



HAL
open science

Les plantes aquatiques : des adaptations spécifiques, une écologie sous contrainte, un intérêt en bioindication

Christian Chauvin

► To cite this version:

Christian Chauvin. Les plantes aquatiques : des adaptations spécifiques, une écologie sous contrainte, un intérêt en bioindication. L'eau et la plante, May 2022, Paris, France. hal-03690711

HAL Id: hal-03690711

<https://hal.inrae.fr/hal-03690711v1>

Submitted on 8 Jun 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

L'EAU ET LA PLANTE



ACTES

• Colloque scientifique 2022 •

Société Nationale d'Horticulture de France

LES PLANTES AQUATIQUES : DES ADAPTATIONS SPÉCIFIQUES, UNE ÉCOLOGIE SOUS CONTRAINTE, UN INTÉRÊT EN BIOINDICATION

Christian Chauvin, INRAE - UR EABX, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas

Les plantes aquatiques constituent un groupe végétal fonctionnel particulier, caractérisé non pas par une filiation taxinomique, mais par leur inféodation à un habitat étroitement lié à la présence d'eau. Relativement peu connue des botanistes comme du public, cette flore a été peu étudiée pour différentes raisons. L'accès à ces formations végétales est souvent peu aisé, qu'il s'agisse d'eau libre plus ou moins profonde ou de zones humides, les espèces sont souvent très polymorphes, la floraison, sur laquelle s'appuie généralement la détermination taxinomique, est discrète ou absente, les familles parfois très spécifiques à ces milieux et assez peu connues. De plus, de par sa structuration en patches épars, cette végétation se prête mal aux approches phytosociologiques. Même si quelques espèces sont bien connues du grand public, comme les nénuphars popularisés par les images d'étangs ou les tableaux de Monet ou les roseaux, la grande majorité est peu spectaculaire ou ressentie comme une nuisance par les usagers, en occupant les rives ou l'eau, induisant une gêne pour les pratiquants d'activités nautiques et les pêcheurs. D'autant plus lorsque ce sont des espèces exotiques envahissantes qui s'installent, apportant encore une confusion supplémentaire dans l'image perçue de la flore aquatique.

1. INTRODUCTION

La notion de *plantes aquatiques* est donc assez floue, autant pour le grand public, qui englobe souvent tout végétal présent dans l'eau sous le vocable d'« algues », que pour le botaniste qui bute sur les difficultés de classement fonctionnel ou de détermination taxinomique, ou encore pour l'écologue qui tente de s'appuyer sur ce compartiment végétal pour l'utiliser comme indicateur de fonctionnalités de l'hydrosystème. Une simple recherche du terme sur un moteur de recherche web montre que l'intérêt porté aux plantes aquatiques se focalise principalement sur leur utilisation en plantes d'ornement pour aquariums ou pour bassins d'agrément. Ce qui ne va d'ailleurs pas sans poser de sérieux problèmes liés aux espèces exotiques envahissantes. Or cette flore assure un rôle primordial dans les écosystèmes aquatiques, tant pour son rôle de producteur primaire que de celui d'« espèces ingénieurs » modelant les habitats pour la faune, voire pour le fonctionnement physique et hydraulique des cours d'eau (Sand-Jensen, 1997).

Dans le monde scientifique, les spécialistes de cette flore restent assez peu nombreux, même s'ils sont régulièrement sollicités pour aider les gestionnaires qui rencontrent des difficultés réelles avec le développement de ces plantes qui entre en conflit avec les usages affectés aux milieux aquatiques. Ce sont d'ailleurs ces problèmes de gestion et les nuisances causées par l'eutrophisation qui ont été à l'origine, dans les années 1970, d'une vision qui n'était pas basée sur la botanique mais sur une approche écologique fonctionnelle (Holmes & Whitton, 1977 ; Holmes, 1999).

Le regain d'intérêt est toutefois net depuis les années 2000 et la mise en œuvre de la Directive cadre européenne sur l'eau (DCE), qui a généré une forte demande pour le développement et l'application de méthodes de surveillance et d'évaluation des écosystèmes aquatiques utilisant les compartiments biologiques dont les plantes aquatiques, dénommées « macrophytes » pour la circonstance (European Commission, 2000). Les travaux de développement des indicateurs et des méthodes d'évaluation

ont permis des avancées réelles ces 15 dernières années dans la connaissance de l'écologie de ces végétaux, apportées en particulier par les approches biostatistiques sur les jeux de données à large échelle fournis par les programmes de surveillance, ce qui n'existait pas avant.

2. VOUS AVEZ DIT « PLANTES AQUATIQUES » ?

En termes de biologie fonctionnelle ou d'écologie, une plante aquatique peut se définir logiquement comme un végétal supérieur inféodé à des habitats inondés. Mais cette définition simple ne suffit pas à caractériser la variété des formes végétales liées à des milieux plus ou moins submergés. Il existe en effet une multitude d'adaptations morphologiques au gradient d'humidité, qui va des conditions totalement et continuellement immergées jusqu'à l'interface humide entre l'eau et les milieux terrestres rivulaires (Figure 1).

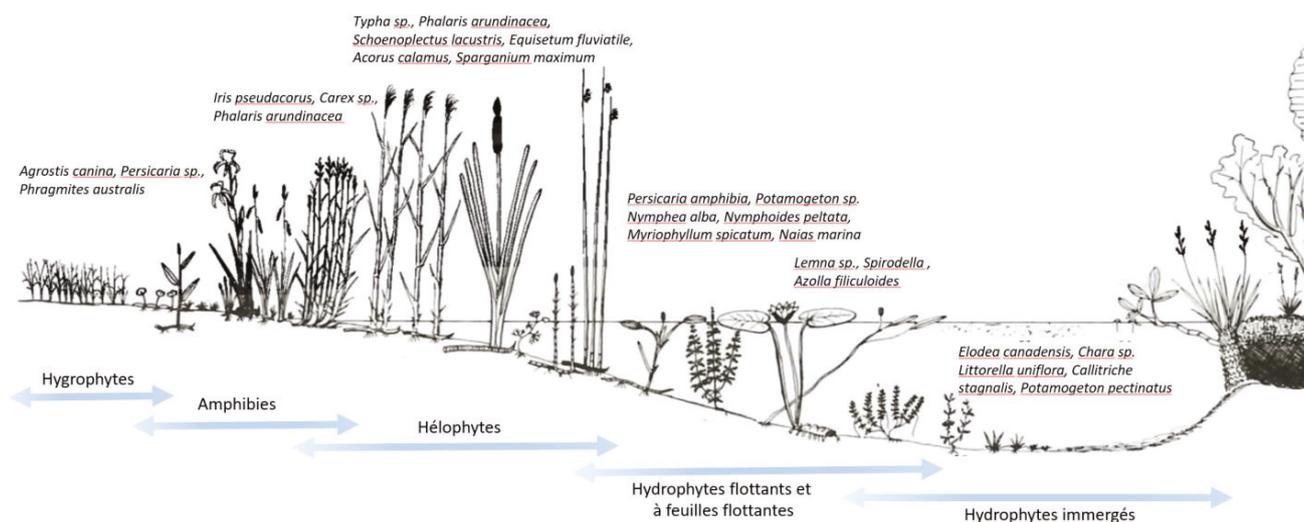


Fig. 1 : Séquence des formes végétales le long d'un gradient de profondeur, dans le cas d'un étang. Modifié d'après Montégut (1999).

Les approches finalisées, en particulier celles qui ont été suivies dans le cadre du développement d'outils de bioindication ou de l'étude des phénomènes d'eutrophisation, ont préféré le terme de *macrophytes aquatiques*, dont l'acception est plus large mais mieux définie. De façon assez consensuelle, il s'agit de toutes les formes végétales partiellement ou totalement immergées, visibles et identifiables à l'œil nu. Ce regroupement, basé sur l'occupation végétale du milieu aquatique, comprend des groupes floristiques très différents et assez éloignés taxinomiquement (Symoens *et al.*, 1982 ; Haury *et al.*, 2008) : macroalgues et algues en colonies macroscopiques, lichens, bryophytes (mousses et hépatiques),

ptéridophytes, phanérogames. C'est cette dernière catégorie qui correspond le plus souvent au terme de « plantes aquatiques », mais les autres peuvent former une base très significative du peuplement végétal des milieux aquatiques, dans des types de cours d'eau à forte dynamique ou dans certaines conditions (forte charge en nutriments, perturbations morphologiques). Cette définition des *macrophytes*, désignant l'ensemble des végétaux aquatiques qui ont un impact significatif sur l'occupation du milieu aquatique, a été consacrée par la normalisation européenne et française (AFNOR, 2014), et prise comme référence dans la méthodologie communautaire de la Directive européenne sur l'eau.

La classification usuelle des macrophytes aquatiques identifie des groupes fonctionnels. Plusieurs auteurs ont proposé des classifications plus ou moins détaillées, basées sur les formes de croissance. On peut retenir par exemple celle initiée par Hutchinson (1975), in Janauer *et al.* (2018) :

- **Macrophytes émergents** : plantes enracinées dans un substrat immergé au moins périodiquement, avec un système foliaire dressé (ex. phragmite, massette, acore) ;
- **Macrophytes à feuilles flottantes** : plantes enracinées dans un substrat immergé en permanence, développant des feuilles flottantes en surface au contact de l'atmosphère, et, dans certains cas, également des feuilles immergées (ex. nénuphar, renouée aquatique, potamot flottant) ;
- **Macrophytes immergés** : plantes se développant complètement immergées, ancrées par des racines ou pseudo-racines (ex. myriophylles, élodées) ;
- **Macrophytes flottants** : plantes flottant librement à la surface de l'eau ou dans la masse d'eau, de façon permanente ou après une phase fixée (ex. lentilles d'eau, cératophylle).

Les formes de croissance sont également la base de référentiels largement utilisés dans les travaux s'intéressant aux traits biologiques et écologiques (par ex. Wiegleb, 1991).

3. LES PARTICULARITÉS DE L'HABITAT AQUATIQUE

L'eau constitue une contrainte environnementale qui s'exerce sur les plantes aquatiques de façon potentiellement très forte, qu'il s'agisse de contraintes mécaniques et physiques ou de caractéristiques chimiques et physico-chimiques. Pour les types de plantes vivant totalement immergées, l'eau constitue le milieu de vie avec lequel elles échangent tous les composés qui leur sont nécessaires, tant gazeux qu'en solution (nutriments, oligoéléments, etc.). Parmi les principaux paramètres conditionnant l'installation, le maintien ou l'adaptation des plantes, on peut noter (Haslam, 1987 ; Janauer *et al.*, 2018) :

- La lumière, facteur conditionnant la photosynthèse des plantes. Elle dépend de l'occupation des rives (ombrage du lit d'un cours d'eau par la végétation riveraine), de la hauteur d'eau, de la transparence de l'eau. Elle constitue un facteur parfois très limitant, surtout pour les phanérogames ;

- La température, généralement plus constante au cours de l'année dans l'eau que pour des milieux terrestres. Elle peut toutefois rester assez basse pour des cours d'eau d'altitude ou alimentés directement par les eaux souterraines ;

- La vitesse du courant, qui exerce une contrainte mécanique très forte sur les plantes (Sand-Jensen, 2003). Les végétaux y répondent par des adaptations spécifiques (organes d'ancrage, morphologie), en se spécialisant dans des gammes de vitesses, de l'eau calme à des vitesses de plusieurs mètres par seconde. Pour certains auteurs, la vitesse du courant est, en cours d'eau, le facteur principal de répartition des végétaux (Dawson, 1988) ;

- La turbulence, qui limite les possibilités d'implantation dans certaines zones comme les marges d'habitats soumises aux vagues déferlantes ou au batillage ;

- Le substrat, facteur essentiel pour l'ancrage des végétaux. Entre les substrats durs et stables (rochers, dalles, gros cailloux) et les substrats fins et mobiles (sables, graviers) ou à forte dynamique de remaniement (sédiments fins), l'implantation des végétaux nécessite des caractéristiques morphologiques adaptées ;

- La minéralisation de l'eau, qui conditionne fortement les associations végétales en impactant les échanges physiologiques entre la plante et l'eau. Le pH dépend

directement de cette minéralisation, ainsi que les formes chimiques et la biodisponibilité d'éléments nutritifs ou toxiques (ammonium, fer, phosphore, calcium, etc.) ;

- Les matières en suspension, dont l'effet est de limiter la transparence de l'eau donc la pénétration de la lumière, et d'interférer avec les échanges entre la plante et l'eau par le dépôt d'un film de matières fines sur les surfaces foliaires ;

- La charge en nutriments azotés et phosphorés, qui est le facteur limitant de la productivité primaire et règle directement le niveau trophique exprimé par les peuplements végétaux. Dans les eaux continentales, le facteur clé est très principalement le phosphore (Pinay *et al.*, 2017) ;

- Le cycle et la dynamique de l'eau dans les habitats, qui peut exercer une pression forte par la variabilité des vitesses d'eau (crues, par exemple) ou par le caractère temporaire des habitats (rivières non permanentes, mares asséchantes). Ce cycle hydrologique a également un effet sur les caractéristiques physico-chimiques, en particulier sur la température et les gaz dissous.

La saisonnalité est extrêmement variable selon le type de milieu aquatique et sa dynamique. Elle est très marquée dans des cours d'eau à débit variable, mais peut en revanche être faible dans des cours d'eau phréatiques ou les lacs. Le développement des végétaux doit donc s'adapter à cette dynamique de l'habitat contraint par le fonctionnement hydrique. Il peut être effectif sur l'ensemble du cycle annuel dans des habitats aquatiques très stables, ou au contraire limité à quelques fenêtres courtes dans des systèmes à hydrodynamique très forte.

4. S'ADAPTER À LA VIE AQUATIQUE

Si les héliophytes et les amphiphytes ont conservé certains traits biologiques comparables aux espèces terrestres, les espèces strictement aquatiques ont développé différentes stratégies pour s'adapter à la vie dans un milieu régi par la dynamique de l'eau. Les principales adaptations concernent la morphologie, la reproduction, la dispersion, la vitesse de développement (Barrat-Segretain, 1996).

4.1 Une morphologie sous contraintes

La structure morphologique est adaptée à une vie sans pesanteur, car portée par l'eau (Scremin-Dias, 2009). Les tissus de soutien sont en particulier très peu développés, avec une forte réduction du xylème et très peu de tissus lignifiés. Ces plantes ne supportent donc pas

l'exondation prolongée, période pendant laquelle elles sont prostrées, incapables de tropisme et soumises à une dessiccation rapide. Quelques espèces peuvent toutefois, dans ces conditions d'exondation temporaires, produire des formes gazonnantes qui leur permettent d'assurer un développement de subsistance (renoncules, callitriches), voire de produire des organes de reproduction sexuée (bryophytes).

Inversement, certaines espèces d'eau calme peuvent coloniser le lit de rivières peu profondes à courant rapide. Elles développent alors un type de feuilles différent de leurs feuilles émergées ou flottantes, plus souples, plus allongées et résistantes aux contraintes hydrauliques des turbulences, et n'ont pas de floraison. C'est par exemple le cas du nénuphar jaune, de la renouée poivre d'eau ou du faux-cresson (Puijalon & Bornette, 2004 ; Puijalon, 2005). Cette phénoplasticité, trait que partagent beaucoup d'hydrophytes, rend d'ailleurs souvent délicate la détermination taxinomique basée sur des critères morphologiques.

Pour assurer leur flottabilité, les plantes aquatiques développent des organes aérijfères sous la forme d'aérenchymes dans les tiges ou les feuilles (renoncules, potamots, lentilles d'eau) ou de structures spécifiques, comme les pétioles « flotteurs » de la châtaigne d'eau ou de la jacinthe d'eau (Figure 2).



Fig. 2 : Exemple d'adaptation au milieu aquatique. a/Tige florifère dressée émergée (*Persicaria amphibia*) ; b/Feuilles laciniées dans le courant (*Ranunculus fluitans*) ; c/Polymorphisme foliaire, feuilles immergées, flottantes, dressées (*Sagittaria sagittifolia*) ; d/Organes et pilosité hydrofuge de flottaison (*Eichornia crassipes*, *Pistia stratioides*, *Nymphaea* sp.). Photos C. Chauvin.

L'hétérophylle constitue également une réponse largement répandue, avec par exemple des feuilles spécialisées dans les échanges avec l'eau (feuilles immergées), d'autres assurant les échanges gazeux avec l'atmosphère (feuilles flottantes), parfois certaines possédant des tissus de maintien permettant un port érigé au-dessus de l'eau

(organes de reproduction aériens). Cette hétérophylle, contrôlée par des gènes spécifiques qui permettent une adaptation selon les conditions subies (Wanke, 2011) est très nette par exemple chez le scirpe lacustre, certaines renoncules et potamots, l'œnanthe fluviatile. Le cas de la sagittaire est un exemple bien connu, montrant trois types de feuilles de formes différentes : rubanées immergées, elliptiques cireuses flottantes et rigides sagittées dressées.

On observe également une absence de structures de régularisation des échanges de vapeur d'eau, comme les stomates ou la pilosité, sauf parfois sur les parties émergées (myosotis aquatique). En revanche, la cuticule, absente sur les organes immergés, est épaisse et cireuse sur la face supérieure des feuilles flottantes, constituée d'une substance hydrophobe qui assure l'insubmersibilité des lames foliaires (nénuphar, potamots à feuilles flottantes).

4.2 Des modes efficaces de reproduction, de dispersion, de croissance

Selon les faciès dans lesquels elles se développent, certaines plantes ne peuvent pas assurer un cycle de reproduction sexué. Les bryophytes vivant dans les zones de forts courants immergées en permanence, par exemple, ne produisent pas d'organes de reproduction. De même, les phanérogames de milieux lotiques, même s'ils fleurissent, n'ont qu'une faible chance d'accomplir un cycle de reproduction efficace. Pour pallier ces contraintes, tout au moins dans les milieux lenticules, les espèces aquatiques ont développé différentes stratégies pour assurer une reproduction sexuée (Trémolières *et al.*, 2008) : tiges florifères rigides dressées au-dessus de la surface pour permettre une pollinisation anémophile ou entomophile (potamots, renouée amphibie, myriophylles, trèfle d'eau), cléistogamie (autopollinisation dans le bouton ou dans une bulle d'air, comme chez le flûteau nageant), pollinisation subaquatique (cératophylle). La morphologie des fruits montre également des adaptations, pour assurer leur dissémination par l'eau (fruits flottants du nénuphar ou de la châtaigne d'eau, par exemple). Mais même lorsque ces stratégies sont mises en œuvre, le rendement germinatif des graines produites est généralement faible.

Corrélativement, la multiplication végétative est le mode de reproduction le plus développé chez les plantes aquatiques, avec parfois une très forte production de propagules de différents types (Barrat-Segretain, 1996). On connaît l'exemple de l'élodée du Canada, espèce dioïque

introduite, dont l'extension a été spectaculaire dans les milieux aquatiques européens, alors que seuls les individus femelles sont connus sur notre continent. Les modalités en sont très variées, selon les espèces ou selon les conditions régnant dans le milieu : fragments d'organes végétatifs (tiges feuillées chez les renoncles et les myriophylles, rhizomes chez le nénuphar jaune ou le potamopectiné), stolons subaquatiques (nénuphar frangé, bérule érigée), tubercules (potamots), rejets sur les rameaux (élodées, cératophylle), turions et hibernacles (mors-de-grenouille, myriophylle verticillée, cératophylle), bourgeonnement du thalle foliaire (lentilles d'eau). Selon leur type, ces propagules sont dispersées efficacement par l'eau, par le vent, par les oiseaux aquatiques, par les mammifères, par les poissons et, souvent, par l'homme (bateaux, matériel de pêche, réempoissonnement, voies d'eau, rejet d'eau d'étang ou de bassins d'ornement).

Ce mode de reproduction par propagules est également une adaptation à l'inconstance de milieux aquatiques soumis à assecs temporaires. Dans certains cas, ces turions sont capables de résister à une dessiccation prolongée et à des températures très basses, ce qui permet une recolonisation très rapide du milieu dès que les conditions redeviennent favorables, même si les piedsmères sont détruits (Barrat-Segretain & Cellot, 2007).

Cette potentielle variabilité du milieu impose aux végétaux aquatiques de fortes capacités de croissance et de régénération. Certaines stratégies de reproduction par bourgeonnement du thalle foliaire peuvent amener des taux d'expansion très forts, comme par exemple pour la petite lentille d'eau, dont la progression du recouvrement sur des canaux a été mesurée à 30 % par jour (Driever *et al.*, 2005). Le pouvoir de régénération des parties végétatives à partir des organes souterrains est également important, et permet par exemple une recolonisation presque complète du milieu après des événements tels que des crues survenant en début d'été et entraînant l'arrachage d'herbiers de myriophylles ou de renoncles, ou après des actions de faucardage auxquelles les plantes répondent même parfois par une stimulation de leur croissance (Garbey *et al.*, 2003 ; Nino *et al.*, 2005).

Chez certaines espèces (berle érigée, myriophylle en épi, groenlandie dense), une réponse à l'impact des crues sous la forme de réallocation de biomasse aux organes souterrains a été observée, ce qui peut être interprété comme une adaptation à la nécessité de régénération régulière des organes végétatifs (Barrat-Segretain, 2001).

4.3 Des voies de nutrition adaptatives

Les phanérogames hydrophytes ont développé des mécanismes de nutrition minérale qui utilisent à la fois les nutriments contenus dans les sédiments et ceux dissous dans l'eau. Il existe donc des voies de nutrition racinaires et des voies foliaires. Les préférences entre ces deux voies principales dépendent des espèces, et sont fonction de l'adaptation de chaque espèce à son habitat, à sa stratégie de développement et à son type morphologique. Par exemple, les renoncles et les myriophylles, dont l'appareil racinaire est fortement implanté dans les sédiments, peuvent utiliser les deux voies d'alimentation. À l'inverse, des espèces flottant librement dans la masse d'eau, comme le cératophylle ou la grande naïade, captent les nutriments uniquement par leur appareil végétatif. Pour les plantes flottantes, comme les lentilles d'eau ou la fougère *Azolla sp.*, l'absorption est racinaire, mais se fait dans la masse d'eau.

Plusieurs études ont permis de préciser ces voies de nutrition. Elles sont conditionnées par plusieurs facteurs montrant une plasticité physiologique, qui est aussi une adaptation de ces plantes à un milieu contraignant et parfois très instable quant à sa qualité. Les facteurs chimiques liés au pH et, corrélativement, à la minéralisation de l'eau sont essentiels, car ils impactent directement la biodisponibilité des nutriments (phosphore principalement) mais également la toxicité de certains d'entre eux, en particulier les formes réduites de l'azote. L'absorption est par exemple plus intense par voie foliaire dans les milieux minéralisés et riches en nutriments, alors qu'elle se fait de façon plus équilibrée voire préférentiellement par les racines dans les milieux plus pauvres en minéraux (Thiébaud & Muller, 2003). Cette absorption diphasique des nutriments a aussi été mise en lien avec d'autres paramètres, comme la température, le cycle phénologique ou le taux de nutriments disponibles (Huebert & Gorham, 1983). La vitesse de l'eau a, de plus, été observée comme un facteur influençant ces mécanismes, avec une absorption foliaire plus intense dans les rivières courantes qu'en milieu lent (Crossley *et al.*, 2002).

Des mécanismes de stockage du phosphore ont également été mis en évidence, ce qui permet à certaines espèces (élodées, renoncule peltée) de poursuivre leur développement même en période de pénurie de nutriments. Cette capacité à gérer le stock constitue par ailleurs un avantage compétitif décisif, permettant à ces espèces un développement et une occupation de l'espace disponible précoces voire hivernaux plus efficaces que les autres espèces, surtout dans les milieux pauvres en nutriments (Thiébaud, 2005).

5. LE CAS DES ESPÈCES EXOTIQUES ENVAHISSANTES

Avec l'intensification des échanges internationaux et les effets du changement climatique, la question des espèces exotiques envahissantes est devenue une problématique majeure de l'évolution des milieux naturels, pour ses multiples impacts tant sur la biodiversité que sur les coûts économiques induits (McNeely, 2001). Les habitats aquatiques, plus fragiles que les habitats terrestres, sont particulièrement touchés par les impacts de ces proliférations (Havel *et al.*, 2015 ; Moorhouse & Macdonald, 2015). L'État français, en retard sur la plupart des autres États-membres européens dans la prise en compte de ce problème, met actuellement en œuvre une politique d'étude et de lutte contre les espèces invasives (ministère de la Transition écologique, 2021 ; Perrot & Essayan, 2021).

Les plantes aquatiques sont directement concernées par cette problématique, puisque 11 espèces ont été inscrites sur la liste des espèces végétales préoccupantes pour l'Union européenne (juillet 2019) et 15 à 20 espèces sont recensées en France métropolitaine comme posant des problèmes de gestion. S'y ajoutent des espèces non strictement aquatiques, mais qui impactent sévèrement ces milieux en colonisant les berges, comme la renouée du Japon, l'alternanthera, le buddleia, le baccharis ou la balsamine de l'Himalaya. Les problèmes de gestion liés à ces espèces sont généralisés, tant en cours d'eau qu'en plan d'eau (Office français de la biodiversité & UICN). Ces proliférations entraînent des coûts très importants pour mettre en place des mesures de limitation ou pallier la perte de services écosystémiques. Dans certains cas, c'est l'usage même des milieux aquatiques qui est remis en question, comme dans certains plans d'eau à vocation récréative ou des réseaux de voies d'eau navigables (Figure 3 Photos exemple de prolifération d'EEE). Selon les résultats du programme InvaCost, sur les 18 espèces végétales les plus « coûteuses », 4 sont des plantes aquatiques (dont *Myriophyllum aquaticum*, *Lagarosiphon major* et *Ludwigia sp.*) (Manfrini *et al.*, 2021).

Les mécanismes qui provoquent un comportement invasif de certaines des espèces transplantées hors de leur milieu d'origine commencent à être analysés (Fleming & Dibble, 2015). Certaines hypothèses sont avancées, comme l'absence des prédateurs et parasites auxquels la plante doit faire face dans son écosystème d'origine. Le déséquilibre dans le bilan énergétique de la plante, qui n'a plus à se protéger de ses ennemis, se déplace vers une plus forte allocation de l'énergie à la croissance et à la multiplication (Zheng *et al.*, 2015). Les espèces aquatiques, adaptées à un milieu inconstant, sont par nature très efficaces quant à leur multiplication, leur dispersion par propagules et leur capacité de croissance rapide. Une nouvelle espèce possédant un avantage compétitif par l'absence de prédateurs peut donc coloniser totalement et rapidement un milieu et éliminer les autres espèces de la communauté préexistante.

La France a mis en place une réglementation dont l'objectif est d'interdire la vente et la dissémination des espèces les plus invasives. L'efficacité de ce type de réglementation peut être questionnée, car les espèces interdites sont des plantes dont le caractère invasif est avéré. Elles sont donc déjà fortement implantées, et les circuits commerciaux ne sont plus, à ce stade, des voies de dissémination critiques. L'interdiction de leur vente, de leur transport, de leur culture doit toutefois être considérée comme nécessaire, afin d'éviter des foyers d'implantation supplémentaires. On constate cependant, par une simple recherche sur les sites de vente en ligne, que cette interdiction est difficile à faire respecter. L'arrêté révisé en 2020 liste 36 espèces de plantes vasculaires dont 13 sont aquatiques¹.

6. UTILISER LES MACROPHYTES COMME INDICATEUR BIOLOGIQUE

6.1 Le concept d'indicateur appliqué aux macrophytes : l'IBMR

En tant que producteurs primaires, les plantes aquatiques répondent de façon directe à l'ensemble des facteurs de leur environnement qui règlent le niveau trophique du système : nutriments, minéralisation de l'eau, nature et qualité des sédiments, lumière, température de l'eau, cycles hydrologiques, etc. Si on intègre dans le concept de *macrophytes* plusieurs types de végétaux

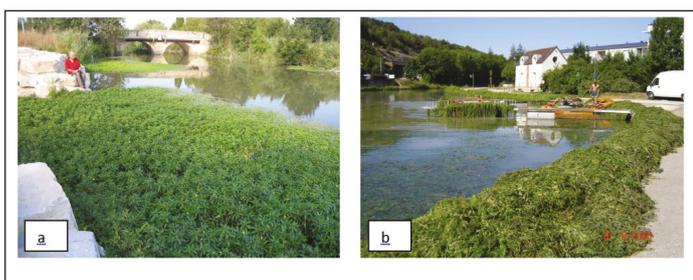


Fig. 3 : Prolifération d'espèces exotiques. a/ *Cabomba caroliniana* dans un port de canal ; b/ *Ludwigia sp.* en rivière canalisée.

1 Arrêté du 10 mars 2020 portant mise à jour de la liste des espèces animales et végétales exotiques envahissantes sur le territoire métropolitain. JORF n° 0118 du 14 mai 2020

(algues macroscopiques, bryophytes), la composition et la structure de la communauté reflètent l'ensemble des pressions subies par le système. Partant de ce constat, le développement d'indicateurs biologiques basés sur le peuplement de macrophytes aquatiques peut alors être envisagé.

Ces indicateurs de fonctionnement et de qualité des milieux aquatiques ont fait l'objet de travaux par des auteurs britanniques dès les années 1970 (Holmes & Newbold, 1984). Plusieurs indices ont été construits et utilisés pour évaluer l'état de qualité des cours d'eau. En France, le GIS *Macrophytes des eaux continentales*² a proposé dès 1996 une série d'indices, utilisant les macrophytes aquatiques *sensu stricto* et les macrophytes rivulaires, permettant de décrire plusieurs aspects de la qualité des cours d'eau (Haury *et al.*, 1996). Ces travaux ont été remis dans le contexte des approches des autres pays européens dans une analyse comparative menée par le GIS (Haury *et al.*, 2000). Après une phase de mise en œuvre expérimentale sur 12 cours d'eau du territoire national, ces indicateurs français ont abouti à la mise au point d'un indice unique, l'Indice biologique macrophytique en rivière-IBMR (Haury *et al.*, 2006). La formalisation de cet outil de bioindication par la publication d'une norme technique française (AFNOR, 2003) a coïncidé avec la montée en puissance des besoins de développement de méthodes d'évaluation de l'état biologique et écologique des milieux aquatiques, que la Directive européenne sur l'eau impose aux États-membres.

Le calcul de l'IBMR se base sur une liste de 208 taxons de macrophytes aquatiques potentiellement observables dans les cours d'eau métropolitains. Chacun de ces taxons est affecté d'une cote spécifique (CS), représentant l'affinité du taxon pour un niveau trophique (de 0, hypereutrophe-dystrophe, à 20, ultra-oligotrophe) et d'un coefficient de sténoécie, traduisant l'amplitude de son profil écologique (de 1, taxon ubiquiste, à 3, taxon très indicateur). Ces termes de valence écologique sont complétés par un terme d'abondance, avec une classe de recouvrement K attribuée à chaque taxon du relevé, selon cinq classes réparties de façon non linéaire pour minimiser le poids d'espèces dont les individus sont très recouvants. À partir de la liste floristique relevée sur un site, l'IBMR est alors calculé selon une formule qui correspond dans ce cas à une moyenne pondérée des CS :

$$IBMR = \frac{\sum_i^n CS_i \times E_i \times K_i}{\sum_i^n E_i \times K_i}$$

2 Groupement d'intérêt scientifique créé en 1992 et faisant suite à plusieurs groupes de travail, regroupant à l'origine des chercheurs de l'ENSA de Rennes, l'Université de Metz, l'Université de Strasbourg, l'UCO d'Angers, le Cemagref.

L'IBMR, exprimé par une valeur de 0 à 20, est une estimation du niveau trophique global reflété par le peuplement de macrophytes en place lors du relevé.

6.2 Une méthode française d'évaluation biologique en cours d'eau

Parmi plusieurs approches, l'Indice biologique macrophytique en rivière s'est avéré compatible avec les prescriptions méthodologiques de la DCE. En effet, l'analyse a montré qu'il répond à l'ensemble des pressions anthropiques listées dans la Directive (Birk & Willby, 2010). Toutefois, l'indice constitue la base de la méthode d'évaluation, mais, seul, il ne répond pas totalement aux prescriptions. En effet, les méthodes d'évaluation biologique DCE-compatibles doivent non seulement être basées sur des données correspondant à une liste taxinomique assortie de l'abondance de chaque taxon et répondre de façon graduée à l'ensemble des pressions, mais également permettre de mesurer un écart à une référence et fournir une évaluation de la pression anthropique en classes d'état biologique rapportées au type de masse d'eau évaluée³.

Le protocole d'acquisition de données et l'indicateur calculé sur ces données est donc complété, d'une part par un jeu de valeurs de référence rapporté à une typologie nationale, qui permet de calculer l'écart à la référence, et d'autre part par un système de classes d'état, dont les bornes sont fixées sur l'échelle d'écart à la référence afin de définir l'état biologique. Cette méthodologie est commune à la plupart des méthodes d'évaluation biologique DCE (Birk *et al.*, 2012), c'est également ce principe de l'IBMR qui a été pris comme base pour développer l'indicateur en plans d'eau français, l'IBML (Boutry *et al.*, 2015). Ces prescriptions méthodologiques ont amené à imaginer des approches novatrices. En effet, à l'exception de quelques travaux britanniques anciens, la notion de référence n'avait pas été abordée par les écologues, car assez floue et complexe, surtout à l'échelle du territoire national (incluant de plus les départements d'outre-mer).

Principal problème à résoudre, les valeurs de référence pour l'indicateur IBMR ont été obtenues à partir de l'analyse statistique des données issues d'un réseau de 394 sites de référence mis en place à partir de 2007, sur

3 La masse d'eau, au sens de la DCE, est l'unité réputée homogène au regard des pressions, sur laquelle sont définis un état écologique et un objectif (il s'agit d'un tronçon pour les cours d'eau, ou de l'intégralité pour un plan d'eau). C'est donc l'unité de base de l'évaluation et de la gestion.

Type d'hydrochimie	Types biologique (cours d'eau)	Taxons caractéristiques	Valeur IBMR
Alcalinité faible	3-Très petits à petits, acides, oligotrophes, courant très rapide	<i>Scapania undulata</i> <i>Fontinalis squamosa</i> <i>Potamogeton polygonifolius</i> <i>Ranunculus flammula</i>	14.61
	6-Très petits à petits, acides, oligotrophes, courant rapide	<i>Oscillatoria sp.</i> <i>Lemanea sp.</i>	14.00
	7-Petits, acides, courant rapide	<i>Rhynchostegium riparioides</i> <i>Brachythecium rivulare</i>	13.17
	2-Moyens, acides, mésotrophes, courant	<i>Callitriche hamulata</i> <i>Oenanthe crocata</i> <i>Riccardia chamedryfolia</i> <i>Porella pinnata</i> <i>Chiloscyphus polyanthos</i>	13.09
Alcalinité élevée	4-Très petit à petits, calcaires, oligotrophes, courant rapide	<i>Cratoneuron commutatum</i> <i>Cinclidotus aquaticus</i> <i>Cratoneuron filicinum</i> <i>Cinclidotus riparius</i> <i>Fissidens grandifrons</i>	12.94
	1-Moyens, calcaires, mésotrophes, courants	<i>Phalaris arundinacea</i> <i>Apium nodiflorum</i>	11.17
	5-Large à moyens, méso-eutrophes à eutrophes, lenticules avec zone rivulaire colonisée	<i>Rorippa amphibia</i> <i>Potamogeton nodosus</i> <i>Potamogeton pectinatus</i> <i>Sagittaria sagittifolia</i> <i>Myriophyllum verticillatum</i>	9.38

Tableau 1 : Biotypes « macrophytes » en cours d'eau calculés à partir des sites de référence français. Les espèces caractéristiques sont celles qui ont le plus de poids dans la discrimination statistique des types (« Indicative Value », d'après Dufrene & Legendre 1997).

l'ensemble des types de cours d'eau français pour lesquels des conditions de référence ont pu être identifiées (Mengin et al., 2009). Sept biotypes ont ainsi été définis pour les macrophytes en cours d'eau, pour l'ensemble du territoire métropolitain (Chauvin et al., 2013) (Tableau 1 : biotypes végétaux).

Ces valeurs de référence, attribuées respectivement à chacun des 124 types de cours d'eau français, permettent de calculer l'écart à la référence (EQR : Ecological quality ratio) par simple rapport pour n'importe quel relevé floristique dont le type de cours d'eau dans lequel il a été réalisé est identifié.

$$EQR = \frac{\text{valeur observée}}{\text{valeur de référence}}$$

C'est sur cette échelle d'EQR que sont définis les seuils des cinq classes d'état biologique, en considérant la courbe théorique de réponse de la communauté biologique en fonction de l'intensité des pressions anthropiques. Une fois validés, ces seuils, comme les valeurs de référence, sont fixés par la réglementation française et européenne. Ce classement final est utilisé, combiné à ceux obtenus avec les autres éléments de qualité biologiques et chimiques, dans le rapportage à la Commission

européenne et dans l'élaboration des programmes de mesures applicables à chaque cycle DCE de six ans, visant l'objectif global imposé par la DCE du maintien ou du retour au bon état écologique de toutes les masses d'eau en 2027 (Figure 4 : courbe de réponse et classes d'état)

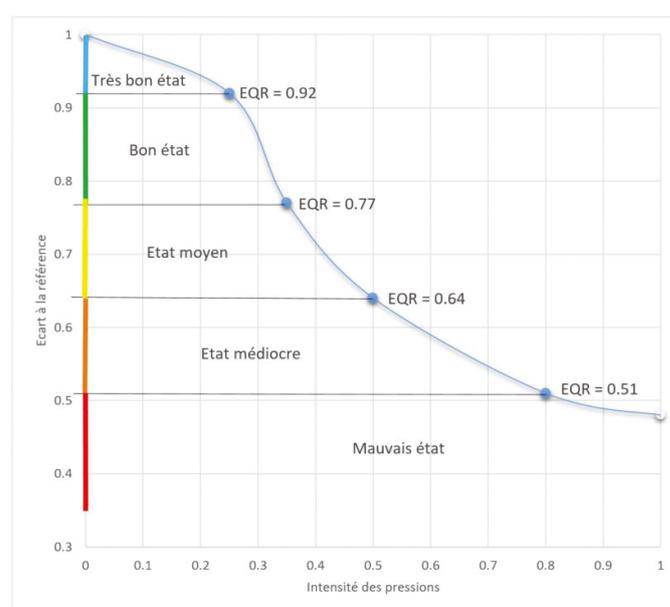


Fig. 4 : Courbe théorique de réponse de la communauté biologique en fonction de l'intensité de la pression anthropique (modifié d'après Allan, 2004), et seuils de classes d'état biologique « macrophytes ».

6.3 Vers de nouveaux indicateurs

Cette méthodologie d'évaluation, fondée sur un indicateur monométrique (le niveau trophique global), fait aussi l'objet de travaux de développement dont l'optique est de mettre au point des outils d'évaluation et de diagnostic multimétriques. Il s'agira alors d'indicateurs élaborés qui évaluent non seulement un état global, mais sont aussi capables de renseigner sur les différentes composantes de cet état, en relativisant les types de pressions à l'origine de l'impact sur la communauté. Ces approches s'appuient principalement sur les concepts de traits écologiques, biologiques et fonctionnels (Dalla Vecchia et al., 2020). La constitution de bases de données nationales et internationales très importantes, issues des programmes de surveillance DCE mis en place depuis plus de 15 ans dans les États-membres, permet désormais de travailler à une large échelle en utilisant de puissants outils de biostatistiques. Ces moyens constituent de nouveaux champs d'exploration pour analyser les liens adaptatifs entre communautés de macrophytes aquatiques et paramètres de leur environnement, afin d'améliorer les connaissances en écologie fonctionnelle de ces peuplements et en dériver des outils applicables à un diagnostic précis de l'état des milieux aquatiques (Figure 5 : Exemple d'analyse traits IBMR PLS).

7. EN SYNTHÈSE

Les plantes aquatiques se sont adaptées à des habitats parfois très contraints par la présence et la dynamique de l'eau. Ces facteurs environnementaux sont souvent très variables, avec des épisodes potentiellement traumatiques pour les communautés tels que les crues dans les cours d'eau ou le marnage dans les plans d'eau. Les espèces ont suivi des voies évolutives qui leur ont conféré des caractéristiques morphologiques, physiologiques et des stratégies de reproduction, dispersion et croissance qui leur permettent de se maintenir et d'exploiter des milieux aquatiques très diversifiés. Parmi les phanérogames, elles ont développé des capacités à capter et gérer les nutriments et les autres éléments nécessaires de façon très adaptative, en utilisant les sédiments ou la masse d'eau selon les espèces, leur forme de croissance voire les conditions rencontrées dans l'habitat.

Ces habitats sous pression environnementale assez forte sont fragiles. Dans ce contexte, outre les perturbations historiques liées aux activités et aux aménagements anthropiques (dégradation hydromorphologique et contamination par une grande variété de substances polluantes), de nouvelles menaces pèsent sur ces peuplements végétaux, avec les effets du réchauffement

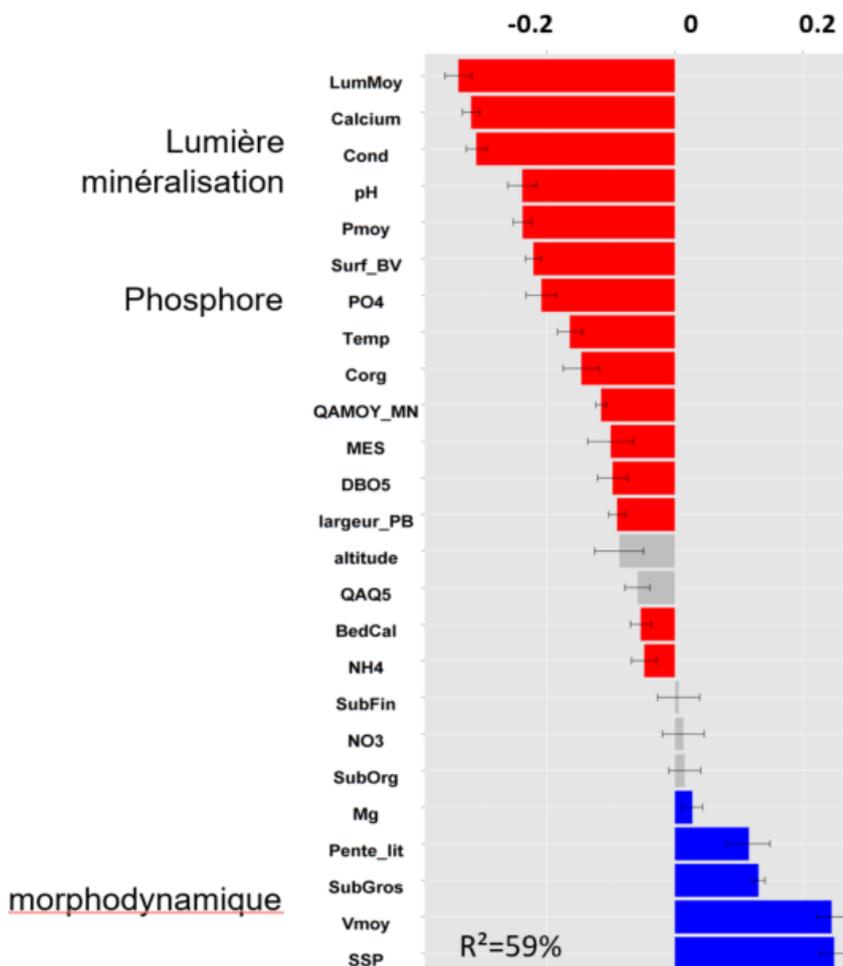


Fig. 5 : Exemple d'analyse utilisant les techniques de PLS (Partial least square), identifiant les liens entre la réponse d'une métrique biologique, ici l'indicateur IBMR pris comme métrique biologique intégrative, avec différentes métriques de l'environnement aquatique. En bleu les relations qui impactent positivement l'IBMR (diminution du niveau trophique), en rouge celles qui l'impactent négativement (augmentation du niveau trophique), en gris les relations non significatives. In (Loriot et al., 2014).

climatique (diminution des débits des cours d'eau, augmentation des températures, modification de l'hydrochimie) et l'arrivée de plus en plus massive d'espèces exotiques à caractère invasif.

Bien que la diversité des plantes aquatiques, sur un site donné, puisse être assez faible comparée à celle des plantes terrestres, ces végétaux montrent une spécificité écologique souvent très précise. Ces caractéristiques ont permis d'utiliser ces peuplements macrophytiques pour élaborer des outils d'évaluation et de diagnostic pertinents et relativement performants.

Les difficultés d'étude inhérentes à ces espèces aquatiques, liées principalement à l'accès peu aisé à leur habitat et à leur polymorphisme généralisé, ont fait prendre un retard certain dans la connaissance de leur écologie. De nouveaux besoins, comme la nécessité de disposer d'outils d'évaluation de l'état écologique des milieux aquatiques, ont relancé l'intérêt porté à ces végétaux. L'utilisation récente mais en augmentation très rapide de nouvelles technologies, en particulier les outils de biologie moléculaire (ADN environnemental), permettra probablement, entre autres, de donner un nouvel élan à l'étude de ce compartiment biologique aquatique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AFNOR (2003) NF T90-395 - Qualité de l'eau. Indice biologique macrophytique en rivière. In:
- AFNOR (2014) NF EN 14184. Qualité de l'eau - Guide pour l'étude des macrophytes aquatiques dans les cours d'eau. In, p. 16
- Barrat-Segretain, M.-H. & Cellot, B. (2007) Response of invasive macrophyte species to drawdown: The case of *Elodea* sp. *Aquatic Botany*, **87**, 255-261.
- Barrat-Segretain, M.H. (1996) Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. *Vegetatio*, **123**, 13-37.
- Barrat-Segretain, M.H. (2001) Biomass allocation in three macrophyte species in relation to the disturbance level of their habitat. *Freshwater Biology*, **46**, 935-945.
- Birk, S. & Willby, N.J. (2010) Towards harmonization of ecological quality classification: establishing common grounds in European macrophyte assessment for rivers. *Hydrobiologia*, DOI [10.1007/s10750-010-0327-3](https://doi.org/10.1007/s10750-010-0327-3)
- Birk, S., Bonne, W., Borja, A., Brucet, S., Courrat, A., Poikane, S., Solimini, A., van de Bund, W., Zampoukas, N. & Hering, D. (2012) Three hundred ways to assess Europe's surface waters: An almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive. *Ecological indicators*, **18**, 31-41.
- Boutry, S., Bertrin, V. & Dutartre, A. (2015) Indice Biologique Macrophytique en Lac (IBML) : notice de calcul. In, p. 25
- Chauvin, C., Lorient, S. & Féret, T. (2013) Evaluation de l'état écologique des cours d'eau par les macrophytes. Proposition d'un système de classification. In, p. 30. Irstea - ONEMA
- Crossley, M.N., Dennison, W.C., Williams, R.R. & Wearing, A.H. (2002) The interaction of water flow and nutrients on aquatic plant growth. *Hydrobiologia*, **489**, 63-70.
- Dalla Vecchia, A., Villa, P. & Bolpagni, R. (2020) Functional traits in macrophyte studies: Current trends and future research agenda. *Aquatic Botany*, **167**, 103290.
- Dawson, F.H. (1988) Water Flow and the Vegetation of Running Waters. *Vegetation of inland waters* (ed. by J.J. Symoens), pp. 283-309. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Driever, S.M., Nes, E.H.v. & Roijackers, R.M.M. (2005) Growth limitation of *Lemna minor* due to high plant density. *Aquatic Botany*, **81**, 245-251.
- European Commission (2000) Water Framework Directive. *J. Ref. OJL*, **327**, 1-73.
- Fleming, J.P. & Dibble, E.D. (2015) Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia*, **746**, 23-37.
- Garbey, C., Thiébaud, G. & Muller, S. (2003) Impact of manual spring harvesting on the regrowth of a spreading aquatic plant: *Ranunculus peltatus* SCHRANK. *Archiv Fur Hydrobiologie*, **156**, 271-286.
- Haslam, S.M. (1987) *River plants of Western Europe*. Cambridge University Press.
- Hauray, J., Thiébaud, G., Coudreuse, J. & Muller, S. (2008) Les lichens, bryophytes, ptéridophytes et phanérogames aquatiques. *Ingénierie E.A.T.*, **7**.
- Hauray, J., Peltre, M.C., Muller, S., Trémolières, M., Barbe, J., Dutartre, A. & Guerlesquin, M. (1996) Des indices macrophytiques pour estimer la qualité des cours d'eau français : premières propositions. *Ecologie*, **27**, 11.
- Hauray, J., Peltre, M.C., Muller, S., Thiébaud, G., Trémolières, M., Demars, B., Barbe, J., Dutartre, A., Daniel, H., Bernez, I., Guerlesquin, M. & Lambert, E. (2000) Les macrophytes aquatiques bioindicateurs des systèmes lotiques - Intérêts et limites des indices macrophytiques. Synthèse bibliographique des principales approches européennes pour le diagnostic biologique des cours d'eau. In, p. 101
- Hauray, J., Peltre, M.C., Trémolières, M., Barbe, J., Thiébaud, G., Bernez, I., Daniel, H., Chatenet, P., Haan-Archipof, G., Muller, S., Dutartre, A., Laplace-Treytore, C., Cazaubon, A. & Lambert-Servien, E. (2006) A new method to assess water trophy and organic pollution - The Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR): Its application to different types of river and pollution. *Hydrobiologia*, **570**, 153-158.
- Havel, J.E., Kovalenko, K.E., Thomaz, S.M., Amalfitano, S. & Kats, L.B. (2015) Aquatic invasive species: challenges for the future. *Hydrobiologia*, **750**, 147-170.
- Holmes, N. & Newbold, C. (1984) *River plant communities : reflectors of water and substrate chemistry*. Interpretative Branch, Nature Conservancy Council.
- Holmes, N.T.H. (1999) British river macrophytes - perceptions and uses in the 20th century. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, **9**, 535-539.
- Holmes, N.T.H. & Whitton, B.A. (1977) The macrophytic vegetation of the River Tees in 1975: observed and predicted changes. *Freshwater Biology*, **7**, 43-60.
- Huebert, D.B. & Gorham, P.R. (1983) Biphasic mineral nutrition of the submersed aquatic macrophyte *Potamogeton pectinatus* L. *Aquatic Botany*, **16**, 269-284.
- Hutchinson, G.E. (1975) *A treatise on limnology : limnological botany*. Wiley-Interscience.
- Janauer, G.A., Gaberscik, A., Kvet, J., Germ, M. & Exler, N. (2018) *Macrophytes of the River Danube Basin*. Nakladatelství Academia, Prague.
- Lorient, S., Féret, T. & Chauvin, C. (2014) Traits morphologiques et écologiques des macrophytes en cours d'eau. Recherche de métriques de diagnostic des perturbations hydromorphologiques et physico-chimiques. In:

- Manfrini, E., Leroy, B., Diagne, C., Soubeyran, Y., Sarat, E. & Courchamp, F. (2021) Les coûts économiques des invasions biologiques en France. Synthèse à l'intention des décideurs. In, p. 32
- McNeely, J. (2001) Invasive species: a costly catastrophe for native biodiversity. In: *Land Use and Water Resources Research*
- Mengin, N., Bougon, N., Chandesris, A., Oraison, F., Souchon, Y., Valette, L. & Villeneuve, B. (2009) Réseau de référence des eaux douces de surface - cours d'eau In, p. 45
- Ministère de la transition écologique (2021) Plan d'action pour prévenir l'introduction et la propagation des espèces exotiques envahissantes 2022-2030. In, p. 64
- Montégut, J. (1999) *Le milieu aquatique*. ACTA.
- Moorhouse, T.P. & Macdonald, D.W. (2015) Are invasives worse in freshwater than terrestrial ecosystems? *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 2, 1-8.
- Nino, F.D., Thiébaud, G. & Muller, S. (2005) Response of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John to manual harvesting in the North-East of France. *Hydrobiologia*, 551, 147-157.
- Office Français de la Biodiversité & UICN *Centre de ressources espèces exotiques envahissantes*. Available at : <http://especes-exotiques-envahissantes.fr/> (accessed 2022).
- Perrot, P. & Essayan, N. (2021) Rapport d'information sur la prolifération des plantes invasives et les moyens pour endiguer cette situation. In, p. 77. Assemblée Nationale
- Pinay, G., Gascuel, C., Souchon, Y., Le Moal, M., Levain, A., Etrillard, C., Moatar, F., Pannard, A. & Souchu, P. (2017) L'eutrophisation : manifestations, causes, conséquences et prédictibilité. Synthèse de l'Expertise scientifique collective In, p. 144. CNRS-Ifrémer-INRA-Irstea (France)
- Puijalon, S. (2005) Adaptations to increasing hydraulic stress: morphology, hydrodynamics and fitness of two higher aquatic plant species. *Journal of Experimental Botany*, 56, 777-786.
- Puijalon, S. & Bornette, G. (2004) Morphological variation of two taxonomically distant plant species along a natural flow velocity gradient. *New Phytologist*, 163, 651-660.
- Sand-Jensen, K. (1997) Macrophytes as biological engineers in the ecology of Danish streams. *Freshwater Biology. Priorities and development in Danish research*, 74-101.
- Sand-Jensen, K. (2003) Drag and reconfiguration of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, 48, 271-283.
- Scremin-Dias, E. (2009) Tropical aquatic plants: morphoanatomical adaptations. Del-Claro, K. and Rico-Gray (Eds.). *Encyclopedia of Tropical Biology and Conservation Management*. Paris: UNESCO/EOLSS, 84-132.
- Symoens, J.J., Hooper, S.S. & Compère, P. (1982) Studies on aquatic vascular plants. In, p. 424. Roy Soc. Belgium Brussels.
- Thiébaud, G. & Muller, S. (2003) Linking phosphorus pools of water, sediment and macrophytes in running waters. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* (ed by, pp. 307-316.
- Thiébaud, G. (2005) Does competition for phosphate supply explain the invasion pattern of *Elodea* species? *Water research*, 39, 3385-3393.
- Trémolières, M., Barrat-Segréain, M.-H. & Thiébaud, G. (2008) Biologie et écophysologie des macrophytes. *Ingénierie E.A.T.*, 10.
- Wanke, D. (2011) The ABA-mediated switch between submersed and emersed life-styles in aquatic macrophytes. *Journal of Plant Research*, 124, 467-475.
- Wiegand, G. (1991) Die Lebens- und Wuchsformen der makrophytischen Wasserpflanzen und deren Beziehungen zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung der Arten. *Tuexenia*, 135-147.
- Zheng, Y., Feng, Y., Valiente-Banuet, A., Li, Y., Liao, Z., Zhang, J. & Chen, Y. (2015) Are invasive plants more competitive than native conspecifics? Patterns vary with competitors. *Scientific Reports*, 5, 15622.