

Réponse des communautés végétales aux conditions environnementales : perturbations ou contraintes

Michèle Trémolières^a, Isabelle Combroux^a, Gabrielle Thiébaud^b et Jacques Haury^c

De nombreuses définitions du concept de perturbation ont été publiées. White et Jentsch (2001) distinguent deux types de définition d'une perturbation : une définition relative qui fait référence à une déviation par rapport à la dynamique normale de l'écosystème et une définition absolue basée sur des changements de variables physiques et mesurables (par exemple : biomasse – Grime, 1979 ; disponibilité des ressources – Sousa, 1984). Dans le cas de la définition relative, des événements comme des feux de prairie ou des crues annuelles dans des bras morts ne sont pas considérés comme des perturbations, car ils font partie de la dynamique normale de ces écosystèmes. On parlera alors de contrainte ou stress. Dans le cas de la définition absolue, ces événements sont considérés comme des perturbations car ils entraînent une perte de biomasse, un remaniement des sédiments, etc.

Dans sa définition absolue, la perturbation, en intégrant à la fois la cause et l'effet, est définie comme un événement rare, imprévisible et relativement court (White et Jentsch, 2001), intervenant à diverses échelles de temps et d'espace (Pickett *et al.*, 1989), qui bouleverse la structure de l'écosystème, de la communauté ou de la population (Pickett et White, 1985) et qui modifie qualitativement et quantitativement les propriétés de l'environnement. L'une des conséquences habituelles d'une perturbation est de détruire au moins en partie les individus de l'écosystème qu'elle affecte (défini comme un stress par Grime, 1979 ;

Sousa, 1984), en créant ainsi une opportunité pour d'autres individus ou espèces de s'établir (Denslow, 1980). Pour van der Maarel (1993) une perturbation est « *un processus conduisant à une libération de ressources, qui pourront être utilisées soit par les organismes ayant survécu à la perturbation, soit par de nouveaux organismes arrivant dans la communauté* ».

Des pollutions chimiques ponctuelles ou diffuses induisent également des changements souvent rapides de communautés végétales. Par exemple, l'eutrophisation naturelle d'un cours d'eau se traduit par la mise en place d'une zonation des communautés le long du gradient amont aval. Ce gradient naturel est modifié en cas d'apports excessifs de nutriments. Ce changement de conditions se traduit alors par un changement de communauté.

La végétation aquatique, descripteur du fonctionnement des hydrosystèmes : réponse aux perturbations

Dans les hydrosystèmes fluviaux, les crues peuvent constituer des perturbations qui induisent des vitesses d'écoulement suffisantes pour provoquer l'érosion du substrat et l'arrachage des communautés végétales fixées, ou qui favorisent des dépôts de sables ou d'alluvions. Par des modifications géomorphologiques des chenaux, dont la pente, la granulométrie du substrat et le

Les contacts

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

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

c. UMR INRA-Agro-campus Rennes 985, Écologie et santé des écosystèmes, 65 rue de Saint Brieu, CS 84215, 35042 Rennes Cedex

degré de connectivité avec le cours principal, les crues engendrent une hétérogénéité spatiale des habitats au sein des zones humides, source de diversification des communautés et de leur dynamique (Klein *et al.*, 1995 ; Bornette *et al.*, 1998a ; Trémolières et Szwab, 2008), dans la mesure où elles modifient les capacités d'érosion par l'eau (Bornette et Amoros, 1996). Toutefois, les échanges avec les eaux souterraines interviennent également dans la définition et la diversité des communautés (Eglin *et al.*, 1997 ; Trémolières et Szwab, 2008), mais aussi dans leur organisation et leur dynamique (Trémolières *et al.*, 1993, 1994a ; Bornette *et al.*, 1998b). L'origine géomorphologique et la position de l'ancien chenal dans la plaine régissent en effet l'action des aquifères (nappe d'accompagnement de la rivière, ou nappe phréatique de versant) sur l'organisation et la dynamique des communautés végétales (Bornette *et al.*, 1998b). Plusieurs travaux ont ainsi pu démontrer qu'il était possible de déterminer, à partir de la caractérisation physico-chimique des eaux dans les zones humides et des phytocénoses induites, les aquifères qui les alimentent, leur pente et leur position altitudinale par rapport au lit de la rivière, mais aussi l'influence des eaux d'infiltration du fleuve (Trémolières *et al.*, 1993 ; 1994a ; Bornette *et al.*, 1996 ; Bornette et Arens, 2002). La chimie des eaux influence en effet fortement la composition floristique et la richesse spécifique des phytocénoses. L'influence fluviale par débordement et reflux peut favoriser la diversité spécifique si elle reste modérée, mais conduit à l'établissement de communautés polluo-tolérantes pauvres en espèces en cas de charge trophique trop élevée. Cette influence dépend donc de la charge trophique des cours d'eau considérés (Trémolières *et al.*, 1993, 1994a ; Bornette *et al.*, 2001). Les apports phréatiques, le plus souvent pauvres en sels nutritifs dans les zones inondables (grâce à l'épuration des eaux de débordement par le système sol-racine, Sanchez-Perez *et al.*, 1993 ; Sanchez-Perez et Trémolières, 1997), sont susceptibles de limiter le processus d'eutrophisation et modifient la composition floristique des phytocénoses (Trémolières *et al.*, 1993 ; Eglin *et al.*, 1997). De plus, l'alimentation des zones humides par les nappes phréatiques provenant d'aquifères de versant peut être suffisante pour arrêter les processus successionnels (Bornette *et al.*, 1994 a-b).

Par ailleurs, dans certaines zones, la fréquence et l'énergie des crues jouent également un rôle

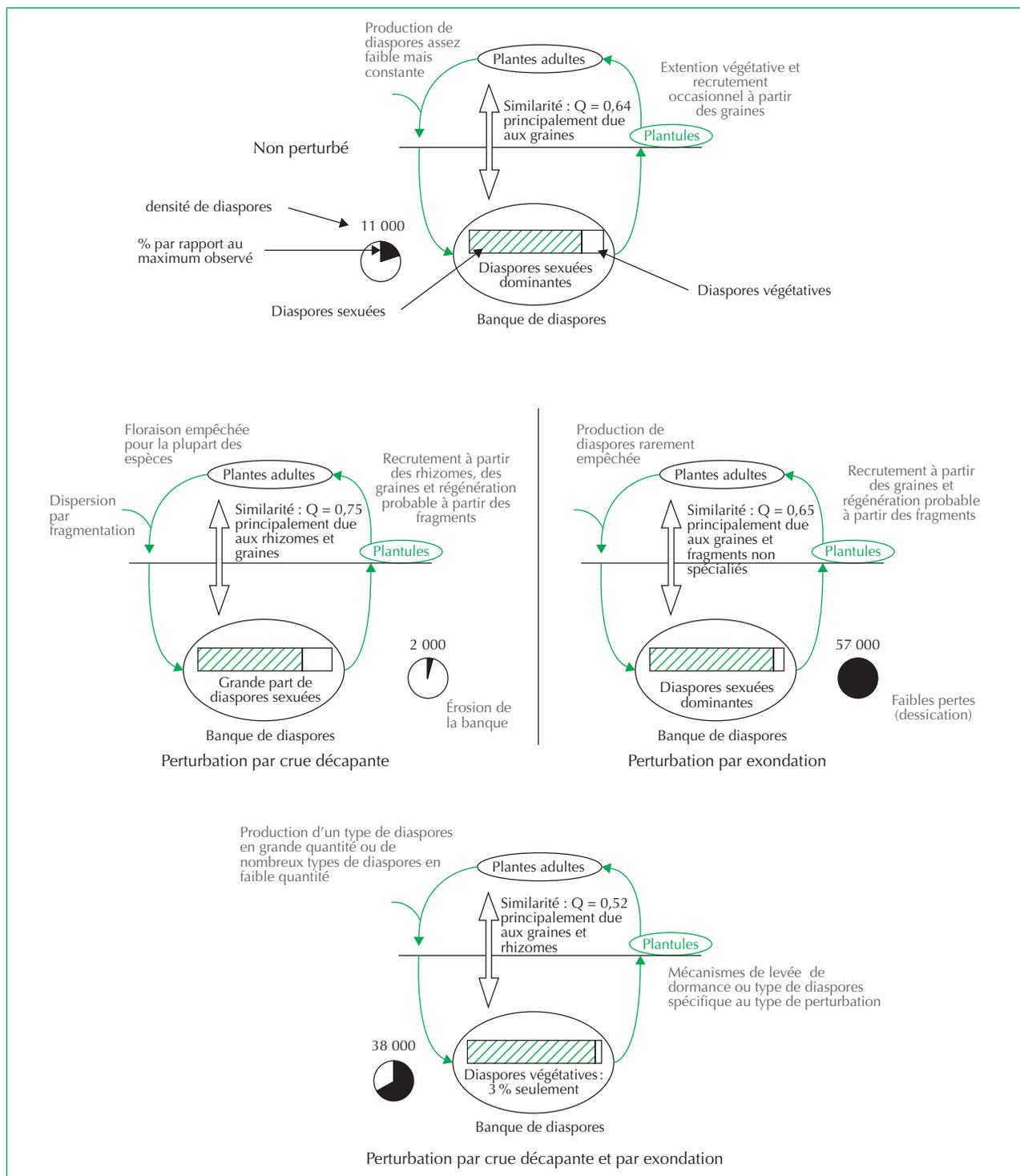
dans le ralentissement des processus successionnels, vérifiant ainsi l'hypothèse des perturbations moyennes (Bornette *et al.*, 1994c). Comme le prévoit cette théorie, cette stabilité s'accompagne d'une forte biodiversité au sein des communautés, organisées en mosaïque changeante, remaniée à chaque événement perturbant (Barrat-Segretain et Amoros, 1996 a-b). Il a été montré que les communautés des chenaux du Rhône sont plus diversifiées que celles du Rhin, résultat probablement lié à la dynamique des eaux de crue persistant dans l'hydrosystème rhodanien et arrêtée dans l'hydrosystème rhénan (Trémolières et Szwab, 2008).

Enfin, les effets du surcreusement des cours d'eau sur la connectivité entre les zones humides fluviales ont été abordés au travers d'un modèle de réponse des différents compartiments de la plaine alluviale à l'incision ou à l'exhaussement du cours actif (Bravard *et al.*, 1997), dont plusieurs hypothèses (augmentation du drainage des aquifères de versant par les zones humides, assèchement) ont été validées (Bornette et Heiler, 1994 ; Bornette *et al.*, 1996 ; Eglin *et al.*, 1997 ; Trémolières et Szwab, 2008).

Stratégies adaptatives face aux perturbations par des crues

Ces travaux débouchent logiquement sur la nécessité de prendre en compte les traits biologiques des espèces quand on veut établir des prédictions applicables à n'importe quel système fluvial, quel que soit le cortège floristique. Plusieurs études portant sur la régénération des communautés et la maintenance des espèces en milieux perturbés (Bornette *et al.*, 1994d ; Henry *et al.*, 1996) ont montré que l'imprévisibilité forte des perturbations hydrauliques défavorise la reproduction sexuée au profit de la reproduction végétative (fragmentation ou croissance clonale), même en cas de perturbation majeure (Combroux *et al.*, 2001, 2002).

Ainsi, des crues décapantes et/ou des exondations détruisent une partie des communautés végétales aquatiques. La comparaison de la banque de diaspores dans deux écosystèmes, l'un soumis à un régime de crue et l'autre à un régime de crue combiné à un régime d'exondation, a montré des différences significatives dans le contenu de la banque ainsi que dans les relations entre la banque et la végétation recolonisatrice (figure 1). La régénération d'une communauté soumise à



▲ Figure 1 – Effets probables des perturbations par crue décapante et par exondation (Combroux, 2002).

En noir : paramètres mesurés lors de cette étude : banque de diaspores, recouvrement de la végétation établie (toujours supérieure à 100 %) et similarité entre la banque de diaspores et la végétation établie.

En vert : paramètres non mesurés lors de cette étude.

En gris : hypothèses suggérées par les résultats de cette étude.

des crues décapantes semble reposer sur la multiplication végétative (fragments non spécialisés transportés par le courant ou rhizomes profondément ancrés) et, pour un faible nombre d'espèces, sur la reproduction sexuée.

Les communautés soumises à un régime de crue décapante diffèrent principalement des communautés soumises à un régime d'exondation par 1) une floraison impossible pour la majorité des espèces et la formation potentielle de diaspores par fragmentation pendant la perturbation vs. une production de diaspores moins affectée par la perturbation ; 2) un décapage d'une grande partie de la banque de diaspores vs. une faible conséquence de la perturbation sur la densité de la banque de diaspores ; enfin, 3) bien que non élucidés, les mécanismes de levée de dormance des diaspores dus à l'action de la perturbation sont probablement différents.

Dans le cas d'une communauté soumise à ces deux régimes de perturbations, deux stratégies principales sont sélectionnées :

- le type *Callitriche platycarpa*, rudéral, caractérisé par la production abondante d'un seul type de diaspores quelque soit le régime de contraintes (c'est-à-dire la possibilité de reproduction sous l'eau et en conditions émergées). La grande quantité de diaspores produite permet à certaines diaspores d'« échapper » au décapage de la perturbation par crue (persistance au niveau de refuges). Des mécanismes de levée de dormance permettent certainement une réponse très rapide de ces diaspores après la perturbation et la colonisation des espaces ainsi libérés ;

- le type *Potamogeton pusillus*, caractérisé par la production d'une large gamme de diaspores, chacune pouvant survivre à au moins un type de perturbation. Cette stratégie n'est profitable que si les végétaux peuvent se développer entre chaque perturbation.

De plus les crues participent activement à la dérive de diaspores et leur dispersion vers de nouveaux habitats (Cellot *et al.*, 1998 ; Combroux *et al.*, 2002).

Les stratégies adaptatives des espèces rares inféodées aux milieux perturbés (Greulich, 1998 ; Greulich et Bornette, 1999 ; Greulich *et al.*, 2000 a-b, 2001) ont été également analysées. Ces travaux ont permis de proposer des modèles prédictifs des stratégies adaptatives au sein des communautés végétales en milieu fluvial, qui

intègrent les paramètres structurants majeurs des perturbations (nature de la perturbation, intensité, fréquence ; Amoros et Bornette, 1999).

Ces modèles (Amoros et Bornette, 1999 ; Hupp et Bornette, 2003) proposent une gamme de stratégies adaptées à chaque régime de contrainte. Ainsi, lorsque le renouvellement des taches perturbées par les crues diminue en relation avec la diminution de l'intensité des perturbations, la part des processus autogéniques (compétition) dans la structuration et la dynamique des communautés augmente. Dans les situations les plus perturbées, une stratégie opportuniste devrait être favorisée par les espèces végétales. L'hypothèse du modèle est en particulier que les processus d'érosion altèrent les niches de régénération et décapent les banques de diaspores, impliquant dans les situations les plus extrêmes une recolonisation par des sources de diaspores exogènes (recolonisation dépendant de processus de résilience), tandis que des perturbations par dépôts devraient sélectionner des formes de croissance aptes à résister à ces dépôts. Ces prédictions ont été testées et en partie validées sur quarante-sept zones humides du Haut-Rhône, du Doubs et de l'Ain, et dix traits morphologiques et phénologiques documentés sur les trente-quatre espèces constituant le peuplement dominant des espèces végétales aquatiques (travaux de G. Bornette).

Végétation et contraintes physiques : effets des barrages

Les seuils et digues en cours d'eau

Les seuils et digues en petits cours d'eau se traduisent par des modifications des conditions d'écoulement tant à l'amont qu'à l'aval des ouvrages.

Ainsi, sur les rivières armoricaines comme le Scorff, les digues de moulins déterminent des patrons de répartition répétitifs (Hauray, 1982, 1995). À l'aval des digues, dans la zone de surverse ou à l'aval des canaux de fuite, les communautés de macrophytes rhéophiles, notamment les bryophytes sont dominantes. À l'inverse, à l'amont des digues, la végétation stagnophile domine, marquée par exemple par des nénuphars. Lorsqu'on examine la répartition du nénuphar jaune sur le cours principal du Scorff, on retrouve l'implantation des moulins : la distribution d'une plante traduit donc les activités humaines.

Mais ces digues jouent aussi un rôle d'écrêtement des crues. Ainsi, sur le Tarn en Lozère, l'implantation d'une base de loisirs, avec création d'une digue, a eu pour conséquence de favoriser l'extension d'une renoncule aquatique (*Ranunculus penicillatus* ssp. *pseudofluitans*), car les sédiments, antérieurement emportés par les crues hivernales, se sont trouvés stabilisés, favorisant le maintien de cette espèce d'une année sur l'autre et donc la progression des herbiers (Codhant et al., 1991).

Barrages hydro-électriques et végétation en cours d'eau de taille moyenne

L'effet des barrages sur les peuplements macrophytiques a été étudié sur trois sites armoricains (Bernez et Haury, 1996 ; Haury, 1996 ; Bernez, 1999 ; Bernez et al., 2002 et 2004 a-b). Il en ressort que les barrages modifient fortement la zonation longitudinale, en fonction des particularités de gestion des ouvrages, mais aussi du contexte géologique et géomorphologique qui prévaut au choix du site d'implantation (Bernez, 1999).

L'effet des éclusées occasionnelles se traduit par des modifications importantes des recouvrements, notamment d'algues filamenteuses, et par des modifications du cycle des espèces situées dans la zone perturbée (par exemple, un faucardage hydraulique des renoncules relançant leur croissance). Sur des populations de potamot pectiné, de myriophylle en épi et de cladophores, l'effet à moyen terme des éclusées du barrage de Rabodanges (Bernez et al., 2007) et d'une augmentation du débit réservé, s'est traduit d'abord par une réduction brutale des recouvrements des deux premiers macrophytes, puis une récupération progressive de leurs recouvrements ; en revanche, les cladophores ont bénéficié de l'augmentation du débit réservé avec des eaux chargées. À l'inverse, si le débit réservé est trop faible, une colonisation par les hélophytes intervient assez rapidement (photo 1).

La rupture de continuité se traduit par une augmentation de l'effet des affluents dans la zone à débit réservé (Haury et al., 1996 ; figure 2). Un suivi de vidange a toutefois permis de noter des colonisations vers l'aval d'espèces initialement uniquement présentes à l'amont du barrage (Bernez, 1999). La cicatrisation après ces opérations semble intervenir assez rapidement si le bouchon vaseux est restreint ou si les boues sont piégées et évacuées, ou bien s'il y a une restauration de cours d'eau.



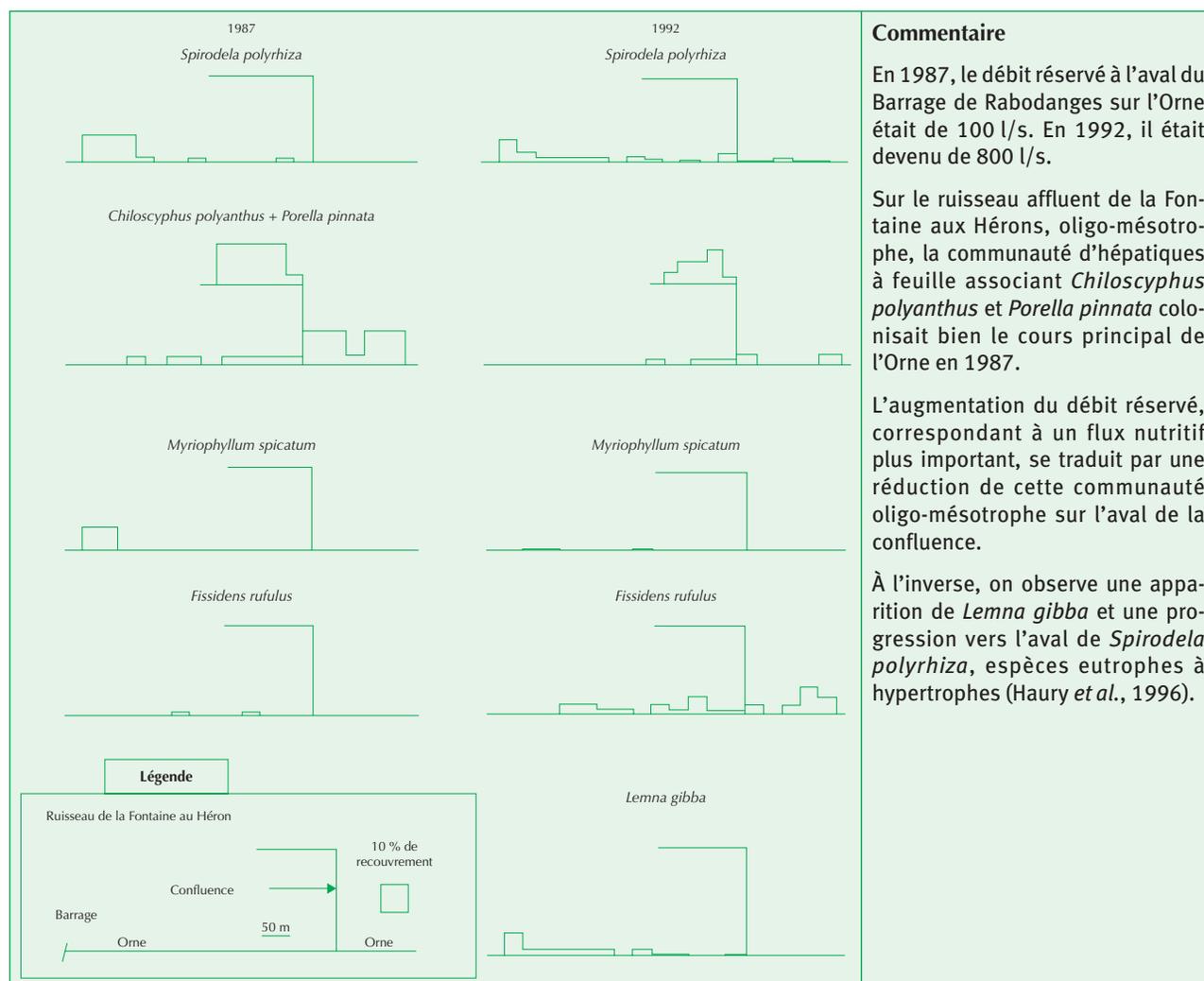
Enfin, les barrages étant susceptibles d'être vidangés, ou de subir des marnages importants, différentes communautés de macrophytes des berges peuvent apparaître sur les zones dégagées, en fonction de la banque de graines conservée dans les sédiments (Bernez et al., 1995). On peut ainsi voir apparaître des espèces relativement rares et strictement inféodées à ces zones basses autour des eaux stagnantes, réservoirs ou étangs, comme la limoselle aquatique, le souchet brun, le scirpe ovoïde...

▲ Photo 1 – Effet d'un faible débit à l'aval des barrages dans un lit désormais surdimensionné : envahissement par des hélophytes (oenanthe et faux-roseau) à l'aval du barrage de Rophémel (Côtes-d'Armor) – Photo : Jacques Haury.

Effets des grands barrages sur les macrophytes

Pour les grands cours d'eau, l'effet de discontinuité due aux grands barrages quant à des différences de colonisation par les macrophytes n'est pas évident (Breugnot et al., 2003, 2004). En effet, la végétation est relativement homogène dans ce type de cours d'eau.

Toutefois, des herbiers de grande taille peuvent se développer localement à la faveur des conditions locales créées par les barrages, en particulier en relation avec la régulation des débits qui réduit les remaniements des sédiments pouvant se produire lors de crues très importantes : un colmatage des sédiments grossiers par des particules fines se produit et facilite l'installation et le maintien de ces macrophytes. C'est le cas de l'herbier d'Argentat, sur la Dordogne, qui a suscité des travaux relativement anciens, en raison des problèmes de gestion induits par le fort développement de *Ranunculus fluitans* (Decamps et Capblancq, 1980). Cet herbier



▲ Figure 2 – Différences de distributions spécifiques au « nœud de Rabodanges » (1987-1992).

est d'autant plus développé que les sédiments accumulés à l'aval du barrage ne sont plus du tout évacués par les crues. Il semble, en outre, que le barrage renvoie une eau plus froide qui favorise l'herbier.

Sur le bassin versant du Lot, l'herbier de renoncules d'Entraygues sur Truyère se développe sur la Truyère à l'aval immédiat du barrage EDF¹ de Cambeyrac sur environ six hectares. Depuis les années soixante, il a été considéré comme une nuisance par la commune. Des expérimentations de régulation de cet herbier ont été réalisées en 2002 (Rebillard *et al.*, 2003), l'une consistant en un arrachage des plantes, l'autre en un remaniement des sédiments jusqu'à une profondeur de

50 cm pour déraciner les renoncules et remettre les fractions fines des sédiments en suspension. Un lâcher d'eau nocturne d'une heure à partir du barrage EDF de Cambeyrac a également été réalisé immédiatement après ces travaux pour tenter d'éliminer ces sédiments fins. Les suivis ultérieurs ont montré une recolonisation relativement rapide en trois ans, mais les observations réalisées confirment la relation nette entre la stabilité et le colmatage des sédiments et cette prolifération végétale.

La restauration d'un système de crues dans ces grands cours d'eau aménagés pourrait donc favoriser la réduction de ces développements végétaux.

1. Électricité de France.

Il semble donc bien que le « *Serial Discontinuity Concept* » de Ward et Stanford (1985, in : Bernez, 1999) se décline de façon particulière dans les grands cours d'eau et pour le compartiment des macrophytes : peu d'effet strict de discontinuité de colonisation, mais des modifications d'écoulement, voire de chimie de l'eau, entraînant des proliférations locales de macrophytes.

Végétation et pollutions chimiques : acidification, trophie

Des activités anthropiques peuvent modifier le milieu, notamment la composition chimique des eaux, et par conséquent la composition naturelle et structurelle des communautés de macrophytes. Ces apports anthropiques concernent des polluants organiques et minéraux que sont :

- les rejets domestiques, fréquents à l'aval des stations d'épuration (Mériaux et Gehu, 1979 ; Thiébaud et Muller, 1998) ;
- les fertilisations agricoles et l'occupation du sol, qui déterminent une eutrophisation préoccupante dans certaines régions, comme en Bretagne (Daniel, 1998 ; Bernez, 1999) ;
- la pisciculture intensive, avec comme conséquences pour le milieu récepteur des rejets d'ammonium et de matières en suspension ainsi que de faibles teneurs en oxygène dissous (Trémolières *et al.*, 1994b ; Daniel et Haury, 1995 ; Thiébaud et Muller, 1998 ; Daniel, 1998 ; Adam, 2000).

La conjonction de la pollution atmosphérique, de la présence de substratum acide et de pratiques sylvicoles inadaptées (enrésinement) peut conduire à une acidification des sols et des cours d'eau, entraînant une modification de la composition floristique et une érosion de la diversité notamment des macro-invertébrés (Thiébaud *et al.*, 1998). La pollution par les xénobiotiques, notamment par les métaux lourds, élimine les végétaux polluo-sensibles et/ou provoque une accumulation des métaux dans les parois cellulaires et les vacuoles, notamment chez les bryophytes et les lichens. Cela permet de les utiliser également à des fins de bio-indication de la contamination métallique (Roeck *et al.*, 1993 ; Chatenet et Botineau, 2001) ou comme bio-accumulateurs (Mouvet et Claveri, 1999). Les herbicides peuvent provoquer des symptômes de phytotoxicité (Giovanni et Haury, 1995).

Les végétaux aquatiques intègrent ces modifications et altérations du milieu. Les communautés

végétales répondent aux conditions environnementales naturelles et anthropiques par des changements de composition, de richesse et d'abondance des espèces. De nombreux travaux phytosociologiques mettent en évidence les relations entre la teneur en nutriments et la distribution des phytocénoses dans les eaux courantes (Mériaux et Gehu, 1979 ; Carbiener et Kapp, 1981 ; Carbiener et Ortscheit, 1987 ; Haury, 1985 ; Haury et Muller, 1991 ; Trémolières *et al.*, 1993 ; Haury *et al.*, 1995). Des échelles de bio-indication fondées sur des assemblages de macrophytes et sur la réponse des communautés végétales à l'eutrophisation ont été proposées (Carbiener *et al.*, 1990 ; Eglin et Robach, 1992 ; Robach *et al.*, 1996 ; Muller, 1990 ; Thiébaud et Muller, 1999). Elles représentent une séquence de référence dans des types d'eau définis par leurs caractéristiques lithologiques et chimiques, dans des contextes physiques déterminés.

Des échelles de bio-indication de l'eutrophisation en eau courante

SÉQUENCE DE COMMUNAUTÉS

DANS DES EAUX FAIBLEMENT MINÉRALISÉES

Une échelle de bio-indication de l'eutrophisation basée sur quatre groupements végétaux aquatiques, notés A à D, a été définie dans des ruisseaux du bassin versant de la Haute-Moder dans les Vosges du Nord (tableau 1 ; Thiébaud et Muller, 1995 ; Thiébaud, 1997, Thiébaud et Muller, 1999).

La composition floristique des ruisseaux des Vosges du Nord varie entre l'amont et l'aval. Les têtes de bassin versant de type A et B sont en général peu minéralisées, faiblement acides, oligotrophes à mésotrophes, alors que les stations aval de type C et D sont davantage minéralisées, plus proches de la neutralité et méso-eutrophes à hypertrophes.

SÉQUENCE DE COMMUNAUTÉS DANS LES EAUX MINÉRALISÉES ALCALINES

Carbiener et Ortscheit (1987), Carbiener *et al.* (1990), Carbiener *et al.* (1995), Robach *et al.* (1996) ont établi, à partir des phytocénoses des rivières phréatiques de la plaine d'Alsace, une séquence de groupements végétaux, déterminés par les phosphates et l'azote ammoniacal, allant de l'oligotrophe A au plus eutrophe F (tableau 2).

▼ Tableau 1 – Échelle de bio-indication du niveau d'eutrophisation des cours d'eau des Vosges du Nord : associations végétales et qualité de l'eau (P-PO₄³⁻, N-NH₄⁺)², d'après Thiébaud et Muller (1999).

2. Phosphates et azote ammoniacal.

Espèces caractéristiques ou dominantes	Échelons	Sous association (classification phytosociologique)	Niveaux de trophie	N-NH ₄ ⁺ (µg/l)		P-PO ₄ ³⁻ (µg/l)	
				Mean	Std	Mean	Std
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	A	<i>Hyperico-Potamogetonetum polygonifoli</i>	Oligotrophe	43	13	20	26
<i>P. polygonifolius</i> <i>Ranunculus peltatus</i> <i>Callitriche hamulata</i> <i>Callitriche platycarpa</i>	B	<i>Callitrichetumhamulatae</i> sous association à <i>P. polygonifolius</i>	Oligo-mésotrophe	49	14	22	11
<i>C. hamulata</i> <i>E. canadensis</i> <i>Oenanthe fluviatilis</i> , <i>Myriophyllum alterniflorum</i> <i>Potamogeton alpinus</i>	C	<i>Callitrichetumhamulatae</i> typicum	Mésotrophe	86	35	53	19
<i>C. hamulata</i> <i>C. obtusangula</i>	D	<i>Callitrichetum obtusangulae</i>	Eutrophe	170	109	139	46

▼ Tableau 2 – Échelle de bio-indication du niveau d'eutrophisation des cours d'eau phréatiques de la plaine d'Alsace : associations végétales et qualité de l'eau (P-PO₄³⁻, N-NH₄⁺), d'après Robach *et al.*, 1996.

Espèces caractéristiques ou dominantes	Échelons	Syntaxons (classification phytosociologique)	Niveaux de trophie	N-NH ₄ ⁺ (µg/l)		P-PO ₄ ³⁻ (µg/l)	
				Mean	Std	Mean	Std
<i>Potamogeton coloratus</i>	A	<i>Potamogetonetum colorati</i>	Oligotrophe strict	14	7,3	7	1,7
<i>Berula erecta</i>	B		Oligo-mésotrophe	22	13,8	13	5,5
<i>Callitriche obtusangula</i> <i>Berula erecta</i> <i>Elodea canadensis</i>	C	<i>Callitrichetum obtusangulae</i>	Mésotrophe	45	27,8	15	6,8
<i>Zannichellia palustris</i> <i>Groenlandia densa</i> <i>Nasturtium officinale</i>	D	<i>Zannichellio-Potamogetonetum densae</i>	Mésoeutrophe	34	31,3	29	23,6
<i>Oenanthe fluviatilis</i> (rare) <i>Ceratophyllum demersum</i> <i>Ranunculus fluitans</i>	E	<i>Ranunculetum fluitantis</i>	Eutrophe	61	40	40	33
<i>Potamogeton. nodosus</i> <i>P. lucens</i> <i>P. pectinatus</i>	F	<i>Potamogetonetum pectinati</i>	Hypertrophe Méso-saprobe	255	107	191	116

Dans une rivière non perturbée par des apports d'origine anthropique, la séquence normale serait, d'amont à l'aval, A, B, C, (D). Cet agencement longitudinal des associations végétales caractérise la lente et progressive eutrophisation naturelle de la rivière (Carbiener et Kapp, 1981 ; Carbiener *et al.*, 1995). Une eutrophisation plus importante est liée à des rejets dus à des activités humaines. Dans certains cas, les phénomènes d'auto-épuration et d'apport d'eau souterraine dans les ruisseaux peuvent conduire à une amélioration de la qualité de l'eau se traduisant par la séquence inversée « C*B » (Muller, 1990 ; Thiébaud et Muller, 1998) voire « C*B*A » (Trémolières *et al.*, 1994b), avec des processus d'oligotrophisation qui ont par exemple été décrits par Ortscheit *et al.* (1982).

VARIATION DE LA SÉQUENCE D'EUTROPHISATION EN FONCTION DU DEGRÉ DE MINÉRALISATION DES EAUX

Une comparaison entre les deux séquences de bio-indication a permis de préciser l'écologie de quelques espèces (Robach *et al.*, 1996). *Callitriche obtusangula*, *Potamogeton berchtoldii*, *Oenanthe fluviatilis*, *Sparganium emersum*, *Elodea canadensis*, *E. nuttallii*, *Potamogeton crispus*, avec le bryophyte *Fontinalis antipyretica*, sont des hydrophytes communs aux eaux calcaires et aux eaux acides. Les deux séquences présentent un gradient trophique différent avec des gammes plus grandes pour les eaux acides.

Le type A calcaire correspond à des eaux oligotrophes alors que le groupement végétal A de la séquence acide se développe dans des eaux oligotrophes à mésotrophes. Les espèces inféodées aux eaux mésotrophes à eutrophes des deux séquences (*Elodea canadensis*, *E. nuttallii*, *Oenanthe fluviatilis*, *Potamogeton crispus*...) montrent d'une manière générale une similitude de comportement vis-à-vis de la trophie dans les deux séquences, avec quelques variations d'optimum pour *Oenanthe fluviatilis* et *Callitriche obtusangula*. Le spectre écologique de deux espèces d'élodée est différent dans les deux secteurs étudiés (Thiébaud *et al.*, 1997). Alors que *Elodea nuttallii* pousse dans des eaux plutôt eutrophes en milieu calcaire, elle peut se développer dans des eaux oligotrophes dans les cours d'eau peu minéralisés. Toutefois, son optimum de développement se trouve dans les eaux mésotrophes à eutrophes sur substratum gréseux. Les espèces indicatrices des eaux les plus eutrophisées D et E de la séquence carbonatée (*Zannichellia palustris*, *Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus fluitans*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*) manquent totalement dans les échelons correspondants des eaux peu minéralisées.

Échelle de bio-indication de l'acidification

Dès la fin des années quatre-vingt, l'acidification des cours d'eau vosgiens était reliée aux pluies

	Groupe	Aluminium µg/l	Ions calcium mg/l	pH
<i>Dicranella heteromella</i> <i>Marsupella emarginata</i> <i>Jungermannia sphaerocarpa</i>	I	428-798	1,3-1,8	4,6-5,2
<i>Marsupella emarginata</i> <i>Jungermannia sphaerocarpa</i> <i>Sphagnum auriculatum</i>	II	458-881	1,4-2,3	4,9-5,8
<i>Rhynchostegium riparioides</i> <i>Chyloscyphus polyanthos</i> <i>Rhizomnium.punctatum</i>	III	114-177	2,3-2,5	5,3-5,5
<i>Rhynchostegium riparioides</i> <i>Dichodontium. pelucidum</i>	IV	90-165	3,0-3,6	5,8-6,1
<i>Rhynchostegium riparioides</i> <i>Chyloscyphus polyanthos</i> <i>Thamnobryum. alopecurum</i> <i>Dichodontium. pelucidum</i>	V	49-122	4,2-8,5	6,3-6,9

◀ Tableau 3 – Échelle de bio-indication de l'acidification par les bryophytes dans les cours d'eau montagnards : exemple du massif du Donon (d'après Thiébaud *et al.*, 1998).

acides (Massabuau *et al.*, 1987 ; Probst *et al.*, 1990). Dans le nord du massif vosgien, quelques ruisseaux sont acides au niveau de leurs sources (Thiébaud *et al.*, 1995 ; Thiébaud, 1997). L'acidification anthropique des eaux se traduit par la disparition des espèces acido-sensibles telles *Potamogeton polygonifolius* et expliquerait en partie la régression des sites à *Myriophyllum alterniflorum* (Thiébaud, 1997). Des études menées en 1995 sur cinq cents stations du massif du Donon et des Hautes-Vosges montrent que plus de 50 % des ruisseaux présentent un pH inférieur à 5,5 (cours d'eau fortement acidifié). Parmi ceux-ci, 15 % sont caractérisés par un pH inférieur à 4,8 (Guérold *et al.*, 1997). Ces cours d'eau montagnards sont caractérisés par des communautés bryophytiques. Aussi, une échelle de bio-indication par les bryophytes aquatiques du degré d'acidification, à cinq échelons, a pu être mise en évidence dans le massif du Donon (Thiébaud *et al.*, 1998), l'acidification se traduisant par une baisse du pH et une augmentation des protons, du relargage de l'aluminium et une perte en minéraux tels que le calcium et le magnésium.

Conclusion

La chimie de l'eau modifie la composition et l'abondance floristique des communautés. Les altérations physico-chimiques des cours d'eau se traduisent par des modifications de la séquence de végétation observée naturellement dans le gradient amont aval d'un cours d'eau. En revanche, la perturbation, vue comme un événement court et imprévisible, entraîne une destruction souvent totale, parfois partielle de la végétation, et des changements dans les stratégies développées par les espèces telles que leur capacité de régénération qui diffère en fonction des types de perturbation (crues décapantes et/ou exondations, par exemple). Perturbations et contraintes participent à la structure et à la dynamique des communautés.

Dans le cadre des restaurations de bras morts de rivières et de grands fleuves, il devient nécessaire d'analyser la dynamique de recolonisation des communautés, tant en termes de stratégies des espèces (traits biologiques et/ou fonctionnels) qu'en potentialités existantes *via* les banques de graines ou les banques en dérive. □

Résumé

Dans les milieux aquatiques, des perturbations peuvent être des crues qui induisent des vitesses d'écoulement suffisantes pour provoquer l'érosion du substrat et l'arrachage des communautés végétales fixées, ou qui favorisent des dépôts d'alluvions. Elles créent ainsi une hétérogénéité des habitats qui se traduit par une grande diversité de communautés végétales dont la composition est liée à la variabilité de l'intensité des échanges hydrologiques, à la qualité et à l'origine des eaux. Les espèces développent des stratégies adaptées à ces fluctuations des niveaux d'eau d'intensité et de fréquence variables. Dans les cours d'eau non soumis aux crues, les communautés végétales qui s'y développent s'organisent en séquence de végétation selon un gradient naturel du niveau trophique amont-aval. Des altérations physiques (modifications morphologiques du lit, discontinuité créée par les barrages) ou chimiques modifient voire détruisent cette séquence. On montre que les communautés végétales peuvent être des descripteurs du fonctionnement hydrologique du cours d'eau et/ou des bio-indicateurs des altérations physico-chimiques.

Abstract

In aquatic environments, disturbances can be floods which induce the flow velocities sufficient to cause erosion of the substrate and the uprooting of plant communities, or that promote alluvial deposits. Thus they create heterogeneity of habitats which results in a wide variety of plant communities whose composition is related to the variability of the intensity of exchanges hydrological, quality and origin of waters. The species develop strategies adapted to the fluctuating water levels with variable intensity and frequency.

In rivers not subject to flooding, plant communities that are expanding are organized as a sequence of vegetation according to a gradient of natural trophic level upstream downstream. Physical or chemical impairments (morphological changes in the bed, hydroelectric impoundment) change or even destroy this sequence. It shows that plant communities may be descriptors of hydrological functioning of the watercourse and / or biondicators of physical or chemical impairments.

Bibliographie

- ADAM, B., 2000, Macrophytes et piscicultures – Comparaison de méthodes de mise en évidence de pollutions ponctuelles : biomasses, composition chimique des végétaux, indices français et anglais, mémoire de DESS Ingénierie des hydrosystèmes continentaux en Europe, Université de Tours, 80 p.
- AMOROS, C., BORNETTE, G., 1999, Antagonist and cumulative effects of connectivity : a predictive model based on aquatic vegetation in riverine wetlands, *Archiv Hydrobiol*, supplément n° 115 (3), p. 311-327.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., AMOROS, C., 1996a, Recovery of riverine vegetation after experimental disturbance : a field test of the Patch Dynamics Concept, *Hydrobiologia*, n° 321, p. 53-68.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., AMOROS, C., 1996b, Recolonization of cleared patches by riverine macrophytes : investigation on the border effect, *J. Veg. Sci.*, n° 7, p. 769-776.
- 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.
- BERNEZ, I., CHICOUENE, D., HAURY, J., 1995, Étude préliminaire du potentiel semencier des sédiments de la retenue EDF de Rophémel (Côtes d'Armor), in : *16^e Conf. Int. COLUMA – Ann. ANPP*, Reims, 6-8 décembre 1995, n° III, p. 1375-1382.
- BERNEZ, I., CHICOUÈNE, D., HAURY, J., 2007, Changes of *Potamogeton pectinatus* clumps under variable artificially flooded river water regimes, *Belgian Journal of Botany*, n° 140 (1), p. 51-59.
- BERNEZ, I. et al., 2004a, Bioindication using vegetation of three regulated rivers under agro-industrial pressure in Western France, *Annali di Botanica (di Napoli)*, Nuova Serie, IV, p. 9-18.
- BERNEZ, I., et al., 2004b, Combined effects of environmental factors and regulation on macrophyte vegetation along three rivers in Western France, *River Research and Applications*, n° 20, p. 43-59.
- BERNEZ, I., HAURY, J., 1996, Downstream effects of hydroelectric impoundment on river macrophyte communities, in : *Ecohydraulics 2000 Québec*, LECLERC, M., CAPRA, H., VALENTIN, S., BOUDREAU, A., COTÉ, Y.(eds.), INRS-Eau Québec, p. 13-24.
- BERNEZ, I., HAURY, J., FERREIRA, M.-T., 2002, Downstream effects of a hydroelectric reservoir on aquatic plant assemblages, Research Article, Proc. 2nd Symp. European Freshwater Systems, *The Scientific World Journal*, n° 2, p. 740-750.
- BORNETTE, G., AMOROS, C., 1996, Disturbance regimes and vegetation dynamics : role of floods in riverine wetlands, *J. Veg. Sci.*, n° 7, p. 615-622.
- BORNETTE, G., AMOROS, C., CHESSEL, D., 1994a, Effect of allogenic processes on successional rates in former river channels, *J. Veg. Sci.*, n° 5, p. 237-246.
- BORNETTE, G., AMOROS, C., COLLILIEUX, G., 1994b, Role of seepage supply in the aquatic vegetation dynamics in former river channels : prediction testing using a hydroelectric construction, *Environmental Management*, n° 18, p. 223-234.
- BORNETTE, G., AMOROS, C., CASTELLA, C., BEFFY, J.-L., 1994c, Succession and fluctuation in the aquatic vegetation of two former Rhône River channels, *Vegetatio*, n°110, p. 171-184.
- BORNETTE, G., HENRY, C., BARRAT, M.-H., AMOROS, C., 1994d, Theoretical habitat templates, species traits and species richness: aquatic macrophytes in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* n°31, p. 487-505.
- BORNETTE, G., AMOROS, C., LAMOUREUX, N., 1998^a, Aquatic plant diversity in riverine wetlands : the role of connectivity, *Freshwater Biology*, n° 39, p. 267-283.
- BORNETTE, G. et al., 1998^b, Ecological complexity of wetlands within a river landscape, *Biological Conservation*, n° 85, p. 35-45.
- BORNETTE, G., AMOROS, C., ROSTAN, J.-C., 1996, River incision and decennial vegetation dynamics in cut-off channels, *Aquatic Sciences*, n° 58 (1), p. 31-51.

- BORNETTE, G., ARENS, M.-F., 2002, Charophyte communities in cut-off channels : the role of river connectivity, *Aquat Bot*, n° 1560, p. 1-14.
- BORNETTE, G., HEILER, G., 1994, Environmental and biological responses of former channels to river incision : a diachronic study on the Upper Rhône River, *Regulated Rivers, Research and Management*, n° 9, p. 79-92.
- BORNETTE, G., PIEGAY, H., CITTERIO, A., AMOROS, C., GODREAU, V., 2001, Aquatic plant diversity in 4 river floodplains: a comparison at two hierarchical levels, *Biodiversity and Conservation*, n° 10, p. 1683-1701.
- BRAVARD, J.-P., AMOROS, C., PAUTOU, G., BORNETTE, G., BOURNAUD, M., CREUZÉ DES CHÂTELLIERS, M., GIBERT, J., PEIRY, J.-L., PERRIN, F., TACHET, H., 1997, Stream incision in Southeast France: morphological phenomena and impacts upon biocenoses. *Regulated Rivers*, n°13, p. 75-90.
- BREUGNOT, E. *et al.*, 2003, Impact des discontinuités sur la dynamique des peuplements de macrophytes en grands cours d'eau. Application à l'hydrosystème Adour-Garonne, in : *Barrages et Développement Durable en France, Actes du Colloque Technique*, Comité français des grands barrages et ministère de l'Écologie et du Développement durable, Paris, 18 novembre 2003, p. 229-249, Cemagref Éditions, 317 p.
- BREUGNOT, E. *et al.*, 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.
- CARBIENER, R., KAPP, E., 1981, La végétation à *Potamogeton coloratus* à Vahl. Phytocénose oligotrophe très menacée des rivières phréatiques du Ried d'Alsace, *Ber. Int. Ver. Vegetationsk. Gefährdete Vegetation und ihre Erhaltung*, Cramer, Vaduz, p. 585-600.
- CARBIENER, R., MULLER, S., TRÉMOLIÈRES, M., 1995, Végétation des eaux courantes et qualité des eaux : une thèse, des débats, une perspective, *Acta Botanica Gallica*, n° 142 (6), p. 489-532.
- CARBIENER, R., ORTSCHHEIT, A., 1987, Wasserpflanzengesellschaften als Hilfe zur Qualitätsüberwachung eines des größten Grundwasservorkommen Europas (Oberrheinebene), in : *Proceed. Intern. Symp., Tokyo*, p. 283-312.
- CARBIENER, R., TREMOLIERES, M., MERCIER, J.-L., ORTSCHHEIT, A., 1990, Aquatic macrophyte communities as bio-indicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace), *Vegetatio*, n°86, p.71-88.
- CELLOT, B., MOUILLOT, F., HENRY, C.-P., 1998, Flood drift and propagule bank of aquatic macrophytes in a riverine wetland, *J. Veg. Sci.*, n° 9, p. 631-640.
- CHATENET, P., BOTINEAU, M., 2001, Utilisation des lichens dans la mise en évidence des éléments-traces présents dans les cours d'eau, *Cryptogamie, Bryol.*, n° 22 (3), p. 225-237.
- CODHANT, H. *et al.*, 1991, *Les macrophytes aquatiques bioindicateurs de la qualité des eaux courantes – Département de la Lozère*, rapport interne Cemagref-INRA-Conseil général de Lozère, 146 p.
- COMBROUX, I., 2002, *Influence de la nature et de la fréquence des perturbations sur les banques de diaspores dans les communautés végétales aquatiques*, thèse Université Claude Bernard, Lyon 1, France, 189 p.
- 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., BORNETTE, G., WILLBY, N., AMOROS, C., 2001, Regenerative strategies of aquatic macrophytes in flood disturbed habitats: the role of the propagule bank, *Archiv Hydrobiol*, 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.
- DANIEL, H., HAURY, J., 1995, Effects of fish farms on phytocenoses in acidic rivers, *Acta Botanica Gallica*, n° 142 (6), p. 639-650.
- DÉCAMPS, H., CAPBLANCQ, J., 1980, *Recherches sur le bassin Lot-Dordogne et l'herbier d'Argentat*, 2 volumes, Min. Environ. Cadre Vie, Com. Faune-Flore, Contr. 8046, Neuilly-sur-Seine, 94 p.

- DENSLow, J.-S., 1980, Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes, *Oecologia*, n° 46, p. 18-21.
- 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*, thèse de doctorat, Université de Strasbourg, 342 p.
- EGLIN, I., ROBACH, F., TRÉMOLIÈRES, M., 1997, Macrophyte biological methods used in the study of exchange between the Rhine river and the groundwater, *Water Research*, n° 31 (3), p. 503-514.
- GIOVANNI, R., HAURY, J., 1995, Pesticides et milieu aquatique, in : *Colloque Qualité des eaux et produits phytosanitaires : du diagnostic à l'action. Bilan de 5 années d'études et propositions de la CORPEP en Bretagne*, Bretagne Eau Pure, Rennes, 27 novembre 1995, p. 57-70.
- 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., 1998, *Compétition, Perturbations et productivité potentielle dans la définition de l'habitat d'espèces rares : étude expérimentale du macrophyte aquatique Luronium natans (L.) Rafin*, thèse, Université Lyon I, 144 p.
- 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.
- GREULICH, S. et al., 2000a, Fundamental and realized niche of a rare species : an experiment on establishment of *Luronium natans* L., *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.
- GRIME, J.-P., 1979, *Plant strategies and vegetation processes*, John Wiley & Sons, New York, 222 p.
- GUÉROLD, F. et al., 1997, *Évaluation de l'état d'acidification des cours d'eau du département des Vosges*, conseil général des Vosges, convention n° 14/95 C, 55 p.
- HAURY, J., 1982, Quelques méthodes d'étude de la végétation macrophytique en écosystème dulçaquicole courant – Application au réseau hydrographique du Scorff – Bretagne, *Sciences Agronomiques Rennes*, 1982-2, p. 17-33.
- HAURY, J., 1985, *Étude écologique des macrophytes du Scorff (Bretagne Sud)*, thèse de doctorat, Rennes I, 240 p.
- HAURY, J., 1995, Patterns of macrophyte distribution within a Breton brook compared to other study scales, *Landscape and Urban Planning*, n° 30, p. 239-248.
- HAURY, J., 1996, *Macrophytes des cours d'eau : bioindication et habitat piscicole*, thèse habilitation à diriger des recherches, Université de Rennes I, 3 volumes, 99 p.
- 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. (ed.), Rennes, 8-11 juillet 1996, Colloque INRA 79, p. 283-290.
- HAURY, J., MULLER, S., 1991, Variations écologiques et chorologiques de la végétation macrophytique des rivières acides du Massif armoricain et des Vosges du Nord (France), *Revue des Sciences de l'eau*, n° 4, p. 463-482.
- HAURY, J., THIEBAUT, G., MULLER, S., 1995, Les groupements rhéophiles des rivières acides du Massif armoricain, des Vosges du Nord et de Lozère- Position dans le contexte Ouest-Européen, in : *37th IAVS Symposium Large area vegetation surveys*, 19-23 September, Bailleul, France, Colloques Internationaux de Phytosociologie, p. 145-168.
- HENRY, C.-P., AMOROS, C., BORNETTE, G., 1996, Species traits and recolonization processes after flood disturbance in riverine macrophytes, *Vegetatio*, n° 122, p. 13-27.
- HUPP, C., BORNETTE, G., 2003, Vegetation and fluvial processes and forms in temperate areas, in : *Tools in fluvial geomorphology*, KONDOLF, G.-M., PIÉGAY, H., J. Wiley & Sons, Chichester, England, p. 269-288.

- KLEIN, J.-P., ROBACH, F., VANDERPOORTEN, A., TRÉMOLIÈRES, M., 1995, Spatio-temporal aquatic vegetation pattern in the former channels according to the date of isolation, *Acta Botanica Gallica*, n° 142 (6), p. 601-616.
- MASSABUAU, J.-C., FRITZ, B., BURTIN, B., 1987, Mise en évidence de ruisseaux acides (pH < 5) dans les Vosges, *C. R. Acad. Sci. Paris*, n° 305, p. 121-124.
- MÉRIAUX, J.-L., GÉHU, J.-M., 1979, Réactions des groupements aquatiques et subaquatiques aux changements de l'environnement, *Epharmonie 1979*, Tüxen, Cramer in der A.R Gantner Verlag Kommanditgesellschaft, p. 121-142.
- MOUVET, C., CLAVERI, B., 1999, Localization of copper accumulated in *Rhynchostegium riparioides* using sequential chemical extraction, *Aquatic Botany*, n° 63, p. 1-10.
- MULLER, S., 1990, Une séquence de groupements végétaux bioindicateurs d'eutrophisation croissante des cours d'eau faiblement minéralisés des Basses Vosges gréseuses du Nord, *C R. Acad. Sci. Paris*, n° 310, p. 509-514.
- ORTSCHEIT, A., JAEGER, P., CARBIENER, R., KAPP, E., 1982, Les modifications des eaux et de la végétation aquatique du Waldrhein consécutives à la mise en place de l'ouvrage hydroélectrique de Gamsheim au nord de Strasbourg, in : J.J. Symoens, S.S. Hooper & P. Compère eds. *Studies on aquatic vascular plants*, Royal Botanical Society of Belgium Brussels, p. 277-283.
- PICKETT, S.T.A., WHITE, P.S., 1985, Patch dynamics : a synthesis, in : *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, PICKETT, S.-T.-A., WHITE, P.S. (eds.), Academic Press Inc, Orlando, p. 371-384.
- PICKETT, S.-T.-A., KOLASA, J., ARMESTO, J.-J., COLLINS, S.-L., 1989, The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels, *Oikos*, n°54, p.129-136.
- PROBST, A., et al., 1990, Acidification des eaux de surface sous l'influence des précipitations acides : Rôle de la végétation et du substratum, conséquences pour les populations de truites. Le cas des ruisseaux des Vosges, *C R. Acad. Sci. Paris*, n° 311, p. 405-411.
- REBILLARD, J.-P., ROIGNANT, F., FERRONI, J.-M., DUTARTRE, A., 2003, Travaux expérimentaux sur l'herbier de renoncules aquatiques d'Entraygues-sur-Truyère, *Adour Garonne*, n° 86, 6 p.
- ROBACH, F., THIEBAUT, G., TREMOLIERES, 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*, n° 340, p.67-76.
- ROECK, U., TREMOLIERES, M., EXINGER, A., CARBIENER, R., 1993, Le transfert du mercure utilisé comme descripteur de fonctionnement hydrologique (échange cours d'eau-nappe) dans la plaine du Rhin supérieur en Alsace: impact des aménagements, *Annls Limnol.*, n°29 (3-4), p.339-353.
- SANCHEZ-PÉREZ, J.-M., TRÉMOLIÈRES, M., 1997, Groundwater nutrient levels in the Rhine alluvial forest ecosystems depending on the hydrological regime and the soil texture, *Global Ecology and Biogeography Letters*, n° 6, p. 211-217.
- SANCHEZ-PÉREZ, J.-M. et al., 1993, Nutrient content in alluvial soils submitted to flooding in the Rhine alluvial deciduous forest, *Acta Oecol*, n° 14 (3), p. 371-387.
- SOUSA, W.-P., 1984, The role of disturbance in natural communities, *Annual Review of Ecology and Systematic*, n° 15, p. 353-391.
- THIEBAUT, G., GUÉROLD, F., MULLER, S., 1995, Impact de l'acidification des eaux sur les macrophytes aquatiques dans les eaux faiblement minéralisées des Vosges du Nord. Premiers résultats ?, *Acta Botanica Gallica*, n° 142, (6), p. 617-626.
- THIEBAUT, 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.
- THIEBAUT, G., MULLER, S., 1995, Nouvelles données relatives à la séquence de bioindication de l'eutrophisation dans les cours d'eau faiblement minéralisés des Vosges du Nord, *Acta Botanica Gallica*, n° 142, (6), p. 627-638.
- THIEBAUT, G., MULLER, S., 1998, The impact of eutrophication on aquatic macrophyte diversity in weakly mineralised streams in the Northern Vosges mountains (N-E, France), *Biodiversity and Conservation*, n° 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*, n° 410, p. 17-24.
- THIÉBAUT, 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.*, n° 344/345, p.441-452.
- THIÉBAUT, G. *et al.*, 1998, Bryological pattern and streamwater acidification in the Vosges mountains (N-E France) : An analysis tool for the survey of acidification processes, *Chemosphere*, n° 36 (6), p. 1275-1289.
- TRÉMOLIÈRES, M., SZWAB, A., 2008, Distribution of aquatic macrophytes according to a degree of connection in the former channels of the Rhine, in : *Floodplain Protection Restoration Management. Why and how ?*, TRÉMOLIÈRES, M., SCHNITZLER, A. (eds.), Éditions Tec & doc, p. 111-122.
- TRÉMOLIÈRES, M., ROECK, U., KLEIN, J.-P., CARBIENER, R., 1994a, The exchange process between river and groundwater on the central Alsace floodplain (Eastern France): II. the case of a river with functional floodplain, *Hydrobiologia*, n° 273, p.19-36.
- TRÉMOLIÈRES, M., CARBIENER, R., ORTSCHAIT, A., KLEIN, J.-P., 1994b, Changes in aquatic vegetation in Rhine floodplain in Alsace in relation to disturbance, *J. Veg. Sci.*, n° 5, p.169-178.
- TRÉMOLIÈRES, M., EGLIN, I., ROECK, U., CARBIENER, R., 1993, The exchange process between river and groundwater in central Alsace (Eastern France). I. The case of the canalised river Rhine, *Hydrobiologia*, n° 254, p.133-148.
- VAN DER MAAREL, E., 1993, Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability, *J. Veg. Sci.*, n° 4, p. 733-736.
- WHITE, P.-S., JENTSCH, A., 2001, The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics, in : *Progress in Botany*, ESSER, K., LUETTGE, U., KADEREIT, J.-W., BEYSCHLAG, W. (eds.), Springer, Berlin Heidelberg, n° 62, p. 399-449.