

Biologie et écophysologie des macrophytes

Michèle Trémolières^a, Marie-Hélène Barrat-Segretain^b et Gabrielle Thiébaud^c

Les milieux aquatiques sont sujets à de fortes variations physico-chimiques (niveau d'eau, turbidité, température, lumière, salinité, nutriments...). Les hydrophytes qui les colonisent y répondent par une grande plasticité, aussi bien morphologique que physiologique, leur permettant ainsi de s'adapter à l'hétérogénéité des milieux, qu'elle soit spatiale ou temporelle. Des assemblages de traits biologiques leur confèrent des stratégies propres à certains milieux, en fonction des contraintes ou des perturbations : ainsi Murphy *et al.* (1990) ont montré que des plantes développent des traits liés à la tolérance aux contraintes dans des milieux « stressants » (faible teneur en nutriments, pH¹ acide), alors que d'autres présentent des traits adaptés à la compétition dans des eaux riches en nutriments. De nombreux travaux ont été faits en France sur les traits biologiques caractéristiques des végétaux aquatiques et les adaptations qu'ils représentent face aux contraintes des milieux. Ces travaux ont contribué à la définition et à la prédiction des modèles de stratégies en fonction des contraintes et/ou des perturbations du milieu.

Reproduction, régénération et stratégies adaptatives

Les végétaux aquatiques ont deux modalités de reproduction, sexuée ou asexuée (ou végétative), qui leur permettent non seulement de se reproduire, mais également de survivre dans un environnement ou dans des conditions difficiles.

Ils présentent dans ce domaine trois originalités par rapport aux plantes terrestres (Barrat-Segretain, 1996a) :

– l'importance fondamentale de la multiplication végétative par rapport à la reproduction sexuée. La reproduction sexuée n'est prépondérante que dans quelques cas (*Nuphar lutea*, *Glyceria fluitans...*), alors qu'elle est peu développée ou même absente chez d'autres espèces ;

– une grande variété de modalités de multiplication végétative, entre les espèces et au sein d'une même espèce. Ainsi, *Elodea canadensis* se propage par fragmentation et par turions², *Sagittaria* peut présenter des stolons, des tubercules et des turions...

La reproduction sexuée

La reproduction sexuée des végétaux aquatiques présente souvent les mêmes modalités que celle des plantes terrestres – fleur adaptée à la vie aérienne, bien que le milieu aquatique y soit peu favorable. Le problème de la maintenance des inflorescences au-dessus du niveau de l'eau ne permet que rarement une pollinisation croisée dans de bonnes conditions (*Ranunculus* sp.).

Les végétaux ont parfois apporté, selon les espèces, des solutions à ce problème :

– maintenance de l'inflorescence hors de l'eau, grâce à la rigidité du pédoncule (certains potamogetsons), qui permet la pollinisation par les insectes ou par le vent ;

1. Potentiel hydrogène.

2. La présence de turions chez de nombreuses espèces, organes spécialisés dans la survie et la multiplication végétative, n'a pas d'équivalent chez les plantes terrestres.

Les contacts

a. CEVH ULP/ENGEES, Institut de botanique, 28 rue Goethe, 67083 Strasbourg

b. UMR CNRS 5023, Écologie des hydrosystèmes fluviaux, Université Lyon 1, 69622 Villeurbanne Cedex

c. Laboratoire des interactions écotoxicologie, biodiversité, écosystèmes, Université Paul Verlaine de Metz, UMR CNRS 7146, rue du général Delestraint, 57070 Metz

– formation de fleurs cleistogames (autopollinisation dans le bouton) chez *Luronium natans*, *Hottonia palustris*, *Ranunculus fluitans* et *Ranunculus aquatilis* ;

– pollinisation aquatique (sous l'eau), que l'on observe par exemple chez *Ceratophyllum demersum* qui porte des fleurs mâles et femelles séparées.

Même si la fécondation a eu lieu, le rendement de la germination est souvent faible, comme pour *Nuphar lutea* (Barrat-Segretain, 1996b). De nombreux hybrides de végétaux comme les renoncules sont également moins fertiles que les espèces dont ils sont issus (Barrat-Segretain, 1996a). La reproduction sexuée peut même être inexistante pour certaines espèces, notamment les espèces introduites (*Elodea canadensis*, *Elodea nuttallii*) pour lesquelles seuls les pieds femelles semblent être présents en Europe.

La multiplication végétative

Les modalités de multiplication végétative sont très variées, entre les espèces et au sein d'une même espèce (Barrat-Segretain, 1996a) :

– fragment végétatif de tige feuillée comme *Ranunculus* sp., *Myriophyllum* sp., de rhizome (*Scirpus lacustris*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea alba*, *Potamogeton pectinatus*) ;

– organes spécialisés (figure 1) :

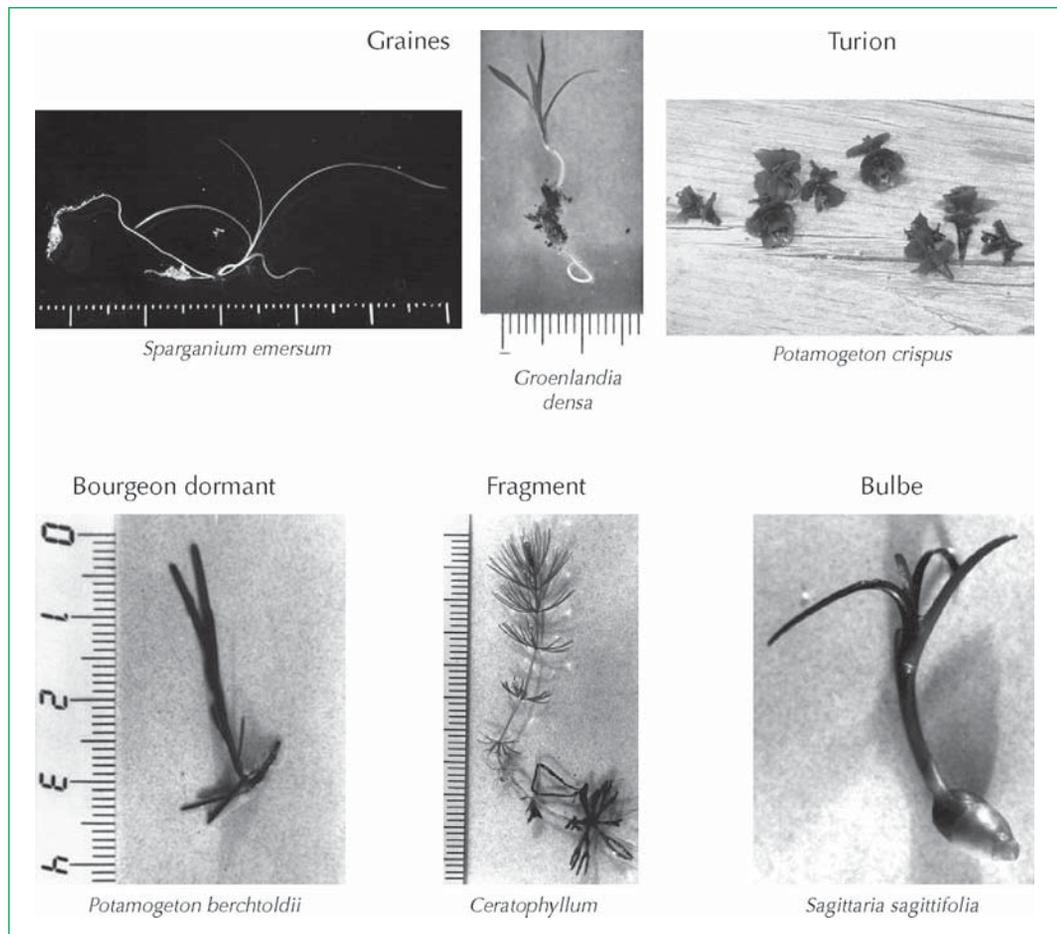
– stolons (*Sagittaria sagittifolia*, *Nymphoides peltata*, *Berula erecta*, *Luronium natans*),

– tubercules (*Potamogeton* sp., *Sagittaria* sp.),

– rejets au niveau de rameaux latéraux (*Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*),

– turions ou hibernacles, organes de multiplication végétative les plus spécialisés, *Myriophyllum*

► Figure 1 – Exemples d'organes spécialisés de dissémination des plantes aquatiques.



verticillatum, *Potamogeton* sp., *Utricularia* sp., *Hydrocharis* sp., *Ceratophyllum* sp.,

– par bourgeonnement : lentilles d'eau (*Lemna minor* par exemple).

Dans tous les cas, la multiplication végétative correspond au détachement de ces organes de la plante-mère.

Ces différentes modalités de reproduction permettent également aux macrophytes de coloniser des espaces et étendre leur aire de répartition, par dispersion des propagules. Un tableau synthétique (Barrat-Segretain, 1996a) présente les différents types de propagules et les principaux agents de dispersion cités par Barbe (1984) : le vent, l'eau, le transport par les animaux et par l'homme.

Il faut noter que les étonnantes capacités de reproduction sont essentielles dans l'explication de l'aptitude invasive de certaines espèces (par exemple *Ludwigia* et *Elodea*).

Les traits biologiques liés à la reproduction végétative apparaissent également comme des facteurs essentiels de résistance aux perturbations. Ainsi les turions sont non seulement des organes de reproduction mais aussi des organes de résistance aux conditions défavorables, qui permettent à certaines espèces de recoloniser rapidement des zones perturbées. Ceci a été mis en évidence récemment dans le cas de *Elodea nuttallii* dont les turions très résistants à la dessiccation permettent la recolonisation après assèchement temporaire du milieu (Barrat-Segretain et Cellot, 2007).

Stratégies de régénération et de colonisation

De nombreuses études ont porté sur les traits biologiques correspondant aux adaptations aux contraintes des marais méditerranéens. Ces études concernent en particulier les banques de graines, la tolérance à la salinité, les stratégies de germination, les dates de reproduction et les efforts reproducteurs. Les espèces concernées sont des macrophytes submergés de marais permanents comme *Potamogeton* et *Myriophyllum* (van Wijck et al., 1992, 1994), les végétaux de marais temporaires : *Zannichellia*, *Chara*, *Ranunculus baudotii* (Bonis et al., 1993 ; Grillas et al., 1991, 1993 ; Volder et al., 1997 ; Grillas et Battedou, 1998), ainsi que des héliophytes, avec l'effet de la salinité et de la submersion sur la germination et la croissance des plantules chez *Phragmites australis* (Mauchamp et al., 2001 ;

Mauchamp et Mesléard, 2001) et chez *Juncus gerardii* (Charpentier et al., 1998a ; Charpentier et Stuefer, 1999). Les stratégies régénératives des plantes aquatiques (banques de graines et organes végétatifs) ont également été analysées dans les zones humides fluviales en relation avec la fréquence des connexions hydriques avec le fleuve et la nature des perturbations susceptibles d'altérer ces banques (Combroux et al., 2001 ; Combroux et al., 2002 ; Combroux et Bornette, 2004).

Chez les héliophytes, la capacité de croissance clonale a été étudiée chez *Scirpus maritimus*, ainsi que ses conséquences sur le succès de la reproduction sexuée et en terme de colonisation spatiale (Charpentier et al., 1998b ; Charpentier et al., 2000). Chez les hydrophytes, les capacités de colonisation et de régénération de fragments végétatifs sont souvent très développées. Suivant les espèces, ces fragments développent des racines et s'établissent rapidement, ou produisent des diaspores permettant une grande dispersion (Barrat-Segretain et al., 1998). Ces traits expliquent en grande partie les patrons de recolonisation des espèces et expliquent en partie la répartition des espèces dans les zones humides en fonction de l'influence des perturbations par les crues (Barrat-Segretain et al., 1999 ; Barrat-Segretain et Bornette, 2000). La répartition de l'allocation de la biomasse aux différents organes (racines, rhizomes ou stolons, tiges, feuilles, organes de la reproduction sexuée) selon un niveau croissant de perturbations par les crues a été étudiée chez trois espèces aptes à coloniser des zones humides (*Berula erecta*, *Myriophyllum spicatum*, *Groenlandia densa*). Ainsi, on a pu démontrer que la plasticité de l'allocation de biomasse de ces espèces apparaît comme une adaptation à la variabilité de leur habitat (Barrat-Segretain, 2001).

Greulich (1999) a étudié l'aptitude compétitive d'une espèce rare (*Luronium natans*). L'auteur observe chez cette espèce : 1/ des traits lui conférant une faible aptitude compétitive, la limitant aux habitats perturbés dans lesquels la pression de compétition est faible ; 2/ une capacité de reproduction végétative extrêmement élevée, lui permettant de survivre aux pertes d'effectifs récurrentes lors des perturbations ; 3/ une morphologie plastique lui permettant de survivre à des pics temporaires de pression de compétition ; et 4/ une sempervirence élevée, permettant une augmentation importante des effectifs même pen-

dant l'hiver (Greulich et Bornette, 1999 ; Greulich *et al.*, 2000a-b ; Greulich *et al.*, 2001 ; Greulich et Bornette, 2003).

Les aptitudes compétitives de deux espèces proches (*Elodea canadensis* et *Elodea nuttallii*) ont également été comparées en fonction de différents facteurs environnementaux (Barrat-Segretain *et al.*, 2002 ; Barrat-Segretain, 2004, 2005) et reliées à leurs patrons de colonisation observés sur le terrain. Les résultats ont montré que la supériorité compétitive de *Elodea nuttallii* observée sur le terrain peut en grande partie être expliquée par les traits biologiques de ces deux espèces : *Elodea nuttallii* montre ainsi une meilleure croissance que *Elodea canadensis* dans des conditions variées de luminosité et de trophie, et une meilleure capacité de régénération et colonisation. En revanche, la résistance au courant est similaire chez les deux espèces (Barrat-Segretain *et al.*, 2002 ; Barrat-Segretain, 2004, 2005).

Les traits des végétaux aquatiques peuvent également présenter des adaptations à la contrainte hydraulique. Ainsi, *Berula erecta* semble « fuir » la contrainte grâce à une forte réduction de taille qui la place dans la zone où la vitesse du courant est réduite (proche du substrat), diminuant ainsi la traînée totale de la plante (Puijalon *et al.*, 2005) sans diminution significative de sa « fitness » ou adaptabilité. Au contraire, *Mentha aquatica* semble développer des adaptations morphologiques au courant car la taille de la plante augmente, et les traits liés à la fitness ne varient pas significativement dans le même temps le long du gradient de courant. Certaines espèces comme *Berula erecta* montrent une très forte plasticité face à la contrainte hydraulique (Puijalon et Bornette, 2004, 2006).

La plasticité morphologique ou phénoplasticité des macrophytes a été étudiée également chez deux espèces proliférantes, *Ranunculus peltatus* et *Elodea nuttallii*, par Garbey (2003) et Di Nino (2008) respectivement. *R. peltatus* est une espèce très plastique, capable de s'adapter morphologiquement aux variations des facteurs du milieu et à la perturbation (Garbey *et al.*, 2003 ; 2004a ; 2006). Cette plasticité vis-à-vis de la trophie notamment explique sa distribution et son abondance (Garbey *et al.*, 2004b). De même, *Elodea nuttallii* adapte sa morphologie et sa stratégie de colonisation du milieu à la trophie des eaux et à l'éclairement (Di nino *et al.*, 2007). Les fortes capacités de croissance *R. peltatus* lui permettent

de régénérer rapidement, mais en plus faible densité après une coupe (Garbey *et al.*, 2003). Cependant, ce mode de gestion peut entraîner son remplacement par l'espèce invasive *Elodea nuttallii* lorsque les conditions écologiques lui sont favorables. De même, des essais de gestion de *Elodea nuttallii* et de *E. canadensis* par arrachage manuel montrent que ces espèces sont capables de s'adapter très rapidement à l'arrachage en stimulant leur croissance ou en adoptant une stratégie de colonisation optimale du milieu (Di Nino *et al.*, 2005).

Réponse écophysologique des macrophytes aux variations du niveau trophique

La concentration en nutriments biodisponibles (phosphore et azote) joue un rôle important dans le développement et la répartition des macrophytes aquatiques. Des séquences de communautés répondant aux variations trophiques des eaux ont ainsi pu être proposées. Ce volet tente d'expliquer le rôle physiologique de ces nutriments sur la réponse des végétaux aux variations chimiques des eaux.

Rôle de l'azote ammoniacal

L'azote ammoniacal s'est révélé être un inhibiteur du développement de certaines espèces poussant dans des eaux de pH alcalin, comme le potamo-coloré (*Potamogeton coloratus*) ou des macro-algues de la famille des characées (*Chara hispida*). Dans les conditions expérimentales de laboratoire, l'ammoniaque inhibe ou ralentit l'activité photosynthétique (Glänzer *et al.*, 1977 ; Dendène *et al.*, 1993) et l'activité nitrate réductase : ceci a été observé pour l'espèce *Elodea canadensis*, alors que ces deux activités sont stimulées par l'ammoniaque chez *Elodea nuttallii* (figure 2 ; Rolland et Trémolières, 1995). L'activité nitrate réductase (ANR) a été alors utilisée pour l'étude de la contamination ammoniacale des eaux en fonction des conditions environnementales (Rolland *et al.*, 1996). L'hypothèse est que des populations d'élodée du Canada poussant dans des conditions d'alcalinité et de trophie différentes pourraient présenter des réponses de leur ANR différentes en fonction des caractéristiques chimiques des eaux. Trois populations issues de secteurs géographiques différents ont été sélectionnées (Rolland *et al.*, 1999). L'ANR des populations poussant dans les eaux minéralisées alcalines et les eaux faiblement

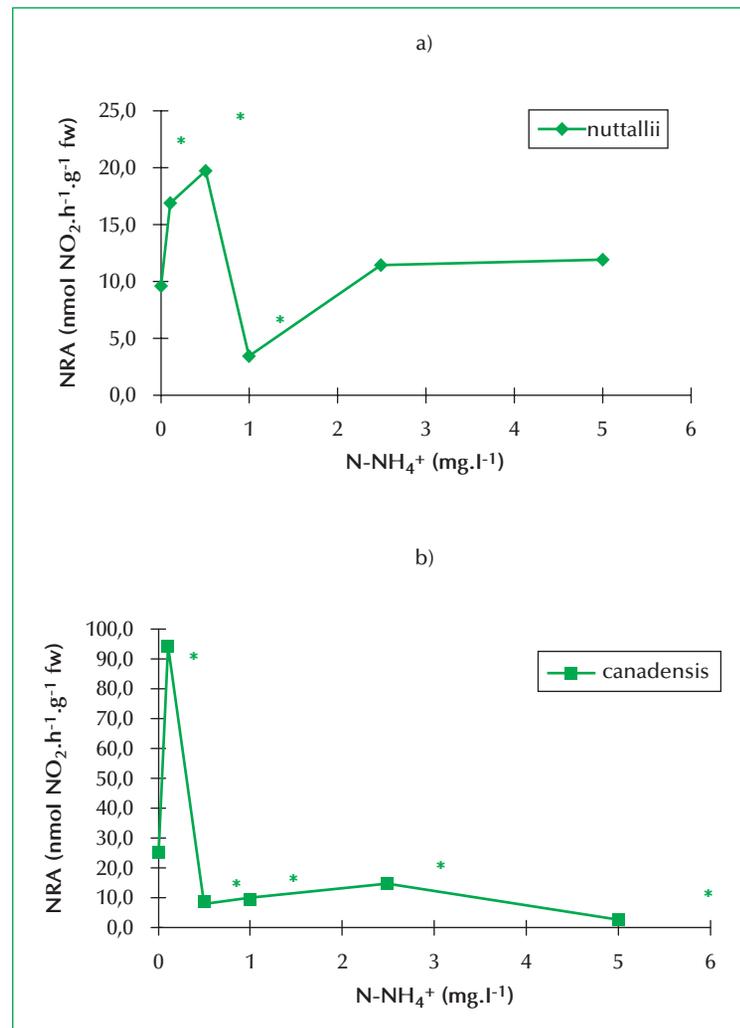
minéralisées est inhibée à de fortes concentrations en azote ammoniacal, cependant les populations poussant dans les eaux faiblement minéralisées montrent une sensibilité plus forte de l'ANR à une surcharge ammoniacale. Les concentrations de nitrates dans les eaux d'origine de ces populations étant différentes, il est suggéré des différences de l'inductibilité de l'ANR par le nitrate, mais aussi des mécanismes biochimiques de l'inhibition de l'ANR par l'ammonium, *via* l'inhibition de la synthèse du NADH.

D'autres expérimentations ont porté sur *Myriophyllum alterniflorum* et *Callitriche hamulata*, deux espèces inféodées aux eaux faiblement minéralisées et une bryophyte, *Fontinalis antipyretica*, espèce ubiquiste (Chatenet, 2000). Une surcharge ammoniacale provoque une diminution de l'ANR marquée chez le myriophylle, alors que celle de la fontinelle est stimulée. On constate que l'ANR de différentes populations de myriophylle prélevées dans plusieurs stations du bassin versant de la Vienne, depuis les sources jusqu'à l'aval, sont inhibées plus ou moins intensément quand on les soumet à des concentrations variant de 0,1 mg/l à 1 mg/l et cela pendant des expositions de courtes durées (12 à 24 heures). Ces différents niveaux d'inhibition révèlent une éco-adaptation de la plante à la qualité physico-chimique de l'eau *in situ*. Par exemple, la présence naturelle d'ammonium limite l'inhibition de l'ANR alors qu'un excès de nitrate stimulerait cette inhibition par l'ammoniacque (Chatenet *et al.*, 2006). Les variations de l'ammonium dans le milieu naturel n'étant pas très importantes, aucune corrélation claire avec l'ANR n'a été démontrée. De plus, se pose le problème d'interaction de l'éclairement et du milieu physique (écoulement, qualité du substrat) sur la réactivité physiologique du végétal (Daniel, 1998).

La nutrition phosphorée des macrophytes aquatiques : accumulation du phosphore

EN MILIEU NATUREL

La question relève ici de l'influence du niveau trophique de l'eau (teneur en phosphates), de celui du sédiment, du degré de minéralisation et de la vitesse du courant sur l'absorption des phosphates par les végétaux. Par exemple, Baldy *et al.* (2007) ont montré que dans quelques cas, une vitesse du courant élevée diminue l'accumulation du phosphore dans la plante, même en



milieu eutrophe (cas de *Callitriche obtusangula* notamment).

Le degré de minéralisation influence les échanges de nutriments entre les différents compartiments eau-plante-sédiment. Ainsi, dans les eaux minéralisées, une relation phosphore-eau et phosphore-plante a été mise en évidence, mais aucune relation significative entre phosphore-sédiment et phosphore de la plante n'a été établie, quelle que soit l'espèce testée (Merlin, 1995 ; Robach *et al.*, 1995 ; Robach *et al.*, 1996). En revanche, dans les eaux faiblement minéralisées, des relations significatives ont été trouvées, pour certaines espèces seulement, entre le phosphore foliaire et le phosphore total du sédiment ainsi qu'entre le phosphore total assimilé et la concentration en PO₄³⁻ dans l'eau (Maraval, 2002 ; Thiébaud et

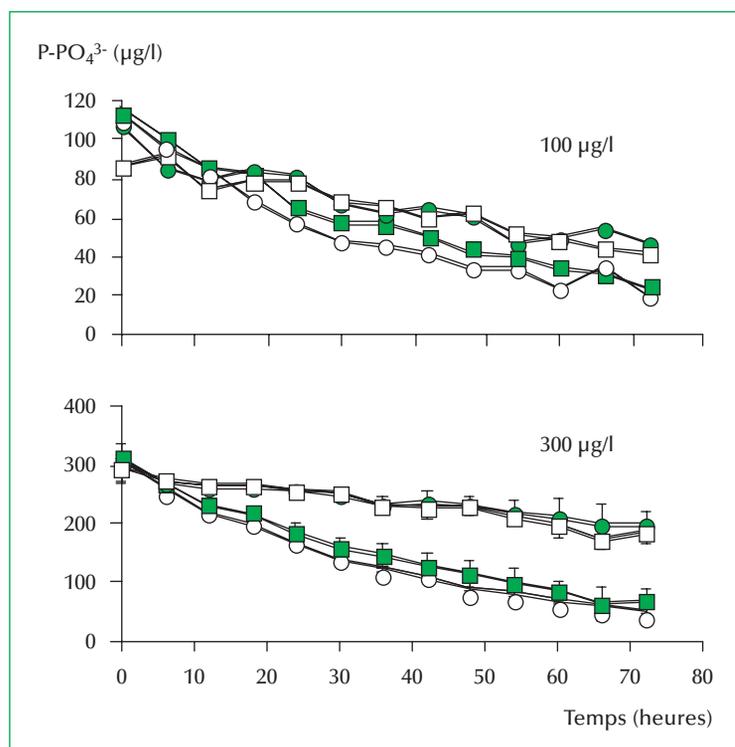
▲ Figure 2 – Réponse de l'ANR (activité nitrate réductase) chez a) *E nuttallii* et b) *E canadensis*, aux concentrations croissantes d'ammonium.

3. Orthophosphate.

▼ Tableau 1 – Coefficients de corrélations de Pearson entre le phosphore total dans les tissus de plantes et le phosphore total des sédiments et/ou les orthophosphates de l'eau.

	PPO ₄ ³⁻ -eau	P sédiment
<i>C. hamulata</i>	ns	ns
<i>C. platycarpa</i>	r ² = 0,72**	r ² = 0,84***
<i>C. obtusangula</i>	ns	r ² = 0,66*
<i>E. nuttallii</i>	r ² = 0,69*	r ² = 0,75*
<i>E. canadensis</i>	r ² = 0,95*	ns
<i>R. peltatus</i>	r ² = 0,77*	r ² = 0,79*

ns : non significatif ;
 * : phosphore < 0,05.
 ** : phosphore < 0,01.
 *** : phosphore < 0,001.



phytes n'ont pas la même capacité de prélever le phosphore dans les différents compartiments eau ou sédiment (tableau 1). Ainsi, *C. obtusangula* prélève essentiellement le phosphore du sédiment alors que *E. canadensis* utilise les orthophosphates du compartiment eau en milieu peu minéralisé. Dans les milieux eutrophes, le phosphore est stocké préférentiellement dans les racines (Garbey *et al.*, 2004c). En revanche, aucun organe d'accumulation du phosphore n'a été mis en évidence pour les populations de renoncules se développant dans les milieux oligotrophes à mésotrophes.

Dans les cours d'eau où les fluctuations des ressources (nutriments) sont fortes, les espèces exotiques telles que les élodées sont capables d'accumuler efficacement les nutriments et de les réutiliser quand la ressource est à son niveau le plus bas, ce qui constitue une stratégie compétitive extrêmement efficace, notamment dans les milieux pauvres en nutriments (Thiébaud, 2005). Ainsi, en automne, les élodées et les renoncules stockent de grandes quantités de phosphore, ce qui autorise un développement printanier précoce par utilisation des réserves, et donc une colonisation rapide de l'espace disponible.

DANS LES CONDITIONS EXPÉRIMENTALES DE LABORATOIRE

Dans les conditions contrôlées de laboratoire, nous avons retenu *Elodea nuttallii* comme espèce-test, pour son adaptation à une large gamme trophique et sa facilité d'acclimatation aux conditions expérimentales. Dans les eaux alcalines, l'espèce prélève le phosphore à partir du compartiment eau et/ou du sédiment, mais l'accumulation foliaire est accentuée lorsque la seule source du phosphore est l'eau. Même en présence de sédiment, l'accumulation foliaire est fortement corrélée à la charge phosphatée de l'eau (Agence de l'eau Rhin Meuse, 1996).

Les études ont porté par la suite sur l'effet du pH et du degré de minéralisation de l'eau sur l'accumulation du phosphore par les plantes. Deux

◀ Figure 3 – Disparition des orthophosphates : en milieu eutrophe (100 µg/l de P-PO₄³⁻) et hypertrophe (300 µg/l de P-PO₄³⁻), en présence d'élodées des Vosges du Nord dans l'eau des Vosges du Nord (○), d'élodées d'Alsace dans l'eau des Vosges du Nord (■), d'élodées des Vosges du Nord dans l'eau d'Alsace (●), et d'élodées d'Alsace dans l'eau d'Alsace (□). Les élodées étaient en début de croissance (mois de mai).

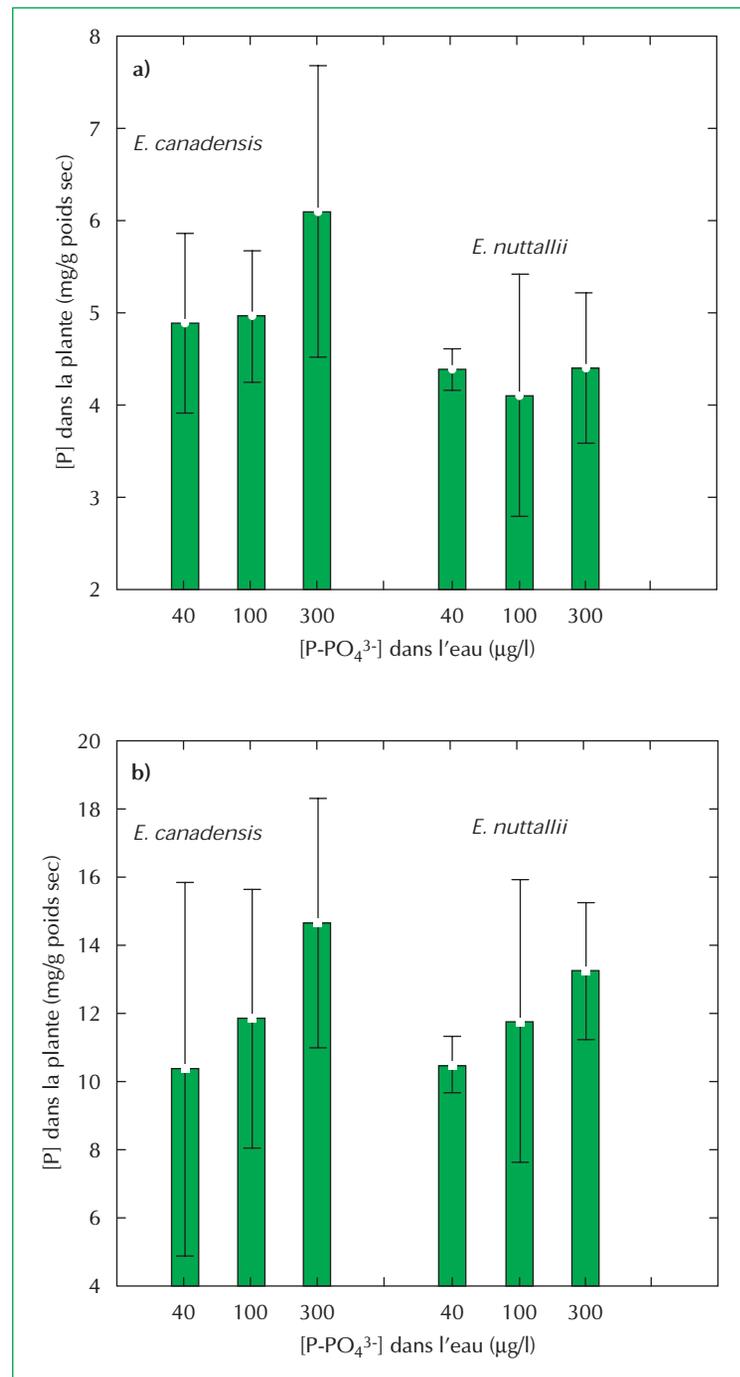
populations d'élodée (prises dans des phases de développement différentes), l'une originaire des Vosges du Nord et l'autre de la plaine d'Alsace ont été mises en culture dans l'eau des Vosges (première manipulation), puis dans l'eau d'Alsace (deuxième manipulation) à deux concentrations (100 et 300 $\mu\text{g/l}$ P- PO_4). Les résultats (figure 3 ; Rouaud, 2000) montrent : 1) qu'il y a une absorption du phosphore par les macrophytes aquatiques au cours du temps ; 2) que cette absorption est plus importante dans les eaux les plus chargées, quel que soit le milieu considéré (Vosges ou plaine d'Alsace) ; 3) qu'il y a des différences de comportement en fonction du développement saisonnier. Ainsi, pour un niveau trophique de 100 $\mu\text{g/l}$, l'absorption du phosphore n'est pas significativement différente entre les deux populations en phase de croissance, ni entre les deux types d'eau (figure 3). Dans les eaux riches en PO_4 (300 $\mu\text{g/l}$), on note une différence significative entre les deux types d'eau, les deux populations absorbant plus efficacement à partir de l'eau faiblement minéralisée des Vosges (Rouaud, 2000). En conclusion, on note que la faible minéralisation et un niveau trophique élevé favorisent l'absorption du phosphore.

Cependant, le stockage du phosphore au niveau de la plante répond à une dynamique saisonnière. La concentration de phosphore dans la plante, en conditions contrôlées, est globalement plus élevée en été qu'au printemps et à l'automne (figure 4 ; Combroux, communication personnelle). Le stockage de phosphore au niveau de la plante est favorisé par des fortes concentrations en phosphates de l'eau uniquement en été (figure 4), chez *Elodea nuttallii*, alors que *E. canadensis* semble accumuler plus de phosphates lorsqu'elle pousse dans des eaux à forte concentration en phosphates dès le printemps.

Mony *et al.* (2007) ont montré, en conditions contrôlées de laboratoire, que *Ranunculus peltatus* ajuste son taux de croissance, ses capacités d'accumulation et d'utilisation du phosphore pour assurer le fonctionnement de son métabolisme basal à la biodisponibilité en phosphore dans le milieu. Ces adaptations physiologiques varient en fonction du stade phénologique de l'espèce. Il est maximal au printemps.

Conclusion

Les adaptations des espèces aquatiques à leur milieu portent aussi bien sur les stratégies de reproduction, que sur la morphologie (formes



▲ Figure 4 – Accumulation du phosphore : chez *Elodea nuttallii* et *E. canadensis* en milieu oligotrophe (40 $\mu\text{g/l}$ de P- PO_4^{3-}), eutrophe (100 $\mu\text{g/l}$ de P- PO_4^{3-}) et hypertrophe (300 $\mu\text{g/l}$ de P- PO_4^{3-}) : a) au printemps et b) en été.

et vitesses de croissance) et la physiologie (par exemple, la capacité plus ou moins élevée d'accumuler le phosphore ou de résister à la toxicité

de nutriments comme l'azote ammoniacal). Dans le cadre du réchauffement global, une augmentation de la température moyenne des eaux douces est à prévoir dans les prochaines décennies, et il est probable que cela entraînera des modifications de la répartition des espèces. Ainsi il serait

intéressant de faire rapidement des études sur les réponses des macrophytes à une augmentation de température, et en particulier l'impact de la température sur la physiologie des espèces et la compétition interspécifique. □

Résumé

Les milieux aquatiques sont sujets à de fortes variations physico-chimiques (niveau d'eau, turbidité, température, lumière, salinité, nutriments...). Les hydrophytes y répondent par une grande plasticité aussi bien morphologique que physiologique, leur permettant ainsi de s'adapter à l'hétérogénéité des milieux, qu'elle soit spatiale ou temporelle. Des assemblages de traits biologiques leur confèrent des stratégies propres à certains milieux, en fonction des contraintes ou des perturbations. Ainsi nous montrons que 1) la reproduction végétative est particulièrement répandue chez les macrophytes, facilitant ainsi la recolonisation après une perturbation ; 2) la plasticité des traits biologiques est quasiment une règle chez les macrophytes ; elle est démontrée chez de nombreuses espèces en fonction des contraintes hydrauliques et trophiques et de perturbations par les crues entre autres. Par exemple, aux variations du niveau trophique, les plantes répondent par une accumulation du phosphore qui varie avec l'espèce, la saison et les conditions de minéralisation du milieu. Des activités enzymatiques sont modifiées chez la plante avec l'augmentation du niveau trophique : c'est le cas de la nitrate-réductase inhibée par l'azote ammoniacal.

Abstract

Aquatic environments are subjected to high physical and chemical variations (water level, turbidity, temperature, light, salinity, nutrients...). Hydrophytes respond to these variations by great both morphological and physiological plasticities, which allow them to adapt to heterogeneous environments, whether spatial or temporal. Assemblages of biological traits confer strategies of regeneration and colonisation, depending on the constraints or disruptions. Thus we show 1) that vegetative reproduction is especially prevalent among macrophytes, therefore facilitating the recolonization after disturbance, 2) Plasticity of biological traits is almost a rule among macrophytes, and is demonstrated in many species in response to hydraulic and trophic constraints and to disturbances by floods. Plants respond to variations in the trophic level by phosphorus accumulation, which depends on species, season and conditions of mineralization environment. Enzymatic activities are modified in the plant : this is the case of nitrate-reductase inhibited by ammonia nitrogen.

Bibliographie

- AGENCE DE L'EAU RHIN-MEUSE, 1996, *Relations entre la végétation aquatique et la qualité de l'eau en Alsace. Rôle particulier du phosphore*, 121 p.
- BALDY, V. et al., 2007, Changes in phosphorus content of two aquatic macrophytes according to trophic status, water velocity and time period in running hardwaters, *Hydrobiologia*, n° 575, p. 343-351.
- BARBE, J., 1984, Les végétaux aquatiques - Données biologiques et écologiques. Clés de détermination des macrophytes de France, *Bull. fr. piscic.*, n° 57., 42 p.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 1996a, Strategies of reproduction, dispersion and competition in river plants : a review, *Vegetatio*, n° 123, p. 13-37.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 1996b, Germination and colonisation dynamics of *Nuphar lutea* (L.) in a former river channel, *Aquat. Bot.*, n° 55, p. 31-38.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 2001, Biomass allocation in three macrophyte species in relation to the disturbance level of their habitat, *Freshwater Biology*, n° 46, p. 935-945.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 2004, Growth of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* in monocultures and mixtures at different light and nutrient conditions, *Archiv. Für Hydrobiologie*, n° 161, p. 133-144.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 2005, Competition between invasive and indigenous species : impact of spatial pattern and development stage, *Plant Ecology*, n° 180, p. 153-160.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., CELLOT, B., 2007, Response of invasive macrophyte species to drawdown : the case of *Elodea* sp., *Aquat Bot.*, n° 87, p. 255-261.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., BORNETTE, G., 2000, Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments : effect of disturbance seasonality, *Hydrobiologia*, n° 421, p. 31-39.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., BORNETTE, G., HERING-VILAS-BÔAS, A., 1998, Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats, *Aquat Bot.*, n° 60, p. 201-211.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., HENRY, C.-P., BORNETTE, G., 1999, Regeneration and colonization of aquatic plants fragments in relation to the disturbance frequency of their habitat, *Archiv für Hydrobiologie*, n° 145, p. 111-127.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H. et al., 2002, Comparative life-history traits of two invasive macrophyte species, *Elodea canadensis* Michaux and *Elodea nuttallii* (Planchon) H. St John, *Aquat Bot.*, n° 74, p. 299-313.
- BONIS, A. et al., 1993, The effect of salinity on the reproduction of coastal submerged macrophytes from experimental communities, *J Veg Sci*, n° 4, p. 461-468.
- CHARPENTIER, A., STUEFER, J.-F., 1999, Functional specialization of ramets in *Scirpus maritimus* : Splitting the tasks of sexual reproduction, vegetative growth and resource storage, *Plant Ecology*, n° 141, p. 129-136.
- CHARPENTIER, A., GRILLAS, P., THOMPSON, J.-D., 2000, The effects of population size limitation on fecundity in mosaic populations of the clonal macrophyte *Scirpus maritimus* (Cyperaceae), *American Journal of Botany*, n° 87, p. 502-507.
- CHARPENTIER, A., MESLÉARD, F., GRILLAS, P., 1998a, The role of water-level and salinity in the regulation of *Juncus gerardi* populations in former ricefields in Southern France, *J Veg Sci*, n° 9, p. 361-370.
- CHARPENTIER, A., MESLÉARD, F., THOMPSON, J.-D., 1998b, The effects of rhizome severing on the clonal growth and clonal architecture of *Scirpus maritimus*, *Oikos*, n° 83, p. 107-116.

- CHATENET, P., 2000, *Végétation macrophytique et qualité des cours d'eau en Limousin : relations milieu-phytocénoses et impact éco-physiologique*, thèse de doctorat de l'Université de Limoges, 103 p.
- CHATENET, P. *et al.*, 2006, Populations of *Myriophyllum alterniflorum* as bioindicators of pollution in acidic to neutral rivers in the Limousin Region, *Hydrobiologia*, n° 570, p. 61-65.
- COMBROUX, I., BORNETTE, G., 2004, Propagules banks and regenerative strategies of aquatic plants, *J Veg Sci*, n° 15, p. 13-20.
- COMBROUX, I., BORNETTE, G., AMOROS, C., 2002, Plant regenerative strategies after a major disturbance : the case of a riverine wetland restoration, *Wetlands*, n° 22, p. 234-246.
- COMBROUX, I. *et al.*, 2001, Regenerative strategies of aquatic macrophytes in flood disturbed habitats : the role of the propagule bank, *Archiv für Hydrobiologie*, n° 152, p. 215-235.
- 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.
- DENDÈNE, M.-A. *et al.*, 1993, Effect of ammonium ions on the net photosynthesis of three species of *Elodea*, *Aquat. Bot*, n° 46, p. 301-315.
- DI NINO, F., 2008, *Les invasions biologiques-Phénoplasticité-Polymorphisme génétique-gestion conservatoire du genre Elodea*, thèse de doctorat Université Paul Verlaine de Metz, Université de Neuchâtel (Suisse), 205 p.
- DI NINO, F., THIÉBAUT, G., MULLER, S., 2005, Response of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John to manual harvesting in the north-eastern-France, *Hydrobiologia*, n° 551, p. 147-157.
- DI NINO, F., THIÉBAUT, G., MULLER, S., 2007, Phenology and phenotypic variation of genetically uniform populations of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John at sites of different trophic states, *Fundamental and Applied Limnology*, n° 168 (4), p. 335-343.
- GARBEY, C., 2003, *Plasticité phénotypique et compétitivité chez les hydrophytes : Etude expérimentale et modélisation de *Ranunculus peltatus* Schrank.*, thèse de doctorat Université Paul Verlaine de Metz, 290 p.
- GARBEY, C., THIÉBAUT, G., MULLER, S., 2003, Impact of a spring manual harvesting on the regrowth of a spreading aquatic plant : *Ranunculus peltatus* Schrank, *Archiv Hydrobiol*, n° 156, p. 271-286.
- GARBEY, C., THIÉBAUT, G., MULLER, S., 2004a, Morphological plasticity of a spreading aquatic macrophyte, *Ranunculus peltatus*, in response to environmental variables, *Plant Ecology*, n° 173, p. 125-137.
- GARBEY, C., THIÉBAUT, G., MULLER, S., 2004b, Protection et prolifération : deux notions antagonistes ? Exemple de la Renoncule peltée (*Ranunculus peltatus*) dans la Réserve de Biosphère Vosges du Nord-Pfälzerwald, *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, n° 59, p. 135-146.
- GARBEY, C. *et al.*, 2004c, Is P-content in plant tissues an efficient tool to determine aquatic plant strategies along a resource gradient ?, *Freshwater Biology*, n° 49, p. 346-356..
- GARBEY, C., THIÉBAUT, G., MULLER, S., 2006, Experimental study of *Ranunculus peltatus* plastic responses to four environmental parameters, *Hydrobiologia*, n° 570, p. 41-46.
- GLÄNZER, U., HABER, W., KOHLER, A., 1977, Experimentelle Untersuchungen zur Belastbarkeit submerser Fliessgewässer-Makrophyten, *Arch.Hydrobiol.*, n° 79 (2), p. 193-232.
- GREULICH, S., 1999, *Compétition, perturbations et productivité potentielle dans la définition de l'habitat d'espèces rares : étude expérimentale du macrophyte aquatique *Luronium natans* (L.) Rafin*, thèse de doctorat, Université Lyon 1, 143 p.

- GREULICH, S., BORNETTE, G., 1999, Competitive abilities and related strategies in four aquatic plant species from an intermediately disturbed habitat, *Freshwater Biology*, n° 41, p. 493-506.
- GREULICH, S. et al., 2000a, Fundamental and realized niche of a rare species : an experiment on establishment of *Luronium natans*, *Aquat Bot*, n° 66, p. 209-224.
- GREULICH, S., BORNETTE, G., AMOROS, C., 2000b, Maintenance of a rare aquatic species through gradients of disturbance and sediment richness, *J Veg Sci*, n° 11, p. 415-424.
- GREULICH, S., BORNETTE, G., 2003, Being evergreen in an habitat with attenuated seasonal contrasts – a major competitive advantage ?, *Plant Ecology*, n° 167, p. 9-18.
- GREULICH, S., BARRAT-SEGRETAIN, M.H., BORNETTE, G., 2001, Basal rosette or floating leaf canopy – an example of plasticity in a rare aquatic macrophyte, *Hydrobiologia*, n° 448, p. 53-59.
- GRILLAS, P., BATTEDOU, G., 1998, Effects of the date of flooding on the biomass, species composition and seed production of submerged macrophyte beds in temporary marshes in the Camargue (S. France), Proceedings of the Intecol Conference, Perth, September 1996, in : *Wetlands for the Future*, MC COMB A.-J., DAVIS, J.-A. (eds), INTECOL'S V International Wetland Conference, p. 207-218.
- GRILLAS, P. et al., 1993, Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh : Abundance and correlation with established vegetation, *Oecologia*, n° 94, p. 1-6.
- GRILLAS, P., VAN WIJCK, C., BONIS, A., 1991, Life history traits : a possible cause for the higher frequency of occurrence of *Zannichellia pedunculata* (Reichenb.) than of *Zannichellia obtusifolia* (Talavera, Garcia Murillo & Smit) in temporary marshes, *Aquat Bot*, n° 42, p. 1-13.
- MARAVAL, P., 2002, *Étude de la position des macrophytes aquatiques dans la dynamique du phosphore en eau courante*, mémoire de fin d'études d'ingénieur ENGEES et DEA ULP Strasbourg, 46 p.
- MAUCHAMP, A., BLANCH, S., GRILLAS, P., 2001, Effects of submergence on the growth of *Phragmites australis* seedlings, *Aquat Bot*, n° 69, p. 147-164.
- MAUCHAMP, A., MESLÉARD, F., 2001, Salt tolerance in *Phragmites australis* populations from coastal Mediterranean marshes, *Aquat Bot*, n° 70, p. 39-52.
- MERLIN, S., 1995, *Étude du transfert du phosphore entre les trois compartiments de l'écosystème aquatique : eau/sédiment/plante en conditions contrôlées de laboratoire*, mémoire DEA Toxicologie de l'environnement, Universités Metz-Strasbourg.
- MONY, C., THIÉBAUT, G., MULLER, S., 2007, Changes in morphological and physiological traits of the freshwater plant *Ranunculus peltatus* with the phosphorus bioavailability, *Plant ecology*, n° 191, p. 109-118.
- MURPHY, K.-J., RØRSLETT, B., SPRINGUEL, I., 1990, Strategy analysis of submerged lake macrophyte communities : an international example, *Aquat Bot*, n° 36, p. 303-323.
- PUIJALON, A.-S., BORNETTE, G., 2004, Morphological variation of two taxonomically distant plant species along a natural flow velocity gradient, *New Phytologist*, n° 163, p. 651-660.
- PUIJALON, A.-S., BORNETTE, G., SAGNES, P., 2005, Adaptations to increasing hydraulic stress : morphology, hydrodynamics and fitness of two higher aquatic plants, *Journal of Experimental Botany*, n° 56, p. 777-786.
- PUIJALON, S., BORNETTE, G., 2006, Phenotypic plasticity and mechanical stress : biomass partitioning and clonal growth of an aquatic plant species, *American Journal of Botany*, n° 93, p. 1090-1099.

- ROBACH, F. *et al.*, 1995, Phosphorus sources for aquatic macrophytes : water or sediment ?, *Acta Botanica Gallica*, n° 142 (6), p. 719-732.
- ROBACH, F. *et al.*, 1996, Assimilation et stockage du phosphore par les macrophytes aquatiques bioindicateurs du niveau trophique de l'eau, *Ecologie*, n° 27, p. 203-214.
- ROLLAND, T., TRÉMOLIÈRES, M., 1995, The role of ammonium in the distribution of the three species of *Elodea*, *Acta Botanica Gallica*, n° 142 (6), p. 733-740.
- ROLLAND, T. *et al.*, 1996, L'activité nitrate réductase chez les plantes aquatiques : un outil biologique de suivi de la contamination ammoniacale, *Ecologie*, n° 27, p. 215-222.
- ROLLAND, T. *et al.*, 1999, Response of nitrate reductase activity to ammonium in three populations of *Elodea canadensis* Michx., *Ecologie*, n° 30, p. 119-124.
- ROUAUD, F., 2000, *Rôle d'Elodea nuttallii dans le cycle du phosphore : approches écologiques, écophysiological et génétiques*, mémoire DEA Toxicologie de l'environnement, Universités Metz-Strasbourg.
- THIEBAUT, G., 2005, Does competition for phosphate supply explain the invasion pattern of *Elodea* species ?, *Water research*, n° 39, p. 3385-3393.
- THIEBAUT, G., MULLER, S., 2003, Linking phosphorus pool of water, sediment and macrophytes in running waters, *Int. J. Lim.*, n° 39 (4), p. 307-316.
- 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*, n° 44, p. 31-49.
- VAN WIJCK, C. *et al.*, 1994, A comparison between the biomass production of *Potamogeton pectinatus* L. and *Myriophyllum spicatum* L. in the Camargue (Southern France) in relation to salinity and sediment characteristics, *Vegetatio*, n° 113, p. 171-180.
- VOLDER, A., BONIS, A., GRILLAS, P., 1997, Effects of drought and flooding on the reproduction of an amphibious plant, *Ranunculus peltatus*, *Aquat Bot*, n° 58, p. 113-120.