

Analyse multi-compartiments et rôles fonctionnels des macrophytes dans les hydrosystèmes

Jacques Haury^a, Arlette Cazaubon^b, Marie-Hélène Barrat-Segretain^c,
Arnaud Elger^d et Gabrielle Thiébaud^e

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

b. Laboratoire Écologie des eaux continentales méditerranéennes, Université Aix-Marseille 3

c. UMR 5023 « Écologie des hydrosystèmes fluviaux », Université Lyon1, 69622 Villeurbanne Cedex

d. Université de Toulouse, EcoLab, 29 rue Jeanne Marvig, BP 24349, 31055 Toulouse Cedex 4

e. Laboratoire des interactions écotoxicologie, biodiversité, écosystèmes, Université Paul Verlaine de Metz, Campus Bridoux, rue du général Delestraint, 57070 Metz Cedex

En hydrobiologie, un double mouvement de recherche s'est opéré depuis plusieurs dizaines d'années : l'analyse des compartiments en tant que tels, mais aussi la compréhension du fonctionnement général des hydrosystèmes, ce qui amène à se pencher sur le rôle respectif des compartiments. Cette démarche systémique prévaut désormais, et est relayée par la demande sociale, mais aussi l'exigence réglementaire traduite par le « bon état écologique » et le « bon état de conservation » des deux directives européennes « Eau » et « Habitat ».

Les communautés macrophytiques présentent un déterminisme spatio-temporel de distribution qui traduit les fonctionnements ou dysfonctionnements des écosystèmes. Celui-ci peut être comparé à celui des autres compartiments biotiques pour établir leur pouvoir bio-indicateur comparé.

Par ailleurs les macrophytes jouent de très nombreux rôles dans le fonctionnement des hydrosystèmes, que ce soit en lacs (Jeppesen *et al.*, 1998) ou en rivière (Haury et Baglinière, 1996), ce dernier thème étant seul considéré dans cet article. Il s'agit alors de décrire ces rôles et d'identifier les avancées scientifiques, mais aussi les inconnues des relations inter-compartiments. Parmi ces dernières, la quantification de l'incorporation des macronutriments à l'intérieur des réseaux trophiques, pour évaluer la stabilité des écosystèmes et donc avoir des indicateurs fonctionnels, est une voie majeure à explorer.

Rôles physiques des macrophytes dans les rivières

Modifications hydrologiques

Les macrophytes modifient profondément les caractéristiques de l'écoulement en rivière, déterminant des zones d'écoulement sinon nul, tout au moins très faible, et accélérant les vitesses de courant dans les herbiers (Haury et Baglinière, 1996). Les travaux déjà anciens de Dawson et Robinson (1985, *in* : Haury, 1996), réalisés en relation avec des pratiques de faucardage des macrophytes, ont été peu repris en France, en milieu naturel sinon de façon très occasionnelle (Surugue, 1997 ; Rognon, 1998 ; Rolland, 2007), l'accroissement de biomasse pouvant conduire à une hausse du niveau d'eau sans changement de débit et ainsi à une inversion des échanges rivière-nappe, dans les rivières phréatiques de la plaine d'Alsace.

Une quantification de ces effets hydrauliques a été réalisée, avec une modélisation correspondante, dans une section très végétalisée d'un tronçon de la Dordogne (Breugnot, 2007). Cette démarche mériterait d'être appliquée aux plus petits cours d'eau, en complément des mesures de biomasses. Dans une étude expérimentale, l'enlèvement des macrophytes sur des moitiés de radier a montré une homogénéisation des écoulements, une déviation du courant vers les zones dénudées, ainsi qu'une baisse du niveau d'eau (Roussel *et al.*, 1998).

1. Potentiel hydrogène.

Dans les rivières où ils sont abondants, notamment en plaine, les macrophytes jouent un rôle essentiel dans les cycles d'érosion-sédimentation :

– en protégeant les pieds de berge contre l'érosion (et le batillage), ce qui justifie la reconstitution d'herbiers frangeants en bordure des grands cours d'eau ; en piégeant les sédiments à l'intérieur des herbiers, ce qui a pu être quantifié localement en ruisseau (1,42 dm³ de sables piégés sous les renoncules par m² de lit, au printemps et au début de l'été [obtenus en moins de cinq mois] et 5,22 dm³/m² sous le faux-cresson durant l'étiage – Haury et Baglinière, 1996), voire dans les embâcles (0,23 m³ de matériaux par m² de lit correspondant à des sédiments sableux et vaseux dans un secteur plat du Scorff – Champigneulle, 1978), ce qui entraîne des exondations lors de l'étiage avec la mort des macrophytes, puis des reprises des sédiments lors des orages d'été (photo 1) ;

– en favorisant un dépôt à l'intérieur, sous ou dans le sillage des touffes de macrophytes (Rolland, 2007) et en limitant leur reprise lors des crues tant que les macrophytes restent vivants ;

– en favorisant un captage biologique des sédiments fins à leur surface, par l'épiphyton qu'ils supportent.



Photo 1 – Les macrophytes aquatiques, ici des renoncules, piègent les boues du bouchon vaseux lors de la vidange du barrage de Vézins-La Roche-qui-Boit – Photo : Jacques Haury.

Les macrophytes comme agents de modification de la qualité de l'eau

Les effets hydrauliques ne concernent probablement pas seulement la vitesse de courant, mais aussi la création de masses d'eau relativement

distinctes du milieu extérieur, où les échanges sont plus lents et les relations entre les organismes et la qualité générale de l'eau (dont l'oxygénation souvent plus variable avec des phénomènes de sursaturation connus, les concentrations en éléments minéraux restreintes et leur mise à disposition plus lente). Ainsi, Baldy *et al.* (2007) ont montré qu'il peut exister dans quelques cas une relation entre la vitesse du courant et l'accumulation du phosphore : le phosphore total dans la plante diminue lorsque la vitesse du courant augmente.

Les macrophytes modifient la lumière à l'intérieur des herbiers, et donc la photosynthèse. En pleine journée, il peut y avoir sursaturation en oxygène dans les herbiers, et anoxie à l'intérieur des herbiers, causée par la respiration alors que l'énergie lumineuse insuffisante ne permet plus la photosynthèse. En revanche, des phénomènes d'anoxie peuvent survenir en fin de nuit lorsque les biomasses macrophytiques sont importantes, et *a fortiori* lorsqu'elles commencent à se décomposer. Un autre phénomène connu est la modification du pH¹ en rivière lente, qui, en cas de fortes charges en ammonium entraînerait la libération d'ammoniac dissous, hautement toxique pour le poisson, ce qui s'est traduit par des mortalités observées par exemple dans la Semois en Belgique (Vander Borgh *et al.*, 1982, *in* : Haury et Baglinière, 1996).

La température est modifiée en surface et à l'intérieur des herbiers par rapport à la masse d'eau en général. Classiquement, la réduction de la vitesse favorise l'échauffement en surface de l'herbier, alors que dans l'herbier les températures sont plus froides. Les couches de lentilles d'eau jouent un double effet de renforcement du gradient thermique et d'ombrage important de la masse d'eau.

Enfin, les macrophytes stockent au moins momentanément des éléments nutritifs au cours de leur cycle de croissance. Ils participent donc à l'auto-épuration des cours d'eau, mais il ne faut pas oublier qu'ils relâchent les éléments stockés lors de leur décomposition, qui peut être brutale et entraîner une pollution organique, sans compter la pollution mécanique entraînée par la libération des sédiments accumulés sous les touffes.

Ainsi, les macrophytes modifient l'habitat des autres types d'organismes : on peut donc les qualifier d'espèces ingénieurs (Jones *et al.*, 1977). Plusieurs types de micro-habitats peuvent

donc être différenciés à l'intérieur et autour des herbiers. Les macrophytes constituent donc des habitats pour plusieurs catégories d'organismes : algues du périphyton, invertébrés benthiques, poissons. Ces rôles seront présentés avec ces compartiments biotiques.

L'épiphytisme algal

Qu'est-ce que l'épiphytisme ?

L'épiphytisme consiste à vivre sur une plante sans la parasiter. L'épiphyton algal est représenté par la phytocénose algale qui se développe sur des plantes aquatiques ou d'autres algues. Cette communauté est normalement immergée mais peut exceptionnellement se trouver exondée, au cours de brefs épisodes liés à des perturbations du cycle hydrologique. Toute émergence prolongée entraîne la mort des algues.

L'épiphyton, au même titre que l'épilithon (fixé sur des substrats durs), l'épipsammon (fixé sur des grains de sable) ou l'épipélon (fixé sur de la vase), appartient au périphyton². Certains auteurs distinguent deux communautés différentes au sein de l'épiphyton : le vrai épiphyton qui représente la communauté algale solidement fixée au support végétal et le métaphyton composé d'algues piégées ou déposées par sédimentation, à la surface du végétal-hôte.

Place de l'épiphyton dans l'écosystème aquatique

Élément majeur de la production littorale des lacs, l'épiphyton intervient dans les échanges de matières organiques dissoutes et particulaires qui se produisent dans la colonne d'eau. Sa forte consommation par de nombreux macro-invertébrés benthiques (brouteurs) et des poissons phytophages en fait un maillon capital de la chaîne alimentaire.

Cette colonisation algale est analysée comme pouvant être bénéfique au végétal hôte, en retenant les composés organiques et minéraux, libérés par celui-ci au cours de la photosynthèse. Certains éléments tels que les phosphates, les nitrates, le calcium, le sodium, le potassium, maintenus à l'interface du complexe épiphyte-plante-hôte, seraient recyclés par la plante et par les épiphytes. Il pourrait alors s'établir une relation symbiotique qui jouerait un rôle structurant de l'épiphyton, hypothèse cependant en contradiction avec la

théorie du « substrat neutre » avancée par Shelford (1918, in : Comte, 2001).

En revanche, certains auteurs dénoncent un rôle inhibiteur de l'épiphyton vis-à-vis de la plante qui l'héberge quand cette couverture algale devient très dense sur les feuilles, ce qui a notamment pour effet de réduire l'activité photosynthétique ou de retarder de la croissance végétale.

Le peuplement épiphytique

Il s'agit d'une communauté soumise à une forte variabilité spatio-temporelle liée au micro-habitat colonisé (Cazaubon, 1989). Les surfaces potentiellement colonisables sont variées et soumises, au sein même de la plante, à différentes micro-conditions environnementales constituant de véritables synusies : feuille (et plus précisément : face supérieure, face inférieure, partie médiane, bords) dont la position dans l'eau peut être très différente (profonde ou sub-superficielle dans le cas d'une jeune rosette apicale) ou tige. Certaines microzones de l'appareil foliaire d'*Apium nodiflorum* (L.) Lag. ont été définies comme aire significative d'échantillonnage de l'épiphyton, analysé en termes de richesse spécifique et de biomasse totale (Comte *et al.*, 2001). Il ne faut pas négliger de prendre en compte l'architecture de la plante, son âge et sa position dans l'herbier (centrale ou périphérique).

À partir d'observations en milieu lacustre, la littérature fournit quelques relevés d'épiphytes. En milieu lotique, les relevés sont encore plus rares (Cazaubon, 1989 ; Comte, 2001).

En secteur méditerranéen, cette communauté est variée : cent-soixante-quatre taxons identifiés sur quatre végétaux (*Apium nodiflorum* (L.) Lag, *Scirpus lacustris* (L.), *Rhynchosstegium riparioides* (Hedw.) Dix., *Hildenbrandia rivularis* (Liebm.) Breb.) vivant à proximité immédiate dans la source de l'Argens (Var) issue d'un réseau karstique. Les algues recensées appartiennent aux chlorophytes, cyanophytes, chromophytes (diatomées), euglénophytes et rhodophytes.

La richesse taxinomique de ce compartiment algal est relativement proche de celle de l'épilithon considéré par les algologues comme la communauté la plus variée.

En revanche, la densité de cet épiphyton est très inférieure à celle de l'épilithon, ce qui pourrait résulter d'une compétition entre l'épiphyte et l'hôte.

2. Terme anglo-saxon désignant « l'ensemble des espèces (animales ou végétales) qui poussent autour d'un substrat ».

À ce jour et bien qu'ayant une assez forte représentation, cette communauté n'a jamais été utilisée pour analyser la qualité de l'eau, même si, selon la norme de l'indice biologique diatomées, elle peut être considérée à défaut de substrats minéraux stables accueillant de l'épilithon.

Macrophytes et invertébrés

Biotypologies comparées des invertébrés et des macrophytes et rôles fonctionnels des macrophytes pour les macro-invertébrés

Les comparaisons biotypologiques entre invertébrés et macrophytes, se référant par exemple à la notion de *River Continuum Concept* sont relativement nombreuses. L'une des voies explorées correspond à l'analyse du « pouvoir bio-indicateur » de ces deux compartiments de l'écosystème, à l'instar de ce qui a été réalisé dans diverses situations : par exemple autour de piscicultures de l'Ouest de la France (Haury *et al.*, 1996 et 2007), dans les rivières acides des Vosges ou dans la Moselle amont (Thiébaud *et al.*, 2002 ; Thiébaud *et al.*, 2006). Il en ressort que les métriques normalisées sont insuffisantes pour une pleine caractérisation des pollutions ou de l'état trophique des rivières, et qu'il est utile d'analyser en détail les listes faunistiques ou floristiques, notamment en examinant la proportion de taxons sensibles à la pollution (par exemple, les groupes des éphéméroptères, plécoptères ou trichoptères pour les invertébrés).

Le rôle fonctionnel des macrophytes, et plus spécialement des bryophytes, correspond au piégeage important de particules organiques et minérales, ce qui se traduit par une très grande richesse en invertébrés benthiques (Haury et Baglinière, 1996). Par exemple, des prélèvements au filet de Surber ont donné des chiffres de plus grande diversité spécifique (24 à 26 taxons, avec respectivement de 3 760 et 3 480 individus, essentiellement des diptères, éphéméroptères et coléoptères), contre 22 unités systématiques et 3 030 individus (diptères, éphéméroptères, coléoptères) dans des substrats graveleux en secteurs courants, entre 6 à 15 unités systématiques avec des effectifs compris entre 290 et 900 individus en secteurs encombrés, plus ou moins colmatés (Champigneulle, 1978). Toutefois, il est à noter que malgré le très grand nombre d'indices biotiques puis d'indices biologiques généraux

normalisés réalisés en France, pratiquement aucune synthèse n'a encore été réalisée sur les macrophytes comme paramètres de l'habitat des invertébrés, alors qu'ils apparaissent nettement comme une variable environnementale pertinente dans l'analyse des données (Beisel *et al.*, 1998), mettant en évidence l'importance des différents types structurels (algues filamenteuses, bryophytes, hydrophytes, hélophytes) pour les communautés d'invertébrés. Une étude est ainsi en cours, au sein de l'université Paul Verlaine de Metz, sur l'importance de l'architecture du type biologique de l'espèce végétale et de la qualité de l'habitat sur la dynamique de colonisation par les macro-invertébrés des herbiers de macrophytes (thèse A. Boiché, en cours).

Herbivorie des macrophytes par les macro-invertébrés

Depuis une dizaine d'années, de nombreux travaux ont contribué à montrer que la consommation de macrophytes par les herbivores joue, en eau douce, un rôle aussi important que dans les autres types de milieux. Les invertébrés sont abondants dans la plupart des écosystèmes dulçaquicoles et tiennent une part importante dans les réseaux trophiques. Selon les taxons, ils peuvent consommer les macrophytes au stade larvaire et/ou adulte, et sont plus ou moins sélectifs dans leurs choix alimentaires. Ils peuvent avoir des effets importants à l'échelle de la plante, tant par les destructions de biomasse qu'ils occasionnent (Grillas, 1988) que par l'effet qualitatif du broutage au niveau des zones méristématiques ou des organes reproducteurs. À l'échelle de la communauté, divers travaux ont montré que l'herbivorie s'accompagne fréquemment de modifications de l'abondance relative des espèces, de la diversité et de la richesse spécifique.

Elger et Barrat-Segretain (2002) ont utilisé le mollusque gastéropode *Lymnaea stagnalis* pour évaluer en laboratoire la palatabilité d'une soixantaine d'espèces de macrophytes présentes dans la plaine alluviale du Rhône, de l'Ain et du Doubs (données non publiées). De très fortes disparités sont observées entre les différentes espèces végétales, certaines n'étant absolument pas consommées alors que d'autres sont ingérées à des taux très élevés (figure 1).

Les espèces se développant en milieu fréquemment perturbé par les crues se caractérisent par une palatabilité plus élevée, alors que la richesse

trophique du milieu n'a apparemment aucune incidence sur la palatabilité des macrophytes (Elger *et al.*, 2002). Une corrélation positive a d'ailleurs été mise en évidence entre la palatabilité des macrophytes et le niveau de perturbation de leur habitat, alors que la palatabilité des macrophytes n'est pas directement influencée par la richesse de leur habitat en éléments nutritifs, mais dépend de l'interaction entre ce paramètre et le niveau de perturbation. En effet, la relation positive entre la palatabilité des macrophytes et le niveau de perturbation s'estompe à mesure que la teneur en éléments nutritifs augmente (Elger *et al.*, 2004). Les travaux de Gierlinski (données non publiées) ont également montré *in situ* et en laboratoire que la qualité des eaux n'avait pas d'influence significative sur le taux de consommation de trois espèces de macrophytes aquatiques par deux espèces de gammarus (*Gammarus fossarum*, *G. roeseli*).

Les organismes vivants étant limités dans la quantité des ressources qu'ils peuvent allouer aux différentes fonctions physiologiques, il devrait exister un compromis entre la capacité d'une plante à résister à l'herbivorie et sa capacité à croître et à renouveler ses tissus rapidement. En eau douce, *Elodea nuttallii* présente une palatabilité supérieure à *E. canadensis* (Barrat-Segretain *et al.*, 2002) – elle est donc moins résistante à l'herbivorie, mais elle croît plus rapidement (Barrat-Segretain *et al.*, 2002 ; Barrat-Segretain et Elger, 2004). Un tel compromis entre les processus de croissance et de résistance à l'herbivorie semble d'ailleurs assez général chez les macrophytes aquatiques, mais pourrait être masqué par des facteurs confondants quand on compare des espèces phylogénétiquement éloignées (Elger et Willby, 2003). Au cours d'un cycle annuel, la résistance des macrophytes est amoindrie au printemps, période de croissance rapide, ce qui plaide également en faveur d'un compromis entre les processus de croissance et de défense contre les herbivores au niveau intraspécifique (Elger et Willby, 2003 ; Elger et Barrat-Segretain, 2004 ; Elger *et al.*, 2006). D'autres travaux ont ainsi montré que la palatabilité de onze espèces de macrophytes était positivement corrélée à leur teneur en protéines et négativement à leur matière sèche (Elger et Lemoine, 2005). Aucune relation n'avait été par ailleurs mise en évidence entre le taux de consommation des macrophytes et leurs concentrations en composés phénoliques (substances de défense), bien qu'une palatabi-

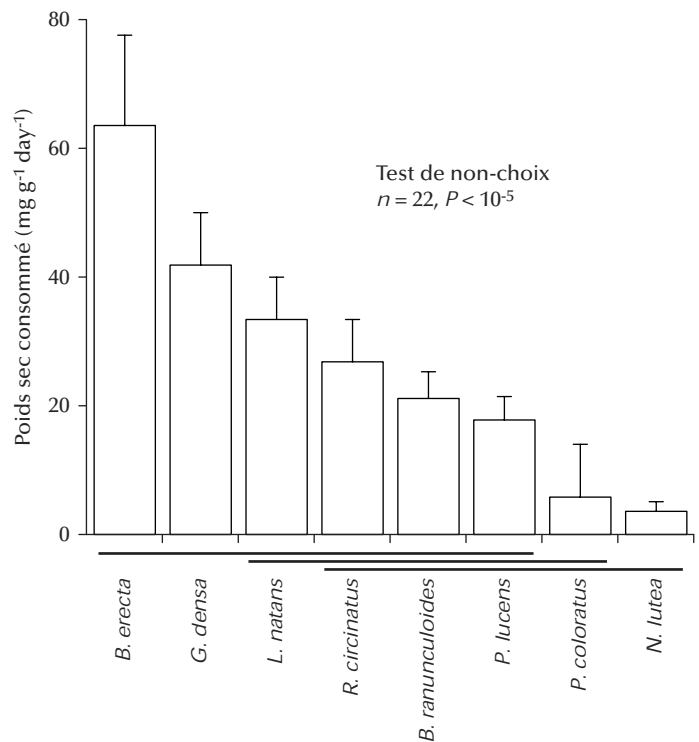


Figure 1 – Taux de consommation par *Lymnaea stagnalis* de huit espèces de macrophytes (moyenne +/- SE) : *Berula erecta*, *Groenlandia densa*, *Luronium natans*, *Ranunculus circinatus*, *Baldellia ranunculoides*, *Potamogeton lucens*, *Potamogeton coloratus*, *Nuphar lutea*. *P. lucens*, *P. coloratus* et *N. lutea* tolèrent les habitats non perturbés ; *B. erecta*, *G. densa*, *L. natans* tolèrent l'oligotrophie. Les lignes localisées sous le graphique connectent les barres pour lesquelles les moyennes ne sont pas significativement différentes ($\alpha = 0,05$; test de Kruskal-Wallis), (Elger *et al.*, 2002).

lité élevée se caractérise par une concentration en composés phénoliques très faible (Elger et Lemoine, 2005).

Les recherches actuelles, associant travail de terrain et de laboratoire, portent sur l'importance de la palatabilité et des mécanismes de défense dans les processus d'invasion par des espèces de macrophytes allochtones. Ainsi Thiébaud et Gierlinski (2007) ont testé la palatabilité de plusieurs espèces végétales indigènes et exotiques par deux gammarus (*Gammarus pulex*, *G. roeseli*). Les résultats préliminaires ont mis en évidence l'importance de la texture et de l'architecture dans la consommation par des macro-invertébrés et une plus faible palatabilité des espèces exotiques due sans doute à la production de substances de défense efficaces. Erhard et Gross (2006) ont mis en évidence la synthèse de substances allélopathi-

ques à l'encontre des épiphytes et du phytoplancton par *E canadensis* et *E nuttallii*. La production ou non de substances de défenses par des espèces exotiques à l'encontre des macro-invertébrés fait l'objet de recherches actuelles.

Macrophytes et poissons

Les relations entre macrophytes et poissons s'expriment à différents niveaux :

- analogies de distribution entre les poissons et les macrophytes,
- macrophytes comme facteurs déterminants de l'habitat des poissons,
- relations trophiques entre macrophytes et poissons.

ANALOGIES DE DISTRIBUTION

En pratique, il est admis que deux grands types de peuplements pisciaires sont à considérer pour les cours d'eau français : les peuplements salmonicoles dont les espèces emblématiques sont la truite et le saumon, et les peuplements éso-cypricoles dont les espèces phares sont le brochet et le gardon. Les deux premières espèces sont dites lithophiles, c'est-à-dire qu'elles pondent sur substrat nu, alors que les deux dernières sont phytophiles car elles pondent sur les végétaux : à l'évidence, les relations entre macrophytes et poissons diffèrent pour les deux types.

Des comparaisons biotypologiques en rivières à salmonidés ont été établies en Bretagne (Haury et Baglinière, 1990), comme en Basse-Normandie (Haury *et al.*, 1995 ; Haury *et al.*, 1999), ou sur la Nivelle (Dumas et Haury, 1995) : il en ressort que la zonation longitudinale permet d'établir des analogies de distribution synthétisées dans le tableau 1.

À l'échelle des faciès d'écoulement, en petits cours d'eau, ce sont surtout les radiers qui sont colonisés par les juvéniles de truites et de saumons, avec un développement important des mousses.

Il est alors possible d'établir des typologies multi-compartiments, comme celle qui a été réalisée sur trois campagnes dans des petits ruisseaux, où sont analysés les peuplements pisciaires, les macrophytes, la chimie de l'eau et le milieu physique : le premier facteur de variabilité est la taille du ruisseau et sa trophie, et le second marque l'influence d'étangs (source de poissons d'eau lente, dont la présence est anormale dans ces cours d'eau à truite) et de faciès profonds où se réfugient justement ces espèces de milieux lents, comme la carpe commune (figure 2).

LES MACROPHYTES COMME FACTEURS D'HABITAT POUR LES POISSONS

Les herbiers de macrophytes structurent donc l'habitat piscicole (Haury *et al.*, 1991). Différentes études ont été réalisées mettant en relation les macrophytes et la distribution du poisson *via* son habitat (Haury et Baglinière, 1990 ; Haury *et al.*, 1995).

Une étude de micro-répartition du peuplement pisciaire en fonction de la végétation a été réalisée dans un segment du Scorff (Bretagne) : des pêches y ont été effectuées dans des habitats différenciés par les profondeurs, les vitesses de courant et les recouvrements des macrophytes – essentiellement des renoncules (Haury et Baglinière, 1996). Il en ressort que les salmonidés sont exclus de l'intérieur des herbiers de renoncules dans les radiers et cantonnés aux veines de courant ; le seul poisson trouvé en densité significative dans les touffes étant la loche franche.

Tableau 1 – Analogies de zonation longitudinale entre les peuplements pisciaires et les espèces de macrophytes (exemple du Scorff).

Zone	Poissons	Macrophytes
Crénon	Truite, chabot	Sphaignes, <i>Scapania undulata</i> , <i>Apium nodiflorum</i> , <i>Glyceria fluitans</i>
Épirhitron	Truite, chabot, vairon	<i>Callitriche stagnalis</i> , <i>C. hamulata</i>
Rhitron	Truite, saumon	<i>Ranunculus penicillatus</i> , <i>Callitriche platycarpa</i> , <i>C. hamulata</i>
Hyporhitron	Saumon, anguille, lamproie, grosses truites, lamproie marine	<i>R. penicillatus</i> , <i>Myriophyllum alterniflorum</i> , <i>Potamogeton alpinus</i> / <i>P. gramineus</i>
Potamon	Brochet, vandoises, gros saumons	<i>Nuphar lutea</i> , <i>Sparganium emersum</i>
Estuaire	Flet, lamproie marine	<i>Enteromorpha intestinalis</i>

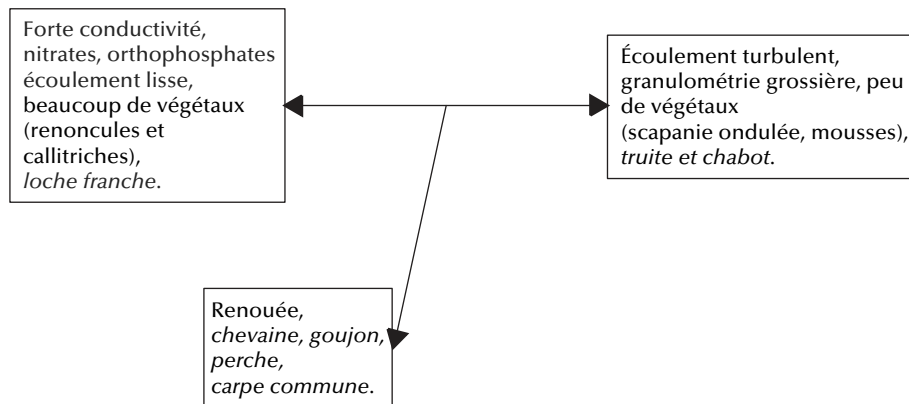


Figure 2 – Distribution des macrophytes et des poissons en fonction de la qualité de l'eau et des caractéristiques du milieu physique en ruisseau (Observatoire des rivières du parc naturel régional Normandie-Maine – Hauray *et al.*, 1999, très simplifié).

Les macrophytes apparaissent donc comme un élément pertinent de description de l'habitat pisciaire : ainsi le pourcentage de myriophylles permet de définir les faciès d'écoulement du secteur médian de l'Elorn (Ombredane *et al.*, 1995).

Les macrophytes peuvent jouer un rôle d'abri, comme Ombredane et Hauray (1995) l'ont montré dans des pêches en identifiant les lieux de refuge des poissons capturés dans un aménagement expérimental de ruisseau. Seules la loche franche et la lamproie de Planer caractérisent les abris offerts par les callitriches, macrophytes dominants dans le secteur, alors que la truite se réfugie essentiellement dans les sous-berges. Expérimentalement, en comparant l'utilisation par des truitelles d'un an d'abris offerts, Héland *et al.* (2002) ont montré que les macrophytes (touffes de fontinelle antipyrétique) peuvent être utilisés, même si les abris sous blocs sont en général préférés. Les individus très dominés se réfugient d'ailleurs sous les touffes en sens inverse du courant général, leur position témoignant de l'effet hydraulique des végétaux.

Toutefois, et comme le laisse supposer l'étude de micro-répartition, de trop fortes densités de macrophytes peuvent s'avérer défavorables pour les densités de salmonidés, les herbiers denses étant impénétrables et présentant des caractéristiques chimiques de la masse d'eau et une ambiance lumineuse défavorables. Une étude expérimentale d'enlèvement des végétaux sur des moitiés de radier a permis de montrer qu'en absence de macrophytes, les densités de saumon atlantique sont deux à quatre fois plus importantes, celles de vairon sont cinq fois moindres, de même que celles de loche franche. Chabot et

goujon ne semblent pas influencés par le retrait des végétaux (Roussel *et al.*, 1998).

Relations trophiques entre macrophytes et poissons ?

Selon les types de cours d'eau, les relations trophiques entre poissons et macrophytes diffèrent. De façon générale, dans la faune des poissons français, les poissons réellement phytophages consommant en vert les macrophytes sont inexistantes. En revanche, des poissons comme la vandoise se nourrissent d'algues filamenteuses. Les relations trophiques s'expriment par la fourniture de débris organiques consommés par les poissons détritivores, mais surtout par la mise à disposition (ou non) de la nourriture que sont les invertébrés contenus dans ou à la surface des touffes ou des films périphytiques. La fonction de « garde-manger » est ambiguë et souvent mal perçue : ce n'est pas parce qu'il y a une grande densité d'invertébrés dans les touffes de macrophytes que ceux-ci sont réellement accessibles : il faut qu'ils dérivent ou se déplacent à la surface des touffes où les poissons peuvent venir les chercher (ce qui a été observé en conditions expérimentales).

Discussion et conclusion

Les relations inter-compartiments et la comparaison des métriques qu'ils permettent est une nécessité (Hauray, 1997), et devient désormais obligatoire pour l'application de la directive cadre européenne sur l'eau. L'« état écologique » est décrit en fonction du fonctionnement de l'écosystème tel que traduit par ses compartiments

biotiques, mais se pose alors la question de leur agrégation. Les comparaisons de métriques de l'environnement par la construction d'indicateurs composites est l'une des voies tentées par les scientifiques qui ne se contentent pas de simples règles d'additions de chiffres ou de règles de déclassement en fonction du paramètre donnant le diagnostic de moins bon état, ou à l'inverse de surclassement avec l'indicateur le plus favorable. La méthode de comparaison des EQR (*Ecological Quality Ratio*) rapportant chaque compartiment ou chaque indicateur à une référence de bon état permet des comparaisons inter-compartiments, sans toutefois résoudre le problème de l'agrégation de leurs diagnostics.

Compte tenu de cette difficulté à relier les compartiments entre eux, l'analyse des réseaux trophiques est une voie intéressante pour réaliser une synthèse fonctionnelle. Par exemple, les traits biologiques des invertébrés correspondant à leur régime alimentaire (herbivores-brouteurs, racleurs, détritivores, collecteurs de particules) permettent d'expliquer les relations trophiques qu'ils entretiennent avec les débris organiques, les films microphytiques, les macrophytes ou d'autres invertébrés, voire des poissons. Ces

relations trophiques peuvent alors être quantifiées en utilisant les isotopes stables de l'azote et du carbone. Les premiers résultats dans un système enrichi en azote provenant de divers types d'élevages. (Haury *et al.*, 2007) montrent qu'il y a effectivement des chaînes trophiques biofilms → invertébrés brouteurs → invertébrés prédateurs → poissons carnivores, avec une position particulière des macrophytes qui incorporent de façon différée l'azote d'origine animale.

En conclusion, ces analyses multi-compartiments sont certainement une voie d'avenir, et mettent en évidence des aspects mal connus et pourtant intéressants du fonctionnement des écosystèmes comme la consommation des macrophytes par les invertébrés en fonction de leur palatabilité, les différences de réponses des compartiments à une perturbation du milieu correspondant au fonctionnement interne de chaque compartiment (lumière et trophie pour les producteurs primaires, oxygénation pour les animaux par exemple). Toutefois, ces études pluridisciplinaires sont longues et onéreuses, même si nous pouvons espérer d'elles une réponse satisfaisante à la demande sociale d'avoir des « écosystèmes en équilibre ». □

Résumé

Les macrophytes sont mis en relation avec les autres compartiments des hydrosystèmes, tant abiotiques (masse d'eau, milieu physique) que biotiques (algues épiphytes, invertébrés, poissons). Les macrophytes modifient l'habitat physique, réduisant localement et diversifiant l'écoulement, piégeant les sédiments. Ils stockent momentanément les éléments nutritifs. Pour les éléments biotiques, les macrophytes sont un support pour les micro et macro-algues du périphyton, mais les relations exactes entre macrophytes et microphytes restent à élucider. Pour les invertébrés, les macrophytes sont un lieu de vie diversifié. Mais les macrophytes sont aussi une source d'alimentation pour certains invertébrés, contrairement à ce qui était allégué jusqu'à récemment. Les relations macrophytes-poissons ne sont pratiquement pas de nature trophique, mais s'expriment directement en termes de milieu de vie et source d'abri, ou bien indirectement par les modifications entraînées sur les éléments physiques ou physico-chimiques de l'habitat. Les comparaisons biotypologiques entre macrophytes et invertébrés, d'une part, macrophytes et poissons, d'autre part, mettent en évidence une nette concordance des déterminismes, mais aussi les particularités propres à chaque groupe d'organismes, ce qui renseigne sur leur pouvoir bio-indicateur respectif. Une réflexion sur les réseaux trophiques conclut le propos.

Abstract

Macrophytes are studied regarding other compartments of the hydrosystems, so much abiotic (water mass, physical environment), that biotic (epiphytic algae, invertebrates, fish). Macrophytes modify the physical habitat, reducing locally and diversifying the flow, trapping the sediments. They store the nutritive elements temporarily. For the biotic elements, the macrophytes are a support for the micro- and macro-algae of the periphyton, but the detailed relationships between macrophytes and microphytes remain to be elucidated. For invertebrates, the macrophytes are a diversified place of life. But the macrophytes are also a source of food for certain invertebrates, contrary to what was pled until recently. The relations macrophyte-fish are practically not of trophic nature, but are expressed directly in terms of medium of life and source of shelter or indirectly by the modifications involved on the physical or physicochemical elements of the habitat. The comparisons between biotypologies by macrophytes and invertebrates, on the one hand, macrophytes and fish, on the other hand, highlight a clear agreement of the determinisms, but also the specific characteristics to each group of organizations, which informs about their respective capacity of bioindication. A reflexion on the trophic networks concludes the matter.

Bibliographie

- BALDY, V., TRÉMOLIÈRES, M., ANDRIEU, M., BELLIARD, J., 2007, Changes in phosphorus content of two aquatic macrophytes according to trophic status, water velocity and time period in running hardwaters, *Hydrobiologia*, vol. 575, p. 343-351.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., ELGER, A., 2004, Experiments on growth interactions between two invasive macrophyte species, *J. Veg. Sci.*, vol. 15, p. 109-114.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., ELGER, A., SAGNES, P., PUIJALON, S., 2002, Comparative life-history traits of two invasive macrophyte species, *Elodea canadensis* Michaux and *Elodea nuttallii* (Planchon) H. St John, *Aquat. Bot.*, vol. 74, p. 299-313.
- BEISEL, J.-N., USSEGLIO-POLATERA, P., THOMAS, S., MORETEAU, J.-C., 1998, Stream community structure in relation to spatial variation : the influence of mesohabitat characteristics, *Hydrobiologia*, vol. 389, p. 73-88.
- BREUGNOT, E., 2007, *Déterminisme spatio-temporel des peuplements macrophytiques en grands cours d'eau Application à la Garonne et à la Dordogne*, thèse Université de Bordeaux 1, 303 p.
- CAZAUBON, A., 1989, La florule épiphyte – principalement diatomique – de diverses plantes-hôtes à la source d'une rivière méditerranéenne (l'Argens), *Cryptogamie. Algologie*, vol. 10, p. 195-207.
- CHAMPIGNEULLE, A., 1978, *Caractéristiques de l'habitat piscicole et de la population de juvéniles sauvages de saumon atlantique (Salmo salar L.) sur le cours principal du Scorff (Morbihan)*, thèse 3^e cycle, Université de Rennes I, 92 p.
- COMTE, K., 2001, *Étude de la variabilité épiphytique algale en rivière méditerranéenne. Comparaison des communautés microphytiques sur différentes plantes-hôtes*, thèse Université de droit, d'économie et des sciences d'Aix-Marseille, 232 p.
- COMTE, K., FAYOLLE, S., CAZAUBON, A., ROUX, M., 2001, Approche méthodologique de la distribution spatiale des algues épiphytiques sur l'appareil foliaire d'*Apium nodiflorum* (L.) Lag. Apiaceae. *Ann. Limnol.*, vol. 37, n° 3, p. 177-189.
- DUMAS, J., HAURY, J., 1995, Une rivière du Piémont pyrénéen : la Nivelle (Pays basque), *Acta Biologica Montana*, vol. XI, p. 113-146.
- ELGER, A., BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 2002, Use of the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.) in laboratory experiments for evaluating macrophyte palatability, *Arch. Hydrobiol.*, vol. 153, p. 669-683.
- ELGER, A., LEMOINE, D., 2005, Determinants of macrophyte palatability to the pond snail *Lymnaea stagnalis*, *Freshwater Biology*, n° 50, p. 86-95.
- ELGER, A., BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., AMOROS, C., 2002, Plant palatability and disturbance level in aquatic habitats : an experimental approach using the snail *Lymnaea stagnalis* (L.), *Freshwat. Biol.*, vol. 47, n° 5, p. 931-940.
- ELGER, A., BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., WILLBY, N.-J., 2006, Seasonal variability in the palatability of freshwater macrophytes : a case study, *Hydrobiologia*, vol. 570, n° 1, p. 89-93.
- ELGER, A., WILLBY, N.-J., 2003, Leaf dry matter content as an integrative expression of plant palatability : the case of freshwater plants, *Functional Ecology*, vol. 17, n° 1, p. 58-65.
- ELGER, A., BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 2004, Can plant palatability be inferred from a single-date feeding trial ?, *Functional Ecology*, vol. 18, n° 3, p. 483-488.
- ELGER, A., BORNETTE, G., BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., AMOROS, C., 2004, Disturbances as a structuring factor of plant palatability in aquatic communities, *Ecology*, vol. 85, p. 304-311.

- ERHARD, D., GROSS, E.-M., 2006, Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton, *Aquatic Botany*, n° 85, p. 203-211.
- GRILLAS, P., 1988, *Haemonia appendiculata* Panzer (Chrysomelidae, Donaciinae) and its impact on *Potamogeton pectinatus* L. and *Myriophyllum spicatum* L. beds in the Camargue (France), *Aquat. Bot.*, vol. 31, p. 347-353.
- HAURY, J., 1996, *Macrophytes des cours d'eau : bioindication et habitat piscicole*, thèse d'habilitation à diriger des recherches, Université de Rennes I, 3 volumes, 99 p. + 2 vol. n.p.
- HAURY, J., 1997, Les macrophytes, estimateurs de la qualité des cours d'eau, in : *État de santé des écosystèmes aquatiques – Les variables biologiques comme indicateurs*, CHARTIER-TOUZE, N., GALVIN, Y., LEVEQUE, C., SOUCHON, Y. (Coord.), p. 195-213, G.I.P. Hydrosystèmes, Cemagref Éditions.
- HAURY, J., BAGLINIÈRE, J.-L., 1990, Relations entre la population de truites communes (*Salmo trutta* L.), les macrophytes et les paramètres du milieu sur un ruisseau, *Bull. fr. Pêche Piscic.*, vol. 318, p. 118-131.
- HAURY, J., BAGLINIÈRE, J.-L., 1996, Les macrophytes, facteurs structurant de l'habitat piscicole en rivière à salmonides. Étude de microrépartition sur un secteur végétalisé du Scorff (Bretagne-Sud), *Cybiurn*, vol. 20, n° 3, *supplément*, p. 107-122.
- HAURY, J., BAGLINIÈRE, J.-L., CASSOU, A.-I., MAISSE, G., 1995, Analysis of the spatial and temporal organisation in a salmonid brook in relation to physical factors and macrophytic vegetation, *Hydrobiologia*, vol. 300-301, p. 269-277.
- HAURY, J., BIANNIC, M., COIFFARD, S., DALIGAULT, P., RICHARD, A., 1999, *Fonctionnement des petits hydrosystèmes analysé par l'Observatoire des rivières du Parc Naturel Régional Normandie-Maine. Application à la gestion intégrée des têtes de bassin versant*, rapport contrat Conseil supérieur de la pêche et P.N.R. Normandie-Maine, ENSA, DEERN, Écol. Sci. phytosan. et INRA Ecol. Aq., Rennes, 217 p. + annexes.
- HAURY, J., COUDREUSE, J., ROUCAUTE, M., CAQUET, T., DRUART, J.-C., HUTEAU, D., OLLITRAULT, M., PRÉVOST, E., ROUSSEL, J.-M., et al., 2007, *Évaluation de l'impact des piscicultures et autres activités humaines sur le Scorff : années 2004 et 2005, comparaison avec les années antérieures 2002 et 2003*, rapport de synthèse, UMR INRA-ENSAR Écobiologie et qualité des hydrosystèmes continentaux, Agence de l'eau Loire-Bretagne, Direction régionale de l'environnement, conseil général du Morbihan et Syndicat du Scorff, Rennes, 166 p.
- HAURY, J., DANIEL, H., VOOGDEN, K., FAURÉ, A., LE DARD, M., 1996, Comparaison des métriques de l'environnement pour estimer la pollution par deux piscicultures en système truiticole breton : physico-chimie et bio-indicateurs végétaux et animaux, in : *La Qualité de l'Eau*, AMIARD-TRIQUET, C., MAHON, T. (eds.), coll. pluridisciplinaire Université de Nantes, 26-28 octobre 1995, p. 75-78.
- HAURY, J., OMBREDANE, D., BAGLINIÈRE, J.-L., 1991, L'habitat de la truite commune (*Salmo trutta* L.) en rivière, in : *La Truite : Biologie et Écologie*, BAGLINIÈRE, J.-L., MAISSE, G. (eds.), INRA éd. Paris, p. 47-96.
- HÉLAND, M., HAURY, J., PARADE, M., 2002, Analyse expérimentale du rôle fonctionnel des macrophytes dans l'utilisation de l'habitat chez des truitelles d'un an, *Salmo trutta* L., 11^e Symposium EWRS, Moliets et Maa (France), septembre 2002, in : *Gestion des plantes aquatiques*, DUTARTRE, A., MONTEL, M.-H.-N (eds.), 11th International Symposium on Aquatic Weeds – EWRS, Cemagref, conseil général des Landes, INRA, ENSAR, 3-7 septembre 2002, Moliets et Maâ (40), p. 143-146.
- HUTCHINSON, G.-E., 1975, *A treatise of limnology*, III Limnological Botany, Wiley, New York. 660 p.

- JEPPESEN, E., SØNDERGAARD, M., SØNDERGAARD, M., CHRISTOFFERSEN, K., (eds.), 1998, *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*, Springer Verlag, New York, 421 p.
- JONES, C.-G., LAWTON, J.-H., SHACHAK, M., 1977, Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers, *Ecology*, vol. 78, n° 7, p. 1946-1957.
- OMBREDANE, D., HAURY, J., 1995, *Aménagements expérimentaux de caches sur la Rouvrette, ruisseau recalibré de Basse-Normandie – Impacts sur la population de juvéniles de truite commune (Salmo trutta)*, ENSA DEERN Ecol. Hydrosyst. cont., Rennes, 6 p + annexes.
- OMBREDANE, D., HAURY, J., CHAPON, P.-M., 1995, Heterogeneity and typology of fish habitat in the main stream of a Breton coastal river (Elorn-Finistère, France), *Hydrobiologia*, vol. 300-301, p. 259-268.
- ROGNON, S., 1998, *Relation développement des macrophytes et modifications des écoulements en rivière*, mémoire de maîtrise de géographie/ULP.
- ROLLAND, D., 2007, *Impact des macrophytes aquatiques sur la sédimentation en cours d'eau agricoles*, mémoire master de recherche Sciences-technologie-santé, mention Sciences de l'environnement, spécialité Bassin versant, Eau, Sol., Université de Rennes I, Agrocampus et INRA, Rennes, 26 p.
- ROUSSEL, J.-M., BARDONNET, A., HAURY J., BAGLINIÈRE, J.-L., PRÉVOST, E., 1998, Végétation aquatique et peuplement pisciaire : approche expérimentale de l'enlèvement des macrophytes dans les radiers d'un cours d'eau breton, *Bull. fr. Pêche Piscic.*, vol. 350-351, p. 693-709.
- SURUGUE, N., 1997, *Dynamique de l'écoulement en rivière et développement végétal*, mémoire ENGEES, Strasbourg 101 p.
- THIÉBAUT, G., GIERLINSKI, P., 2007, Gammarid (Crustacea : Amphipoda) herbivory on native and alien freshwater macrophytes, in : *Plant Invasions : Human perception, ecological impacts and management*, TOKARSKA-GUZIK, B., BROCK, J.-H., BRUNDU, G., CHILD, L., DAEHLER, C.-C., PYŠEK, P, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, p. 333-340.
- THIÉBAUT, G., GUÉROLD, F., MULLER, S., 2002, Are trophic and diversity indices based on macrophyte communities pertinent tools to monitor water quality ?, *Water Research*, vol. 36, p. 3602-3610.
- THIÉBAUT, G., TIXIER, G., GUÉROLD, F., MULLER, S., 2006, Comparison of different biological indices for the assessment of river quality : application to the upper river Moselle (France), *Hydrobiologia*, vol. 570, p. 159-164.