MEMOIRE

présenté

DEVANT L'UNIVERSITE PAUL SABATIER DE TOULOUSE (SCIENCES)

en vue de l'obtention

DU DIPLOME D'ETUDES APPROFONDIES

"ECOLOGIE DES SYSTEMES AQUATIQUES CONTINENTAUX"

par

Nathalie MARY

SURFACES DEVELOPPEES DE QUELQUES MACROPHYTES AQUATIQUES DU FLEUVE CHARENTE

Soutenu le 5 Septembre 1994

Les recherches ont été effectuées au Groupement de Bordeaux du CEMAGREF, en Division Qualité des Eaux.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier toutes les personnes qui ont participé à ce travail et m'ont soutenue pour la réalisation de ce document.

Je remercie tout d'abord Jacques CAPBLANCQ, responsable du Laboratoire d'Hydrobiologie de Toulouse.

Je remercie également Bernard ROUSSEAU, directeur du Groupement de Bordeaux du CEMAGREF, et Hugues AYPHASSORHO, Chef de la division "Qualité des Eaux", de m'avoir accueillie au sein de leur établissement.

Je désire exprimer ma profonde reconnaissance à Alain DUTARTRE, ingénieur à la division "Qualité des Eaux", qui m'a proposé cette étude et m'a aidée à la réaliser. Je tiens à le remercier pour sa très grande disponibilité et ses nombreux conseils.

Je remercie vivement Mathieu TORRE, de la division "Qualité des Eaux", pour tous ses conseils et son aide précieuse dans l'utilisation du logiciel de Traitement d'image.

Je remercie également toutes les personnes qui m'ont aidé à la réalisation de mes manipulations et qui m'ont rapporté des échantillons de macrophytes de la Charente : Henri BEUFFE, de la division "Qualité des Eaux", Véronique LAHOUN et Josiane SOLLIER, stagiaires au CEMAGREF, Patrice MOREAU, technicien.

Je remercie Anne LENOIR, statisticienne à la division "Qualité des Eaux", qui m'a conseillée pour le traitement de données. Je remercie également Michel COSTE, Jean-François DUBERNET et Roland CARBONE pour tous leurs conseils.

Je remercie Maryse BOUDIGUES, Muriel BONNET et Brigitte MECHIN, du Laboratoire de chimie de la division "Qualité des Eaux", pour leur aide et leur disponibilité.

Je remercie Chantal GARDES et Marie-Pierre MALEYRAN, du Service Documentation du CEMAGREF de Bordeaux, pour leur grande disponibilité et les recherches qu'elles ont effectuées pour cette étude.

Enfin, je tiens à remercier toutes les personnes du CEMAGREF et spécialement Jean-Max CAUPENNE , ingénieur informaticien, et Stéphane FERRY, thésard, pour l'aide informatique qu'ils m'ont apportée.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

1 - SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

1.1 - CHARENTE ET MACROPHYTES 3

1.1.1 - Le milieu d'étude 3

1.1.2 - Rôles des macrophytes aquatiques 4

1.1.2.1 - Rôle mécanique des plantes aquatiques 4
1.1.2.2. - Rôle physico-chimique des macrophytes aquatiques 5
1.1.2.3 - Rôles biologiques des végétaux aquatiques 6

1.1.3 - Etudes réalisées sur les macrophytes de la Charente 6

1.2 - LES MACROPHYTES, SUPPORT DU PERIPHYTON 11

1.2.1. - Le périphyton : définition, composition 11

1.2.1.1- Définition 11
1.2.1.2 - Mise en place du périphyton 11

1.2.2 - Les facteurs de distribution du périphyton 12

1.2.2.1. - Les conditions du milieu 12
1.2.2.2 - Influence de l'architecture et de la physiologie des macrophytes 13
1.2.2.3- Le choix du substrat 14

1.2.3 - Production, activité du périphyton 15

1.2.3.1 - Production primaire, biomasse 15
1.2.3.2- Activité, rôles 15

1.2.4 - Relations macrophytes / périphyton 15

1.2.4.1 - Relations trophiques 15
1.2.4.2 - Compétition et Allopathie 16

1.3 - SURFACES DEVELOPPEES PAR LES MACROPHYTES AQUATIQUES 17

1.3.1 - Morphologie des macrophytes aquatiques 17

1.3.2 - Méthodes d'estimation des surfaces développées par les macrophytes aquatiques 17

1.3.2.1 - Méthodes de mesures directes 17

1.3.2.2- Méthodes indirectes 18

2 - ESTIMATION DES SURFACES DEVELOPPEES PAR TROIS MACROPHYTES DE LA CHARENTE

2.1 - MATERIEL ET METHODES 26

2.1.1 - Démarche d'étude 26

2.1.2.- Les mesures directes 28

2.1.2.1 - Quelques caractéristiques morphologiques des plantes étudiées 28

2.1.2.2. - Mesures directes effectuées sur ces plantes 29

2.1.3- Les mesures indirectes 29

2.1.3.1 - Méthode colorimétrique 29

2.1.3.2 - Estimation du volume occupé par les plantes 30

2.1.3.3 - Mesure du poids sec 30

2.1.4 - Utilisation de tests statistiques 30

2.1.4.1 - Tests de corrélation et de régression 30

2.1.4.2 - Tests non paramétriques 31

2.2 - LES RESULTATS OBTENUS 32

2.2.1 - Le cornifle (Ceratophyllum demersum) 32

2.2.1.1. - Relation absorbance / surface développée 32

2.2.1.2 - Relation volume / surface développée 34

2.2.1.3 - Relation biomasse sèche / surface développée 35

2.2.1.4 - Relation surface analysée / surface développée 37

2.2.2 - Le Potamot flottant (Potamogeton fluitans) 38

2.2.3 - Etude de la relation biomasse sèche / surface développée chez Le Nénuphar jaune (Nuphar lutea) 40

2.3 - ANALYSE DES RESULTATS OBTENUS 41

2.3.1 - Utilisation des relations 41

2.3.2 - Estimation de surfaces développées par les macrophytes de la Charente 41

2.3.2.1 - Surface développée par unite de matière sèche 41

2.3.2.2 - Indices de surface foliaire des macrophytes étudiés 42

2.3.2.3 - Surfaces développées par les macrophytes sur les stations étudiées 42

SYNTHESE ET CONCLUSION 45

BILIOGRAPHIE 47

ANNEXES 50

ANNEXE 1 : PRICIPALES CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIES DES MACROPHYTES AQUATIQUES 51

ANNEXE 2 : RESULTATS BRUTS 56

ANNEXE 3 : EXEMPLES DE RESULTATS OBTENUS APRES APPLICATION DE TESTS DE CORRELATION SUR PCSM 59

ANNEXE 4 : ESTIMATION DE LA SURFACE DEVELOPPEE DES LIMBES DE *Nuphar lutea* PAR MESURE DES LARGEUR ET LONGUEUR MAXIMALES DES LIMBES (CODHANT & DUTARTRE, 1993) 64

LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX

Figure 1 : Situation géographique du bassin versant de la Charente

Figure 2 : Situation des stations et du secteur étudié en 1989 (CEMAGREF, 1991)

Figure 3 : Evolution des taux de végétalisation sur les stations étudiées en 1993 (MARY, 1994)

Figure 4 : Fréquences des macrophytes sur la station d'Angoulême en 1993 (MARY, 1994)

Figure 5 : Exemple d'un appareil de mesure des surface foliaires (JENKINS, 1959)

Figure 6 : Relations entre surface / poids d'un film liquide sur la surface (HARROD & HALL, 1962)

Figure 7 : Relation absorbance / surface développée présentée par CATTANEO et CARRIGNAN (1983)

Figure 8 : Relation surface / colorant adsorbé présentée par WATALA et WATALA (1994)

Figure 9 : Relation surface / poids sec présentée par SHER-KAUL *et al.* (1994)

Figure 10 : Relation surface / poids sec présentée par EDWARDS et OWENS (1965)

Figure 11 : Relation absorbance / surface développée chez le cornifle (*Ceratophyllum demersum*)

Figure 12 : Relation volume / surface développée chez le cornifle (*Ceratophyllum demersum*)

Figure 13 : Relation volume / surface développée chez le cornifle (*Ceratophyllum demersum*) sans les couples A et B

Figure 14 : Relation poids sec / surface développée chez le cornifle (*Ceratophyllum demersum*)

Figure 15 : Relation poids sec / surface développée chez le cornifle (*Ceratophyllum demersum*)

Figure 16 : Relation surface mesurée / surface analysée chez le Cornifle (*Ceratophyllum demersum*)

Figure 17 : Relation absorbance / surface développée chez le Potamot flottant (*Potamogeton fluitans*)

Figure 18 : Relation volume / surface développée chez le Potamot flottant (*Potamogeton fluitans*)

Figure 19 : Relation poids sec / surface développée chez le Potamot flottant (*Potamogeton fluitans*)

Figure 20 : Relation poids sec / surface développée chez le Nénuphar jaune (*Nuphar lutea*)

Figure 21 : Relation poids sec / surface chez les trois macrophytes étudiés

Tableau 1 : Taux de végétalisation et fréquences sur la station d'Angoulême en 1989 et en 1993

Tableau 2 : Biomasses moyennes sèches (kg/ha) estimées sur les stations d'étude en août (MARY, 1994)

Tableau 3 : Realtions établies entre la surface développée et l'absorbance, le volume et le poids sec

Tableau 4 : Valeurs extrêmes de biomasse et indices de surface foliaire correspondants des macrophytes étudiés

Tableau 5 : Poids secs moyens (kg) et surfaces développées correspondantes sur les stations étudiées en 1993

Tableau 6 : Surfaces développées par les macrophytes sur les stations étudiées en 1993

INTRODUCTION

Les prélèvements d'eau par l'industrie, les réseaux d'eau potable, le tourisme, l'agriculture sont considérables, et rendent de plus en plus difficile la gestion des eaux continentales. Des connaissances scientifiques sur les ressources en eau sont donc nécessaires pour connaître les risques de compétition entre les secteurs utilisateurs d'eau et les risques d'atteintes à l'environnement.

Depuis 1986, un programme pluridisciplinaire de recherche a été lancé par le Ministère de la Recherche et de l'Enseignement Supérieur sur le bassin versant de la Charente. Ce programme vise à modéliser les transferts de polluants et nutriments depuis l'amont d'un bassin versant continental jusqu'à son estuaire, et à étudier l'influence de ces éléments tant sur le milieu fluvial que sur le milieu maritime. Parallèlement, ce programme permettait la mise au point de méthodes de caractérisation de la qualité des eaux. La partie maritime fut confiée à l'IFREMER et la partie bassin versant continental au CEMAGREF.

Simultanément, une étude fut engagée à la demande de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, le fleuve présentant de très importants développements de macrophytes, considérés à l'époque comme des manifestations de l'eutrophisation et nuisibles vis-à-vis du tourisme fluvial. Les macrophytes aquatiques sont, par définition, les plantes que l'on peut individualiser visuellement : certaines algues, des mousses, des fougères et des plantes à fleurs.

En 1992 et 1993, des investigations furent entreprises sur les macrophytes de la Charente dans le but de comprendre les rôles de ces organismes vis à vis des cycles de nutriments au sein du fleuve. L'objectif final était de donner un ordre de grandeur de la minéralomasse stockée dans les populations de macrophytes du fleuve. Pour connaître la minéralomasse, il fallait pouvoir estimer la biomasse dans un tronçon donné du fleuve. Cette étude débuta en 1992 sur une station de 500 m de longueur environ (CODHANT & DUTARTRE, 1993). Elle permit de mettre au point une méthodologie de relevé de la végétation aquatique, de faire une estimation du recouvrement végétal et de la biomasse de la station étudiée (Nersac) et de définir les contraintes liées au terrain. En 1993, l'étude se poursuivait sur quatre stations situées de part et d'autre de l'agglomération d'Angoulême. (MARY, 1994).

Les macrophytes aquatiques ont des rôles multiples dans les écosystèmes aquatiques. Hormis leur rôle primordial dans la dynamique des flux nutritifs et gazeux, ils ont une importance écologique pour la faune aquatique, et sont des supports d'organismes périphytiques. Ces derniers présentent des cycles vitaux beaucoup plus courts que ceux des macrophytes : ils sont de l'ordre de quelques heures à quelques jours, si bien que ces organismes présentent des réponses rapides aux modifications de milieu.

Par ce rôle de support, les macrophytes jouent donc un rôle indirect, par leur simple présence, et primordial dans la métabolisation des nutriments et des matières organiques du fleuve. Une approche plus globale en terme de "compartiment végétal" est engagée par la division "Qualité des Eaux" pour analyser l'intérêt et l'importance de ces processus.

La première phase en ce qui concerne les macrophytes est d'estimer leur surface potentielle d'accueil du périphyton. Une recherche bibliographique a permis une approche de méthodes pratiques d'estimation des surfaces développées par les macrophytes. La mise en œuvre de mesures manuelles et l'application de quelques méthodes visant à établir une corrélation entre la surface et un paramètre intrinsèque aux échantillons de plantes ont ensuite permis une estimation de la surface développée par trois des macrophytes les plus répandus dans le secteur étudié du fleuve Charente.

1 - SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

1.1 - CHARENTE ET MACROPHYTES

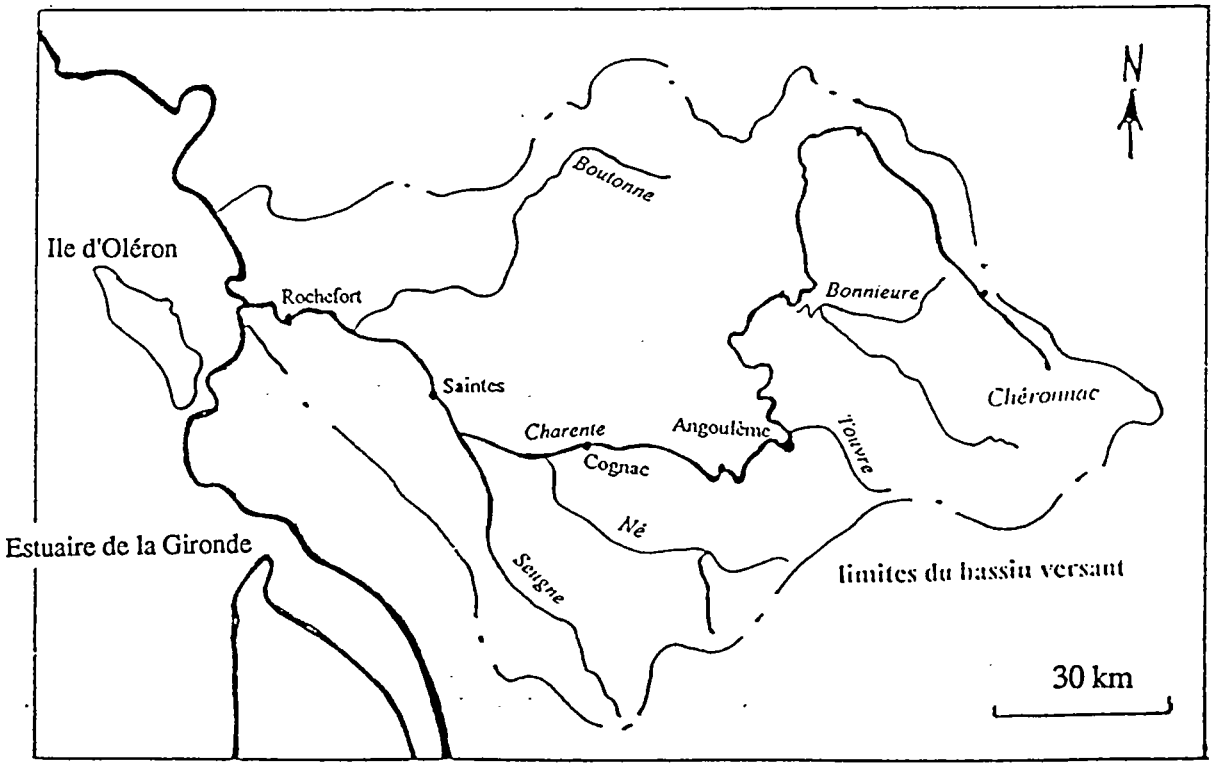
1.1.1 - LE MILIEU D'ETUDE

La Charente est un fleuve côtier de 360 km de longueur environ qui draine un bassin versant d'une superficie de près de 10000 km². Celui-ci est principalement occupé par une agriculture intensive basée sur la céréaliculture, le maïs, le tournesol et la vigne. Il ne compte que cinq villes de plus de 10000 habitants. L'agglomération la plus importante, Angoulême, compte 87000 habitants environ et concentre une grande partie des industries du bassin.

La Charente se caractérise par une pente générale faible. Il convient de noter en particulier que les 100 derniers kilomètres du fleuve, de Cognac à l'estuaire, ont une pente très faible de 0,04 ‰. Le bassin versant est soumis à un climat océanique tempéré.

A l'exception de l'est formé de roches cristallines du Massif central (socle primaire), le sous-sol du bassin de la Charente est constitué de terrains sédimentaires. La principale particularité géologique reste la présence d'un grand réservoir karstique dans la région de la Rochefoucauld. Ce karst, alimenté en partie par les pertes de la Tardoire et du Bandiat, affluents de la Charente, donne naissance à la Touvre. Celle-ci conflue avec la Charente à l'amont d'Angoulême.

FIGURE 1 : SITUATION GEOGRAPHIQUE DU BASSIN VERSANT DE LA CHARENTE



Le fleuve connaît un **régime très variable** selon les saisons avec un débit moyen à l'estuaire proche de 60 m^3/s. A l'aval d'Angoulême, il se situe autour de 48 m^3/s dont le quart en moyenne provient de la Touvre.

Les **prélèvements d'eau** de la Charente sont considérables, réduisent fortement ces débits et nuisent à l'ensemble du réseau hydrographique. Ils contribuent même à assécher certains affluents. C'est pourquoi, le **barrage-réservoir de Lavaud** a été mis en place fin 1988. Il offre une capacité de stockage voisine de 10 millions de m^3 représentant un débit supplémentaire de 1,5 m^3/s pendant l'étiage. Une seconde retenue de soutien d'étiage de 12 millions de m^3 située sur la Moulde, "le Mas-Chaban", devrait commencer à fonctionner fin 1995.

Le fleuve subit des **pollutions notables**. Un sixième du flux total d'azote est sous forme d'azote organique et le reste sous forme de **nitrates** essentiellement. Les rejets ponctuels en azote restent négligeables par rapport aux apports diffus d'origine agricole.

Le flux moyen de phosphore total apporté par la Charente à l'estuaire est évalué à 5 tonnes par jour environ. La proportion d'orthophosphates dans le phosphore total est estimé à **un tiers**. La caractérisation du phosphore dans les sédiments montre qu'une grande partie de l'élément est **piégée de façon réversible dans les sédiments**.

L'agglomération d'Angoulême, avec ses industries, contribue à 40 % du total des rejets de **matières organiques** et à 46 % des rejets ponctuels totaux d'azote dans le fleuve. Elle regroupe à elle seule **la moitié des entreprises** responsables de 85 % de la pollution par les **matières inhibitrices ou toxiques** (CEMAGREF, 1992).

Toutes ces pollutions modifient la qualité des eaux superficielles du département de la Charente. De **"moyenne"** en amont des agglomérations d'Angoulême, Cognac et Rochefort, la qualité de l'eau devient **"médiocre"** à leur aval immédiat (d'après la Grille d'appréciation établie par les Agences de l'Eau).

L'enrichissement en nutriments - le phosphore constitue l'élément déterminant du développement du phytoplancton dans la Charente (Collectif, 1991) - est directement responsable de **l'eutrophisation des cours d'eau**, dont l'impact le plus visible est le développement des algues. Des prélèvements de plancton réalisés de 1988 à 1990 sur 7 stations de la Charente ont montré que les **Chloroccocales** (algues vertes) et les **Diatomées Centriques** (algues brunes à symétrie radiaire) dominent le phytoplancton de la Charente. L'existence dans la masse d'eau d'**algues épiphytes**, à l'origine fixées sur les végétaux, reflète l'abondance de la colonisation de la Charente et de ses affluents par des herbiers aquatiques enracinés (Collectif, 1991).

1.1.2 - ROLES DES MACROPHYTES AQUATIQUES

1.1.2.1 - ROLE MECANIQUE DES PLANTES AQUATIQUES

Les macrophytes aquatiques **changent les caractéristiques de l'écoulement en rivière** : elles ralentissent le courant par augmentation de la rugosité (DAWSON et ROBINSON, 1984). Cette diminution qui atteint fréquemment **0,3 à 0,1 m/s** est associée à une augmentation du niveau de l'eau de l'ordre de 20 à 40 cm correspondant au volume des plantes dans la section du cours. Dans les petits cours d'eau, ceci pourrait entraîner des risques d'inondations ce qui justifierait alors des opérations de faucardage.

De plus, les touffes de macrophytes, en modifiant la direction du courant, créent des **hétérogénéités de vitesses de courant** ce qui peut provoquer un piégeage des sédiments. Ce

piégeage, s'il est important, peut "entraîner des variations cycliques des végétations colonisatrices" (HAURY *et al*, 1991).

Les plantes colonisant les sédiments contribuent à leur stabilisation. Les macrophytes, tout spécialement les hélophytes, jouent un rôle de protection des berges des rivières et des plans d'eau en atténuant l'impact érosif des vagues (WETZEL et HOUGH, 1973 in BARBE 1984). Elles contribuent enfin au comblement des milieux stagnants, non seulement par les sédiments qu'elles piègent mais aussi par la matière organique qu'elles produisent et qui s'accumule dans l'eau, en formant par exemple des tourbières (HAURY, 1991).

1.1.2.2. - ROLE PHYSICO-CHIMIQUE DES MACROPHYTES AQUATIQUES

Modification des teneurs en gaz dissous et du ph

Au cours de la photosynthèse, les végétaux chlorophylliens produisent de l'oxygène et consomment du gaz carbonique. Ces échanges gazeux modifient les teneurs en gaz dissous dans l'eau. La quantité d'oxygène produite pendant le jour dépend des caractéristiques de la plante (état physiologique) et des paramètres propres au substrat aqueux (insolation, température, pourcentage de saturation du milieu). Durant la nuit, la fonction chlorophyllienne ne s'effectue pas, les végétaux comme les animaux utilisent l'oxygène dissous dans l'eau pour leur respiration.

La production d'oxygène par les plantes peut varier de 0,13 à 7,36 g/m²/jour (SCULTHORPE, 1967). L'oxygène libéré permet la respiration des animaux et des végétaux mais favorise aussi les oxydations (comme la nitrification). La fixation du carbone du gaz carbonique ou des bicarbonates au cours de la photosynthèse affecte leurs teneurs dans les eaux et s'accompagne d'une élévation du pH (qui peut atteindre 2 unités au cours du cycle journalier).

Ainsi, en période de végétation importante, on assiste à des cycles journaliers de l'oxygène, du pH, des carbonates et des bicarbonates. Les concentrations en oxygène sont maximales en fin de journée et minimales en fin de nuit. Des concentrations variant de 25 mg/l (200 % de saturation) à 3 mg/l peuvent se rencontrer sur un cycle de 24 h dans des milieux très chargés en plancton (BARBE, 1984).

Des cas de toxicité ammoniacale pour le poisson due à une élévation de pH dans des tronçons où il y avaient des proliférations de renoncules ont été décrits dans la Semois en Belgique (VANDER BORGHT *et al* , 1982). De même, un déficit en oxygène peut entraîner la mort des poissons par anoxie.

Influence sur les cycles de nutriments et production de biomasse

Dans les rivières peu courantes, les proliférations végétales entraîneraient des carences en nutriments dans l'eau, notamment pour le phosphore (VANDER BORGHT *et al* , 1982). Cependant, la minéralomasse contenue dans les macrophytes ne représenterait que quelques pour cent du flux annuel du cours d'eau (CASEY et WESTLAKE, 1974). Un rôle non négligeable des macrophytes serait la remise en circuit du phosphore piégé dans les sédiments, ainsi que de l'azote qui s'y trouve (BARKO et SMART, 1981).

Les végétaux constituent l'élément de base des chaînes alimentaires des biocénoses aquatiques. En rivières acides, notamment en Bretagne, les macrophytes aquatiques assurent, par les renoncules, un apport organique dès la fin du printemps (HAURY (1985), GOUESSE AIDARA (1986) *in* HAURY *et al*, 1991), cet apport précédant celui des feuilles de la ripisylve. Cependant, la biomasse produite par les végétaux aquatiques représente un

apport organique qui, lorsqu'il est excessif, entraîne des phénomènes d'anoxie à la suite de sa décomposition qui se fait rapidement.

Seules quelques espèces de poissons sont réellement herbivores (brèmes, gardons, tilapia, carpes) et consomment feuilles, tiges, ou graines des angiospermes. Par contre, les feuilles et débris organiques allochtones sont une source importante pour les invertébrés benthiques (HAURY *et al*, 1991).

1.1.2.3 - ROLES BIOLOGIQUES DES VEGETAUX AQUATIQUES

Les macrophytes constituent des supports pour les algues du périphyton qui s'y fixent, les végétaux pouvant offrir une surface de plusieurs dizaines de m^2 sur un seul m^2 de sédiments colonisés (HAURY *et al*, 1991). De plus, les herbiers végétaux servent de support de ponte et d'abris aux insectes et poissons. Les alevins et les espèces servant de proies sont protégés des prédateurs par les plantes à feuillage dense. Beaucoup de végétaux, enfin, fournissent aux poissons de bonnes frayères, où les oeufs peuvent rester fixés et les alevins protégés après leur éclosion (MONTEGUT, 1987).

Pour les invertébrés benthiques, dont beaucoup sont brouteurs du périphyton, les macrophytes constituent un milieu de vie particulièrement favorable aux espèces exigeantes en oxygène qui profitent de la photosynthèse : dans les rivières anglaises à fond caillouteux, par exemple, la densité des invertébrés est de 3 à 4.10^3 individus par m^2 alors qu'elle atteint 400.10^3 individus par m^2 dans les mousses et autres macrophytes (GAUDET, 1974 *in* BARBE, 1984).

1.1.3 - ETUDES REALISEES SUR LES MACROPHYTES DE LA CHARENTE

La Charente est navigable à partir d'Angoulême et le cours d'eau présente des seuils de hauteur variable, équipés d'écluses qui permettent la pratique de la navigation de plaisance. Or, voici quelques années, des développements notables de macrophytes ont gêné ce tourisme fluvial. Les services chargés de l'entretien du milieu avaient été amenés à réaliser des faucardages réguliers pour libérer le chenal de navigation.

Engagée en 1989 pour le compte de l'Agence de l'Eau Adour Garonne, une étude portant sur les manifestations de l'eutrophisation du fleuve a comporté un point sur l'extension géographique de ces développements et leurs déterminismes (Collectif, 1991). Les divers services concernés par la gestion du fleuve avaient contribué à préciser les zones à fort développement végétal.

Les difficultés liées aux dimensions du cours d'eau (360 km de longueur et jusqu'à 80 m de largeur) avaient alors conduit au choix d'une *approche progressive* portant sur trois niveaux d'observations différents : l'étude depuis la surface de vingt stations réparties sur l'ensemble du cours, puis d'un tronçon d'une quarantaine de kilomètres de longueur et enfin l'examen de trois stations (figure 2).

Parmi les conclusions de ces travaux figurent les éléments suivants :

• - le développement des macrophytes dans la Charente n'est pas uniquement dû à l'eutrophisation du fleuve. Les caractéristiques hydrauliques du cours, dont en particulier la pente, la profondeur du lit et la vitesse de courant, influencent directement ou indirectement la répartition longitudinale des plantes aquatiques.

• - le recouvrement végétal peut être extrêmement variable d'un secteur à un autre, et d'une rive à l'autre, ce qui semble bien démontrer que les caractéristiques locales (profondeur, courant, etc ...) jouent un rôle très important dans la répartition des plantes.

• - la présence de végétaux en un point donné résulte donc de la convergence de différents facteurs physiques, physico-chimiques et biologiques. Dans le cas de la Charente, le classement relatif de ces facteurs de répartition semble être le suivant : profondeur > qualité de l'eau > vitesse de courant > substrat (DUTARTRE, à paraître). Les investigations menées dans le cadre de ce travail devaient participer à la précision de cette hiérarchie de facteurs.

Les macrophytes jouent également des rôles dans l'épuration du fleuve par leur consommation propre de nutriments. Ils permettent donc un stockage temporaire des nutriments qui ne sont plus disponibles pour les peuplements phytoplanctoniques. Pour pouvoir quantifier ce stockage temporaire, une estimation de la biomasse végétale de la Charente était indispensable.

Cet effort de quantification avait ainsi débuté en 1992 sur une station d'étude de 500 m de longueur environ (CODHANT & DUTARTRE, 1993). Les campagnes de terrain avaient alors permis de mettre au point une méthodologie de relevé de la végétation aquatique avec plusieurs techniques de description du milieu (points contacts, échosondage et plongée subaquatique). Il avait donc été possible de faire une estimation du recouvrement végétal et de la biomasse de la station étudiée (Nersac), valeurs de référence appréciables dans le cadre d'un suivi sur plusieurs années.

En 1993, l'étude se poursuivait avec pour objectif la quantification de la biomasse végétale d'un secteur plus important de la Charente. Quatre stations d'étude de dimensions comparables à celles de Nersac et situées de part et d'autre de l'agglomération d'Angoulême, avaient été choisies. Trois campagnes de terrain (mai, fin juin et août) ont été nécessaires pour étudier l'évolution de la végétalisation durant l'été (MARY, 1994). Parmi les conclusions de cette étude figurent les éléments suivants :

• - L'étude de la granulométrie des fonds, réalisée sur quelques profils en plongée, montre que le fond du fleuve est constitué d'une mosaïque complexe d'éléments juxtaposés. La vase semble prédominer au niveau des zones rivulaires, le sable et les graviers sur le reste du lit de la rivière.

• - les taux de végétalisation varient d'une station à l'autre et d'un mois à l'autre. La colonisation du lit par les macrophytes est généralement progressive et atteint un taux maximal en fin d'été (septembre). Angoulême présente les taux les plus importants (entre 60 et 70 %). Par contre, les autres stations ont des taux variant entre 10 et 30 % selon l'époque considérée. Cette différence pourrait s'expliquer par la profondeur moyenne plus faible de la station d'Angoulême (figure 3).

• - L'étude de la diversité spécifique des stations montre la dominance de deux espèces sur les quatre stations : le cornifle (*Ceratophyllum demersum*) et la fontinelle (*Fontinalis antipyretica*). Les bryophytes et certaines espèces végétales telles que les potamots (*Potamogeton fluitans* et *P. pectinatus*), callitriches (*Callitriche sp.*), élodées (*Elodea canadensis*), sagittaires (*Sagittaria sagittifolia*) présentent des fréquences généralement faibles. D'autres comme le nénuphar jaune (*Nuphar lutea*) semblent peu s'étendre : leur fréquence reste à peu près constante de mai à août. Le rubanier (*Sparganium emersum*) est l'espèce dominante d'Angoulême (figure 4).

FIGURE 2 : SITUATION DES STATIONS ET DU SECTEUR ETUDIE EN 1989 (CEMAGREF, 1991)

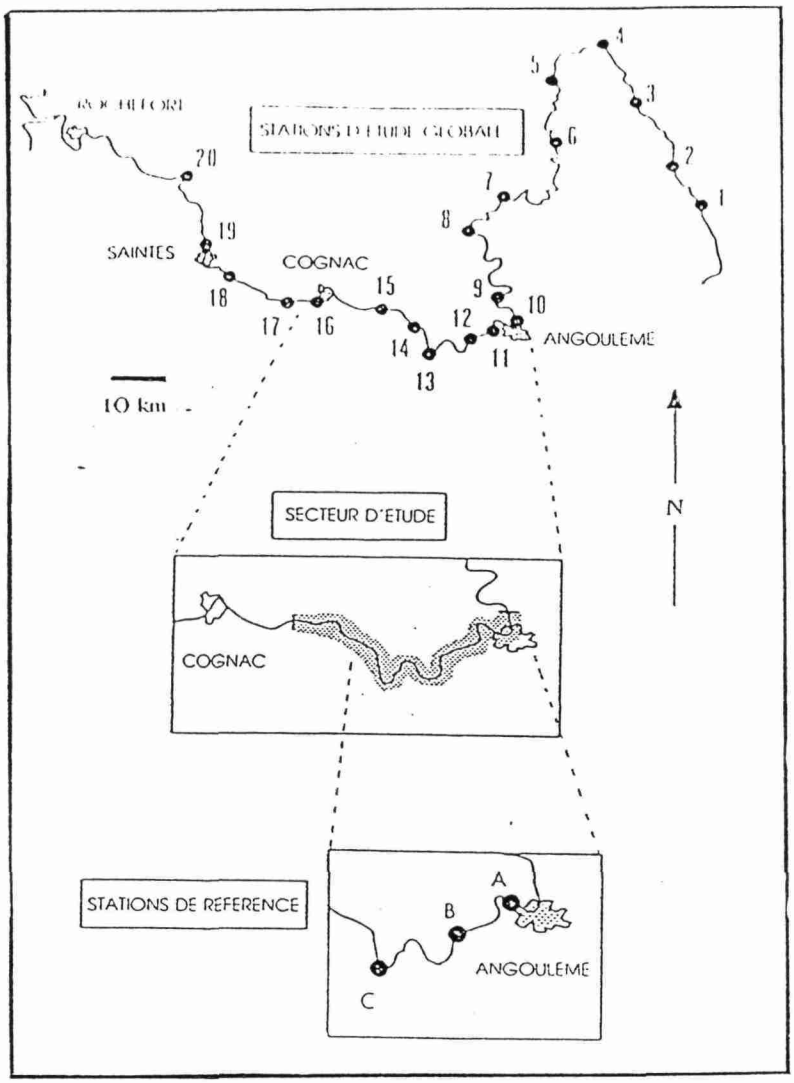


FIGURE 3 : EVOLUTION DES TAUX DE VEGETALISATION SUR LES STATIONS ETUDIEES EN 1993 (MARY, 1994)

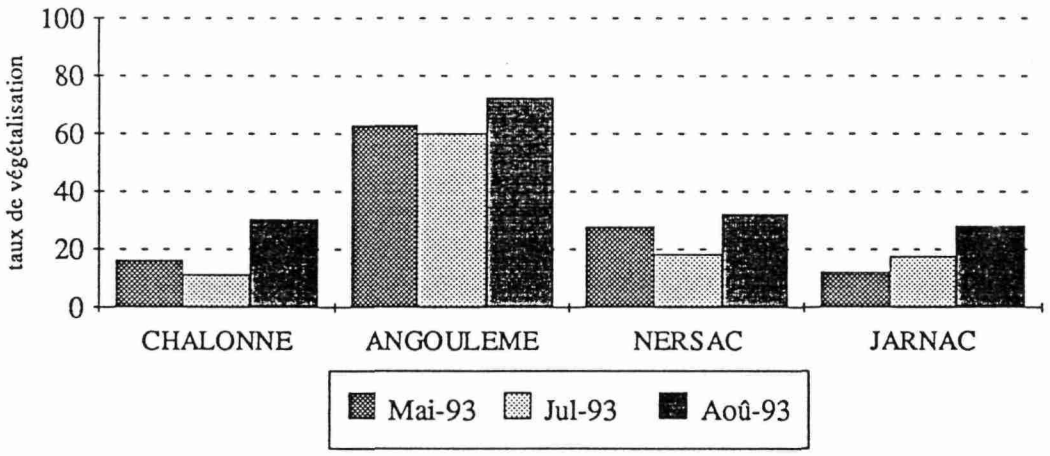
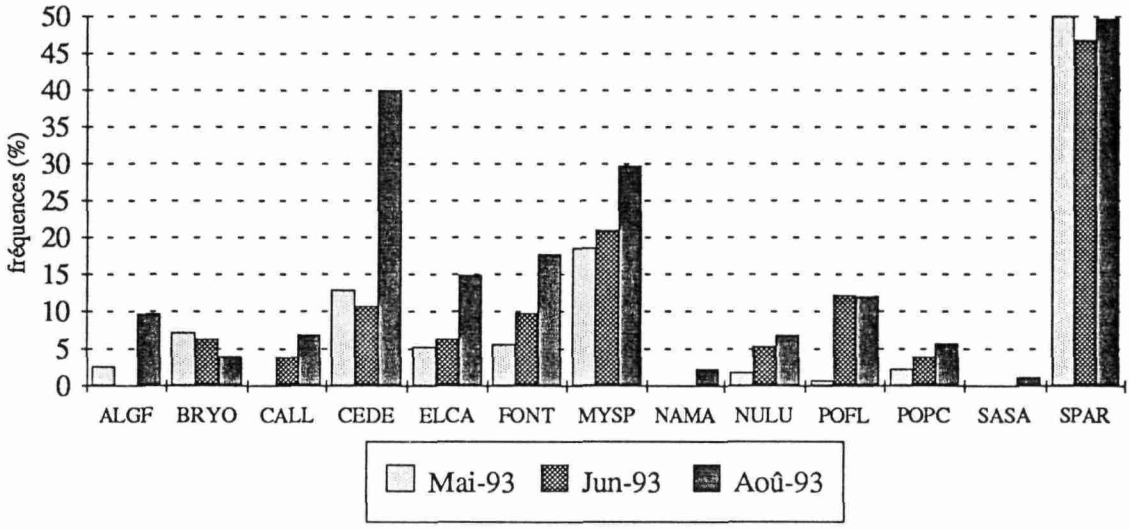


FIGURE 4 : FREQUENCES DES MACROPHYTES SUR LA STATION D'ANGOULEME EN 1993 (MARY, 1994)



ALGF	algues filamenteuses	ELCA	*Elodea canadensis*	NULU	*Nuphar lutea*
BRYO	bryophytes diverses	FONT	*Fontinalis antypiretica*	POFL	*Potamogeton fluitans*
CALL	*Callitriche sp.*	MYSP	*Myriophyllum spicatum*	SASA	*Saggitaria saggitifolia*
CEDE	*Ceratophyllum demersum*	NAMA	*Najas major*	SPAR	*Sparganium emersum*

TABLEAU 1 : TAUX DE VEGETALISATION ET FREQUENCES SUR LA STATION D'ANGOULEME EN 1989 ET EN 1993

	1989	1993
richesse spécifique	14	14
plantes ayant disparu entre 1989 et 1993	lentille mineure, potamot à feuilles perfoliées, jonc des chaisiers	
plantes nouvelles en 1993	callitriche, naïade, bryophyte non déterminée	
végétalisation totale	*0.86*	*0.72*
potamot pectiné	*0.48*	0.12
algues filamenteuses	*0.33*	0.10
rubanier	*0.46*	*0.50*
cératophylle	0.15	*0.40*
myriophylle	0.09	*0.30*

• - Une certaine variabilité de la végétalisation existe entre les stations, mais aussi d'une année à l'autre à la vue des résultats obtenus en comparant les stations de Nersac en 1992 et 1993 et d'Angoulême en 1989 et 1993 (tableau 1). Les mêmes végétaux existent, mais les végétaux dominants varient. Il semble donc difficile de prévoir quels végétaux domineront du point de vue quantitatif d'une année sur l'autre, et leur fréquence relative.

• Certaines espèces existaient antérieurement sur Nersac ou Angoulême qui n'ont pas été retrouvées en 1993. En effet, les méthodes de mesures et de prélèvements utilisées permettent d'apprécier la richesse spécifique des stations, mais il est possible que certaines espèces en très faible fréquence soient passées inaperçues.

• - Les stations de Chalonne, située à l'amont immédiat de l'agglomération d'Angoulême, et celle de Nersac, située à son aval, présentent, en août, les biomasses moyennes les moins importantes avec environ 100 kg de matières sèches par hectare. Angoulême a une biomasse moyenne sèche sept fois plus importante avec 770 kg /ha en août (tableau 2).

• - enfin, certains végétaux déterminent la biomasse des stations même s'ils ne sont pas les plus fréquents. Par exemple, pour une même surface occupée, le nénuphar, le cornifle, le potamot flottant, le myriophylle sont plus lourds que le rubanier.

• - Cette étude a permis d'acquérir des éléments supplémentaires concernant les déterminismes de répartition des macrophytes aquatiques, et les méthodes à employer pour appréhender ces déterminismes, d'affiner les méthodes d'estimation de la biomasse végétale de stations de 500 m de longueur environ et de donner des ordres de grandeur des biomasses présentes.

TABLEAU 2 : BIOMASSES MOYENNES SECHES (KG/HA) ESTIMEES SUR LES STATIONS D'ETUDE EN AOUT (MARY, 1994)

CHALONNE	103
ANGOULEME	767
NERSAC	105
JARNAC	220

1.2 - LES MACROPHYTES, SUPPORT DU PERIPHYTON

1.2.1. - LE PERIPHYTON : DEFINITION, COMPOSITION

1.2.1.1- DEFINITION

Divers termes définissent le périphyton. Selon HUTCHINSON (1975), l'***haptobenthos*** se développe sur un support solide, souvent un rocher ou la partie d'une plante aquatique, parfois même du bois, des surfaces animales, des restes d'objets anthropiques métalliques, en céramique, en plastique ou d'une autre matière. Les algues haptobenthiques qui vivent sur les rochers ou sur les supports artificiels sont souvent appelées ***épilithiques*** alors que celles qui poussent sur les plantes sont couramment appelées ***épiphytiques***. De même, selon BAKER (1988), les **épiphytes** sont "les organismes croissant sur les surfaces des plantes vivantes. Ils comprennent les bactéries, les algues, les champignons et les petits métazoaires."

Certains auteurs comme GODWARD (1937) ont utilisé le terme "***périphyton***" ou "***épiphyton***" comme pratiquement un synonyme d'haptobenthos. PEYTON & CHARACKLIS (1992) définissent le ***biofilm*** comme étant la "matrice de **cellules et de produits cellulaires** fixés sur une surface solide ou sur un substrat. Les cellules y croissent, se reproduisent, et excrètent des polymères extra-cellulaires et d'autres substances diverses. Les biofilms existent dans la plupart des milieux aquatiques."

1.2.1.2 - MISE EN PLACE DU PERIPHYTON

☞ *Fixation*

Beaucoup d'hydrophytes possèdent une cuticule réduite (SCULTHORPE, 1967 *in* BAKER, 1988). Cette cuticule est constituée de polyesters de longues chaînes d'acides gras associés à des lipides non polaires (GOULD & NORTHCOTE, 1985 *in* BAKER, 1988). C'est sur cette couche que les bactéries aquatiques se fixent.

Selon CHARACKLIS (1981), les micro-organismes se fixent au moyen de fibres polymériques extracellulaires, fabriquées et orientées par les cellules, qui forment une matrice appelée "glycocalix".

La fixation (l'**attachement**) des bactéries est fortement affectée par la **densité de charge** surfacique et l'**hydrophobicité** de la surface des hydrophytes. Un autre facteur important, la rugosité de la surface, affecterait substantiellement le taux d'attachement des bactéries (BAKER, 1984 *in* BAKER, 1988).

Il est nécessaire de faire la distinction entre "attachement" et "colonisation". La **colonisation** est le résultat de l'attachement plus la croissance, moins les pertes dues au détachement et à la prédation. D'après RIMES & GOULDER (1985) *in* BAKER (1988), le taux d'attachement est corrélé à la concentration de bactéries en suspension et égal à $1{,}7.10^4$ bactéries par cm^2 et par heure pour une concentration de 10^5 bactéries par ml.

☞ *La colonisation initiale*

Au cours d'une étude comparant la colonisation initiale par le périphyton d'apex naturels et artificiels de *Myriophyllum heterophyllum* Michx à trois profondeurs différentes

(surface, 1 mètre et 1,5 - 2 mètres de profondeur), dans la zone littorale d'un lac d'eau douce de la Nouvelle Angleterre, O'NEILL MORIN (1986) a constaté que :

•- la colonisation initiale des deux types de substrats (artificiels et naturels) est caractérisée durant le printemps et l'été par des diatomées, particulièrement des petites espèces unicellulaires (*Achnanthes microcephala et Navicula cryptocephala*). Au milieu de l'été, des cyanophycées et des algues vertes sont apparues en petit nombre sur les substrats, souvent en quantité plus importante sur la population d'apex naturels. Des blooms d'algues vertes *Zygnema* sp. dominaient les deux substrats en août.

•- en général, la composition de la communauté algale ne différait pas de façon significative en fonction de la profondeur ou du substrat sur les apex artificiels ou naturels. L'abondance totale était cependant significativement supérieure sur les apex naturels. Ce phénomène avait déjà été noté (SLADECKOVA, 1962) et pourrait s'expliquer par le rôle nutritionnel joué par les macrophytes aquatiques. *Myriophyllum heterophyllum* est apparue comme substrat neutre en terme de composition des communautés, mais a eu un effet positif sur le nombre total d'algues (O'NEILL MORIN, 1986).

Les diatomées ont ainsi souvent été notées parmi les premiers colonisateurs (SIVER, 1977). Cependant, d'après O'NEILL MORIN (1986), JORDAN & STALE (1976) suggèrent que les bactéries pourraient être les vrais premiers colonisateurs et rendre la surface des macrophytes plus attractive pour les premiers colonisateurs algaux. Ainsi, sur des supports artificiels, LIU *et al.* (1993) ont "observé que les bactéries étaient prédominantes au début du développement du biofilm en laboratoire ou dans le milieu naturel". Ils concluent ainsi "que la mise en place de biofilms naturels se fait principalement par l'activité bactérienne. Le rôle de la population algale dans la phase d'installation des biofilms est donc mineur."

☞ *Détachement*

PEYTON & CHARACKLIS (1992) ont étudié le **détachement**, l'un des processus les moins connus affectant le développement d'un biofilm. Le détachement est le processus qui arrache les cellules et les produits cellulaires d'un biofilm en place et leur entraînement dans le liquide qui les soutient. Leur étude devait déterminer les effets des forces de cisaillement et de la charge du substrat sur la vitesse de détachement du biofilm. Les résultats ont montré que le taux de détachement cellulaire dépend du taux de production cellulaire. Selon CHARACKLIS (1981), quand le biofilm qui se développe forme une masse importante, les couches les plus profondes deviennent limitées en oxygène et en nutriments. Elles sont donc affaiblies, ce qui pourrait provoquer le détachement du biofilm.

1.2.2 - LES FACTEURS DE DISTRIBUTION DU PERIPHYTON

1.2.2.1. - LES CONDITIONS DU MILIEU

☞*Lumière et Phosphore*

HANSSON (1992) a étudié les facteurs qui intervenaient dans la croissance des algues périphytiques dans différents types de lacs. Selon lui, certains facteurs comme la température et les caractéristiques du substrat semblent avoir peu d'influence sur la biomasse périphytique. Le périphyton semble moins sensible que le phytoplancton aux faibles concentrations en nutriments de l'eau des lacs. Les algues périphytiques seraient limitées en nutriments uniquement dans les lacs peu productifs. Cependant, dans les lacs très productifs où le phytoplancton peut se développer, la quantité de lumière peut devenir

le facteur limitant la croissance des algues périphytiques. Une bonne part des variations de cette biomasse périphytique est donc expliquée par les changements de luminosité et de disponibilité en nutriments.

☞ *la physico-chimie de l'eau*

Les herbiers aquatiques affectent profondément la chimie des eaux, particulièrement à proximité de la surface des plantes. Les facteurs chimiques principalement concernés sont le pH, les concentrations en oxygène et en carbone organique dissous. Ces variations, à leur tour, affectent la microflore épiphytique (BAKER, 1988). STEVENSON & GLOVER (1993) ont démontré que les transports de nutriments via le périphyton étaient ralentis par la complexité physique du périphyton et par l'absorption cellulaire.

Stimulé par les observations de HASLER et JONES (1949) à propos d'un effet inhibiteur des macrophytes sur le phytoplancton, FITZGERALD (1969) a étudié les conditions dans lesquelles les macrophytes pouvaient se recouvrir d'épiphytes. En général, la croissance épiphytique est négligeable si le macrophyte est à ce moment limité par l'azote, ou de même par les nitrates ou l'ammonium. Mais, dès que de l'azote combinée est présente en quantité appréciable dans l'eau, en excès par rapport aux besoins des macrophytes, la croissance épiphytique devient importante.

☞ *Le courant*

STEVENSON & GLOVER (1993) ont analysé l'influence de la densité périphytique et du courant sur la diffusion des nutriments de la colonne d'eau à travers le périphyton. Le courant a des effets complexes sur la croissance du périphyton. En augmentant les forces de cisaillement et la dérive du périphyton et en réduisant l'immigration, il aurait un effet négatif sur le développement du périphyton. Mais il aurait un effet positif sur le métabolisme algal, notamment sur les flux de nitrates et de chlorures.

1.2.2.2 - INFLUENCE DE L'ARCHITECTURE ET DE LA PHYSIOLOGIE DES MACROPHYTES

Les algues épiphytes sont difficiles à étudier parce qu'elles présentent une distribution spatiale hétérogène et sont difficiles à séparer de leur substrat (macrophytes) (LALONDE & DOWNING, 1991).

☞ *Architecture et texture des macrophytes*

L'architecture des macrophytes pourrait avoir une influence sur l'abondance en épiphyton. Il est reconnu que les différentes espèces de macrophytes supportent différentes quantités d'épiphytons (CATTANEO & KALFF, 1980 ; ALLEN & OCEVSKI, 1981 *in* LALONDE & DOWNING, 1991). Plusieurs auteurs ont suggéré que les macrophytes constitués de feuilles finement divisées (*Myriophyllum spp.*) développaient les biomasses en épiphyton les plus importantes à cause du rapport surface/biomasse élevé (CATTANEO & KALFF, 1980 *in* LALONDE & DOWNING, 1991). De même, KRECKER (1939) montre qu'en général, plus les feuilles des hydrophytes sont finement divisées, plus la population animale associée est élevée et souvent variée.

LALONDE & DOWNING (1991) ont étudié l'épiphyton de sept espèces d'hydrophytes dans 11 lacs du sud du Québec au Canada, lors de deux années successives. Ils ont montré qu'en plus du broutage, d'autres facteurs comme l'épuisement en nutriments du milieu (azote et silice), la température et les variations en lumière, l'âge et la condition des macrophytes peuvent influer sur les variations saisonnières de la biomasse épiphytique. De

plus, même si des plantes comme *Myriophyllum* et *Elodea* semblent avoir plus d'épiphyton que les autres espèces de macrophytes, les différences de colonisation des différentes espèces de macrophytes paraissent refléter les caractéristiques spécifiques des différents habitats dans lesquels les macrophytes croissent. Ainsi, l'environnement et les facteurs saisonniers semblent avoir plus d'influence sur la biomasse épiphytique que l'architecture des plantes.

☞ *L'âge des macrophytes*

D'après BAKER (1988), HOSSELL & BAKER (1979) et NOVAK (1984) ont montré que les feuilles âgées ont des populations bactériennes plus nombreuses que les feuilles jeunes. C'est pourquoi, si on veut comparer des populations épiphytiques de plantes venant d'endroits différents (ou à des périodes différentes), il est indispensable utiliser des feuilles du même âge. Sinon des différences significatives pourraient exister, dues plus à l'âge de la plante qu'à une différence de position ou de période.

De même, GODWARD (1934) *in* HUTCHINSON (1975) constate qu'en général le nombre d'épiphytes est moindre sur les feuilles les plus jeunes, augmente rapidement vers un maximum sur les feuilles vivantes plus âgées, puis décroît lentement jusqu'à la sénescence.

☞ *Position sur la feuille*

Une autre source de variabilité réside dans les différentes parties des feuilles. Sur *Nasturtium officinale*, il y a significativement plus de bactéries sur la surface inférieure que sur la surface supérieure des feuilles. De plus, il peut y avoir des différences significatives entre les parties distales et proximales des longues feuilles étroites de monocotylédones comme *Sparganium emersum* (NOVAK, 1984). Donc quand on compare des feuilles, les mêmes parties devraient être considérées (BAKER, 1988).

1.2.2.3- LE CHOIX DU SUBSTRAT

Les données de terrain suggèrent qu'il y a peu de spécificité dans le choix du substrat végétal. Les épiphytes peuvent coloniser les surfaces inorganiques. Selon HUTCHINSON (1975), la plupart des Conjugales filamenteuses pour lesquelles la croissance est assurée par les cellules intercalaires sont généralement dépourvues de flore épiphytique, comme CHOLNOKY (1927) l'a souligné. Cependant, les autres algues vertes filamenteuses, de croissance apicale, supportent généralement des épiphytes, avec grossièrement une distribution identique à celle des plantes à fleurs, les cellules apicales les plus jeunes supportant le moins d'épiphytes.

GODWARD (1934) *in* HUTCHINSON (1975) pense cependant que cette différence de colonisation n'est pas entièrement due au mode de division, mais aussi à la nature de la surface d'attachement. Plus récemment, PANKOV (1961) a suggéré que les conjugales inhibaient les épiphytes en produisant des tannins.

A part cette spécificité et les influences morphologiques de la plante, il est raisonnable de supposer que les principaux facteurs impliqués dans la régulation de la colonisation par les épiphytes sont hydrographiques (niveau et mouvements de l'eau), physiques (lumière) et chimiques.

1.2.3 - PRODUCTION, ACTIVITE DU PERIPHYTON

1.2.3.1 - PRODUCTION PRIMAIRE, BIOMASSE

Les algues épiphytiques contribueraient de façon significative à la production primaire des zones littorales colonisées par les macrophytes aquatiques. Par exemple, selon KAJAK *et al.* (1972), ces algues sont responsables de 28% de la production de la zone littorale du lac Mikolajskie. CATTANEO & KALFF (1980) ont estimé qu'elles contribuaient pour près de 82 % dans la production primaire de la zone littorale du lac Memphremagog (LALONDE & DOWNING, 1991). De même, sur le lac Borax, WETZEL (1964) a comparé la productivité primaire du phytoplancton, du périphyton et des macrophytes (tableau 3).

TABLEAU 3 : PRODUCTIVITES MOYENNES ANNUELLES DES PHYTOPLANCTON, PERIPHYTON ET MACROPHYTES DU LAC BORAX DETERMINEE PAR LES TECHNIQUES AU CARBONE-14 (WETZEL, 1964)

	PRODUCTIVITE MOYENNE ANNUELLE (mgC/m²/jour)	PLAGE DE MESURE (mgC/m²/jour)
PHYTOPLANCTON	249,3	10,4 - 524,5
PERIPHYTON	731,5	0 - 5760
MACROPHYTES	76,5	0 - 982,2
TOTAL	1057,3	

La productivité moyenne annuelle périphytique est trois fois plus élevée que celle du phytoplancton et dix fois plus élevée que celle des macrophytes. De plus, la valeur maximale journalière de productivité est très importante chez les organismes périphytiques (plus de 5700 mg C/m²/jour) alors qu'elle est dix fois moins élevée chez le phytoplancton.

1.2.3.2- ACTIVITE, ROLES

L'activité microbienne au sein d'un biofilm permet la réalisation de nombreux processus biogéochimiques importants, comme le recyclage des nutriments et la dégradation des matières (GRANTZER *et al.*, 1988). Dans des écosystèmes comme les cours d'eau et rivières, la croissance du biofilm détermine souvent la vitesse à laquelle les constituants de l'environnement sont transformés. Ainsi, comprendre la dynamique de croissance du biofilm reste nécessaire pour pouvoir prédire le devenir des composés chimiques des écosystèmes aquatiques (LIU *et al.* 1993). WUHRMANN a estimé que l'activité bactérienne des cours d'eau était associée pour 90 % à 99,99 % aux biofilms (PEYTON & CHARACKLIS, 1992).

1.2.4 - RELATIONS MACROPHYTES/PERIPHYTON

1.2.4.1 - RELATIONS TROPHIQUES

Depuis quelques années, on reconnait que relativement peu d'herbivores et d'omnivores aquatiques se nourrissent principalement des tissus des macrophytes. Ils consommeraient préférentiellement le film de microorganismes, principalement des bactéries, des protozoaires, et des algues qui couvrent les surfaces des plantes immergées (ROSINE, 1955).

ROGERS & BREEN (1983) entreprirent des études sur *Potamogeton crispus* L. dans un lac Sud Africain. Ils constatèrent que la plante hôte n'était pas consommée par les mollusques jusqu'à ce qu'elle soit envahie par des bactéries épiphytes. La sécrétion d'acides organiques par les organismes envahissants favorisait la sénescence de la plante hôte,

facilitant de ce fait sa consommation par les invertébrés. Ces bactéries, qui avaient "conditionné" les tissus hôtes ont été nommées **nécrotrophiques.**

Les mollusques brouteurs se nourrissaient des épiphytes, mais sur les feuilles plus âgées, les parties dégradées par les bactéries épiphytes nécrotrophiques étaient également consommées. La préparation des tissus de la plante pour qu'elle soit ainsi consommée par les invertébrés avait déjà été décrite par CUMMINS (1974) pour la chute des feuilles en automne dans les rivières et appelée "**conditionnement**".

Les épiphytes seraient donc bénéfiques aux macrophytes parce qu'ils sont préférés par les brouteurs. D'après BAKER (1988), il est nécessaire de différencier l'importance relative des bactéries dans la communauté périphytique et celle des diatomées par exemple. Malgré leur nombre important, les bactéries épiphytiques représenteraient une biomasse totale tellement faible qu'elles seraient une source de nourriture relativement négligeable (BAKER & BRADMAN, 1976). Bien que ce soit probablement réel en terme de matière organique, les bactéries épiphytiques pourraient fournir à certains détritivores des nutriments essentiels tels que l'azote (FINDLAY & TENORE, 1982).

D'autre part, les macrophytes seraient bénéfiques aux épiphytes parce qu'ils leur fournissent un substrat et des nutriments. Deux rapports très importants écrits par WETZEL & ALLEN (1971) et ALLEN (1971) ont étudié les aspects dynamiques de la croissance des épiphytes sur des parties immergées de l'hélophyte *Scirpus acutus* et sur les hydrophytes *Najas flexilis* et *Chara* spp. dans le Lac Lawrence, Barry County, Michigan (HUTCHINSON, 1975).

WETZEL a montré que *Najas flexilis* perdait des quantités considérables de matières organiques dans l'eau environnante pendant la photosynthèse. Même lorsque les conditions de rétentions étaient favorables, avec en moyenne des concentrations faibles de potassium et fortes de calcium, la perte est presque toujours supérieure à 10 % du carbone fixé.

Le taux d'absorption par les bactéries était considérablement plus élevé que celui des algues. On a pu montrer que la flore épiphytique métabolisait du glucose, du fructose, du galactose, de l'acétate, du glycolate, du succinate, de la glycine, de l'alanine et de la sérine.

1.2.4.2 - COMPETITION ET ALLOPATHIE

D'après GOPAL & GOEL (1993), les macrophytes produiraient des **composés phytotoxiques.** Cette capacité pourrait être interprétée, dans certains cas, comme un moyen permettant de supprimer les organismes voisins, et donc d'éliminer ainsi la compétition pour des ressources limitées (RICE ,1967 *in* GOPAL & GOEL ,1993).

D'après GOPAL & GOEL (1993), BULTHUIS & WOELKERLING (1983) et PHILLIPS et al. (1978) ont montré qu'une croissance excessive d'épiphytes diminue la photosynthèse des macrophytes en interceptant la lumière et en influant sur les échanges gazeux et en nutriments. Certains macrophytes ont apparemment développé des stratégies pour éviter que les épiphytes n'agissent sur leur croissance. Par exemple, des herbiers de *Chara glogularis* sont généralement dépourvus d'épiphytes ou en contiennent très peu (HOWARD-WILLIAMS, 1978 *in* GOPAL & GOEL, 1993).

Zostera marina, un macrophyte à croissance rapide, est capable de produire plus de 6 cm de feuilles nouvelles chaque jour. Cinq à dix jours après son apparition, cette nouvelle surface foliaire est recouverte d'une couche d'épiphytes. Ainsi une grande partie de la surface de la plante reste à nu et capable de réaliser une photosynthèse maximale dans des conditions défavorables (GOPAL & GOEL, 1993).

1.3 - SURFACES DEVELOPPEES PAR LES MACROPHYTES AQUATIQUES

1.3.1 - MORPHOLOGIE DES MACROPHYTES AQUATIQUES

Classiquement, la feuille des macrophytes angiospermes comprend un **limbe** (partie chlorophyllienne élargie) et un **pétiole**, avec des stipules (expansions foliacées ou membraneuses) à la base du pétiole. La feuille est irriguée par des tissus vasculaires des nervures.

Les principales caractéristiques morphologiques des feuilles et des tiges des macrophytes sont reprises en annexe 1.

1.3.2 - METHODES D'ESTIMATION DES SURFACES DEVELOPPEES PAR LES MACROPHYTES AQUATIQUES

On définit l'**Indice de Surface Foliaire** ("Leaf Index") comme étant la surface développée par les organes photosynthétiques par m^2 de surface en eau. Les techniques utilisées pour déterminer les surfaces développées par les plantes terrestres peuvent être appliquées aux macrophytes présentant des feuilles larges. Les plantes aquatiques avec des feuilles finement divisées et des tiges photosynthétiques sont techniquement plus difficiles à étudier (VOLLENWEIDER, TALLING & WESTLAKE, 1969).

1.3.2.1 - METHODES DE MESURES DIRECTES

☞ *Mesures "manuelles"*

La surface développée par les macrophytes peut être déterminée de façon directe en effectuant des mesures manuelles. Ainsi, HARROD et HALL (1962) ont utilisé cette méthode pour estimer la surface de 16 échantillons de *Ranunculus fluitans* et 20 échantillons de *Callitriche polycarpa* et de *Carex* sp.

"Les tiges et les feuilles de *Ranunculus fluitans* sont de section cylindrique. Chaque échantillon fut découpé en petits cylindres. Le diamètre et la longueur de chaque pièce fut alors mesuré à l'aide d'une loupe binoculaire. La surface de chaque cylindre fut calculée, la surface totale de l'échantillon étant égale à la somme de ces surfaces. La surface foliaire des carex fut facilement calculée, celle des callitriches, plus difficilement. Dans ce cas, les tiges furent assimilées à des cylindres, les feuilles à des rectangles."

De même, pour *Myriophyllum spicatum* qui possède des feuilles finement découpées, SHER-KAUL *et al.* (1994) n'ont pas pu "trouver dans la littérature de méthode correcte de détermination de sa surface. En conséquence, pour chaque feuille, les mesures ont été effectuées sous une binoculaire à l'aide d'un micromètre."

☞ *Méthodes par impression et photocopies*

JENKINS (1959) présente plusieurs méthodes de mesures des surfaces foliaires dont **la planimétrie.** "La feuille est maintenue à plat et comprimée sur du papier photosensible. Après exposition à la lumière, un enregistrement de la forme de la feuille est obtenu. La

surface de cette forme est ensuite mesurée à l'aide d'un planimètre. Cette méthode est sans aucun doute fiable, mais elle est très longue et contraignante."

Pour mesurer l'aire surfacique d'*Elodea canadensis*, SHER-KAUL *et al.* (1994), ont "adopté le principe de la méthode présenté par GOODALL (1947) et WINTER et al. (1956), mais l'ont légèrement modifié. Les feuilles sont disposées entre deux feuilles de plastique et photocopiées sur du papier millimétré. Puis, l'aire surfacique de chaque feuille est calculée en comptant le nombre de mm^2 occupés. Pour mesurer l'aire surfacique de feuilles de *Potamogeton lucens* et *Potamogeton perfoliatus*, ils ont modifié légèrement la méthode proposée par EVANS (1972) : ils ont pesé les photocopies des surfaces foliaires et ont comparé ce poids avec celui d'une surface connue du même papier."

☞ *Des appareils de mesures*

En 1959, JENKINS présente un appareil qui permettrait de donner "une méthode de mesure rapide et juste malgré les différences de morphologie et de texture qui peuvent exister entre les plantes."

A la base, l'appareil consiste en 2 plateaux identiques perforés montés sur une caisse hermétique. Celle-ci est connectée à une pompe ayant une vitesse de rotation constante. Un des plateaux, la grille de référence, n'est pas recouvert. Le second, ou grille de mesure est recouvert d'une partie coulissante hermétique. La pression à l'intérieur de la caisse (pression-repère) est notée avant que toute feuille ne soit introduite. Les feuilles sont ensuite placées sur le plateau de référence et sont maintenues à plat par une pression de succion. Quand toutes les feuilles sont placées sur le plateau de référence, la pression est ramenée à la pression-repère en ouvrant la partie coulissante qui recouvre la grille de mesure (figure 5).

La surface des feuilles est alors égale à l'aire de la partie exposée de la grille de mesure. Cette aire est enregistrée par une échelle vernier qui a été montée sur la partie coulissante.

☞ *L'analyse d'image*

Une plaque de verre permet de comprimer la plante et de la maintenir bien à plat. On filme alors l'échantillon végétal avec une caméra vidéo couplée à un ordinateur. Après réglage de la netteté, on numérise l'image pour la stocker sous forme informatique. Un logiciel de traitement d'image est utilisé pour mesurer certaines caractéristiques de la plante étudiée.

Dans le cas présent, on utilise une caméra CCD et le traitement des échantillons se fait par le logiciel d'analyse d'image OPTILAB qui peut mesurer plusieurs caractéristiques physiques de l'objet saisi : surface, périmètre, ... L'objet saisi doit être calibré et on procède à un seuillage qui permet de sélectionner et de traiter une gamme de tons de gris. L'image traitée est binaire.

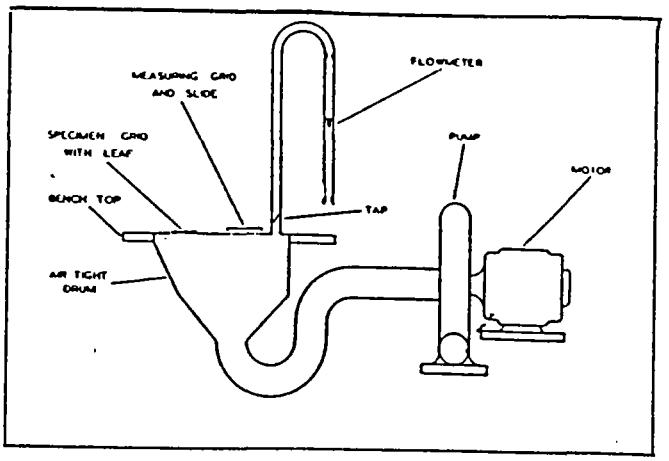
1.3.2.2- METHODES INDIRECTES

☞ *"chimiques"*

✻ **Utilisation d'un détergent biologique**

En 1951, WIESER mit au point une méthode de détermination de la surface développée par les macrophytes. Il définit le "**coefficient d'adsorption**" comme étant la **différence de masse** entre une plante recouverte par un film d'eau continu, et cette même plante après avoir été essorée avec du buvard (HARROD & HALL, 1962).

FIGURE 5 : EXEMPLE D'UN APPAREIL DE MESURE DES SURFACES FOLIAIRES (JENKINS, 1959)



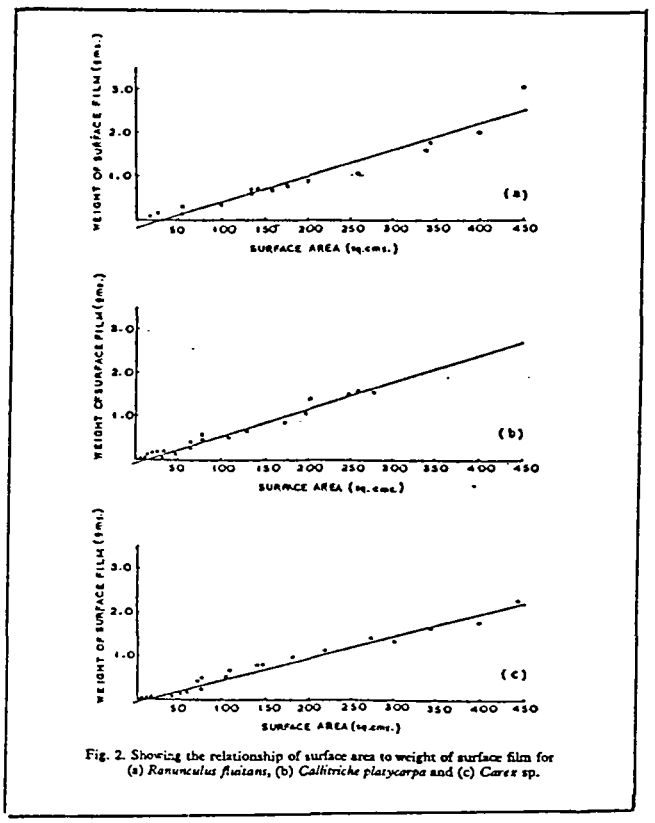


Fig. 2. Showing the relationship of surface area to weight of surface film for (a) *Ranunculus fluitans*, (b) *Callitriche platycarpa* and (c) *Carex* sp.

FIGURE 6 : RELATIONS ENTRE SURFACE / POIDS DU FILM LIQUIDE SURFACIQUE (HARROD & HALL, 1962)

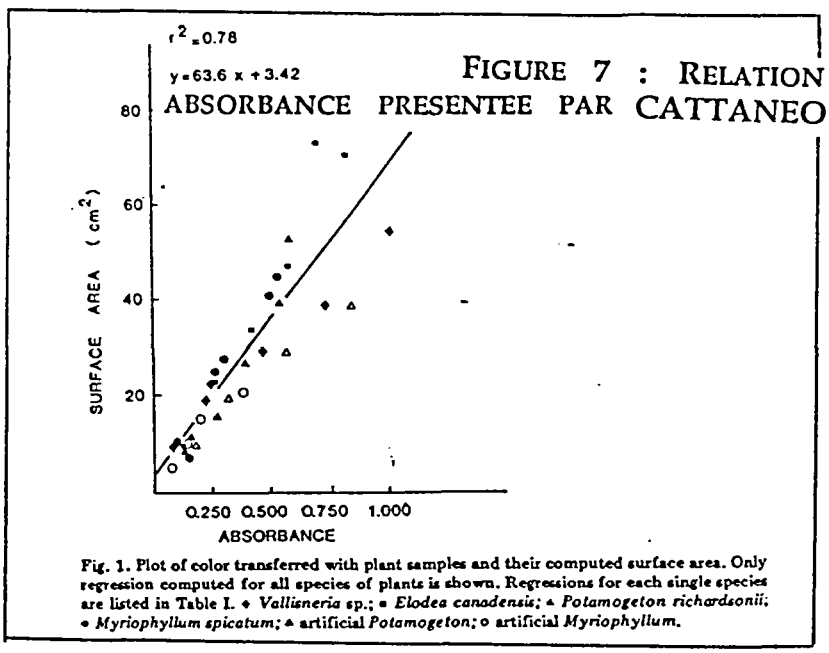


Fig. 1. Plot of color transferred with plant samples and their computed surface area. Only regression computed for all species of plants is shown. Regressions for each single species are listed in Table I. ♦ *Vallisneria* sp.; ▪ *Elodea canadensis*; ▲ *Potamogeton richardsonii*; • *Myriophyllum spicatum*; ▲ artificial *Potamogeton*; ○ artificial *Myriophyllum*.

FIGURE 7 : RELATION SURFACE DEVELOPPEE ABSORBANCE PRESENTEE PAR CATTANEO ET CARRIGNAN (1983)

HARROD et HALL (1962) reprirent cette technique et la développèrent. Le but était de savoir s'il existait une corrélation entre la masse d'un film de liquide recouvrant une plante et la surface de cette plante. Ils procédèrent de la même façon que WIESER sur une plante ornementale terrestre de morphologie assez simple : *Hydrangea.*

La plante fut immergée dans une solution aqueuse de détergent, puis dans de l'acétone pour l'assécher complètement. L'opération fut répétée cinq fois à 5 °C, pour limiter au maximum les phénomènes d'évaporation de la solution.

Cette méthode fut ensuite appliquée sur d'autres plantes de morphologie plus complexe : *Ranunculus fluitans, Callitriche polycarpa* et *Carex* sp.. Dans tous les cas, les coefficients de corrélation obtenus entre la surface des plantes et le poids du film de détergent retenu étaient significatifs (figure 6). Cela signifie que la surface d'une plante de taille quelconque traitée de cette manière peut être déterminé. Une fois le poids de ce film de surface mesuré, la surface d'une plante peut être lue sur la droite de régression.

✻ Méthode colorimétrique

En 1983, CATTANEO et CARIGNAN proposèrent une **méthode colorimétrique** permettant de mesurer les surfaces développées des macrophytes. En effet, la méthode précédente comporte un inconvénient majeur : le poids ne peut être mesuré qu'à de basses températures.

Quatre espèces de morphologie différente furent choisies : *Vallisneria* sp., *Elodea canadensis, Potamogeton richardsonii* et *Myriophyllum spicatum.* De plus, pour étudier une importance éventuelle de la texture de la surface, ils utilisèrent des plantes d'aquarium en plastique .

Les échantillons de plantes sont trempés dans un détergent mélangé à un colorant (orange acridine). Puis, la plante est retirée de la solution, secouée une trentaine de fois et immergée dans 50 ml d'eau. La couleur de la solution aqueuse obtenue est alors mesurée avec un spectrophotomètre à 490 nm. L'opération est répétée trois fois pour chaque échantillon.

Les échantillons considérés avaient une masse comprise entre 10 et 60 mg de matières sèches. Leurs conclusions furent les suivantes :

• - la quantité de couleur retenue par les échantillons est bien corrélée à la surface mesurée (figure 7),

• - Les espèces de plantes considérées peuvent être divisées en deux groupes selon la pente et l'ordonnée à l'origine de l'équation de régression. *Elodea canadensis, Potamogeton richardsonii* et *Myriophyllum spicatum* ont une ordonnée à l'origine proche de 0 et des pentes significativement plus élevées que celles de *Vallisneria* sp. et les modèles en plastiques.

Ces différences paraissent être liées à la texture de la surface. La plupart des plantes adsorbent plus de couleur par unité de surface que les plantes ayant des surfaces lisses comme celles en plastique et *Vallisneria* sp. .

- la **complexité morphologique ne parait pas être un facteur important** puisque des régressions similaires ont été calculées pour des échantillons en plastique très différents de *Myriophyllum* et *Vallineria* dans un cas, et *Myriophyllum spicatum* et *Potamogeton richardsonii* dans un autre cas.

- La même **courbe standard** pourrait être utilisée pour des espèces végétales de formes variées, à condition que ces espèces présentent des surfaces de texture similaire. Cependant,

on peut faire plus d'estimations spécifiques si on développe des courbes standards pour chaque espèce.

En conclusion, selon ces auteurs, **cette technique de détermination de surface est simple, rapide, raisonnablement précise et non sous l'influence de la morphologie des plantes** (CATTANEO et CARIGNAN, 1893).

✻ Méthode photométrique

WATALA & WATALA (1994) ont mis en place une "méthode photométrique très simple et avantageuse pour quantifier les surfaces des macrophytes aquatiques."

Il est reconnu que l'adsorption de tout colorant sur un objet immergé augmente proportionnellement à la surface de cet objet, si ce dernier est non perméable. Donc, à une température donnée, la quantité de colorant d'une solution test devrait diminuer dans le temps en fonction de la surface active d'un échantillon d'hydrophyte. Fondé sur cette constatation, la différence de coloration entre les solutions initiale et finale pourrait permettre d'estimer la quantité de colorant adsorbée sur la surface de la plante pendant un temps d'incubation donné.

Le colorant choisi est le Bleu Brillant G-250. Les bandes d'adsorption dans le spectre visible des longueur d'ondes est bien défini (adsorption maximale à 595 nm). La surface des feuilles des plantes a été évaluée en les pesant. Les contours des feuilles ont été dessinées sur du papier, découpés et pesés. Auparavant, des unités de tailles connues furent découpées dans le même papier et pesées dans le but d'estimer la surface moyenne d'une feuille de chaque espèce. Les fragments de plante ont été trempés dans une solution aqueuse de G-250 (30 µg/ml) pendant 30 minutes. Pour assurer une adsorption uniforme du colorant sur les deux faces des feuilles, les fioles et les flacons ont été agités. On obtient ici encore une relation entre l'adsorption du colorant et la surface des feuilles (figure 8).

☞ *Utilisation de paramètres physiques intrinsèques aux macrophytes*

✻ Leur poids

Dans le but de fournir des outils permettant des recherches quantitatives sur le périphyton, SHER-KAUL *et al.* (1994) ont établi des relations mathématiques reliant **la biomasse à l'aire de surface** pour quatre espèces de macrophytes communes : *Elodea canadensis* L., *Myriophyllum spicatum* L, *Potamogeton lucens* L. et *Potamogeton perfoliatus* L. Les échantillons proviennent du lac de Genève (Suisse) et les résultats sont présentées pour les plantes entières et également pour les feuilles et les tiges séparément.

Après avoir calculé les surfaces des feuilles et des tiges, celles-ci furent séchées à 105 °C, et ensuite pesées (poids sec (DW), précision de ± 0.01 mg). Les régressions ont été utilisées pour déterminer les relations mathématiques des variables dépendantes (aire surfacique) sur les variables indépendantes (biomasse).

FIGURE 8 : RELATION SURFACE / COLORANT ADSORBE PRESENTEE PAR WATALA ET WATALA (1994)

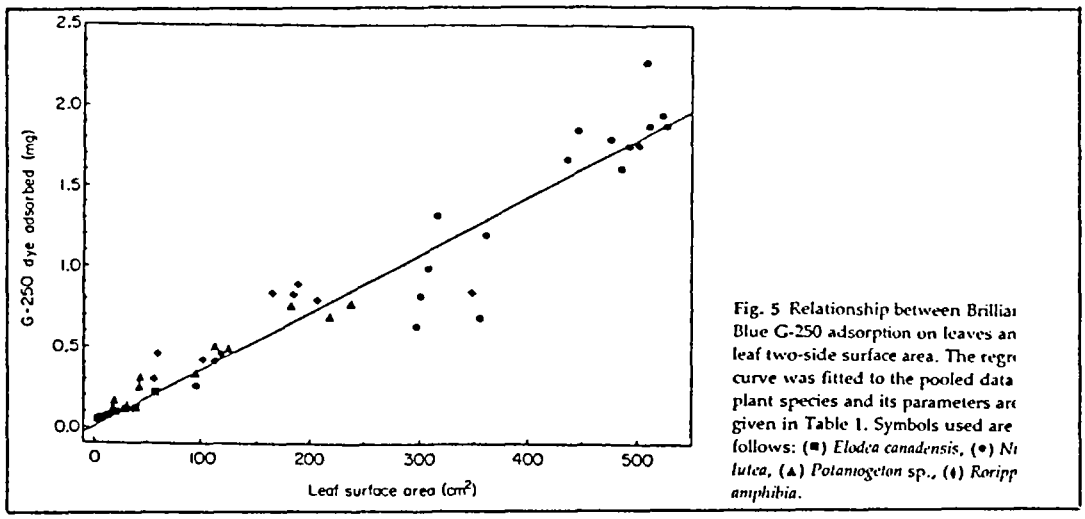


Fig. 5 Relationship between Brilliai Blue G-250 adsorption on leaves an leaf two-side surface area. The regr curve was fitted to the pooled data plant species and its parameters ar given in Table 1. Symbols used are follows: (■) *Elodea canadensis*, (•) *Ni lutea*, (▲) *Potamogeton* sp., (♦) *Roripp amphibia*.

FIGURE 9 : RELATION SURFACE / POIDS SEC PRESENTEE PAR SHER-KAUL *et al.* (1994)

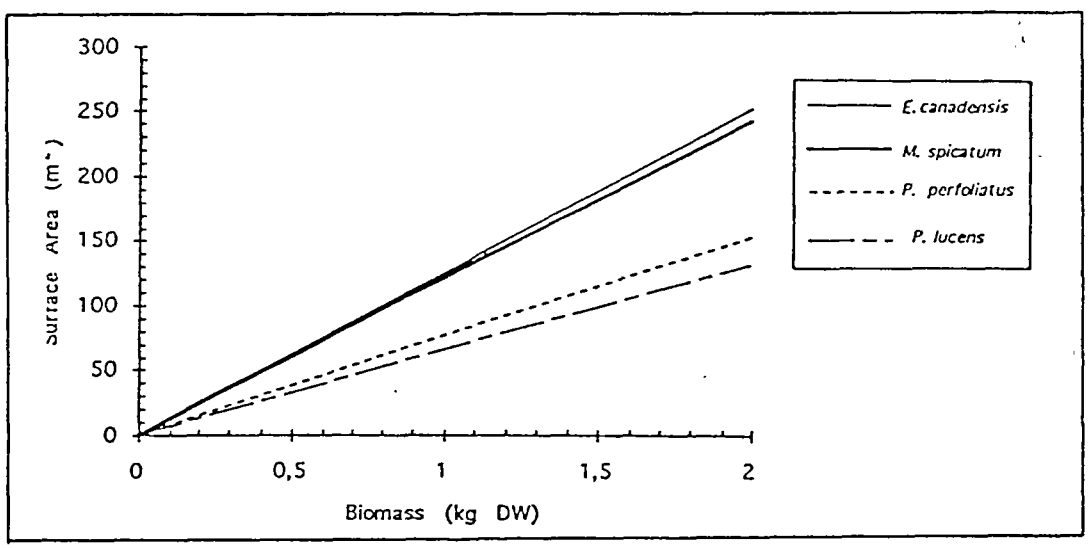
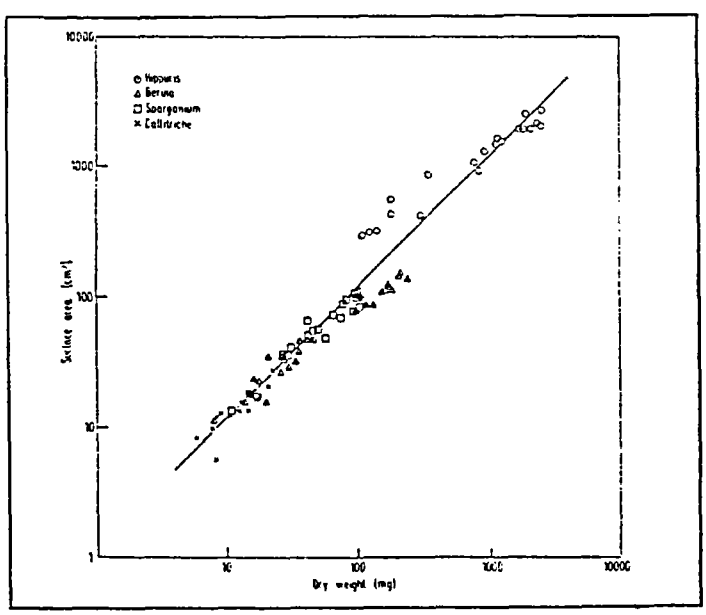


FIGURE 10 : RELATION SURFACE / POIDS SEC PRESENTEE PAR EDWARDS ET OWENS (1965)



Leurs résultats furent les suivants pour un gramme de biomasse sèche (cm^2):

	plante entière	feuilles	tiges
Elodea canadensis	1255	1715	461
Potamogeton lucens	653	903	276
Potamogeton perfoliatus	762	1084	304
Myriophyllum spicatum.	1205	1929	407

• - deux groupes de plantes ont été mises en évidence : celles offrant une surface importante (*Elodea canadensis* et *Myriophyllum spicatum*), et celles offrant une surface relativement moins élevée (*Potamogeton lucens* et *Potamogeton perfoliatus*). Pour une même biomasse, *E. canadensis* et *M. spicatum* présentaient des surfaces plus élevées que les deux autres macrophytes. La morphologie des plantes peut expliquer les différences, la morphologie ramifiée fournissant une surface plus importante par unité de biomasse (figure 9).

• - dans le cas de ces quatre macrophytes, la biomasse des tiges prenait une part relativement plus petite que la biomasse des feuilles au niveau de la biomasse de la plante entière. La proportion occupée par la biomasse des tiges atteignait 37, 40, 41 et 47.5 % pour respectivement *E. canadensis*, *P. lucens*, *P. perfoliatus* et *M. spicatum*.

• - la proportion de la surface occupée par les tiges était nettement moindre que celle occupé par les feuilles sur la plante entière Ces proportions furent de 13.5, 17, 16, 16 % pour respectivement *E. canadensis*, *P. lucens*, *P. perfoliatus* et *M. spicatum*.

• - en comparaison avec des études qui avaient été déjà publiées, cette étude a montré quelques désaccords (par exemple pour *P. perfoliatus*). A part des biais méthodologiques, les raisons de ces différences pourraient venir de différences morphologiques présentées par les mêmes espèces vivant sous des conditions différentes (par exemple dans MADSEN, 1991). Un certain nombre de facteurs peuvent influencer la morphologie des plantes et en conséquence la relation biomasse/surface : qualité et quantité de la lumière, profondeur (pression), niveau d'eutrophisation de l'eau, présence de carbonates sur les macrophytes, courant, sénescence, etc.....

• - pour une utilisation optimale de ces relations, on devrait s'assurer que les plantes sont en concordance avec les caractéristiques présentées (nombre de feuilles par plantes, biomasse moyenne des feuilles, longueur des tiges). Dans ce cas, les relations pour les plantes entières peuvent être utilisées de façons optimale. Si ce n'est pas le cas, pour une meilleure précision, il est préférable de séparer les feuilles et les tiges et d'utiliser les relations séparées pour les tiges et les feuilles.

❊ Leur volume

En 1991, NIELSEN & SAND-JENSEN envisagent de "prédire les taux de croissance des macrophytes aquatiques à partir de leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques. La surface relative des feuilles a été calculée à la fois en m^2/g de matières sèches (DW) et en m^2/m^3. La raison de détermination de ces deux rapports était que les macrophytes immergées peuvent posséder un système lacunaire important si bien que les tissus fins possédant un rapport m^2/m^3 faible peuvent avoir un rapport m^2/g de matières sèches proportionnellement plus élevé."

Au cours d'une étude au laboratoire "Water Pollution Research", EDWARDS & OWENS (1965) firent des essais destinés à évaluer l'effet de la croissances des plantes sur la surface disponible au développement des bactéries en rivière.

La **surface développée** par des échantillons de *Berula, Callitriche, Sparganium* et *Hippuris* fut déterminée en utilisant des méthodes photographiques. Ces méthodes ont fourni des surfaces planes mais n'ont cependant pas permis pas d'appréhender les rugosités des surfaces foliaires. La figure 10 montre la relation existant entre surface et poids sec des plantes étudiées. Ils constatèrent qu' **1 mg de poids sec correspondait approximativement à 1 cm² de surface végétale.**

EDWARDS & OWENS (1965) montrèrent qu'il existait quelques écarts vis-à-vis de ce rapport, particulièrement avec les petites pousses de *Hippuris*. Pour toutes les quatre autres plantes le rapport surface/poids sec décroît quand la taille augmente.

En admettant que le rapport 1 cm²/1 mg de poids sec peut être appliqué aux macrophytes enracinées en général, le rapport **surface des plantes / surface du lit de la rivière peut excéder 50/1** dans certaines rivières durant l'été et en utilisant les données trouvées par EDWARDS & OWENS (1960) et OWENS & EDWARDS (1961, 1962), le rapport moyen de quatre cours d'eau entre avril et septembre était de 30/1.

2 - ESTIMATION DES SURFACES DEVELOPPEES PAR TROIS MACROPHYTES DU FLEUVE CHARENTE

2.1 - MATERIEL ET METHODES

2.1.1 - DEMARCHE D'ETUDE

Les études effectuées en 1992 (CODHANT & DUTARTRE, 1993) et 1993 (MARY, 1994) sur la Charente ont fourni des estimations de biomasses pour des stations de 500 m de longueur environ. Il parait intéressant d'établir une corrélation entre surface développée et biomasse des végétaux pour connaître la surface végétale potentielle d'accueil du périphyton de la Charente.

En 1993, les espèces végétales les plus fréquentes et les plus abondantes de la Charente étaient le Cornifle (*Ceratophyllum demersum*), la fontinelle (*Fontinalis antipyretica*), le nénuphar jaune (*Nuphar lutea*), le rubanier (*Sparganium emersum*) et le potamot flottant (*Potamogeton fluitans*) (MARY, 1994).

On peut distinguer chez ces macrophytes trois "modèles" morphologiques bien différents :

- modèle "nénuphar jaune" (*Nuphar lutea*): macrophytes ayant des feuilles très larges, non découpées.

- modèle "potamots (pectinés, flottants) (*Potamogeton*) ou *sparganium*" : feuilles entières, allongées, rubanées ou filiformes.

- modèle "myriophylle ou cornifle" : feuilles très découpées, verticillées.

L'analyse bibliographique que nous avons réalisée montre qu'il existe plusieurs méthodes de détermination des surfaces développées par les macrophytes dont :

- des mesures manuelles,

- l'analyse d'image,

- des méthodes qui visent à établir une corrélation entre la surface développée par les macrophytes et un facteur chimique ou physique. Parmi celles-ci, nous avons retenu la méthode colorimétrique proposée par CATTANEO et CARIGNAN (1983) et celles qui utilisent les caractéristiques physiques "poids" et "volume" des macrophytes.

L'application de ces méthodes fournit donc des "courbes étalons" et nécessite au préalable des mesures des surfaces développées par les échantillons traités.

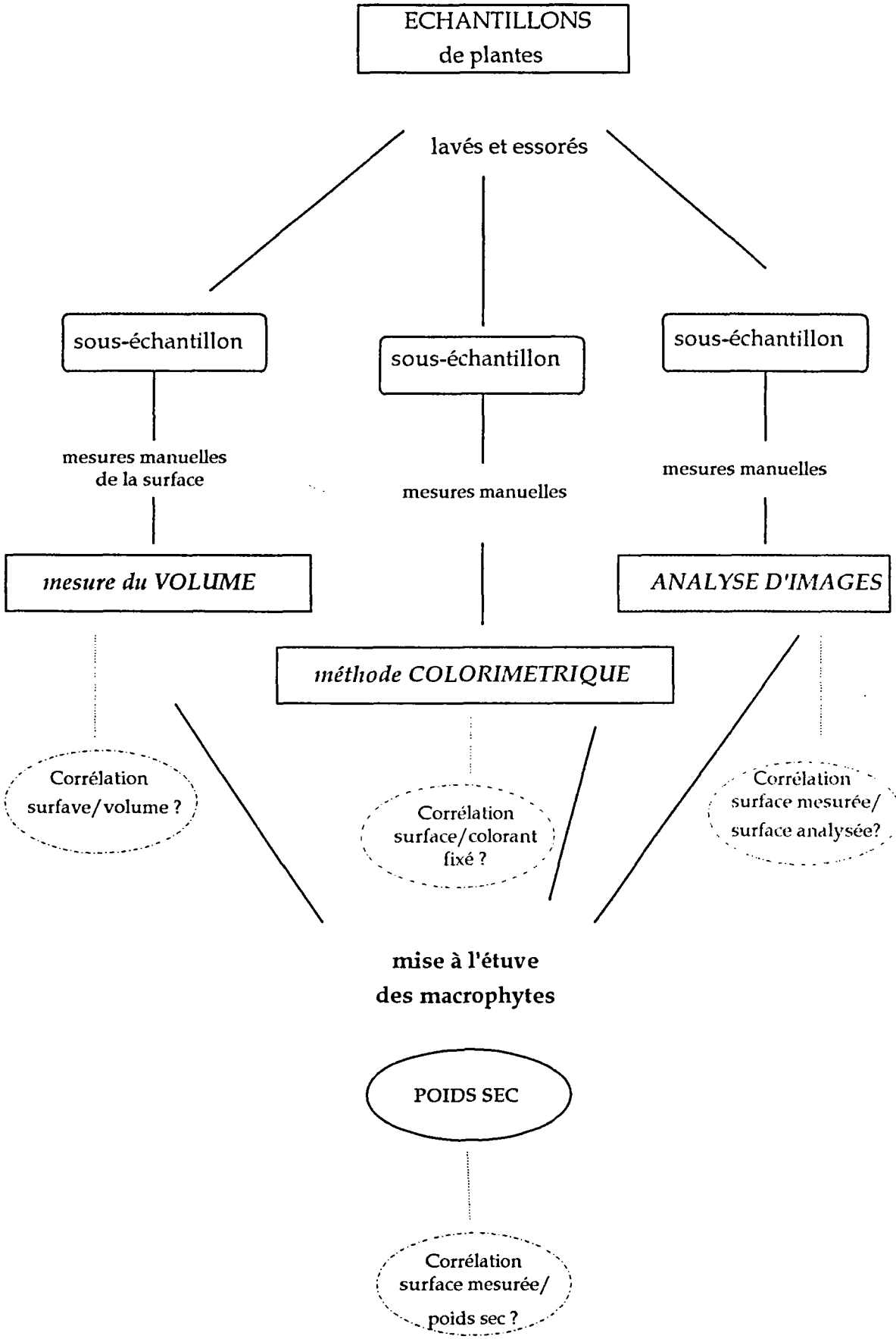
L'objectif fixé de notre recherche est donc de :

- essayer ces méthodes et en tester la faisabilité sur au moins deux espèces végétales représentatives de la Charente,

- calculer les surfaces développées des principales espèces rencontrées sur la Charente.

Les deux macrophytes que nous avons étudiés appartiennent aux types morphologiques pré-définis ci-dessus : ce sont le cornifle (*Ceratophyllum demersum*) et le potamot flottant (*Potamogeton fluitans*). Nous avons également effectué quelques mesures de biomasse sèche sur le Nénuphar jaune (*Nuphar lutea*).

PROTOCOLE D'ETUDE

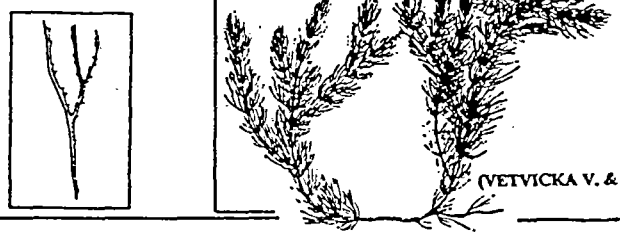


2.1.2.- LES MESURES DIRECTES

2.1.2.1 - QUELQUES CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES DES PLANTES ETUDIEES

Ceratophyllum demersum

(CERATOPHYLLACEE)



(VETVICKA V. & KREJCOVA Z., 1981)

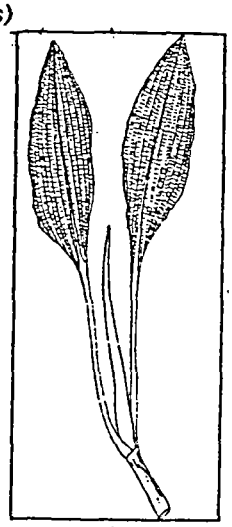
- tiges raides, à noeuds rapprochés, ramifiées à la base. Feuilles densément groupées en verticilles emboîtés les uns dans les autres ; chacune d'elle est divisée 1 à 2 fois de façon dichotome (en Y) ; les segments effilées en pointe, recourbés, sont raides à bord épineux (ANONYME, 1987).

Potamogeton fluitans (nodosus)

(POTAMOGETONACEAE)



(VETVICKA V. & KREJCOVA Z., 1981)



(J. MONTEGUT, 1987)

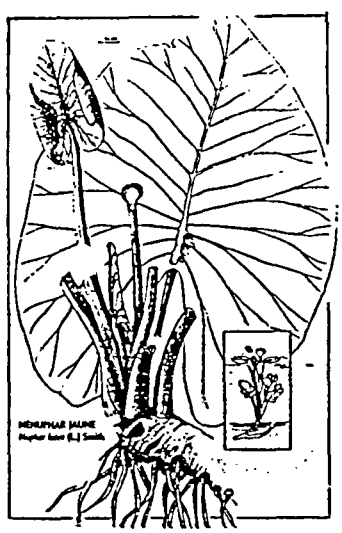
- tige à longs entre-noeuds, fortement ramifiée, cylindrique.

Feuilles les plus grandes des Potamots, à très long pétiole ; limbe de forme elliptique-lancéolé assez longuement atténué sur le pétiole (ANONYME, 1987)

- feuilles submergées à limbe large de 1,5 à 4 cm, distinctement et finement réticulé. feuilles flottantes à limbe long de 5 à 12 cm, large de 2 à 6 cm (DE LANGE *et al.*, 1983)

Nuphar lutea

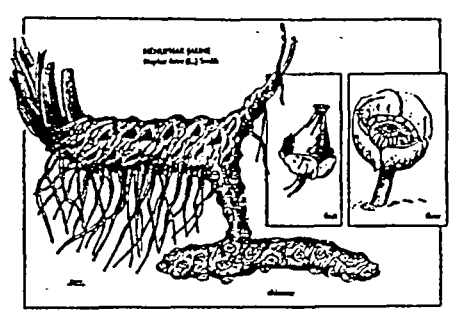
(NYMPHEACEAE)



- tige nulle, réduite au seul rhizome.

feuilles flottantes à pétiole aussi long que la profondeur de l'eau elle même, spongieux, à section un peu trièdre au sommet ; limbe ovale en coeur à la base (ANONYME, 1987)

- limbe foliaire atteignant une longueur de 30 à 40 cm. (DE LANGE *et al*, 1983)



(M. DETILLOUX, 1989)

2.1.2.2. - MESURES DIRECTES EFFECTUEES SUR CES PLANTES

MACROPHYTES ETUDIEES	MESURES EFFECTUEES (REGLE ET LOUPE BINOCULAIRE)	CARACTERISTIQUES COMPLEMENTAIRES A RELEVER	HYPOTHESES DE CALCUL
Le cornifle (*Ceratophyllum demersum*)	- longueur des tiges, - surface plane des feuilles (longueur et largeur)	- nombre de verticilles par ramification, - nombre de feuilles par noeud.	- tiges de section cylindrique, - épaisseur des feuilles négligeable
Le potamot flottant (*Potamogeton fluitans*)	- longueur des tiges et des pétioles, - longueur maximale du limbe, - largeurs moyennes du pétiole et du limbe, - diamètre moyen des tiges	- mesures de feuilles à l'analyseur d'image pour estimer l'erreur	- tiges de section cylindrique, - épaisseur des limbes et des pétioles négligeable
Le nénuphar jaune (*Nuphar lutea*)	- longueur et largeur maximales du limbe, - longueur maximale et diamètre moyen des pétioles	- le rhizome constitue la tige de la plante - utilisation d'une relation établie par CODHANT & DUTARTRE (1993). - mesures des feuilles déchirées et abîmées à l'analyseur d'image - méthode : pesée après mise à l'étuve uniquement	- pétioles de section triangulaire, - épaisseur des limbes négligeable

2.1.3- LES MESURES INDIRECTES

2.1.3.1 - METHODE COLORIMETRIQUE

CATTANEO & CARIGNAN (1983) préconisent d'utiliser une solution aqueuse de détergent biologique additionnée d'un colorant : l'orange acridine (0,2g/l). Mais selon eux, tout autre colorant peut être utilisé.

Nous avons choisi d'utiliser un colorant alimentaire non oxydo-réducteur : le **Bleu de Patente V** (0,2 g/l). Nous l'avons ajouté à 50 ml d'un détergent biologique classique, le Triton X-100, et à de l'eau jusqu'à obtenir un litre de solution A.

La procédure est la suivante :

• - plonger le macrophyte dans cette solution A pendant 10 minutes. Puis, on l'en retire et on l'essore avec du papier absorbant.

• - l'échantillon est ensuite placé pendant 5 à 10 minutes dans un flacon contenant une quantité bien définie d'eau. Après agitation, on le retire du flacon.

• - La solution colorée B qui résulte est filtrée (sur des préfiltres en fibre de verre Sartorius). Son absorbance est analysée à l'aide d'un spectrophotomètre. L'absorbance

maximale des solutions se fait à 632 nm. On lit donc la densité optique (DO) des solutions à cette longueur d'onde.

2.1.3.2 - ESTIMATION DU VOLUME OCCUPE PAR LES PLANTES

Certains échantillons de cornifle occupaient un volume très faible (de 1 à 3 ml). Il fallait donc trouver une méthode de mesure des volumes assez précise. L'emploi d'une fiole graduée à 200 et 240 ml a permis ces mesures à 0,5 ml près. La procédure était la suivante :

- - remplir la fiole graduée jusqu'à 200 ml,
- - ajouter l'échantillon essoré,
- - rajuster le volume d'eau de la fiole à l'aide d'une burette jusqu'à 240 ml. Par différence, on obtenait le volume de la plante.

Pour les grands échantillons, la même procédure fut appliquée mais avec une fiole plus grande. Les résultats ont été obtenus à 1 ml près.

2.1.2.3 - MESURE DU POIDS SEC

Après avoir été étudiés, les échantillons ont été placés à l'étuve à une température de 70 °C pendant une semaine. Leur poids sec a été mesuré avec une précision de 0,1 mg.

2.1.4 - UTILISATION DE TESTS STATISTIQUES

2.1.4.1 - TESTS DE CORRELATION ET DE REGRESSION

L'étude de la corrélation entre deux variables peut s'effectuer à l'aide de test statistiques. Plusieurs logiciels de statistiques existent pour mettre en évidence de telles relations. Nous avons utilisé les test de corrélation disponibles dans le logiciel PCSM.

La **corrélation simple** permet de détecter une liaison entre deux variables quantitatives X et Y et de mesurer son intensité. La **régression linéaire simple** est le calcul de l'équation de la droite qui approxime au mieux le nuage de points (méthode des **moindres carrés**) (ANONYME, sans date).

Les hypothèses testées sont les suivantes :

- *hypothèse nulle* : le coefficient de corrélation r (ou pente de la droite) est égal à 0. Il y a une absence totale de liaison.

- *hypothèse alternative* : -le coefficient de corrélation est différent de 0. Si r est positif, les variables sont corrélées positivement (quand X augmente, Y augmente également). Si r est négatif, les variables sont corrélées négativement (quand X augmente, Y diminue). La liaison sera d'autant plus forte que la valeur absolue de r tend vers 1.

Le **test de régression linéaire simple** utilisé est appelé "test d'égalité à zéro de la pente". Il s'agit du **test-t** ; t est calculé en fonction de r et de n (nombre de cas valides) et suit une loi de Student à (n-2) degrés de liberté. La valeur du degré de signification "p" est donnée en situation unilatérale ou bilatérale.

Pour une corrélation simple, si p est inférieur ou égal au risque α consenti, la liaison est significative. Si p est supérieur à α, il n'existe pas de liaison significative entre les variables et le calcul de la régression n'est pas valide.

L'analyse de variance permet de vérifier que l'utilisation d'une régression est fondée.

Le plus souvent, une hiérarchie est introduite entre les variables. On distingue :
- une variable dépendante ou à expliquer : Y
- une (des) variable(s) indépendante(s) ou explicatives(s) : X (Xi).

La variable dépendante (à expliquer) sera dans tous les cas suivants la **surface des échantillons de macrophytes,** alors que les variables indépendantes (explicatives) seront **l'absorbance, le volume ou la biomasse sèche.**

2.1.4.2 - TESTS NON PARAMETRIQUES

Les **tests statistiques non paramétriques** "sont une famille particulière de tests d'hypothèses dont la caractéristique essentielle est qu'ils sont applicables quelles que soient les distributions des populations-parents. Les échantillons doivent être **aléatoires et simples.** Les tests non paramétriques sont applicables même sur de **très petits échantillons** (ANONYME, sans date).

Le **test U de Mann-Whitney** permet de comparer deux séries indépendantes sur un critère ordinal ou quantitatif. Son équivalent paramétrique est le test t de Student. Les hypothèses testées sont :

- *Hypothèse nulle* : il n'y a pas de différence significative entre les deux groupes sur le critère considéré.

- *Hypothèse alternative* : - test bilatéral : il existe une différence significative entre les deux groupes sur le critère considéré,

- test unilatéral : les résultats du second groupe sont significativement "meilleurs" que ceux du premier groupe.

2.2 - LES RESULTATS OBTENUS

2.2.1 - LE CORNIFLE (*Ceratophyllum demersum*)

Les mesures ont débuté début Avril. Comme les plants de cornifle commençaient tout juste à apparaître dans le fleuve Charente, nous avons effectué les premiers relevés sur des échantillons provenant de l'Etang du Turc situé dans le sud des Landes, puis sur des échantillons venant de la station de Nersac de la Charente. Les tableaux de résultats sont placés en annexe 2.

2.2.1.1. - RELATION ABSORBANCE / SURFACE DEVELOPPEE

☞ *Etude de la corrélation*

Les résultats des échantillons provenant des deux milieux se différencient nettement en deux nuages de points (figure 11). Pour chaque échantillon, le nombre de relevés est moyen (égal à 12).

L'application des tests de corrélation et régression à ces deux populations de points (annexe 3) permettent les conclusions suivantes :

• Sur l'Etang du Turc, le coefficient de corrélation de Pearson r est de 0,90. Le test d'égalité à zéro de la pente (test de signification du coefficient de corrélation) donne t égal à 6,4486 avec 10 d.d.l. . En situation bilatérale, il existe une liaison statistiquement significative entre les variables X et Y : la pente de la droite diffère significativement de zéro ($p <= 0,05$). La liaison est positive : quand X augmente, Y augmente également.

Le coefficient de détermination r^2 est de 0,8061, soit 80,61 % de la variance de Y expliquée par X. L'analyse de la variance permet de vérifier que globalement, la régression est statistiquement significative ($p <= 0,05$).

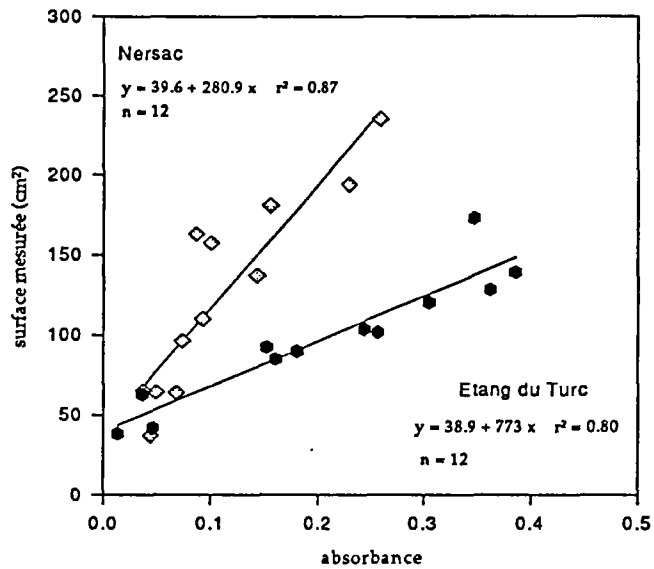
• Pour les échantillons provenant de Nersac, le coefficient de corrélation de Pearson r est de 0,94. Le test de signification du coefficient de corrélation donne t égal à 8,4224 avec 10 d.d.l. En situation bilatérale, il existe une liaison statistiquement significative entre les variables X et Y: la pente de la droite diffère significativement de zéro ($p <= 0,05$). La liaison est positive : quand X augmente, Y augmente également.

Le coefficient de détermination r^2 vaut 0,8764, soit 87.64 % de la variance de Y expliquée par X. L'analyse de la variance permet de vérifier que globalement, la régression est statistiquement significative ($p <= 0,05$).

Par contre, si on applique le même test à l'ensemble des points, l'étude de la liaison entre Y et X donne un coefficient de corrélation de Pearson égal à 0,3577. En situation bilatérale, **il n'existe pas de liaison statistiquement significative entre X et Y** : la pente de la droite ne diffère pas significativement de zéro ($p > 0,05$).

Le coefficient de détermination r^2 est égal à 0,128, soit 12,80 % de la variance de Y est expliquée par X. Après analyse de la variance, globalement, la régression n'est pas statistiquement significative ($p > 0,05$).

FIGURE 11 : RELATION DENSITE OPTIQUE / SURFACE DEVELOPPEE CHEZ LE CORNIFLE (*Ceratophyllum demersum*)



☞ *Existe t-il une différence significative entre les échantillons de Cornifle provenant de Nersac et de l'Etang du Turc ?*

Le test U de Mann-Whitney (test non paramétrique) permet de comparer deux séries indépendantes sur un critère ordinal ou quantitatif. On applique ce test sur le critère "absorbance" avec les deux séries d'échantillons (Nersac et Etang du Turc). Les résultats sont les suivants :

nombre de valides	N1=13	N2=15
somme des rangs	R1=144	R2=262
médiane	0,093	0,244
moyenne	0,119	0,223
déviation standard	0,074	0,129
minimum	0,037	0,013
maximum	0,260	0,424

U = 53. Il existe une différence statistiquement significative entre les deux séries ($p <= 0,05$) en situation bilatérale. Nous avions en effet constaté que les échantillons provenant de l'Etang du Turc étaient de texture différente de celle de ceux de Nersac. Ils étaient beaucoup plus rigides et se sont conservés intacts dans un bac durant plus de deux mois. Ceux de Nersac, plus fragiles,ne pouvaient subsister dans de l'eau stagnante plus de 3 jours.

Pour les échantillons provenant respectivement de Nersac et de l'Etang du Turc l'absorbance et la surface sont donc liées par une relation linéaire.

2.2.1.2 - RELATION VOLUME/ SURFACE DEVELOPPEE

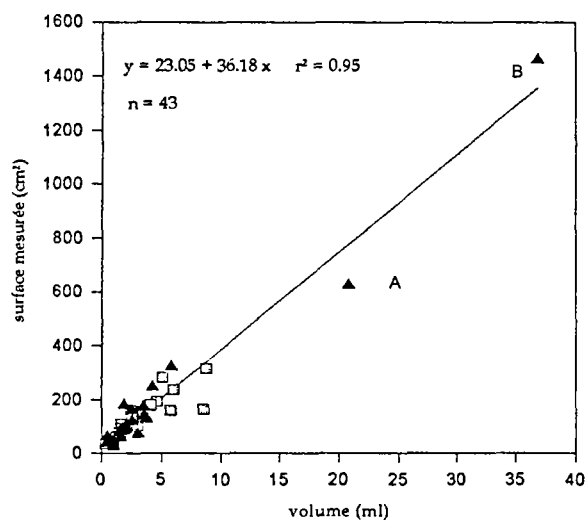
☞ *Etude de la corrélation avec l'ensemble des données*

La figure 12 montre que l'ensemble des points suit la même tendance générale. La majorité des points sont cependant concentrés dans la partie inférieure du graphe, et il semblerait que ce sont surtout les deux couples de valeurs A et B qui contribuent à l'élaboration de cette droite.

Le coefficient de corrélation de Pearson r est égal à 0,97 et en situation bilatérale, il **existe une liaison statistiquement significative entre les variables X et Y.** La pente de la droite diffère significativement de zéro (p <= 0,05). La liaison est positive : quand X augmente, Y augmente également.

95 % de la variance de Y est expliquée par X. L'analyse de la variance montre que globalement, la régression est statistiquement significative (p <= 0,05).

FIGURE 12 : RELATION VOLUME / SURFACE DEVELOPPEE CHEZ LE CORNIFLE (*Ceratophyllum demersum*)



Echantillons de Nersac

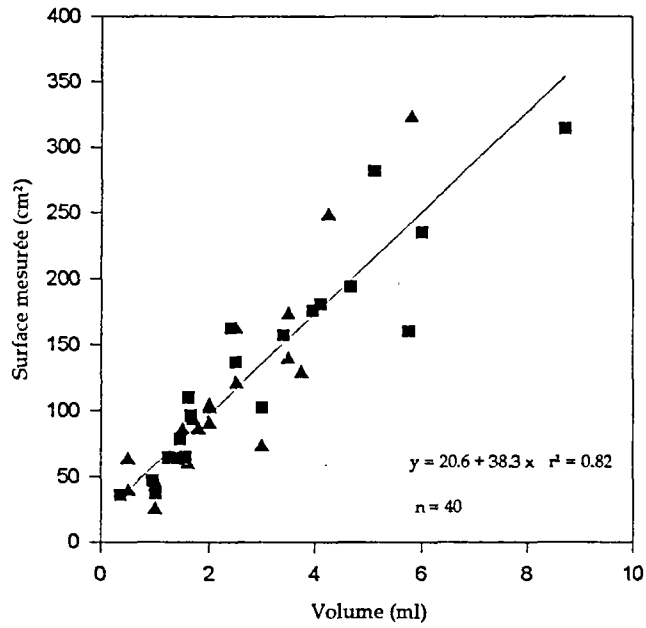
Il parait intéressant d'étudier la relation entre le volume et la surface sans les couples A et B, pour vérifier si la liaison est significative sans ces valeurs.

☞ *Etude de la corrélation sans les grandes valeurs (volume inférieurs à 20 cm^3)*

La figure 13 confirme que les données suivent la même tendance générale. Le coefficient de corrélation de Pearson vaut 0.91. Le test de corrélation indique **une liaison statistiquement significative entre les variables X et Y.** La pente de la droite diffère significativement de zéro (p <= 0,05). La liaison est positive : quand X augmente, Y augmente également.

82% de la variance de Y est expliquée par X. L'analyse de la variance montre que globalement, la **régression est statistiquement significative** (p <= 0.0500).

FIGURE 13 : RELATION VOLUME / SURFACE DEVELOPPEE CHEZ LE CORNIFLE (*Ceratophyllum demersum*) SANS LES COUPLES A ET B



Etang du Turc

Nersac

Si on supprime les grandes valeurs de volume et de surface, on constate qu'il existe toujours une relation entre volume et surface. L'intensité de cette liaison est cependant moindre avec un coefficient de corrélation de Pearson qui passse de 0.97 à 0.91. On peut utiliser un modèle de régression simple pour expliquer cette relation.

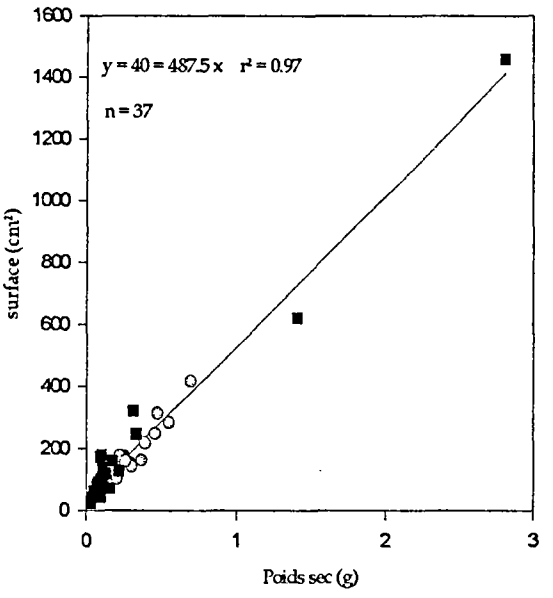
2.2.1.3 - RELATION BIOMASSE SECHE / SURFACE DEVELOPPEE

☞ *Etude de la corrélation avec l'ensemble des données*

Le graphe (figure 14) montre que les données suivent la même tendance. Ici encore, la majorité des points sont concentrés dans la partie inférieure du graphe, et deux couples de valeurs se distinguent. Le coefficient de corrélation r de Pearson est égal à 0,98. En situation bilatérale, il existe une **liaison statistiquement significative entre les variables X et Y** : la pente de la droite diffère significativement de zéro (p <= 0,05). La liaison est positive : quand X augmente, Y augmente également.

96,68 % de la variance de Y est expliquée par X. Globalement, **la régression est statistiquement significative** (p <= 0,05). L'écart à la linéarité n'est pas statistiquement significatif : la régression peut être considérée comme linéaire (p > 0,05).

FIGURE 14 : RELATION POIDS SEC / SURFACE DEVELOPPEE CHEZ LE CORNIFLE (*Ceratophyllum demersum*)



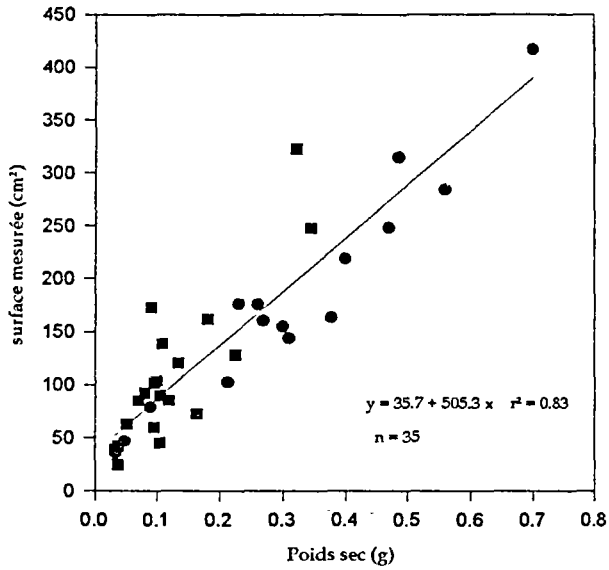
☞ *Etude de la corrélation sans les grandes valeurs (biomasse supérieure à 1 gramme)*

Les couples de points sont représentés figure 15. Les conclusions après application du test de corrélation sont similaires. Le coefficient de corrélation r de Pearson est égal à 0,84. En situation bilatérale, il existe une liaison statistiquement significative entre les variables X et Y: la pente de la droite diffère significativement de zéro ($p <= 0,05$). La liaison est positive : quand X augmente, Y augmente également.

83 % de la variance de Y est expliquée par X. Globalement, **la régression est statistiquement significative** ($p <= 0,05$).

Poids sec et surface sont donc liés par une relation de type linéaire.

FIGURE 15 : RELATION POIDS SEC / SURFACE DEVELOPPEE CHEZ LE CORNIFLE (*Ceratophyllum demersum*)

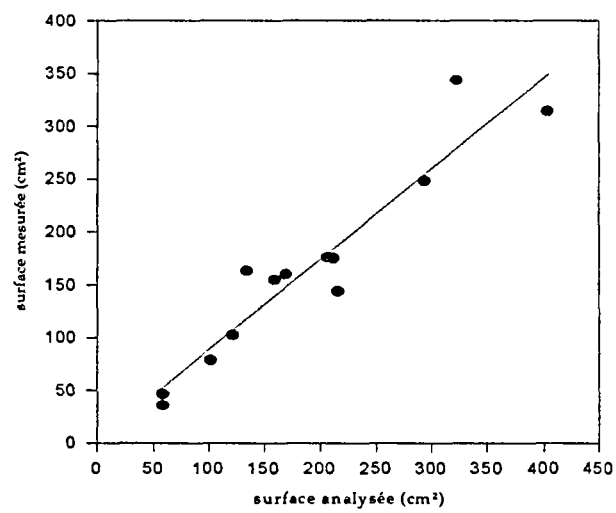


Etang du Turc

Nersac

2.2.1.4 - RELATION SURFACE MESUREE / SURFACE ANALYSEE CHEZ LE CORNIFLE (*Ceratophyllum demersum*)

FIGURE 16



y = 2.5 + 0.86 x r² = 0.90

n = 13

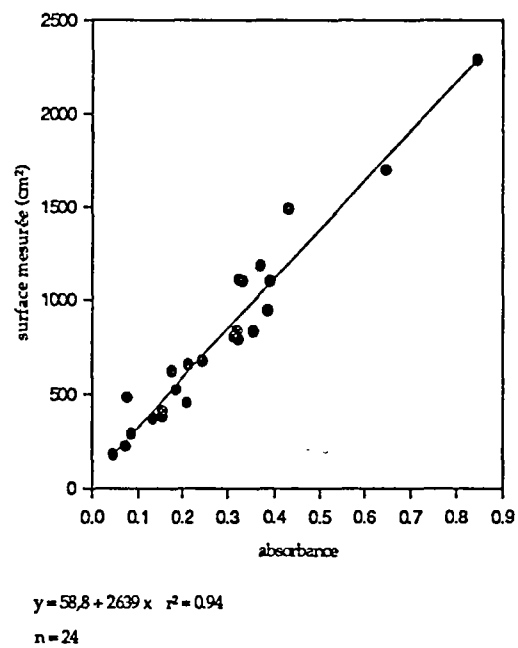
L'utilisation de l'analyse d'image permet d'obtenir une mesure juste de la surface développée par les échantillons. Dans ce cas, l'analyse a été réalisée sur les verticilles de cornifle. L'étude de cette relation (figure 16) montre une bonne corrélation entre les deux variables. Surface mesurée et surface analysée sont liées de façon linéaire. Les mesures effectuées à l'aide de l'analyse d'image sont donc comparables à celles effectuées manuellement.

2.2.2 - LE POTAMOT FLOTTANT (*Potamogeton fluitans*) DE LA STATION DE NERSAC

Les figures 17, 18 et 19 représentent les graphes obtenus avec les relations absorbance/surface, volume/surface, poids sec/surface.

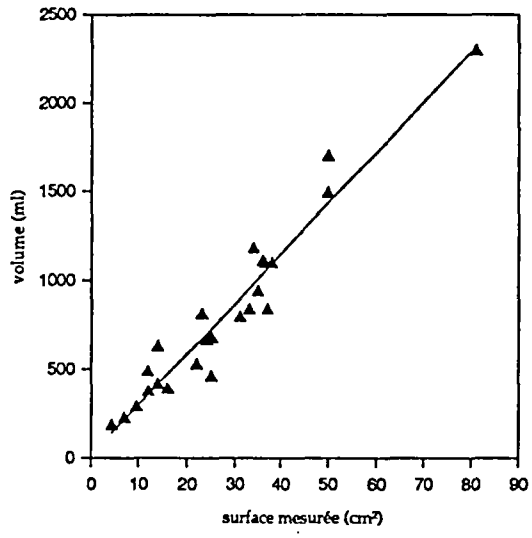
Dans le premier cas, le coefficient de corrélation de Pearson r est de 0,97 et le coefficient de détermination r^2 de 0,94 . De plus, en situation bilatérale, l'ordonnée à l'origine (terme constant) ne diffère pas significativement de zéro : la droite passe par l'origine ($p > 0,05$).

FIGURE 17 : RELATION DENSITE OPTIQUE / SURFACE DEVELOPPEE CHEZ LE POTAMOT FLOTTANT (*POTAMOGETON FLUITANS*)



Pour la relation volume / surface, le coefficient de corrélation de Pearson r est de 0,97. r^2 est égal à 0,93. L'écart à la linéarité n'est pas statistiquement significatif : la régression peut être considérée comme linéaire ($p > 0,05$). En situation bilatérale, l'ordonnée à l'origine (terme constant) ne diffère pas significativement de zéro : la droite passe par l'origine ($p > 0,05$).

FIGURE 18 : RELATION VOLUME / SURFACE DEVELOPPEE CHEZ LE POTAMOT FLOTTANT (*Potamogeton fluitans*)

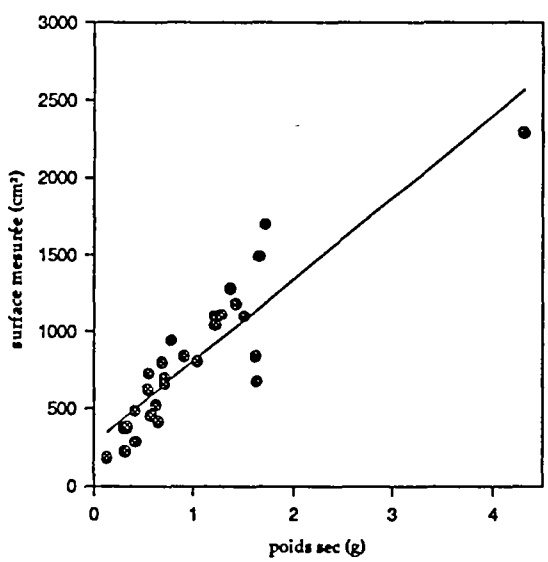


$y = 14.8 + 28.4\,x$ $r^2 = 0.93$

$n = 24$

De même, pour la relation poids sec / surface, Le coefficient de détermination r^2 est égal à 0,84 et le coefficient de corrélation de Pearson r est de 0,89. En situation bilatérale, l'ordonnée à l'origine (terme constant) diffère significativement de zéro : la droite ne passe pas par l'origine ($p <= 0,05$).

FIGURE 19 : RELATION POIDS SEC / SURFACE DEVELOPPEE CHEZ LE POTAMOT FLOTTANT (*Potamogeton fluitans*)



$y = 273.56 + 532\,x$ $r^2 = 0.80$

$n = 29$

Donc, dans les trois cas, "en situation bilatérale, il existe une liaison statistiquement significative entre les variables X et Y : la pente de la droite diffère significativement de zéro (p <= 0,05). La liaison est positive : quand X augmente, Y augmente également. Globalement, la régression est statistiquement significative (p <= 0,05).

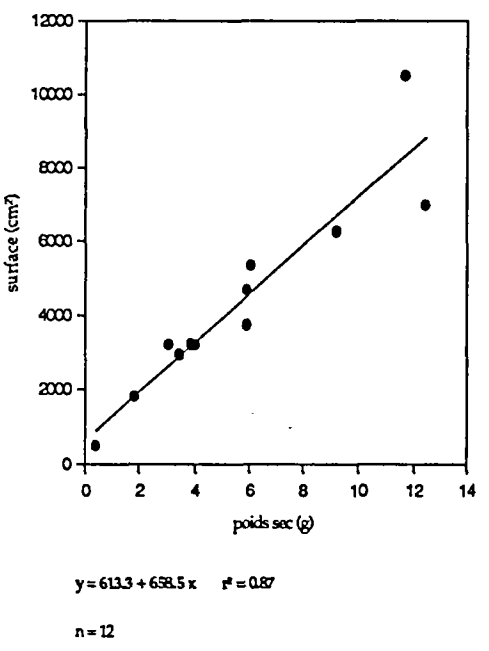
Chez le potamot flottant, existent donc des relations linéaires entre absorbance et surface, volume et surface et poids sec et surface.

2.2.3 - ETUDE DE LA RELATION BIOMASSE SECHE / SURFACE DEVELOPPEE CHEZ LE NENUPHAR JAUNE (*Nuphar lutea*)

La surface des échantillons de Nuphar lutea a été mesurée selon une méthode établie par CODHANT & DUTARTRE (1993). Selon ces auteurs il existe une relation entre la surface du limbe et le produit [longueur maximale x largeur maximale du limbe] (annexe 4).

On trouve un coefficient de corrélation de Pearson égal à 0,93. Le test de signification du coefficient de corrélation indique qu'en situation bilatérale, il existe une liaison statistiquement significative entre les variables X et Y : la pente de la droite diffère significativement de zéro (p <= 0.0500). La liaison est positive : quand X augmente, Y augmente également.

FIGURE 20 : RELATION POIDS SEC / SURFACE DEVELOPPEE CHEZ LE NENUPHAR JAUNE (*Nuphar lutea*)



87.12 % de la variance de Y est expliquée par X. L'analyse de la variance confirme que gobalement, la régression est statistiquement significative (p <= 0,05). Enfin, en situation bilatérale, l'ordonnée à l'origine (terme constant) ne diffère pas significativement de zéro : la droite passe par l'origine (p > 0.0500).

Chez le nénuphar jaune, la biomasse sèche et surface de la plante sont donc liées et cette relation est linéaire.

2.3 - ANALYSE DES RESULTATS OBTENUS

2.3.1 - UTILISATION DES RELATIONS

Chez le cornifle, la relation surface mesurée / surface analysée est bonne. La mesure des surfaces foliaires par le logiciel d'analyse d'image est précise mais elle prend beaucoup plus de temps que les mesures manuelles. Elle ne semble donc pas très efficace dans le cas présent, ni adéquate pour déterminer les surfaces développées par les macrophytes.

Pour le Cornifle et le Potamot flottant venant de la Charente, des relations existent donc entre surface et absorbance, surface et volume et surface et poids sec des échantillons. Chez le nénuphar jaune, la surface et le poids sec sont également liés par une relation linéaire.

Les relations trouvées sont les suivantes, la surface étant la variable Y **dépendante ou à expliquer** (tableau 3):

X : Variable indépendante ou explicative	Absorbance	volume	poids sec
Cornifle (*Ceratophyllum demersum*)	n = 12 y = 39,6 + 280,9 x	n = 43 y = 23,05 + 36,18 x	n = 37 y = 40 + 487,5 x
Potamot flottant (*Potamogeton fluitans*)	n = 24 y = 58,8 + 2639 x	n = 24 y = 14,8 + 28,4 x	n = 29 y =273,56 + 532 x
Nénuphar jaune (*Nuphar lutea*)			n = 12 y = 613.3 + 658.5 x

Ces relations devraient nous permettre de déterminer la surface dévelopée par des échantillons de Cornifle, Potamot flottant et Nénuphar jaune à partir de la mesure de leur absorbance, volume ou poids sec par lecture directe sur les droites de régression otenues.

Les études effectuées en 1992 (CODHANT & DUTARTRE, 1993) et 1993 (MARY, 1994) sur la Charente ont fourni des estimations de biomasses végétales sur des stations de 500 m de longueur environ. A partir des régressions obtenues entre biomasse sèche et surface, il est possible d'estimer la surface végétale potentielle d'accueil du périphyton sur ces stations de la Charente.

2.3.2 - ESTIMATION DE SURFACES DEVELOPPEES PAR LES MACROPHYTES DE LA CHARENTE

2.3.2.1 - SURFACE DEVELOPPEE PAR UNITE DE MATIERE SECHE

D'après les équations obtenues (tableau 3), on peut dire qu'un gramme de biomasse sèche offre une surface de :

- - 530 cm^2 chez *Ceratophyllum demersum*,
- - 805 cm^2 chez *Potamogeton fluitans*,
- - 1270 cm^2 chez *Nuphar lutea*.

De même, SHER-KAUL *et al.* (1994) ont montré que *Elodea canadensis* développait une surface de 1255 cm^2/g de matière sèche, *Myriophyllum spicatum* 870 cm^2/g et *Potamogeton*

lucens 650 cm²/g. Chez divers auteurs, ils ont trouvé des chiffres variant entre 190 et 800 cm²/g pour *Elodea canadensis*, 320 et 870 pour *Myriophllum spicatum* et 340 à 840 pour *Potamogeton lucens*.

De plus, selon EDWARDS & OWENS (1965), le rapport 1 cm²/1 mg de poids sec peut être appliqué aux macrophytes enracinées en général ("it is assumed that the ratio 1 cm² : 1 mg dry weight applies to rooted macrophytes in general").

Il semble cependant que l'on trouve généralement moins d'un cm² de surface végétale par mg de biomasse sèche. La surface développée par les macrophytes reste donc très variable non seulement d'une espèce à une autre mais également chez une même espèce selon son milieu d'origine. Comme SHER-KAUL *et al.* (1994) le précisent, les raisons de ces variations pourraient venir de différences morphologiques présentées par les mêmes espèces vivant sous des conditions différentes. La morphologie et la texture des plantes varierait selon les caractéristiques physiques (qualité et quantité de la lumière, profondeur, courant,....) et chimiques (niveau d'eutrophisation de l'eau, présence de carbonates sur les macrophytes,) de leur biotope, et selon l'état physiologique des plantes (sénescence .....).

2.3.2.2 - INDICE DE SURFACE FOLIAIRE DES MACROPHYTES ETUDIEES

Cet indice correspond à la surface développée par les macrophytes par m² de lit du fleuve. Grâce aux relations établies et aux valeurs de biomasses obtenues sur la Charente au sein de quadrats de 0.25 m² au cours de l'année 1993 (MARY, 1994), on peut essayer d'estimer la surface développée par des herbiers de Cornifle, Nénuphar jaune et Potamot flottant en 1993 par mètre carré.

TABLEAU 4 : VALEURS EXTREMES DE BIOMASSE ET INDICES DE SURFACE FOLIAIRE CORRESPONDANTS DES MACROPHYTES ETUDIES

	biomasse (g / m²)		Indice de surface foliaire	
	minimale	maximale	minimal	maximal
cornifle	11,2	596,8	0,55	29,10
nénuphar	84,8	290,4	5,65	19,18
potamot flottant	66	255,6	35,4	13,63

Sur un mètre carré de lit de la Charente, les macrophytes étudiés développent une surface très variable (tableau 4). L'indice de surface foliaire varie par exemple chez le Cornifle entre 0,55 et 29,10 selon que les quadrats étaient peu ou très végétalisés.

2.3.2.3 - SURFACE DEVELOPPEE PAR LES MACROPHYTES SUR LES STATIONS ETUDIEES EN 1993

Les relations trouvées, ainsi que les estimations de biomasses effectuées en 1993 permettent unes estimation des surfaces développées par les trois macrophytes étudiés sur chaque station (tableau 5).

Le cornifle (*C. demersum*) présente des biomasses assez élevées sur les quatre stations. La surface qu'il développe est également importante : 17,81 hectares sur la station d'Angoulême, 1,85 hectares sur la station de Jarnac. *Nuphar lutea*, en moindre importance, n'atteint jamais un hectare de surface développée. Le Potamot flottant (*P. fluitans*) avec un poids sec moyen de 525 kg sur la station d'Angoulême présente une surface développée de 2,79 hectares.

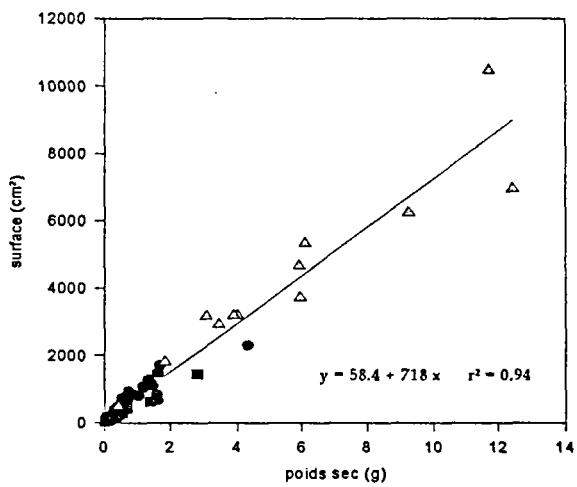
TABLEAU 5 : POIDS SECS MOYENS (KG) ET SURFACES DÉVELOPPÉES CORRESPONDANTES SUR LES STATIONS ÉTUDIÉES EN 1993

	Chalonne		Angoulême		Nersac		Jarnac	
	poids sec (kg)	surface (m^2)	poids sec (kg)	surface (m^2)	poids sec (kg)	surface (m^2)	poids sec (kg)	surface (m^2)
Nuphar lutea	111,2	7322	117,8	7757	150,8	9930	29,8	1962
Ceratophyllum demersum	84,4	4114,5	3654;2	178142	150,4	7332	380,7	18559
Potamogeton fluitans			525	27930			56,6	3011
total	195,6	11436,5	4297	213829	301.2	17262	467.1	23532

Connaissant la biomasse totale des stations, on peut calculer la part relative que prennent les trois macrophytes dans la biomasse totale. Ils contribuent pour 99 % de la biomasse de la station de Chalonne, 81 % de celle d'Angoulême, 97 % de Nersac et 94 % de Jarnac. La surface totale développée par l'ensemble des macrophytes sur les stations doit être proche de celle développée par les trois macrophytes étudiés.

Il parait intéressant de déterminer la surface végétale totale développée sur les stations considérées. Si on superpose toutes les données obtenues sur les trois végétaux, on peut étudier la relation globale poids sec / surface. La figure 21 obtenue montre que l'ensemble des points se répartit bien selon une droite. La relation entre les deux variables semble bonne, avec un coefficient de corrélation de Pearson égal à 0.97.

FIGURE 21 : RELATION POIDS SEC / SURFACE CHEZ LES TROIS MACROPHYTES ÉTUDIÉS



On supposera que tous les végétaux rencontrés sur les stations étudiées suivent cette même répartition. Cela nous permet alors de faire une estimation de la surface qu'ils développent sur chaque station (tableau 6).

TABLEAU 6 : SURFACES DEVELOPPEES PAR LES MACROPHYTES SUR LES STATIONS ETUDIEES EN 1993

	biomasse stationnelle totale (kg)	surface estimée de la station (ha)	surface développée par les macrophytes sur la station (ha)	rapport (surface des plantes / surface du lit sur la station)
Chalonne	197,76	1,92	1,42	0,74
Angoulême	5322,98	6,94	38,22	5,50
Nersac	310,80	2,96	2,23	0,75
Jarnac	497,20	2,26	3,57	1,58

La surface végétale développée sur les stations reste très variable (tableau 6). Elle dépend de la biomasse des stations : relativement assez importante sur Angoulême (38 hectares), elle se situe entre 1.4 et 3.5 hectares sur les autres stations. Avec le calcul établi précédemment (tableau 5), on aurait certainement obtenu des résultats légèrement inférieurs.

EDWARDS & OWENS (1965) ont calculé le rapport **surface des plantes / surface du lit de la rivière.** D'après ces auteurs, le rapport peut excéder 50 : 1 dans certaines rivières pendant l'été. Dans quatre cours d'eau qu'ils ont étudiés entre avril et septembre (OWENS & EDWARDS, 1960), ce rapport moyen était de 30 : 1. Si on fait le même calcul sur les stations et en utilisant les valeurs trouvées en 1993, on constate que ce rapport est beaucoup plus faible. Il ne dépasse 1 que sur Jarnac et Angoulême, où il atteint à peine 5.5 (tableau 6).

En réalité, ces auteurs ont travaillé sur de petites rivières où la profondeur variait entre 0.3 et 0.6 mètres (OWENS & EDWARDS, 1960). Les cours d'eau peu profonds peuvent être sujets à une forte colonisation par les macrophytes. Ceci pourrait expliquer que, dans ce cas, les macrophytes développent une surface 30 fois supérieure à celle du lit des cours d'eau étudiés.

SYNTHESE ET CONCLUSION

Les rôles des macrophytes sont multiples. Hormis leur importance écologique pour la faune aquatique, ils jouent des rôles primordiaux dans la dynamique des flux nutritifs et gazeux, et en tant que supports d'organismes périphytiques. Or, ces organismes participent au recyclage des nutriments du fleuve Charente.

Par ce rôle de support, les macrophytes donc jouent un rôle indirect, par leur simple présence, et primordial dans la métabolisation des nutriments et des matières organiques du fleuve. Une approche plus globale en terme de "compartiment végétal" a été engagée par la division "Qualité des Eaux" pour analyser l'intérêt et l'importance de ces processus.

L'objectif de cette étude était donc de mesurer la surface développée par les macrophytes de la Charente vis-à-vis du périphyton. Une recherche bibliographique a permis une approche de diverses méthodes pratiques d'estimation des surfaces développées par les macrophytes. Certaines d'entre elles permettent des mesures directes des surfaces à l'aide d'instruments de mesures, d'appareils plus complexes ou de procédées photographiques. D'autres, indirectes, visent à établir une corrélation entre la surface et un paramètre physique intrinsèque aux échantillons de plantes.

Trois des espèces végétales parmi les plus fréquentes et les plus abondantes trouvées en 1993 et présentant des caractéristiques morphologiques bien différentes ont été choisies . Une étude complète a été effectuée sur deux d'entre elles, *Ceratophyllum demersum* et *Potamogeton fluitans*. Sur *Nuphar lutea*, des mesures de biomasses sèches ont principalement été réalisées. Sur *C. demersum* et *P. fluitans*, la mise en œuvre de mesures manuelles et de l'analyse d'image, et l'application de trois méthodes ont permis d'établir des corrélations entre la surface développée des échantillons végétaux et l'absorbance, le volume et le poids sec de ces échantillons.

Les relations établies sont significatives dans tous les cas. Il existe une bonne relation entre la surface développée et les trois paramètres étudiés. Le coefficient de corrélation de Pearson ("r") obtenu varie entre 0.83 et 0.97. Le tableau suivant donne une idée de la qualité des relations obtenues selon la valeur de "r".

METHODE	*C. demersum*	*P. fluitans*
Relation Absorbance / Surface	4	1
Relation Volume/ Surface	2	2
Relation Poids sec / Surface	1	3
Relation Surface analysée / Surface mesurée	3	

Chez *C. demersum*, la relation Poids sec / Surface semble être la meilleure alors que chez *P. fluitans* "r" est supérieur dans le cas de la relation Absorbance / Surface.

Chez *C. demersum*, la relations Surface mesurée / Surface analysée est bonne. La mesure des surfaces foliaires par le logiciel d'analyse d'image est précise mais elle prend beaucoup plus de temps que les mesures manuelles. Elle ne semble donc pas très efficace dans le cas présent, ni adéquate pour déterminer les surfaces développées par les macrophytes. Mais la relation établie permet de vérifier la validité des mesures manuelles des surfaces de la plante.

Les méthodes par mesures d'absorbance et du volume des échantillons sont assez longues à réaliser et elles détruisent partiellement les macrophytes, surtout ceux qui sont de

morphologie très découpée comme C. *demersum*. Il est ainsi indispensable d'estimer la surface développée des échantillons avant de faire ces mesures.

Chez C. *demersum*, les échantillons provenant de Nersac présentent une relation Absorbance / Surface différente de celle des échantillons de l'Etang du Turc. Ceux qui avaient proposé cette méthode, CATTANEO et CARIGNAN (1983), avaient mis en évidence deux groupes de macrophytes qui présentaient des réponses différentes. D'après eux, "ces différences paraissaient être liées à la texture de la surface. La plupart des plantes adsorbent plus de couleur par unité de surface que les plantes ayant des surfaces lisses comme celles en plastique et *Vallisneria* sp. "

Nous avons constaté que les échantillons provenant de l'Etang du Turc étaient de texture différente de celle de ceux de Nersac. Ils étaient beaucoup plus rigides et se sont conservés intacts dans un bac durant plus de deux mois. Ceux de Nersac, plus fragiles, ne pouvaient subsister dans de l'eau stagnante plus de 3 jours. Sur une espèce donnée, il semblerait donc qu'on ne puisse appliquer cette méthode que sur des échantillons de plantes provenant du milieu étudié.

Les mesures de poids sec restent plus rapides et plus simples à mettre en œuvre. Les échantillons doivent être rincés plusieurs fois et débarrassés de leur périphyton si on veut obtenir des mesures correctes. Sur une station d'étude, cette méthode, qui étudie la relation la surface et le poids sec des échantillons de macrophytes, demeure la plus facile à réaliser et certainement la plus efficace.

Avec les équations obtenues et sur les macrophytes étudiés, un gramme de biomasse sèche offre une surface comprise entre 530 cm^2 (*Ceratophyllum demersum*) et 1270 cm^2 (*Nuphar lutea*). Sur un mètre carré de lit de la Charente, les macrophytes étudiés développent une surface très variable. L'indice de surface foliaire varie par exemple chez C. *demersum* entre 0,55 et 29,10 selon les prélèvements aient été effectués sur des secteurs peu ou très végétalisés.

Les relations trouvées, ainsi que les estimations de biomasses effectuées en 1993 sur les quatres stations d'étude permettent une estimation des surfaces développées sur ces stations, cette année là. Cette surface reste très variable : relativement assez importante sur Angoulême (38 hectares), elle se situe entre 1,4 et 3,5 hectares sur les autres stations.

La surface développée par les macrophytes par station est légèrement inférieure à la surface du lit du fleuve sur Chalonne et Nersac, et 5,5 fois supérieure à la surface du lit sur Angoulême. Sur les stations, la surface potentielle d'accueil du périphyton est constituée par les macrophytes et le lit de la rivière. Les macrophytes permettent de multiplier cette surface d'accueil par 1,75 sur Chalonne et Nersac, par 2,6 sur Jarnac et 6,5 sur Angoulême.

Selon EDWARDS & OWENS (1965) le rapport **surface des plantes / surface du lit de la rivière** peut excéder 50 / 1 dans certaines rivières pendant l'été. Dans quatre cours d'eau qu'ils ont étudiés entre avril et septembre (OWENS & EDWARDS, 1960), ce rapport moyen était de 30 / 1. Sur les stations étudiées en 1993, on constate que ce rapport est beaucoup plus faible. Il ne dépasse 1 que sur Jarnac et Angoulême, où il atteint à peine 5.5. Ces auteurs ont travaillé sur de petites rivières où la profondeur variait entre 0.3 et 0.6 mètres seulement (OWENS & EDWARDS, 1960) ce qui pourrait justifier les valeurs qu'ils trouvent.

Il serait donc intéressant de continuer l'étude sur des cours d'eau de différentes dimensions (largeur, longueur et profondeur) pour avoir plus de données comparatives sur les surfaces développées par les macrophytes. Ceci permettrait une meilleure compréhension de leur rôles dans les cycles nutritifs et en tant supports d'organismes périphytiques.

BIBLIOGRAPHIE

ANONYME (Collectif ACTA), 1987 - Les plantes aquatiques : milieu aquatique, entretien, désherbage. 4 volumes. ACTA éd Paris. 60, 60, 44 et 40 pages.

ANONYME (sans date) - P.C.S.M. Programme Conversationnel de Statistiques pour les Sciences et le Marketting. Guide statistique. 329 pages.

BAKER J. H. (1988) - Epiphytic bacteria. Methods in Aquatic Bacteriology. Edited by B. Austin. pages 171 à 191.

BARBE J. (1984) - Les végétaux aquatiques. Données biologiques et écologiques, Clés de détermination des macrophytes de France. Bulletin Français de Pisciculture. Numéro spécial, 42 pages.

CATTANEO A. & CARIGNAN R. (1983) - A colorimetric method for measuring the surface area of aquatic plants. Aquatic botany, 17, 291 - 294. Technical Note.

CATTANEO A. & KALFF J (1978) - Seasonal changes in the epiphyte community of natural and artificial macrophytes in lake Menphremagog (QUE & VT.). Hydrobiologia Vol. 60 (2) : 135-144.

CATTANEO A. & KALFF J (1978) - The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds. Limnol. Oceanogr., 25 (2), 280-289.

CEMAGREF (1989) - Programme Charente - Marennes - Oléron, volet continental. Aide du Fonds de Développement de la Recherche et de la Technologie. Rapport final du contrat MRES 86. 194 pages.

CEMAGREF (1991) - L'Eutrophisation du Fleuve Charente. CEMAGREF, Groupement de Bordeaux, Division Qualité des eaux. Convention avec l'Agence de l'eau Adour-Garonne. 148 pages.

CEMAGREF (1992) - Stratégies de réduction des rejets dans le bassin de la Charente. 89 pages.

CHARACKLIS W. G. (1981) - Bioengineering report. Fouling biofilm development : a process analysis. Biotechnology and bioengineering. Vol. XXIII, Pp. 1923-1960.

CODHANT H. & DUTARTRE A. (1993) - Distribution et quantification de la végétation macrophytique en grand cours d'eau. Cas du fleuve Charente. Etude stationnelle. CEMAGREF de Bordeaux, Division Qualité des Eaux. 62 pages et annexes.

DAWSON F. H. & ROBINSON W. N. (1984) - Submerged macrophytes and the hydraulic roughness of a lowland chalstream. *Verh. int. Verein. theor. angew Limnol.* 22 (3) : 1944-1948.

DE LANGE J., DELVOSALLA L., DUVIGNEAUD J., LAMBINON J., VANDEN BERGHEN C. (1983) - Nouvelle flore de la Belgique du Grand-Duché de Luxembourg du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). Troisième édition.

DETHIOUX M. (1989) - Aménagement écologique des cours d'eau. Espèces aquatiques des eaux courantes. 72 pages.

EDWARDS R. W. & OWENS M. (1965) - The oxygen balance of streams. Ecology and the Industrial Society, Goodman G. T. Edwards R. W. and Lambert J. M. (eds.). Symp. Brit. Ecol. Soc. 6, 149 - 172. Backwell Scientific Publications, Oxford.

GOPAL B. & GOEL U. (1993) - Competition and allellopathy in Aquatic Plant Communities. The Botanical Review. Vol. 59. N° 3. pages 155 à 210.

HANSSON L-A (1992) - Factors regulating periphytic algal biomass. Limnol. Oceanogr. 37 (2), pp. 322 - 328.

HARROD J.J. & HALL R.E. (1962) - A method for determining the surface areas of various aquatic plants. Hydrobiologia, 20, 173 - 178.

HAURY J. (1991) - Les macrophytes comme facteurs structurant les peuplements piscicoles. Texte présenté à la Journée d'information du Conseil Scientifique "Structure des peuplements piscicoles", Paris, INRA, 27 mars 1991.20 pages.

HAURY J., BARBE J., MULLER S. & DUTARTRE A., 1991 - Flore aquatique : biologie, écologie et détermination des principales espèces aquatiques et subaquatiques de France. Morpholgie. Document provisoire. 10 pages.

HUTCHINSON E. (1967) - A treatise on limnology. Volume II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. Edited by John Wiley & Sons, INC. 1115 pages. pp. 237.

HUTCHINSON E. (1975) - The algal benthos. A treatise on Limnology. Volume III. Limnological Botany. 571 p.

JENKINS R.V. (1959) - An airflow planimeter for measuring the area of detached leaves. Pl. Physiol. 34, pages 532 à 536.

KRECKER F.H. (1939) - A comparative study of the animal population of certain submerged aquatic plants. Ecology. Vol. 20. N° 4. pages 553 à 562.

LALONDE S. & DOWNING J. A. (1991) - Epiphyton biomass is related to lake trophic status, depth, and macrophyte architecture. Can. J. fish. Aquat. Sci., 48 : 2285 - 2291.

LIU D., LAU Y. L. , CHAU Y. K. & PACEPAVICIUS G. J. (1993) - Characterization of biofilm developpement on artificial substratum in natural water. Wat. Res. Vol. 27, pp. 361 - 367.

MARY N. (1994) - Répartition et quantification des macrophytes du fleuve Charente. Mémoire de DESU (Université Paul Sabatier). CEMAGREF, Groupement de Bordeaux, Division Qualité des eaux. 235 pages.

MONTEGUT J. (1987) - Le milieu aquatique. Tome I : Milieu aquatique et flore, 60 pages. Tome II : Clé de détermination, 60 pages. Tome III : Planches - Index, 44 pages. ACTA.

MORIN A. & CATTANEO A. (1992) - Factors affecting sampling variability of freshwater periphyton and the power of periphyton studies. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49. pp. 1695 - 1703.

NIELSEN S. L. & SAND-JENSEN K. (1991) - Variation in growth rates of submerged rooted macrophytes. Aquatic Botany, 39. pp. 109-120.

O'NEILL MORIN J. (1986) - Initial colonization of periphyton on natural and artificial apices of *Myriophyllum heterophyllum* Michx. Freshwater biology 16, pages 685- 694.

OWENS M. & EDWARDS R. W. (1960) - The effects of plants on river conditions. III. Crops studies and estimates of net productivity of macrophytes in four streams in southern England. J. Ecol., 50, 157-162.

OWENS M. & EDWARDS R. W. (1961) - The effects of plants on river conditions. II. Further crops studies and estimates of net productivity of macrophytes in a chalk stream. J. Ecol., 49, 119-126.

PEYTON B. M. & CHARACKLIS W. G. (1992) - A statistical analysis of the effect of substrate utilization and shear stress on the kinetics of biofilm detachment. Biotechnology and bioengineering, Vol. 41. pp. 728 - 735.

ROGERS K. H. & BREEN C. M. (sans date) - An investigation of macrophyte, epiphyte and grazer interactions.

ROSINE W. N. (1955) - The distribution of invertebrates on submerged aquatic plant in Muskee Lake, Colorado. Ecology. Vol. 36. N° 2. pages 308 à 314.

SCULTHORPE C. D., 1967 - The Biology of Aquatic Vascular Plants. 610 pages.

SHER-KAUL S., OERTLI B. & LACHAVANNE J.-B. (1994) - Relationship between the biomass and the surface area of four macrophyte species. Aquat. Bot. submitted. 16 pages.

VETVICKA V. & KREJCOVA Z. (1981) - Plantes du bord de l'eau et des prairies. Editions GRUND. 224 pages.

VOLLENWEIDER R., TALLING J. F. & WESTLAKE D. F. (1969) - A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments, including a chapter on bacteria. International biological programme handbook N° 12. pp. 32. 211 pages.

WARDELL J.N. (1988) - Methods for the Study of Bacterial Attachment. Methods in aquatic Bacteriology. Edité par B. Austin. Pages 389 à 415.

WATALA K. B. & WATALA C. (1994) - A photometric technique for the mesurement of plant surface area : the adsorption of Brillant Blue dye on to plant surfaces. Freshwater Biology 31, 175-181.

WETZEL R.G. (1964) - A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large shallow lake. Int. Revue ges. Hydrobiol. 49 (1) : 1-61.

ANNEXES

ANNEXE 1 : PRINCIPALES CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES DES MACROPHYTES AQUATIQUES

1.3.1.1 - FORME GENERALE DES FEUILLES

Selon HAURY *et al.* (1991), la forme générale des feuilles entières est décrite par différents termes allant de la forme la plus allongée à la plus courte :

- **filiforme** (très allongée en forme de fil : *Potamogeton filiformis*) ou **aciculaire** (en aiguille, avec une section transversale ronde, comme le Scirpe en aiguille, *Eleocharis acicularis*),
- **en alène** (mince et graduellement terminée en pointe : Scirpe flottant, *Scirpus fluitans*),
- **rubanée** (à bords parallèles comme un ruban : Sparganium, *Sparganium emersum*),
- **lancéolée** (en forme de pointe de lance : Poivre d'eau, *Polygonum hydropiper*),
- **hastée ou sagittée** (en forme de fer de flèche : feuilles émergées de Sagittaire, *Sagittaria sagittifolia*)
- **spatulée** (arrondie au sommet et avec la largeur maximale située au-delà de la moitié du limbe : Callitriche stagnant, *Callitriche stagnalis*),
- **rhomboïdale** (quand cette largeur maximale dans la moitié distale du limbe est grossièrement losangique : Châtaigne d'eau, *Trapa natans* ; Callitriche à angles obtus, *Callitriche obtusangula*),
- **cunéiforme** (en coin à la base, avec des bords droits : folioles de feuilles de l'Oenanthe safranée, *Oenanthe crocata*),
- **ovale** (feuilles flottante du Potamot coloré, *Potamogeton coloratus*), ou **arrondie** (Ecuelle d'eau, *Hydrocotyle vulgaris*).

Le sommet du limbe (l'apex) peut être :

- **obtus** (se termine assez brusquement, sans pointe : Potamot perfolié, *Potamogeton perfoliatus*),
- **échancré** (sommet du limbe "en creux", Aulne glutineux, *Alnus glutinosa*), cette échancrure pouvant être accompagnée de dents (Callitriche en hameçon, *Callitriche hamulata*),
- **aigu** (se terminant en pointe : Agrostide stolonifère, *Agrostis stolonifera*),
- **mucroné** (avec un crochet ou une dent terminale plus ou moins nette : *Potamogeton mucronatus*).

Le bord du limbe (des folioles ou des divisions) peut être :

- **entier** (à bords droits : Montie des fontaines, *Montia fontana*), le limbe pouvant ne pas être plan mais **ondulé** (Potamot crépu, *Potamogeton crispus*),
- **crénelé** (à dents larges et obtuses : Scophulaire aquatique, *Scrophularia umbrosa*),
- **denté** (présence de dents : Epilobe à quatre angles, *Epilobium tetragonum*),
- **lobé** (à dents importantes parfois irrégulières et émoussées : feuilles flottantes de la Renoncule en pinceau, *Ranunculus penicillatus*).

Découpure du limbe

La feuille peut être plus ou moins découpée :

- **simple** (d'une seule pièce : Potamot nageant, *Potamogeton natans*),

- **divisée** (découpée en subdivisions n'allant pas toutes jusqu'à l'axe central : Cresson, *Nasturtium officinale* , Morelle douce-amère, *Solanum dulcamara*),

- **composée** (avec des subdivisions allant jusqu'à la nervure centrale appelées **folioles** : Trèfle d'eau, *Menyanthes trifoliata*).

La forme générale des folioles ou des subdivisions se décrit avec les mêmes termes que celles des feuilles entières. Toutefois, les feuilles divisées présentent des types complémentaires :

- **lyré** (avec un limbe terminal beaucoup plus développé et des lobes basaux de plus en plus petits : Cresson amphibie, *Rorippa amphibia*),

- **à segments cunéiformes** (en coin : Oenanthe safranée, *Oenanthe crocata*),

- **lacinié** (segments divisés en lanières étroites irrégulièrement ramifiées : Renoncule flottante, *Ranunculus fluitans*), **divariqué** (ramifié de façon dichotomique: Cornifle, *Ceratophyllum demersum*) ou **penné** (à la façon d'un peigne : myriophylles). On parle alors souvent de **feuilles multifides** (à divisions nombreuses, où le limbe serait réduit à ses nervures).

Les feuilles composées appartiennent essentiellement à deux types :

- **trifolié** (à trois folioles : Trèfle d'eau, *Menyanthes trifolia*),

- **imparipenné** (folioles en nombre impair, disposées le long de l'axe de la feuille : Berle érigée, *Berula erecta*).

Les feuilles **paripennées** (à nombre pair de folioles) ou **palmées** (tous les folioles sont attachés au même point) sont exceptionnelles en milieu aquatique.

Autres pièces foliaires

Les **stipules** sont souvent absentes, mais elles sont développées chez les Renoncules aquatiques (*R. peltatus* , *R. penicillatus*).

Chez certaines monocotylédones, divers types de pièces foliaires peuvent exister : **ligule** (membrane dressée contre la tige), **antiligule** (membrane dressée contre la tige du côté opposé à celui de l'insertion du limbe), **oreillettes** (expansions latérales à la base du limbe), **gaine** (pièce chlorophyllienne appliquée contre la tige).

Caractères complémentaires

Lorsqu'il y a des poils, le limbe est dit **pubescent**. En absence de poils, il est dit **glabre**. Lorsque les poils sont rares, on parle de limbe **glabrescent**.

Des **incrustations de silice** (Laiche paniculée, *Carex paniculata*), de **calcaire** (algues du genre Chara), se traduisent par une rugosité de la feuille. L'**épaisseur** et la **souplesse** de la feuille sont également des critères utilisés (le limbe est épais chez le Nénuphar jaune, *Nuphar lutea*, mince chez la Callitriche en hameçon, *Callitriche hamulata*).

Le pétiole

Il peut être :

- **absent** chez les feuilles sessiles (sans pétiole : Elodée du Canada, *Elodea canadensis*), **embrassantes** (avec des oreillettes : Saule à oreillettes, *Salix aurita*), ou **perfolié** (la tige traverse le limbe : *Potamogeton perfoliatus*),

- **transformé en gaine**, chez les graminées par exemple ; on parle alors de **feuilles engainantes**,
- **aplati** (Myosotis), et parfois **ailé** (avec des expansions foliacées : *Scrophularia umbrosa*),
- **arrondi** (à section ronde : Plantain d'eau, *Alisma plantago-aquatica*),
- **inséré dorsalement par rapport au limbe** : on parle de **feuille peltée** (Ecuelle d'eau).

La nervation

La nervation (disposition des nervures) permet de distinguer les **monocotylédones** (à nervation en général parallèle) des **dicotylédonnes** (chez lesquelles la nervation parallèle est exceptionnelle). Elle est souvent associée à la forme de la feuille.

1.3.1.2 - MORPHOLOGIE ET RAMIFICATION DES TIGES

Section des tiges

Elle est **ronde** chez la plupart des familles (Renonculacées, Juncacées, ...), **carrée** chez les labiées et les Scrophulariacées, **triangulaire** chez certaines familles de monocotylédones (Cypéracées).

Une morphologie longitudinale variable

Les lentilles d'eau n'ont pas de tiges, ni d'ailleurs de feuilles différenciées : on dit qu'elles sont **thalloïdes** car leur appareil épigé est constitué d'une lame verte.

Certaines plantes ont des **tiges courtes, en plateau** (Littorelle lacustre, *Littorella uniflora*), avec fréquemment développement de la tige lors de la floraison (Plantain d'eau, *Alisma plantago-aquatica*).

Les **tiges initiales** de certaines espèces disparaissent rapidement dès que la rosette flottante est formée, comme chez la Châtaigne d'eau *Trapa natans*.

Les tiges **rampantes épigées** (stolons) ou **hypogées** (rhizomes) possèdent fréquemment des racines adventives, et des tiges dressées qui se développent sur le réseau stolonifére.

Ramifications

Elle dépend de l'insertion des feuilles, mais aussi de caractéristiques propres à chaque groupe de végétaux.

Les tiges dressées des monocotylédones sont peu ou pas ramifiées, contrairement à celles des dicotylédones. La ramification est de **type alterne** (tantôt d'un coté, tantôt de l'autre) lorsque les feuilles sont alternes (Oenanthe safranée, *Oenanthe crocata*). Elle est souvent **opposée** (disposée par 2 de part et d'autre de la tige) lorsque les feuilles sont elles-mêmes opposées (Lycope d'Europe, *Lycopus europaeus*).

PLANCHE 1 (HAURY *et al.*, 1991)

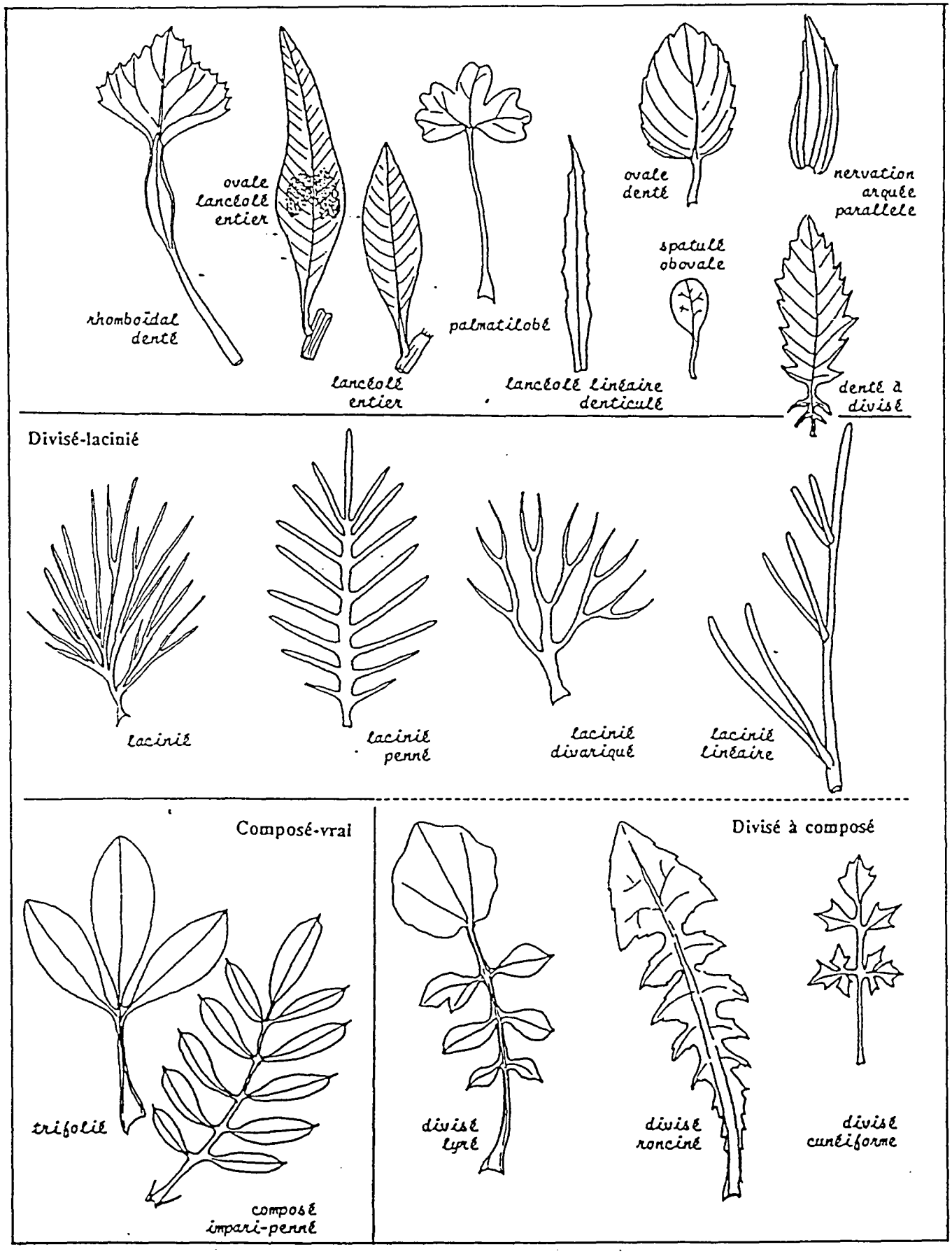
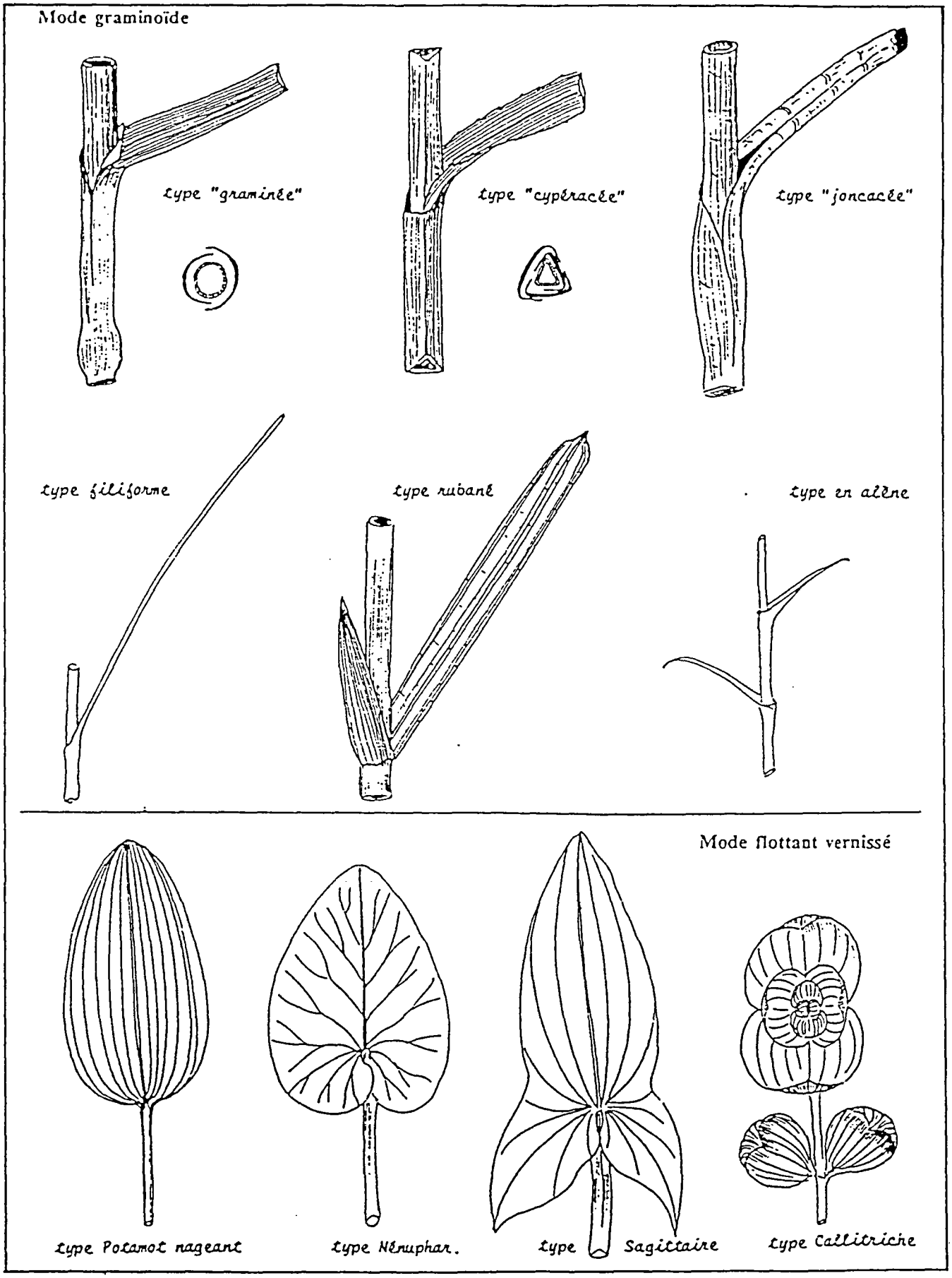


PLANCHE 2 (HAURY *et al.*, 1991)



ANNEXE 2 : RESULTATS BRUTS

ECHANTILLONS de *Ceratophyllum demersum*

provenance des échantillons : Nersac

numéro d'ordre de l'échantillon 01/06/1994	absorbance	volume (ml)	surface mesurée (cm^2)	poids sec (g)
1	0.347	3.5	*172.8101*	0.091
2	0.386	3.5	138.8656	0.109
3	0.013	0.5	38.458	0.032
4	0.16	1.5	84.964	0.07
5	0.258	2	101.5894	0.096
6	0.305	2.5	120.2638	0.135
7	0.152	1.7	92.182	0.08
8	0.245	2	103.5791	0.1
9	0.036	0.5	62.6254	0.051
10	0.046	1	41.806	0.037
11	0.362	3.75	128.1184	0.225
12	0.18	2	89.7812	0.105
13		3	*72.476*	0.164
14		1.6	59.4118	0.0956
15		5.8	322.2006	0.321
16		*36.8*	*1458.7765*	*2.815*
17		*20.8*	*622.1429*	*1.4127*
18		4.25	247.5614	0.3435
19		1.8	85.19	0.1195
20		2.5	161.655	0.1807
21		1	*24.518*	0.036
22		1	45.022	0.105

provenance des échantillons : Etang du Turc

numéro d'ordre l'échantillon 11/05/1994	absorbance	volume (ml)	surface calculée (cm^2)
1	0.087	2.4	162.95
2	0.049	1.25	64.27
4	0.26	6	235.53
3	0.044	1	37.21
4'	0.143	2.5	136.94
5	0.068	1.45	63.84
6	0.23	4.65	194.00
7	0.101	3.4	157.35

numéro d'ordre l'échantillon 11/05/1994	absorbance	volume (ml)	surface calculée (cm^2)	surface analysée (cm^2)	poids sec (g)
10	0.093	1.6	109.94		
11	0.155	4.1	180.83		
12	0.037	1.55	65.01		
13	0.074	1.65	96.18		
14		5.1	282.18		
15		3.95	176.21	206.53	0.23
16		1.45	78.55	102.08	0.09
17		8.7	314.37	403.51	0.486
18		0.35	35.88	57.98	0.034
19		3	102.56	121.97	0.213
20		0.95	46.78	58.04	0.048
21		5.75	160.1269	169.3694	0.269
22			163.3618	134.5538	0.377
23			154.76	159.51	0.30
24			343.50	322.44	
25			248.09	293.22	0.47
26			143.98	215.77	0.31
27			175.52	211.64	0.26
28			283.72		0.56
29			218.84		0.40
30			416.66		0.70

ECHANTILLON de *Potamogeton fluitans*

provenance des échantillons : Nersac

numéro d'ordre l'échantillon	absorbance	volume (ml)	surface calculée (cm^2)	poids sec (g)
1			1275.1673	1.37
2			723.4143333	0.57
3			1037.091333	1.225
4			695.771	0.725
5			369.3866667	0.315
10/07/1994				
6	0.386	35	937.872	0.785
7	0.647	50	1694.532333	1.708
8	0.392	38	1095.484333	1.222
9	0.323	31	790.2323333	0.699
10	0.211	25	452.807	0.586

numéro d'ordre l'échantillon	absorbance	volume (ml)	surface calculée (cm^2)	poids sec (g)
11	0.073	7	219.644	0.329
12	0.355	37	833.111	0.923
13	0.134	12	368.4773333	0.349
14	0.155	16	382.58	0.351
15	0.432	50	1485.770333	1.653
16	0.046	4.4	177.3253333	0.14
10/08/1994				
21	0.321	33	834.0596667	1.62
22	0.845	81	2286.985667	4.316
23	0.325	36	1105.766	1.286
24	0.086	9.5	282.2431111	0.433
25	0.246	25	671.631359	1.63
26	0.076	12	479.7246667	0.429
27	0.315	23	803.5206168	1.052
28	0.156	14	409.649	0.662
29	0.216	24	655.314	0.721
30	0.178	14	620.8331667	0.559
31	0.334	36.5	1095.821333	1.503
32	0.371	34	1176.719333	1.43
33	0.187	22	520.8926667	0.636

ECHANTILLON de *Nuphar lutea*

numéro d'ordre l'échantillon	surface (cm^2)	poids sec (g)
1	3170	3.082
2	5329	6.085
3	3181	4.007
4	10486.43	11.709
5	6956.04	12.437
6	1800.96	1.842
7	6238.9	9.225
8	488.26	0.434
9	4672.82	5.91
10	3196.12	3.894
11	3720	5.938
12	2914	3.459

ANNEXE 3 : REGRESSION SIMPLE

Régression linéaire de la forme Y = a+bX. Droite des moindres carrés.

Y = variable à expliquer : (2) surface
X = variable explicative : (1) densité optique turc

Options retenues :

- avec test de linéarité et égalité des variances,
- avec intervalles de confiance des Y prédits à 95% - avec test 'égalité à 0 de l'ordonnée à l'origine, - avec étude des résidus,
- sans génération automatique de variables.

Nombre de paires valides = 12
Nombre de paires manquantes = 0

DISTRIBUTIONS MARGINALES :

	densité optique turc	surface
moyenne	0.11175	125.32583
variance	0.00521	3864.32146
déviation standard	0.07220	62.16367
minimum	0.03700	37.20000
maximum	0.26000	235.50000

Test de linéarité et d'égalité des variances liées impossible.

ETUDE DE LA LIAISON entre Y et X :

covariance (X,Y) = 4.02980
coefficient de corrélation de Pearson : r = 0.8979
Intervalle de confiance de r au niveau 1-_ = 0.95 [0.6683,0.9713]
test d'égalité à zéro de la pente : t = 6.4486 avec 10 d.d.l. (test de signification du coefficient de corrélation) situation unilatérale : p < 0.0001
situation bilatérale : p < 0.0001
En situation bilatérale, il existe une liaison statistiquement significative entre les variables X et Y : la pente de la droite diffère significativement de zéro (p <= 0.0500).
La liaison est positive : quand X augmente, Y augmente également.
coefficient de détermination : r^2 = 0.8061 soit 80.61 % de la variance de Y expliquée par X.
r^2 ajusté = 0.7868

ETUDE DE LA FORME DE LA LIAISON : Y = a+bX.
droite des moindres carrés :
- pente = 773.0396
- terme constant = 38.9387

formule de régression :
surface = 38.9387 + (773.0396 * densité optique turc)

ANALYSE DE LA VARIANCE :

origine	somme des carrés	d.d.l.	carré moyen	F	des écarts
régression	34267.16410	1	34267.16410	41.584	
résidus	8240.37199	10	824.03720		
totale	42507.53609	11			

p < 0.0001
Globalement, la régression est statistiquement significative (p <= 0.0500).
Ecart type résiduel = 28.70605
Erreur standard de la pente = 119.8770
Intervalle de confiance de la pente au niveau 1-_ = 0.95 [505.9535,1040.1256]
Erreur standard du terme constant = 15.7521
Intervalle de confiance du terme constant au niveau 1-_ = 0.95 [3.8429,74.0344]
Test d'égalité à zéro de l'ordonnée à l'origine :
t = 2.4720 avec 10 d.d.l.
situation unilatérale : p = 0.0165
situation bilatérale : p = 0.0330
En situation bilatérale, l'ordonnée à l'origine (terme constant) diffère significativement de zéro : la droite ne passe pas par l'origine
(p <= 0.0500).

INTERVALLE DE CONFIANCE DE LA DROITE DE REGRESSION (1-_) = 0.95 ----------

- POUR L'ESTIMATION D'UNE MOYENNE DE Y POUR UN X DONNE
équation des hyperboles (10 d.d.l.) :
surface = 38.9387 + (773.0396 * densité optique turc)
$Y \pm 2.2280 * _ (824.0372 * (0.083333 + (X - 0.1117)^2/0.0573))$
limites de confiance des moyennes conditionnelles de Y pour les X suivants :

X	Y ajustée	err std Y	intervalle de confiance de Y
0.03700	67.54113	12.2052	[40.34804, 94.73422]
0.26000	239.92895	19.6088	[196.24051, 283.61739]

- POUR L'ESTIMATION DES VALEURS INDIVIDUELLES DE Y
équation des hyperboles (10 d.d.l.) :
surface = 38.9387 + (773.0396 * densité optique turc)
$Y \pm 2.2280 * _ (824.0372 * (1.083333 + (X - 0.1117)^2/0.0573))$
limites de confiance des moyennes conditionnelles de Y pour les X suivants :

X	Y ajustée	err std Y	intervalle de confiance de Y
0.03700	67.54113	31.1930	[-1.95687, 137.03912]
0.26000	239.92895	34.7641	[162.47453, 317.38337]

ETUDE DES RESIDUS : Indice de Durbin-Watson = 1.63236
REPARTITION DES RESIDUS STANDARDISES :

min inc.	max exc.	intervalle absolue	fréquence %		
		< -2.0625	0	0.00	¦
-2.0625	-1.9375	0	0.00	-2.0+	
-1.9375	-1.8125	0	0.00	¦	
-1.8125	-1.6875	0	0.00	¦	
-1.6875	-1.5625	0	0.00	¦	
-1.5625	-1.4375	0	0.00	¦	
-1.4375	-1.3125	0	0.00	¦	
-1.3125	-1.1875	0	0.00	¦	
-1.1875	-1.0625	0	0.00	¦	
-1.0625	-0.9375	0	0.00	-1.0+	
-0.9375	-0.8125	0	0.00	¦	
-0.8125	-0.6875	0	0.00	¦	
-0.6875	-0.5625	1	8.33	¦**********	
-0.5625	-0.4375	1	8.33	¦**********	
-0.4375	-0.3125	1	8.33	¦**********	

-0.3125 ¦	-0.1875	2	16.67	¦**********	
-0.1875 ¦	-0.0625	1	8.33	¦**********	
-0.0625 ¦	0.0625	3	25.00	0.0+**********	
0.0625 ¦	0.1875	0	0.00	¦	
0.1875 ¦	0.3125	0	0.00	¦	
0.3125 ¦	0.4375	1	8.33	¦**********	
0.4375 ¦	0.5625	0	0.00	¦	
0.5625 ¦	0.6875	1	8.33	¦**********	
0.6875 ¦	0.8125	0	0.00	¦	
0.8125 ¦	0.9375	1	8.33	¦**********	
0.9375 ¦	1.0625	0	0.00	1.0+	
1.0625 ¦	1.1875	0	0.00	¦	
1.1875 ¦	1.3125	0	0.00	¦	
1.3125 ¦	1.4375	0	0.00	¦	
1.4375 ¦	1.5625	0	0.00	¦	
1.5625 ¦	1.6875	0	0.00	¦	
1.6875 ¦	1.8125	0	0.00	¦	
1.8125 ¦	1.9375	0	0.00	¦	
1.9375 ¦	2.0625	0	0.00	2.0+	
	>= 2.0625	0	0.00	¦	
		12	100.00		

REGRESSION SIMPLE
Droite des moindres carrés.
Y= variable à expliquer: (4) surface Nersac
X= variable explicative: (3) densité optique Nersac

Options retenues :
- avec test de linéarité et égalité des variances,
- avec intervalles de confiance des Y prédits à 95%
- avec test d'égalité à 0 de l'ordonnée à l'origine,
- avec étude des résidus,
- sans génération automatique de variables.

Nombre de paires valides = 12
Nombre de paires manquantes = 0

DISTRIBUTIONS MARGINALES : ----------

	densité optique Nersac	surface Nersac
moyenne	0.20750	97.92583
variance	0.01710	1540.17630
déviation standard	0.13076	39.24508
minimum	0.01300	38.46000
maximum	0.38600	172.80000

Test de linéarité et d'égalité des variances liées impossible.

ETUDE DE LA LIAISON entre Y et X :
---

covariance (X,Y) = 4.80413
coefficient de corrélation de Pearson : r = 0.9362
Intervalle de confiance de r au niveau 1-_ = 0.95 [0.7829,0.9823]
test d'égalité à zéro de la pente : t = 8.4224 avec 10 d.d.l. (test de signification du coefficient de

corrélation) situation unilatérale : $p < 0.0001$
situation bilatérale : $p < 0.0001$
En situation bilatérale, il existe une liaison statistiquement significative entre les variables X et Y : la pente de la droite diffère significativement de zéro ($p <= 0.0500$).
La liaison est positive : quand X augmente, Y augmente également.
coefficient de détermination : $r^2 = 0.8764$ soit 87.64 %
de la variance de Y expliquée par X.
r^2 ajusté = 0.8641

ETUDE DE LA FORME DE LA LIAISON : Y = a+bX. ----------
droite des moindres carrés :
- pente = 280.9836
- terme constant = 39.6217
formule de régression :
surface Nersac = 39.6217 + (280.9836 * densité optique Nersac)
ANALYSE DE LA VARIANCE :

origine	somme des carrés	d.d.l.	carré moyen	F	
régression	14848.70237	1	14848.70237	70.937	
résidus	2093.23692	10	209.32369		
totale	16941.93929	11			p < 0.0001

Globalement, la régression est statistiquement significative ($p <= 0.0500$).
Ecart type résiduel = 14.46802
Erreur standard de la pente = 33.3615
Intervalle de confiance de la pente au niveau 1-_ = 0.95 [206.6541,355.3131]
Erreur standard du terme constant = 8.0849
Intervalle de confiance du terme constant au niveau 1-_ = 0.95 [21.6087,57.6348]
Test d'égalité à zéro de l'ordonnée à l'origine :
t = 4.9007 avec 10 d.d.l.
situation unilatérale : $p = 0.0003$
situation bilatérale : $p = 0.0006$
En situation bilatérale, l'ordonnée à l'origine (terme constant) diffère significativement de zéro : la droite ne passe pas par l'origine
($p <= 0.0500$).

INTERVALLE DE CONFIANCE DE LA DROITE DE REGRESSION (1-_) = 0.95 ----------

- POUR L'ESTIMATION D'UNE MOYENNE DE Y POUR UN X DONNE
équation des hyperboles (10 d.d.l.) :
surface Nersac = 39.6217 + (280.9836 * densité optique Nersac)
Y ± 2.2280 * _ (209.3237 * (0.083333 + (X - 0.2075)²/0.1881))
limites de confiance des moyennes conditionnelles de Y pour les X suivants :

X	Y ajustée	err std Y	intervalle de confiance de Y
0.01300	43.27452	7.7168	[26.08157, 60.46746]
0.38600	148.08141	7.2737	[131.87571, 164.28712]

- POUR L'ESTIMATION DES VALEURS INDIVIDUELLES DE Y
équation des hyperboles (10 d.d.l.) :
surface Nersac = 39.6217 + (280.9836 * densité optique Nersac)
Y ± 2.2280 * _ (209.3237 * (1.083333 + (X - 0.2075)²/0.1881))
limites de confiance des moyennes conditionnelles de Y pour les X suivants :

X	Y ajustée	err std Y	intervalle de confiance de Y

0.01300	43.27452	16.3973	[	6.74129, 79.80774]
0.38600	148.08141	16.1935	[	112.00227, 184.16055]

ETUDE DES RESIDUS : Indice de Durbin-Watson = 1.70850

REPARTITION DES RESIDUS STANDARDISES :

intervalle min inc.	intervalle max exc.	fréquence absolue	fréquence %		
	< -2.0625	0	0.00		
-2.0625	-1.9375	0	0.00	-2.0+	
-1.9375	-1.8125	0	0.00		
-1.8125	-1.6875	0	0.00		
-1.6875	-1.5625	0	0.00		
-1.5625	-1.4375	0	0.00		
-1.4375	-1.3125	0	0.00		
-1.3125	-1.1875	0	0.00		
-1.1875	-1.0625	0	0.00		
-1.0625	-0.9375	0	0.00	-1.0+	
-0.9375	-0.8125	0	0.00		
-0.8125	-0.6875	0	0.00		
-0.6875	-0.5625	0	0.00		
-0.5625	-0.4375	0	0.00		
-0.4375	-0.3125	1	8.33		**********
-0.3125	-0.1875	3	25.00		******************************
-0.1875	-0.0625	3	25.00		******************************
-0.0625	0.0625	2	16.67	0.0+	********************
0.0625	0.1875	0	0.00		
0.1875	0.3125	1	8.33		**********
0.3125	0.4375	1	8.33		**********
0.4375	0.5625	0	0.00		
0.5625	0.6875	0	0.00		
0.6875	0.8125	0	0.00		
0.8125	0.9375	1	8.33		**********
0.9375	1.0625	0	0.00	1.0+	
1.0625	1.1875	0	0.00		
1.1875	1.3125	0	0.00		
1.3125	1.4375	0	0.00		
1.4375	1.5625	0	0.00		
1.5625	1.6875	0	0.00		
1.6875	1.8125	0	0.00		
1.8125	1.9375	0	0.00		
1.9375	2.0625	0	0.00	2.0+	
	>= 2.0625	0	0.00		
		12	100.00		

ANNEXE 4 : ESTIMATION DE LA SURFACE DEVELOPPEE DES LIMBES DE *Nuphar lutea* PAR MESURE DES LARGEUR ET LONGUEUR MAXIMALES DES LIMBES (CODHANT ET DUTARTRE, 1993)

	Feuilles		
Echantillon	Longueur (cm)	Largeur (cm)	Surface mesurée (cm^2)
1	35	27.5	714
2	34	28	675
3	19	16.5	243
4	21	17	268
5	32.5	27	725
6	21	17.5	269
7	31.5	26.5	622
8	24	19	358
9	37	28	608
10	35.5	28.5	771
11	21.5	18.5	287
12	29.5	28	640
13	34	26.5	657
14	20	15.5	221
15	30.5	23.5	526
16	24.5	20.5	329
17	31	24	564
18	37	28.5	838
19	36	28.5	765
20	26	21.5	410
21	27.5	22.5	484
22	32.5	27.5	642
23	37	29.5	823
24	17.5	13.5	183
25	25	21.5	421
26	26	21.5	423
27	28	23	492
28	35	29.5	813
29	33.5	28.5	739
30	33	27.5	694
31	27	21	433
32	28	21.5	445
33	19.5	17	257
34	15	11	130
35	13.5	11	107
36	14.5	11	120
37	13.5	5.5	60
38	14	10	99
Minimum	14	5.5	60
Moyenne	27	21.7	470
Maximum	37	29.5	838

Estimation des surfaces foliaires chez Nuphar lutea

