, 1988a et b ; Eglin et Robach, 1992 ; Buchwald *et al.*, 1995 ; Daniel et Haury, 1996b ; Thiébaud, 1997 ; Thiébaud et Muller, 1998), ou d'écorégions (Grasmück *et al.*, 1993 et 1995 ; Haury *et al.*, 1998 et 2001 ; Chatenet *et al.*, 2000), certaines de ces typologies étant clairement phytosociologiques, d'autres ne respectant pas la règle d'homogénéité physionomique et floristique et mêlant par exemple les hélophytes de pieds de berge avec les hydrophytes.

La classification des communautés végétales et l'élaboration de biotypologies à base phytosociologique

Synsystématique des peuplements macrophytiques dominés par les phanérogames

La phytosociologie des communautés macrophytiques est assez complexe quant à son expression, puisque les dynamiques de colonisation se traduisent parfois par la dominance d'une espèce qui peut devenir exclusive. Les groupements comprennent souvent seulement quelques espèces et sont fréquemment dénommés par un seul taxon, par exemple le *Potamogetonetum natantis* Soó 1927. Plusieurs tentatives d'identification des groupements végétaux des milieux dulçaquicoles ont été publiées, notamment par Barbe (1975), Mériaux (1978, 1983) et Felzines (1982a et b).

Les groupements macrophytiques appartiennent à différentes classes phytosociologiques synthétisées dans le prodrome phytosociologique de la végétation de la France (Bardat *et al.*, 2004) pour les phanérogames et les characées : *Lemnetea* pour les végétations libres flottantes, *Potametea* pour les communautés des grandes hydrophytes, *Littorelletea* pour les gazons amphibies, *Charetea* pour les characées...

Groupements cryptogamiques

Historiquement, et pour des raisons de compétences des observateurs, les relevés de macrophytes excluaient souvent les algues filamenteuses, les characées et les bryophytes, ou bien les citaient à des niveaux de détermination qui rendaient les relevés inexploitable pour les cryptogamistes.

GROUPEMENTS DES ALGUES FILAMENTEUSES ET COLONIES DE CYANOBACTÉRIES

Il faut ainsi signaler que les classes d'algues filamenteuses autres que les characées ne sont pas définies, et que les travaux de Symoens (1957, *in* : Gaudillat et Haury, 2002) n'ont malheureusement pas fait école.

BRYOSOCIOLOGIE

Les bryophytes forment des communautés phytosociologiques qui restent encore assez largement à décrire, l'habitude de la majorité des macrophytistes étant d'effectuer des relevés sur des tronçons en mélangeant de nombreux syntaxons bryophytiques dont l'échelle de développement, compte tenu de leur taille, est moindre que celle des phanérogames (Haury, 1985). Un premier inventaire des communautés bryologiques des eaux courantes figure néanmoins dans les cahiers d'habitats (Haury, 2002).

Depuis, un prodrome bryosociologique a été élaboré (Bardat et Hauguel, 2002 ; Bardat, 2003). Ce prodrome a notamment permis de clarifier les phytocénoses de référence dans les conditions de sources calcaires (*Cratoneurion commutati*). L'un des grands avantages de ce prodrome est qu'il fait le lien avec les groupements phanérogamiques puisque les syntaxons bryophytiques sont replacés dans le prodrome national autant qu'il est possible, et que certains syntaxons associent des phanérogames, des ptéridophytes et des bryophytes. Par exemple, au sein des *Lemnetea minoris*, dans le *Riccio fluitantis-Lemnion trisulcae* (végétations libres flottantes à la surface de l'eau ou au sein de la masse d'eau), les auteurs citent le *Ricciocarpetum natantis*, le *Riccietum fluitantis*, mais aussi le *Riccio fluitantis-Azolletum caroliniana*.

SYNTHÈSE DES GRANDES CLASSES DES VÉGÉTATIONS MACROPHYTIQUES

Une synthèse sur les principales classes phytosociologiques regroupant des macrophytes peut alors être proposée (tableau 2).

Les tableaux phytosociologiques permettant de bien définir les groupements macrophytiques restent encore parfois méconnus et sont difficiles à retrouver.

Les combinaisons d'espèces donnent souvent lieu à des dénominations de nouveaux ensembles dont la valeur syntaxonomique est parfois douteuse. La prise en compte des accommodats pose problème quant à la définition des syntaxons.

Grands types	Classes	Caractères écologiques
Végétation aquatique	<i>Charetea fragilis</i>	Prairies infra-aquatiques à characées
	<i>Lemnetea minoris</i>	Végétation libre flottante formant des tapis à la surface de l'eau ou au sein de la masse d'eau
	<i>Platyhydridio rusciformis-Fontinaletea antipyreticae</i>	Végétation des bryophytes aquatiques
	<i>Potametea pectinati</i>	Végétation enracinée submergée, affleurante ou nageante
	<i>Ruppiaetea maritimae</i>	Végétation halophile des eaux continentales (Est de la France)
	<i>Utricularietea intermedio-minoris</i>	Végétation aquatique des tourbières
Végétation frangeante	<i>Filidendulo ulmariae-Convolvuletea sepii</i>	Végétation frangeante plus ou moins inondable et nitrophile, dominée par les dicotylédones
	<i>Glycerio fluitantis-Nasturtietea officinalis</i>	Végétation basse d'hélophytes en bordure d'eaux stagnantes ou courantes, de type cressonnières
	<i>Phragmiti australis-Caricetea elatae</i>	Végétation haute d'hélophytes en bordure des eaux, roselières et grandes cariçaies
Végétation des zones marnantes	<i>Bidentetea tripartitae</i>	Végétation pionnière annuelle haute hygrophile et nitrophile se développant sur sols enrichis vaseux
	<i>Isoeto durieui-Juncetea bufonii</i>	Végétation pionnière basse amphibie, riche en annuelles, oligotrophe à méso-eutrophe
	<i>Littorelletea uniflorae</i>	Pelouses rases en amphibies, formée de vivaces, plutôt sur sols sableux et milieux oligotrophes
Végétation des sources et suintements	<i>Montio fontanae-Cardaminetea amarae</i>	Végétation des sources et ruissellets, parfois dominée par des bryophytes

▲ Tableau 2 – Grandes classes phytosociologiques des végétations macrophytiques (adapté de Bardat *et al.*, 2004 et de Bardat et Hauguel, 2002).

LES BIOTYPOLOGIES À BASE PHYTOSOCIOLOGIQUE ET LEUR UTILISATION POUR LA DÉFINITION DE PHYTOCÉNOSES DE RÉFÉRENCE

L'identification de ces unités de végétation a permis :

- de recenser les groupements végétaux des rivières de nombreuses régions françaises, en Bretagne (Haury, 1994), dans le Nord de la France (Géhu et Mériaux, 1983 ; Mériaux et Géhu, 1983 ; Mériaux et Wattez, 1980, etc.), en Lorraine (Decornet, 1979), en Alsace (Kapp), dans le Limousin (Chatenet *et al.*, 2000 et 2001), etc., puis de préciser la composition floristique et le déterminisme écologique de ces groupements végétaux ;

- d'établir une comparaison interrégionale pour les cours d'eau acides (Haury *et al.*, 1995 ; figure 3) ;

- de relier ces typologies à la chimie pour en définir des phytocénoses de référence et des séquences de dégradation à l'échelon régional

(Muller, 1990 ; Carbiener *et al.*, 1990 ; Trémolières *et al.*, 1994 ; Thiébaud et Muller, 1998 et 1999 ; Robach *et al.*, 1996).

Conclusion : perspectives d'études

Les grands traits du déterminisme de la structuration et de la distribution des communautés macrophytiques sont désormais connus.

En revanche, les aspects quantitatifs liés à la production et aux immobilisations de nutriments restent très mal connus, et l'acquisition de données fiables en milieu naturel est particulièrement exigeante en temps et en moyens. Elle est pourtant nécessaire pour comprendre le fonctionnement des systèmes.

Pour les groupements végétaux, un travail de recensement de la littérature française et internationale est désormais en cours, pour compléter le prodrome français qui s'arrête aux sous-alliances

Résumé

La végétation des hydrosystèmes présente des particularités de micro-distribution (tapis souvent discontinu, ceintures, pluri-stratification) dépendant des facteurs écologiques. En cours d'eau, les dynamiques spatio-temporelles sont marquées par le cycle hydrologique qui détermine les variations de recouvrement, et donc de production. Quelques chiffres de biomasse et de production macrophytique en rivière sont présentés. Un schéma déterministe de la distribution des espèces et communautés en cours d'eau est établi. L'appartenance phytosociologique des principales communautés est rappelée.

Abstract

The vegetation of hydrosystems has particularities in its micro-distribution (often discontinuous carpet, belts, pluri-stratification) depending on ecological factors. In rivers and streams, space and time dynamics are marked by the hydrological cycle which determines the variations of cover, and thus of production by macrophytes. Some figures of biomass and macrophytic production in river are given assessing their huge variability. A deterministic diagram of the distribution of the species and communities in the watercourses is drawn up. The phytosociological scheme of the main communities is pointed out.

Bibliographie

- ABOU-HAMDAM, H., HAURY, J., HÉBRARD, J.-P., DANDELLOT, S., CAZAUBON, A., 2005, Macrophytic communities inhabiting the Huveaune (South-East France), a river subject to natural and anthropic disturbances, *Hydrobiologia*, vol. 551, n° 1, p. 161-170.
- BARBE, J., 1975, Organismes dulçaquicoles de Franche-Comté. 7 : Clé de détermination des groupements végétaux, *Ann. Sci. Univ. Besançon, Botanique*, 3^e Sér., fasc. 16, p. 25-31.
- BARDAT, J., 2003. Compléments méthodologiques au synopsis bryosociologique pour la France, *Cryptogamie, Bryologie*, vol. 24, n° 1, p. 71-73.
- BARDAT, J., BIRET, F., BOTINEAU, M., BOULLET, V., DELPECH, R., GÉHU, J.-M., HAURY, J., LACOSTE, A., RAMEAU, J.-C., ROYER, J.-M., ROUX, G., TOUFFET, J., 2004, *Prodrome des végétations de France*, Coll. Patrimoines Naturels 61, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 171 p.
- BARDAT, J., HAUGUEL, J.-C., 2002, Synopsis bryosociologique pour la France, *Cryptogamie, Bryologie*, vol. 23, n° 4, p. 279-343.
- BERNEZ, I., 1999, *Végétation macrophytique des cours d'eau régulés – Impacts des aménagements hydro-électriques dans le Massif armoricain*, thèse de doctorat Sciences de l'environnement ENSA, Rennes, 127 p. + annexes.
- BERNEZ, I., DANIEL, H., HAURY, J., 2000, Étude des variations des communautés végétales aquatiques sous l'effet des perturbations anthropiques en rivière régulée, *Bull. fr. Pêche Piscic.*, vol. 357/358, n° 2-3, p. 169-190.
- BREUGNOT, E., DUTARTRE, A., LAPLACE-TREYTURE, C., HAURY, J., 2004, Variabilité des peuplements de macrophytes en grands cours d'eau – Premiers résultats sur l'hydrosystème Adour-Garonne, *Ingénieries-EAT*, n° 37, p. 37-50.
- BUCHWALD, R., CARBIENER, R., TRÉMOLIÈRES, M., 1995, Synsystematic division and syndynamics of the *Potamogeton coloratus*-community in flowing wates of southern central Europe, *Acta Botanica Gallica*, vol. 142, 6, p. 659-666.
- BUTCHER, R.-W., 1933, Studies on the ecology of rivers. I. On the distribution of macrophytic vegetation in the rivers of Britain, *J. Ecol.*, vol. 21, p. 58-91.

CARBIENER, R., TRÉMOLIÈRES, M., MERCIER, J.-L., ORSCHEITT, A., 1990, Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace), *Vegetatio*, vol. 86, p. 71-88.

Centre de recherches écologiques/Université de Metz (LÉGLIZE, L. *et al.*), Ecolor, Gerea, Loisirs et détente (Groupe « MEV »), 1991, *Étude des végétaux fixés en relation avec la qualité du milieu*, rapport d'étude inter-agences de l'eau, numéro hors série, 105 p.

CHATENET, P., 2000, *Végétation macrophytique et qualité des cours d'eau en Limousin : relations milieu-phytocénoses et impact éco-physiologique*, thèse de doctorat, Université de Limoges, Faculté de pharmacie, 103 p. + annexes.

CHATENET, P., BOTINEAU, M., HAURY, J., GHESTEM, A., 2000, Typologie de la végétation macrophytique des rivières et affluents de la Vienne et de la Gartempe (Limousin, France), *Acta Bot. Gallica*, vol. 147, n° 2, p. 151-164.

CHATENET, P., BOTINEAU, M., HAURY, J., GHESTEM, A., 2001, Les associations macrophytiques des cours d'eau limousins en tant que descripteurs du milieu, *J. Bot. Soc. Bot. France*, vol. 12, p. 57-72.

CHIARELLO, E., BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 1997, Recolonization of cleared patches by macrophytes : modelling with point processes and random mosaics, *Ecological Modelling*, vol. 96, p. 61-73.

COMTÉ, K., 2001, *Étude de la variabilité épiphytique algale en rivière méditerranéenne. Comparaison des communautés microphytiques sur différentes plantes-hôtes*, thèse Université Aix-Marseille III, 239 p. + annexes.

DANDELLOT, S., 2004, *Les Ludwigia spp. invasives du Sud de la France : historique, biosystématique, biologie et écologie*, thèse de doctorat, Université de Marseille III, 213 p.

DANIEL, H., 1998, *Évaluation de la qualité des cours d'eau par la végétation macrophytique - Travail in situ et expérimental dans la Massif armoricain sur les pollutions par les macronutriments*, thèse de doctorat Sciences de l'environnement, ENSA, Rennes, 150 p. + annexes.

DANIEL, H., HAURY, J., 1996a, Écologie des macrophytes aquatiques d'une rivière armoricaine (le Scorff, Bretagne sud, France), application à la bioindication, *Écologie*, vol. 27, n° 4, p. 245-256.

DANIEL, H., HAURY, J., 1996b, Les macrophytes aquatiques : une métrique de l'environnement en rivière, *Cybium*, vol. 20, n° 3, suppl., p. 123-136.

DAWSON, F.-H., CASTELLANO, E., LADLE, M., 1978, Concept of species succession in relation to river vegetation and management, *Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, vol. 20, p. 1429-1434.

DAWSON, H., NEWMAN, J., 1998, Decline of *Ranunculus* in British rivers : true or false ? in : *Proceedings of the 10th EWRS Symposium on Aquatic Weeds*, Lisbon, 95-98.

DECORNET, J.-M., 1979, *Contribution à l'étude hydrobiologique de 2 rivières de Lorraine : l'Orne et le Rupt-de-Mad*, thèse de doctorat en sciences, Université de Metz, 742 p. + 156 tbx.

DESCY, J.-P., LAFORGE, P., LÉGLIZE, L., MULLER, S., PELTRE, M.-C., EVERBECQ, E., PETITDIDIER, D., 1999, *Étude et modélisation du phytobenthos dans différents types de rivières du bassin Rhin-Meuse. Rapport final (1996-1999)*, Agence de l'Eau Rhin Meuse, Université de Metz, de Namur et de Liège, 73 p. + annexes.

DESCY, J.-P., LÉGLIZE, L., LAFORGE, P., PELTRE, M.-C., EVERBECQ, E., MULLER, S., PETITDIDIER, D., 2000, *Étude et modélisation du phytobenthos dans différents types de rivières du bassin Rhin-Meuse. Synthèse*, rapport d'étude réalisé par le Laboratoire d'écologie des eaux douces de l'Université de Namur (Belgique), en collaboration avec les Universités de Metz et de Liège, pour le compte de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse (eds.), 22 p.

DUTARTRE, A., CHAUVIN, C., GRANGE, J., LAPLACE-TREYTURE, C., 2006, *Colonisation végétale du canal de Bourgogne à Dijon. Bilan 2006. Propositions de gestion*, Cemagref, unité de recherche « Réseaux, épuration et qualité des eaux », 87 p.

DUTARTRE, A., CODHANT, H., MARY, N., 1994, *Les végétaux aquatiques et le transfert des nutriments dans le fleuve Charente : les macrophytes*, Symposium Relations continent-zones côtières, La Rochelle, 13-15 septembre 1994, 10 p.

DUTARTRE, A. (coord.), DANDELLOT, S., HAURY, J., LAMBERT, E., LE GOFFE, P., MENOZZI, M.-J., 2007, *Programme de recherche Invasions Biologiques. Les jussies : caractérisation des relations entre sites, populations et activités humaines. Implications pour la gestion. Rapport final*, Cemagref Bordeaux, 128 p.

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. I. Unités fonctionnelles connectées au Rhin. II. Unités fonctionnelles déconnectées du Rhin*, 2 volumes, thèse de doctorat, Université Louis Pasteur Strasbourg I, Écologie végétale, 342 p. + 71 p. d'annexes.

FAYOLLE, S., 1998, *Réponses des communautés végétales strictement aquatiques (algues et macrophytes) aux perturbations hydrodynamiques (débits réservés, restitutions) en Durance aménagée (Sud-Est de la France)*, thèse Université Aix-Marseille III, 227 p.

FELZINES, J.-C., 1982a, Contribution à l'étude symphytosociologique des groupements végétaux des étangs du Centre de la France, in : *Studies on aquatic vascular plants*, SYMOENS, J.-J., HOOPER, S.-S., COMPÈRE, P. (Eds.), p. 284-289, Soc. R. Bot. Belgique, Bruxelles.

FELZINES, J.-C., 1982b, *Étude dynamique, sociologique et écologique de la végétation des étangs du Centre-Est de la France. Importance de la compétition interspécifique dans l'organisation de la végétation et la distribution des espèces et des associations*, thèse de doctorat en sciences, Université Sciences et Techn. de Lille, 514 p. + 5 en annexes.

GAUDILLAT, V., HAURY, J. (coord), BARBIER, B., PESCHADOUR, F., 2002, *Cahiers d'habitats Natura 2000 – Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. 3 : Habitats humides*, La Documentation Française, Paris, 457 p.

GÉHU, J.-M., MÉRIAUX, J.-L., 1983, Distribution et caractères phytosociologiques des Renoncles du sous-genre *Batrachium* dans le Nord de la France, *Bull. Soc. bot. Fr., Lettres bot.*, vol. 130, n° 1, p. 57-67.

GOUESSE-AÏDARA, L., 1986, *Biomasse, production, phénumétrie et composition minérale de quelques macrophytes des cours d'eau breton*, thèse de doctorat en écologie, Rennes 1, 135 p.

GRASMÜCK, N., HAURY, J., LÉGLIZE, L., MULLER, S., 1993, Analyse de la végétation aquatique fixée des cours d'eau lorrains en relation avec les paramètres d'environnement, *Ann. Limnol.*, vol. 29, n° 3-4, p. 223-237.

GRASMÜCK, N., HAURY, J., LÉGLIZE, L., MULLER, S., 1995, Assessment of the bioindicator capacity of aquatic macrophytes using multivariate analysis, *Hydrobiologia*, vol. 300-301, p. 115-122.

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*, n° 1982-2, p. 17-33.

HAURY, J., 1985, *Étude écologique des macrophytes du Scorff (Bretagne-Sud)*, thèse de doctorat en écologie, Université de Rennes I. 243 p.

HAURY, J., 1988a, Macrophytes du Scorff (Bretagne-Sud). Distribution des espèces et bio-typologie, *Bull. Soc. sci. Bretagne*, vol. 59, n° 1-4, p. 53-66.

HAURY, J., 1988b, Macrophytes du Trieux (Bretagne-Nord) : les ensembles floristiques, *Bull. Soc. Sc. nat. Ouest de la France, Nouv. Sér.*, vol. 10, n° 3, p. 135-150.

HAURY, J., 1994, Les associations macrophytiques vasculaires en tant que descripteurs des caractéristiques d'habitat des cours d'eau à saumons : exemple du Scorff, in : *La syntaxonomie et la synsystème européenne, comme base typologique des habitats*, GÉHU, J.-M. (Ed.), Bailleul 1993, Cramer Ed., Berlin Stuttgart, *Colloq. Phytosociol.*, vol. 22, p. 31-54.

HAURY, J., 1996a, *Macrophytes des cours d'eau : bioindication et habitat piscicole*, thèse habilitation à diriger des recherches, Université de Rennes I, 3 volumes, 99 p. + 2 vol. n.p.

HAURY, J., 1996b, Assessing functional typology involving water quality, physical features and macrophytes in a Normandy river, *Hydrobiologia*, vol. 340, p. 43-49.

HAURY, J., 2002, 3260 : Rivières des étages planitiaire à montagnard avec végétation du *Ranunculion fluitantis* et du *Callitriche-Batrachion*, in : coll. BARBIER, B., PESCHADOUR, F., *Cahiers d'habitats Natura 2000 – Connaissance et*

gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. 3 : Habitats humides, GAUDILLAT, V., HAURY, J., (Eds.), La Documentation Française, Paris, p. 191-222.

HAURY, J., BAGLINIÈRE, J.-L., 1996, Les macrophytes, facteurs structurant de l'habitat piscicole en rivière à *salmonidae*. Étude de microrépartition sur un secteur végétalisé du Scorff (Bretagne-sud), *Cybium*, vol. 20, n° 3, suppl., p. 111-127.

HAURY, J., BERNEZ, I., LAHILLE, V., 1996, Influence de la retenue de Rabodanges sur les peuplements macrophytiques de l'Orne, in : *Hydrologie dans les pays celtiques*, Mérot, P., Jigorel, A. (eds.), Rennes. 8-11 juillet 1996, Colloque INRA, vol. 79, p. 283-290.

HAURY, J., DUTARTRE, A., BINESSE, F., CODHANT, H., VALKMAN, G., 2001, Macrophyte biotypologies of rivers in Lozère, France, *Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, vol. 27, n° 6, p. 3510-3517.

HAURY, J., GOUESSE-AÏDARA, L., 1990, Étude méthodologique préliminaire de la biomasse des macrophytes en rivières, 14^e Conf. int. Columa, Ass. nat. Prot. Plantes, Versailles, 23-24 janvier 1990, vol. 1, p. 247-255.

HAURY, J., GOUESSE AÏDARA, L., 1999, Quantifying macrophyte cover and standing crops in a river and its tributaries (Brittany, Northwestern France), *Hydrobiologia*, vol. 415, p. 109-115.

HAURY, J., JAFFRÉ, M., DUTARTRE, A., PELTRE, M.-C., BARBE, J., TRÉMOLIÈRES, M., GUERLESQUIN, M., MULLER, S., 1998, Application de la méthode « Milieu Et Végétaux aquatiques fixés » à 12 rivières françaises : typologie floristique préliminaire, *Annls Limnol.*, vol. 34, n° 2, p. 1-11.

HAURY, J., MULLER, S., 1991, Variations écologiques et chorologiques de la végétation macrophytique des rivières acides du Massif Armoricaïn et des Vosges du Nord (France), *Rev. Sci. Eau*, vol. 4, n° 4, p. 463-482.

HAURY, J., THIÉBAUT, G., MULLER, S., 1995, Les associations rhéophiles des rivières acides du Massif armoricaïn, de Lozère et des Vosges du Nord, dans un contexte Ouest-Européen, 37th Int. Coll. Internat. Ass. Veg. Sc., *Colloq. Phytosociol.*, vol. 23, p. 145-168.

LÉGLIZE, L., PELTRE, M. C., DÉCLOUX, J.-P., DUVAL, T., PARIS, P., ZUMSTEIN, J.-F., 1990, Caractérisation des milieux aquatiques d'eaux courantes et végétation fixée, 14^e Conf. int. Columa, Ass. nat. Prot. Plantes, Versailles, 23-24 janvier 1990, vol. 1, p. 237-245.

MALAVOI, J.-R., 1989, Typologie des faciès d'écoulement ou unités morphodynamiques des cours d'eau à haute énergie, *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, vol. 315, p. 189-210.

MÉRIAUX, J.-L., 1978, Étude analytique et comparative de la végétation aquatique d'étangs et de marais du Nord de la France, *Doc. Phytosociol.*, vol. 3, p. 1-244.

MÉRIAUX, J.-L., 1983, La classe des *Potametea* dans le Nord-Ouest de la France, in : *Les végétations aquatiques et amphibies*, GÉHU, J.-M. (Ed.), Cramer, Vaduz, Colloq. Phytosociol., vol. 10, p. 115-129.

MÉRIAUX, J.-L., GÉHU, J.-M., 1983, Remarques sur la synsystème des *Potametea*, in : *Les végétations aquatiques et amphibies*, GÉHU, J.-M. (Ed.), Cramer, Vaduz, Colloq. Phytosociol., vol. 10, p. 131-138.

MÉRIAUX, J.-L., WATTEZ, J.-R., 1980, Les végétations aquatiques et subaquatiques : relations avec la qualité des eaux, in : *La pollution des eaux continentales – Incidences sur les biocénoses aquatiques* (2^e éd.), Pesson, P., (Ed.), Gauthier Villars, Paris, p. 225-242.

MULLER, S., 1990, Une séquence de groupements végétaux bio-indicateurs d'eutrophisation croissante des cours d'eau faiblement minéralisés des Basses Vosges gréseuses du Nord, *C. R. Acad. Sci. Paris*, vol. 310, Série III, p. 509-514.

MULLER, S., 2006, Prolifération spectaculaire d'*Azolla filiculoides* (Azollaceae, Pteridophyta) dans le canal de Jouy près de Metz (Lorraine, France) à l'automne 2005, *Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois*, vol. 107, p. 31-38.

PELTRE, M.-C., LÉGLIZE, L., 1992, Essais d'application d'un protocole hiérarchisé pour l'étude des peuplements aquatiques en eau courante, 15^e Conférence du COLUMA, in : *Journée internationale d'étude sur la lutte contre les mauvaises herbes*, Versailles, 2-4 décembre 1992, p. 1049-1057.

ROBACH, F., THIÉBAUT, G., TRÉMOLIÈRES, M., MULLER, S., 1996, A reference system for continental running waters : plant communities as bioindicators of increasing eutrophication in alkaline and acidic waters in North East of France, *Hydrobiologia*, vol. 340, p. 67-76.

THIÉBAUT, G., 1997, *Effets des perturbations liées 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, université de Metz, 208 p. + annexes.

THIÉBAUT, G., MULLER, S., 1998, The impact of eutrophication on aquatic macrophyte diversity in weakly mineralised streams in the Northern Vosges mountains (N-E, France), *Biodiv. Conserv.*, vol. 7, p. 1051-1068.

THIÉBAUT, G., MULLER, S. 1999, A macrophyte communities sequence as an indicator of eutrophication and acidification levels in weakly mineralised streams in North-Eastern France, *Hydrobiologia*, vol. 410, p. 17-24.

TRÉMOLIÈRES, M., CARBIENER, R., ORTSCHIEDT, A., KLEIN, J-P., 1994, Changes in aquatic vegetation in Rhine floodplain in Alsace in relation to disturbance, *J. Veg. Sci.*, vol. 5, p. 169-178.