

# Biologie des macrophytes à potentiel proliférant

Marie-Christine Peltre <sup>a</sup>, Alain Dutartre <sup>b</sup>, Marie-Hélène Barrat-Segretain <sup>c</sup> et Sophie Dandelot <sup>d</sup>

L'abondance des végétaux aquatiques et particulièrement leurs développements jugés excessifs (proliférations), suscitent de nombreuses interrogations, tant sur le plan de la connaissance que dans le domaine de la gestion et de la protection des milieux. Le premier document français consacré au contrôle des plantes aquatiques et comportant des clés de détermination illustrées, a été rédigé en 1973 dans le cadre d'un groupe informel « Plantes aquatiques » COLUMA<sup>1</sup>, et réédité en 1987 (Montégut, 1987). La première étape d'un bilan national sur les proliférations de plantes a pu être réalisée suite à une enquête datant des années 1986-88 (Dutartre, 1988).

Ces travaux ont conduit par la suite à la rédaction par le GIS<sup>2</sup> Macrophytes (Muller *et al.*, 1997), d'une synthèse bibliographique sur la biologie et l'écologie de ces végétaux proliférants, associée à un inventaire des différents cas de proliférations connus sur le territoire français, à la demande des agences de l'eau. Parallèlement, le bilan d'un séminaire organisé en 1996 par le ministère chargé de l'environnement et le GIP<sup>3</sup> Hydrosystèmes, sur les conséquences écologiques des introductions (animales et végétales) dans les hydrosystèmes, a montré la large répartition des

types de milieux concernés et les facteurs potentiellement responsables (Dutartre *et al.*, 1997a).

Depuis, des bilans plus larges des connaissances sur les invasions de plantes exotiques en France ont été réalisés, dont un rapport pour le ministère chargé de l'environnement (Muller, 2000 ; Muller *et al.*, 2004) et une enquête nationale sur les proliférations de plantes aquatiques pour les agences de l'eau (Dutartre et Fare, 2002). Enfin, dans le cadre du récent programme INVABIO<sup>4</sup>, deux projets concernant respectivement les élodées et les jussies ont été réalisés (Thiébaud *et al.* 2006 ; Dutartre *et al.*, 2007).

Quand une colonisation rapide d'un site, réalisée par une espèce ou un groupe restreint d'espèces végétale ou animale, fait l'objet d'un jugement négatif de la part des usagers et/ou des gestionnaires du site en question, ce terme de prolifération, au sens de « développement excessif » est généralement employé. En l'occurrence, il s'agit bien d'un jugement sur la dynamique apparente d'une population : une plante proliférante est une espèce occupant rapidement un site donné, en colonisant les habitats disponibles, souvent au détriment des espèces présentant une moindre capacité de compétition.

## Les contacts

a. Université Paul Verlaine, Laboratoire des interactions écotoxicologie, biodiversité, écosystèmes, Campus Bridoux, rue du général Delestraint, 57070 Metz Cedex  
b. Cemagref, UR Réseaux, épuration et qualité des eaux, 50 avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex.  
c. UMR CNRS « Écologie des hydrosystèmes fluviaux », Université Lyon1, 69622 Villeurbanne Cedex.  
d. 1424 route de Mauvares, 13840 Rognes.

1. Comité de lutte contre les mauvaises herbes.
2. Groupement d'intérêt scientifique.
3. Groupement d'intérêt public.
4. Invasions biologiques.

Dans son acception la plus large, cette notion englobe aussi le processus d'extension du groupe d'espèces ou de l'espèce unique depuis un premier site vers d'autres qui lui sont également favorables : dans ce cas, il s'agit plutôt d'un phénomène de colonisation. Dans tous les cas, cette notion reste donc suffisamment vague pour susciter des interprétations diverses. À ce titre, elle est donc à manier avec précaution, en apportant, chaque fois que cela sera possible, des éléments de cartographie et/ou de quantifications, tels que des cartes de répartition datées, des données de superficie, de densité, etc., permettant de mieux évaluer la dynamique de cette prolifération.

La capacité de certains macrophytes à prospérer en milieu aquatique est la résultante de séries complexes d'interactions entre leurs caractéristiques biologiques et écologiques et leur environnement physico-chimique (éclairage, température, facteurs hydrologiques, qualité d'eau...), que l'on peut aborder selon deux aspects :

- à partir des types de milieux et des paramètres environnementaux qui favorisent les proliférations,
- à partir des stratégies biologiques qui induisent le potentiel proliférant des végétaux, objet de cet article.

### Rappels sur les paramètres environnementaux propices aux proliférations

Un certain nombre de milieux présentent des caractéristiques environnementales favorables au déclenchement ou à l'aggravation de proliférations : fort éclairage souvent lié à une faible profondeur et à un échauffement des eaux, conditions hydrologiques stables, minéralisation moyenne à forte, niveau trophique souvent élevé (Peltre *et al.*, 2002). Ceci explique que de nombreux milieux stagnants, peu profonds et bien éclairés, soient fréquemment le siège de ce type de développements. En milieu courant, ceux de type cours d'eau à renoncules, avec un certain courant, offrent également des conditions propices (Albert *et al.*, 2007). Par contre, l'intensité de cette réponse peut être variable, selon la conjonction de plusieurs paramètres : certains milieux vont présenter, soit naturellement, soit après modifications d'origine anthropique, un « risque maximal ». Ce sont généralement des milieux fortement éclairés, soit stagnants et de

faible profondeur, soit faiblement courants, sur substrats marno-calcaires, dont les eaux et/ou les sédiments se situent dans une gamme de minéralisation et de trophie moyenne à forte. La régulation des débits dans certains cours d'eau, comme par exemple la Dordogne ou la Truyère, a permis à certaines espèces de renoncules de s'installer dans des portions de cours d'eau situées immédiatement à l'aval des barrages hydro-électriques, de manière suffisamment importante pour amener les collectivités concernées à intervenir, comme ce fut le cas sur l'herbier d'Entraygues-sur-Truyère (Rebillard *et al.*, 2003).

L'artificialisation croissante de nombreux hydro-systèmes (cours d'eau et plans d'eau), la création de nombreux plans d'eau destinés à des usages divers, la multiplication des extractions de granulats en lit majeur, la régularisation ou l'inversion des régimes hydrologiques et l'augmentation des rejets riches en éléments nutritifs, contribuent à accroître ces phénomènes :

### Les macrophytes à potentiel proliférant en France

Les proliférations recensées en milieu courant et surtout stagnant (près des deux tiers des milieux concernés) touchent une grande partie du territoire français (figure 1), à part les espèces exotiques récemment introduites dont la progression en pleine évolution concerne souvent des zones plus restreintes, soit que ces espèces soient en début de colonisation, soit qu'elles soient limitées dans leur extension géographique par les conditions climatiques.

La quasi-totalité des espèces de plantes aquatiques peut se révéler envahissante très localement et de manière tout à fait temporaire : ces envahissements ponctuels sont généralement dus à des modifications environnementales de grande intensité, comme la création d'une retenue sur un cours d'eau, le curage d'un étang, etc. Toutefois, les espèces qui sont considérées comme potentiellement proliférantes sont heureusement en nombre plus réduit. Elles appartiennent à tous les types de plantes, dont les principales sont répertoriées dans le tableau 1, avec une prédominance d'algues filamenteuses et de phanérogames hydrophytes immergés (Peltre *et al.*, 2002).

Lors d'une enquête nationale réalisée pour le compte de l'Inter-agences de l'eau (Moreau



◀ Figure 1 – Prolifération de macrophytes : à gauche dans l'étang de Lachaussée – Meuse (photo : Marie-Christine Peltre), à droite dans le Marais Poitevin (photo : Nicolas Pipet).

Catégorie	Espèces
Macro-algues filamenteuses	<i>Cladophora</i> sp., <i>Vaucheria</i> sp., <i>Hydrodictyon</i> sp., <i>Spirogyra</i> sp.
Macrophytes hydrophytes (plantes immergées) indigènes	– les renoncules aquatiques, <i>Ranunculus</i> ( <i>R. fluitans</i> , <i>R. penicillatus</i> , <i>R. peltatus</i> ) ; – les potamots, <i>Potamogeton</i> spp., <i>P. pectinatus</i> , <i>P. crispus</i> , <i>P. fluitans</i> , <i>P. gramineus</i> , <i>P. lucens</i> , <i>P. natans</i> , <i>P. perfoliatus</i> ; – le myriophylle en épis, <i>Myriophyllum spicatum</i> ; – le cornifle, <i>Ceratophyllum demersum</i> .
Macrophytes pleustophytes (plantes flottant librement à la surface des eaux)	– les lentilles d'eau, <i>Lemna minor</i> , <i>L. gibba</i> , <i>L. trisulca</i> , <i>L. minuta</i> , <i>Spirodela polyrhiza</i> .
Macrophytes introduits	– les élodées, <i>E. canadensis</i> , <i>E. nuttallii</i> , <i>E. ernstiae</i> ; – le lagarosiphon, <i>Lagarosiphon major</i> ; – l'égéria, <i>Egeria densa</i> ; – les jussies, <i>Ludwigia peploïdes</i> et <i>L. uruguayensis</i> ; – le myriophylle du Brésil, <i>Myriophyllum aquaticum</i> ; – la fausse fougère, <i>Azolla filiculoides</i> .

◀ Tableau 1 – Principaux macrophytes susceptibles de prolifération en France (extrait de Peltre et al., 2002).

et Dutartre, 2000), environ cinq cent soixante fiches obtenues de la part de gestionnaires de milieux aquatiques très divers ont permis de dresser une liste des plantes considérées comme causant des nuisances par ces interlocuteurs de la gestion des plantes aquatiques. Le tableau 2 présente un extrait du tableau constitué à la suite de cette enquête (Dutartre et Fare, 2002), dans lequel figuraient près d'une centaine de plantes ou de types de plantes : nous avons retenu ici les plantes ayant fait l'objet d'au moins cinq citations.

Dans cette liste se retrouvent une grande partie des espèces recensées par Peltre et al. (2002), avec quelques plantes complémentaires comme les renouées exotiques (*Faloppia* spp.) ou des

hélrophytes (plantes émergées) du bord des eaux comme le rubanier (*Sparganium* sp.), la massette (*Typha* sp.) ou le roseau commun (*Phragmites australis*) qui peuvent poser localement des problèmes d'invasion de milieu.

Un inventaire géographique des proliférations végétales montre que la majorité des espèces indigènes recensées comme « susceptibles de proliférer » peut toucher la plus grande partie du territoire français, hormis les zones montagneuses. Certaines d'entre elles ne prolifèrent que dans certaines aires géographiques et ne sont pas signalées dans toutes les régions : c'est par exemple le cas de la renouée flottante (*Ranunculus fluitans*), espèce inféodée aux eaux calcaires (espèce calciphile).

▼ Tableau 2 – Plantes aquatiques ou semi-aquatiques les plus fréquemment citées dans les fiches obtenues lors de l'enquête de l'Inter-agences de l'eau sur les proliférations végétales, et nombres de citations (adapté de Dutartre et Fare, 2002).

Nom latin	Nom vernaculaire	Citations	Nom latin	Nom vernaculaire	Citations
<i>Ranunculus</i> sp.	Renoncule	40	<i>R. fluitans</i>	Renoncule des rivières	10
	Renouées du Japon	39	<i>Helosciadium nodiflorum</i>	Ache faux cresson	9
<i>Ludwigia</i> sp.	Jussie	37	<i>Ceratophyllum</i> sp.	Cornifle	8
<i>Potamogeton</i> sp.	Potamot	33	<i>Spirogyra</i>	Spirogyre	8
<i>Myriophyllum</i> sp.	Myriophylle	32	<i>Cladophora</i>	Cladophore	7
<i>Lemna</i> sp.	Lentille d'eau	26	<i>Egeria densa</i>	Egeria	7
	Algues filamenteuses	18	<i>Sparganium</i> sp.	Rubanier	7
<i>Nuphar</i> sp.	Nénuphar	15	<i>Typha</i> sp.	Massette	7
<i>Elodea</i> sp.	Élodée	13	<i>L. peploides</i>	Jussie	6
<i>Myriophyllum brasiliense</i>	Myriophylle du Brésil	12	<i>Lagarosiphon major</i>	Lagarosiphon	6
<i>Callitriche</i> sp.	Callitriche	11	<i>Trapa natans</i>	Châtaigne d'eau	6
	Renouée	11	<i>Potamogeton densus</i>	Potamot dense	5
<i>Potamogeton pectinatus</i>	Potamot pectiné	10	<i>Phragmites australis</i>	Roseau	5

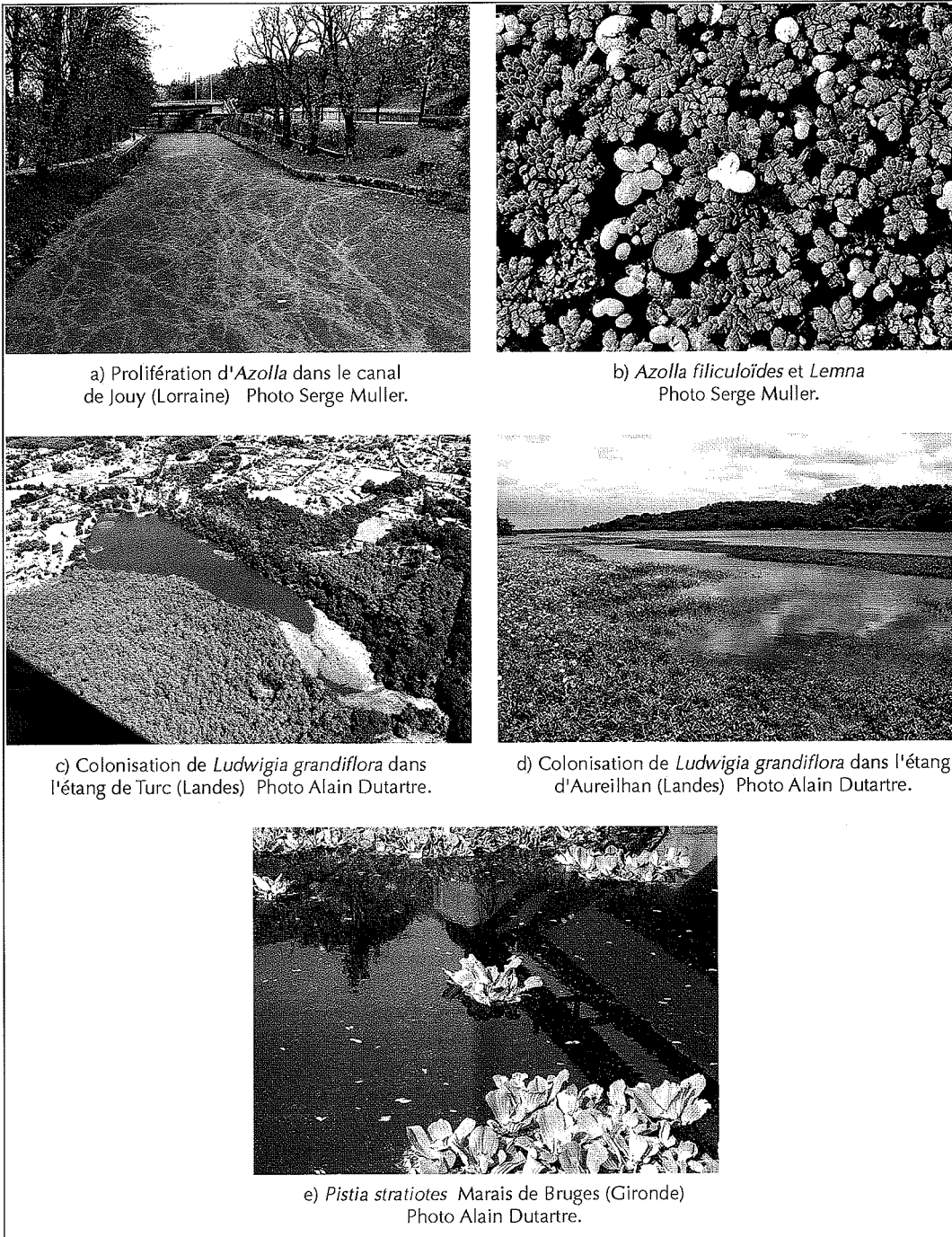
5. Cf. [http://www.eppo.org/QUARANTINE/ias\\_plants.htm](http://www.eppo.org/QUARANTINE/ias_plants.htm)

Il n'en est pas tout à fait de même pour les espèces exotiques récemment introduites (figure 2) qui progressent actuellement dans des zones plus restreintes, notamment dans le Sud, le Sud-Ouest et le long de la façade atlantique, où plusieurs plantes introduites exotiques, telles que *Lagarosiphon major*, *Egeria densa*, le myriophylle du Brésil (*Myriophyllum aquaticum*) et les jussies (*Ludwigia* sp.), posent de nombreux problèmes d'invasion des milieux aquatiques. Leur aire de répartition ne cesse toutefois de s'accroître, comme par exemple pour les deux espèces de jussies (*Ludwigia peploides* et *L. grandiflora*) qui gagnent progressivement le Nord et l'Est de la France (Dutartre *et al.*, 2007). De plus, leur liste est en évolution constante (Muller *et al.*, 2004), avec l'arrivée de nouvelles espèces. Parmi les plus récentes, citons *Cabomba caroliniana* (cabomba de Caroline) colonisant une quinzaine de kilomètres du canal de Bourgogne à Dijon (Dutartre *et al.*, 2006a), l'hydrocotyle fausse renoncule (*Hydrocotyle ranunculoides*), l'orpin des marais (*Crassula helmsii*) ou encore *Lysichiton americanus* (Lysichiton américain), dont l'installation est en cours dans le Nord de la France. Ces trois dernières espèces font d'ailleurs partie de la liste des espèces dont la régulation est recommandée par

l'Organisation européenne et méditerranéenne de protection des plantes<sup>5</sup>. D'autres espèces sont également repérées de manière éphémère dans divers sites, comme par exemple la laitue d'eau (*Pistia stratiotes*, figure 2) ou la jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*).

### Les capacités biologiques favorisant le potentiel proliférant de ces plantes

La prise en compte des stratégies biologiques des macrophytes capables de proliférer permet de mieux cerner les conditions expliquant leurs performances. La nécessité d'étudier la biologie et l'écologie des espèces ainsi que le fonctionnement de l'écosystème récepteur pour mieux identifier les relations entre ces divers paramètres a d'ailleurs été mise en avant, aussi bien pour les espèces indigènes que pour les espèces exotiques (Haury et Pattee, 1997). Une autre forme d'analyse plus récemment proposée se traduit en termes de « traits biologiques ». Ces traits sont des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou comportementales de l'espèce ou du genre (taxon) – (Barrat-Segretain, 2002 ; Mony *et al.*, 2007). Ce mode d'analyse tente de décrire les caractéristiques fonctionnelles du



◀ Figure 2 – Exemples de différents herbiers de *Ludwigia grandiflora*, *Azolla filiculoides*, *Lemna* sp, *Pistia Stratiotes*.

taxon considéré, pour en tirer, par exemple, des relations avec les paramètres de l'environnement. Ce mode d'analyse peut être appliqué aux plantes comme aux animaux. Pour les plantes, ces traits peuvent être la capacité de croissance, la taille, etc., et plus généralement leurs adaptations

morphologiques, physiologiques et leurs modes de reproduction.

La question de savoir quelles caractéristiques et quels traits biologiques vont faire qu'une espèce peut se révéler envahissante ou non dans un

contexte donné est actuellement sans réponse définitive argumentée, mais l'analyse des traits biologiques des espèces envahissantes et leur comparaison avec ceux des espèces non envahissantes peuvent fournir des éléments d'explications sur ceux qui confèrent ou expliquent ce potentiel envahissant.

### Adaptations morphologiques

Ces plantes présentent généralement un fort pouvoir couvrant dans les biotopes qu'elles occupent, ce qui leur assure la dominance dans une communauté, notamment en masquant la pénétration de la lumière pour les autres végétaux. C'est le cas d'hydrophytes flottants tels que *Lemna* sp. (Mériaux, 1978) et d'hydrophytes immergés pouvant former des herbiers très denses et des canopées de surface, comme par exemple *Potamogeton pectinatus* (Peltre et al., 1995 ; Tréméa, Arnaud, 1998) – (figure 3), *Myriophyllum* sp., les espèces de la famille des hydrocharitacées comme *Elodea* sp. (Rolland, 1995 ; Barrat-Segretain, 2002) – (figure 3) et *Egeria densa* (Dutartre et al., 1999), ainsi que des plantes amphibies comme *M. aquaticum* (Chimits, 1962 ; Muller, 2004) ou *Ludwigia* spp. (Peltre et al., 1998 ; Dutartre et al., 2007) – (figure 4). Les espèces proliférantes sont parfois favorisées par la taille quelquefois très importante de leurs pieds (cas des deux espèces de *Ludwigia* – Grillas et al., 1992 ; Dutartre et al., 1989) ou la ramification importante de leurs tiges (cas de *Egeria densa* – Dutartre et al., 1997).

Un enracinement en profondeur permet un ancrage solide pour certaines de ces espèces comme *Potamogeton pectinatus* (Tréméa et Arnaud, 1998), *Lagarosiphon major* (Dutartre, 1979) ou *Ludwigia* spp. (Dutartre et al., 1989). La présence de racines adventives sur les tiges de *Lagarosiphon major* (Capdevielle, 1977), de *Ludwigia* spp. (Berner, 1956), de *M. aquaticum* et parfois d'*Elodea* spp. (Sell, 1968 ; Rolland 1995), constitue un moyen de facilitation de la multiplication végétative et de régénération efficace en cas de rupture ou de coupe de la tige.

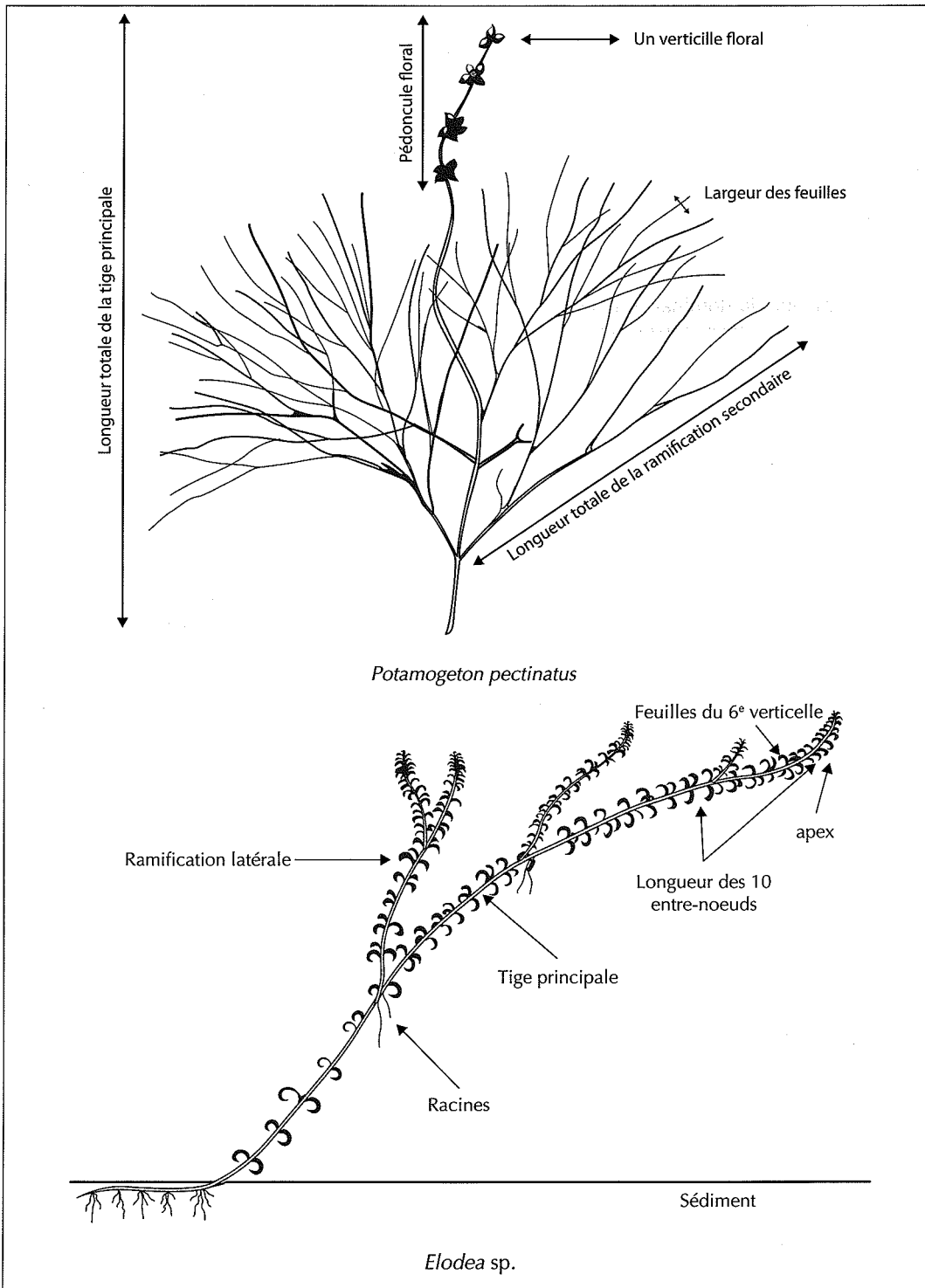
La plasticité morphologique rencontrée chez des hydrophytes comme *Ranunculus peltatus* (Garbey et al., 2004) et *Potamogeton pectinatus* (Peltre et al., 1995, 1998), leur permet de s'adapter aux contraintes hydrodynamiques du milieu, avec pour cette dernière espèce la recherche de lumière en milieu turbide, un allongement des entre-nœuds et une intensification des ramifica-

tions en surface. Les mesures de plusieurs traits biologiques tels que longueur des entre-nœuds, position des racines et degré de ramification ont permis de caractériser la dynamique de colonisation de l'espace par *Ranunculus peltatus* (Garbey et al., 2003, 2004) et *Elodea nuttallii* (Di Nino et al., 2007), espèces proliférantes dans le Nord-Est de la France. Les recherches actuelles cherchent à mesurer la croissance de certaines de ces espèces dans différentes conditions environnementales dont la trophie des eaux (Garbey et al., 2006 ; Mony et al., 2007).

Pour les espèces introduites, Barrat-Segretain (2002) a par exemple comparé certains traits biologiques de *Elodea canadensis* et de *Elodea nuttallii*, cette seconde espèce ayant actuellement tendance à remplacer la première dans de nombreuses stations. *Elodea nuttallii* montre ainsi une capacité de régénération plus grande que *Elodea canadensis*, mais la sensibilité aux herbivores et la résistance au courant sont comparables chez les deux espèces. *Elodea nuttallii* montre également une croissance plus rapide que celle de *Elodea canadensis* dans diverses conditions de luminosité, de trophie et de densité, ce qui lui confère un avantage compétitif certain (Barrat-Segretain, 2004, 2005).

### Adaptations physiologiques

La connaissance des cycles biologiques permet de mieux appréhender les alternances de composition des communautés floristiques. Par exemple, la non-synchronisation des cycles d'espèces différentes ayant des exigences écologiques voisines peut leur permettre d'atteindre un maximum d'extension (Barrat-Segretain, 1996b). Le développement des algues filamenteuses et des phanérogames hydrophytes est très lié au régime hydrologique qui va influencer sur leurs capacités de développement (crues, étiages) – (Breugnot, 2007 ; Keller, 1997). Les espèces à développement précoce comme *Ranunculus fluitans* et *R. peltatus*, certains potamots comme *P. pectinatus* (Peltre et al., 1995 ; Morgillo 1995) et des algues comme *Vaucheria* sp. (Vaquer et Champeau, 1991) possèdent un avantage pour coloniser les sites. Lors de leur déclin pendant la saison estivale, ces mêmes sites sont fréquemment occupés par d'autres espèces plus tardives qui prennent le relais comme *Ceratophyllum demersum*, des macro-algues comme *Hydrodictyon* sp. dont le développement est lié à des températures élevées (Mathey, 1993). La floraison des deux espèces de *Ludwigia* peut être également tardive

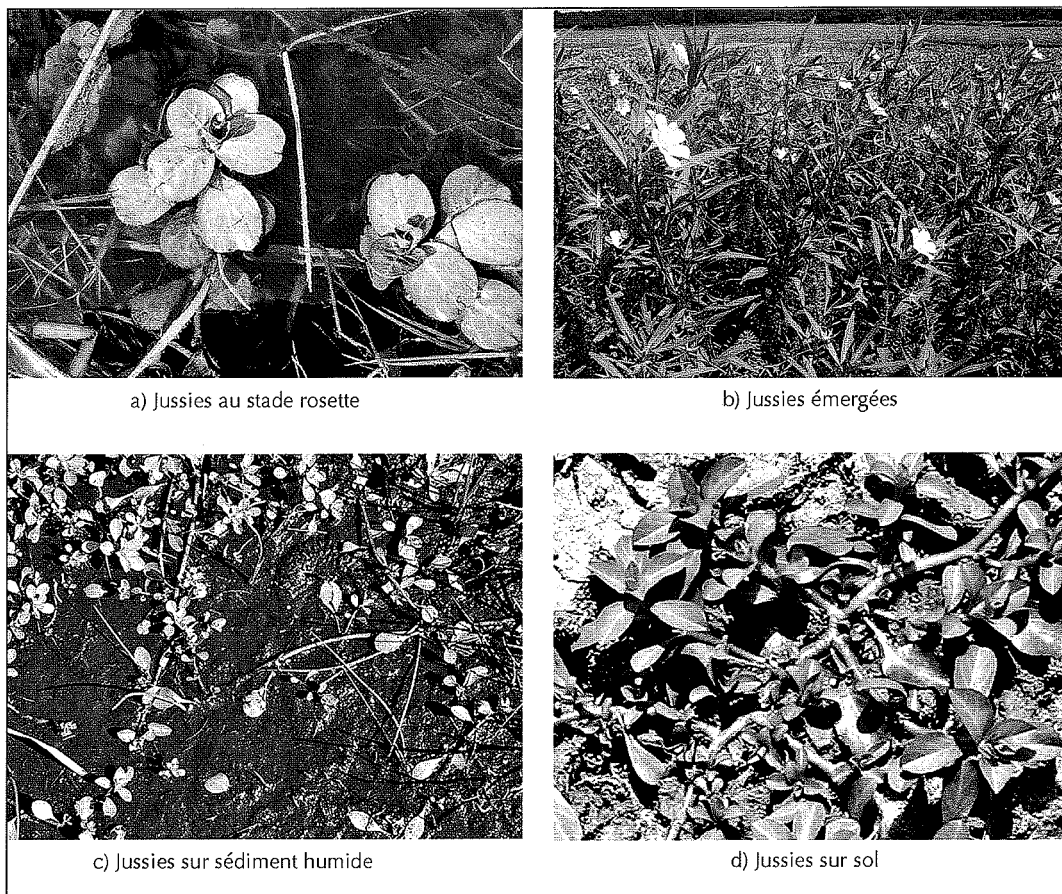


◀ Figure 3 – Traits biologiques de *Elodea* sp. (en bas) et *Potamogeton pectinatus* (en haut) – Sources : Aline Locatelli et Gabrielle Thiébaud.

et durer jusqu'en septembre dans certains sites du Sud-Ouest de la France (Saint-Macary, 1998 ; Dutartre et al., 2007) et jusqu'en juillet dans le Nord-Est (Peltre et al., 2001).

La forte productivité végétale de ces espèces est à l'origine d'importants taux de recouvrement et/ou de fortes biomasses. Elle est liée à un taux de croissance important, gage d'une éventuelle

► Figure 4 – Plasticité morphologique chez les jussies (*Ludwigia* spp.) – Photos : Alain Dutartre.



prédominance de ces végétaux au sein des peuplements : c'est par exemple le cas de nombreuses macro-algues comme les cladophores ; et également à la grande efficacité de l'activité photosynthétique de certaines d'entre elles, dont la plupart des hydrocharitacées comme *Elodea* spp., *Lagarosiphon major* ou *Egeria densa*.

Les informations sur l'étendue des proliférations et l'abondance d'une ou plusieurs espèces d'un site sont utiles et fréquemment recueillies. Dans la plupart des cas, de fortes densités végétales sont à relier à des pourcentages de recouvrement supérieurs à 50 % du site, voire supérieurs à 75 %. À grande échelle, la superficie des herbiers peut être appréciée assez aisément par réalisation de cartographies à partir de photographies aériennes, dès lors que la transparence des eaux permet de repérer sur les photos les herbiers immergés (Dubois *et al.*, 1988 ; Peltre *et al.*, 1995). Cette technique est toutefois réservée aux plans d'eau ou aux cours d'eau dépourvus de ripisylve pouvant recouvrir les zones riveraines des milieux.

L'estimation quantitative des biomasses est une approche complémentaire intéressante (Haury et Gouesse-Aidara, 1990). Celles des hydrophytes proliférants représentent au minimum 1 à 2 kg de poids frais par m<sup>2</sup>, souvent plus, et peuvent atteindre, voire dépasser la dizaine de kilos (soit environ 1 kg de poids sec par m<sup>2</sup>). C'est notamment le cas de *Cladophora* sp. (Peltre *et al.*, 1993 ; Rodriguez et Vergon, 1996) et d'*Hydrodictyon reticulatum* (Barbe et Descotes, 1996), d'*Elodea canadensis* (Moreau, 1996) et *E. nuttallii* (Di Nino *et al.*, 2005), *Egeria densa*, *Lagarosiphon major* (Dutartre, 2004) et de *Potamogeton pectinatus* (Peltre *et al.*, 1993, 1995), mais plus rarement de *Ranunculus* sp. comme *R. peltatus* (Haury et Gouesse-Aidara, 1990). Une étude sur la variabilité typologique et interannuelle des biomasses maximales rencontrées sur les cours d'eau lorrains confirme ces chiffres (Descy *et al.*, 2000).

Les biomasses de végétaux amphiphytes, comme *Ludwigia* sp. peuvent dépasser 2,5 kg de poids sec par m<sup>2</sup> (Saint-Macary, 1998), voire atteindre



des valeurs exceptionnellement élevées pouvant atteindre 7 kg (Dandelot, 2004). Des temps de doublement de biomasse variables de quinze à près de cent jours ont été mesurés sur des *Ludwigia* dans divers sites du Sud-Ouest (Charbonnier, 1999 ; Pelotte, 2003) ; une valeur tout à fait surprenante de ce critère de deux jours a même été mesurée par Pelotte (2003) dans un milieu extrêmement favorable (absence de courant et de vagues, fortes teneurs en nutriments, ensoleillement maximal). Dans la gamme générale, les valeurs les plus élevées correspondent à des plans d'eau, les plus faibles à des herbiers en cours d'eau où ces plantes subissent une contrainte permanente liée au courant.

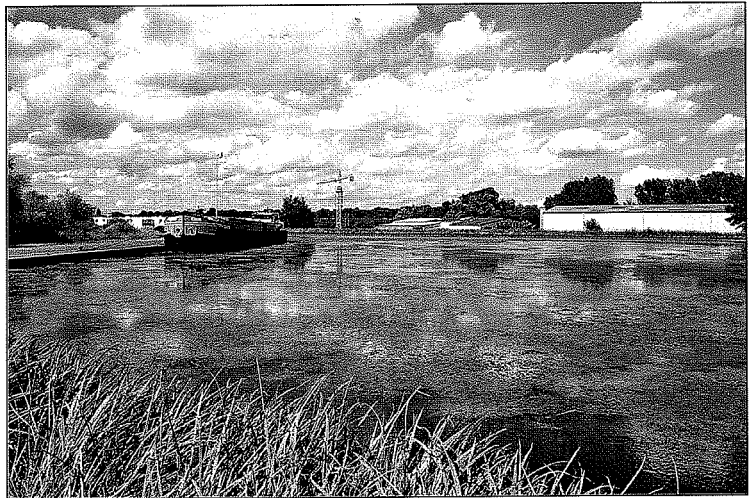
D'autres espèces peuvent présenter une occupation apparemment très importante des biotopes sans pour autant présenter des biomasses importantes. C'est par exemple le cas de *Cabomba caroliniana*, la cabomba de Caroline, observée dans le canal de Bourgogne à Dijon depuis 2005 : cette espèce présentait des biomasses sèches de 300 à 600 g/m<sup>2</sup> (Dutartre et al., 2006a) alors qu'elle occupait des volumes importants sur les deux rives du canal (figure 5). Cette apparente discordance entre l'observation et la mesure est liée à la gracilité de ses tiges et de son feuillage.

### Les stratégies reproductives

La multiplication végétative est le mode presque exclusif de maintien de la plante dans le milieu et d'extension de la plupart des espèces aquatiques proliférantes :

- soit par fragmentation de morceaux de tiges qui ont la capacité de « bouturer » facilement (Montégut, 1987), comme *Ranunculus* sp., *Myriophyllum* sp., les hydrocharitacées (*Elodea* sp., *Lagarosiphon major* – figure 6, *Egeria densa*), *Ludwigia* sp. (Bernier, 1971). L'aptitude colonisatrice et régénératrice des fragments végétatifs semble d'ailleurs plus importante chez *E. nuttallii* que chez *E. canadensis* (Barrat-Segretain, 2001) ;
- soit par l'intermédiaire de rhizomes, de stolons ou de tubercules souterrains (*Potamogeton* sp.) ;
- soit par formation sur les tiges d'organes particuliers appelés hibernacles (bourgeons dormants, comme chez *Ceratophyllum* sp., *Elodea* sp., *Ranunculus* sp., *Myriophyllum spicatum* (Sculthorpe, 1967).

Par contre, le milieu aquatique est peu favorable à la reproduction sexuée, et même si la fécon-

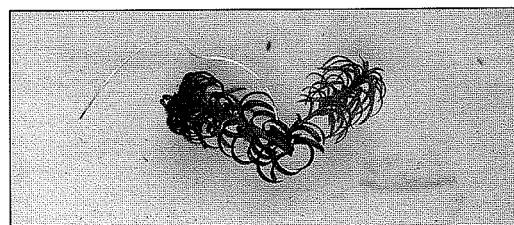


dation a eu lieu, le rendement de la germination est souvent très faible, comme pour *Nuphar lutea* (Barrat-Segretain, 1996b). De nombreux hybrides de végétaux comme les renoncules sont également moins fertiles que les espèces dont ils sont issus (Barrat-Segretain, 1996a). La reproduction sexuée peut même être inexistante pour certaines espèces, notamment les espèces introduites comme les élodées où seuls les pieds femelles sont présents (ou du moins abondants) en Europe.

Ce n'est toutefois pas le cas des deux espèces de jussie. Depuis leur introduction au début du XIX<sup>e</sup> siècle à Montpellier, les deux taxons de *Ludwigia* d'origine américaine ont, peu à peu, colonisé une grande partie du territoire national, *L. peploides* subsp. *montevidensis* ( $2n = 16$ ) colonisant surtout la région méditerranéenne, et *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* ( $2n = 80$ ) se dispersant plus largement.

La capacité d'invasion des *Ludwigia* repose avant tout sur une intense multiplication végétative (peuplements monoclonaux). Si la floraison (même morphologie, même phénologie) semble identique chez les deux espèces, par

▲ Figure 5 – Biomasses importantes dans le canal de Bourgogne avec *Cabomba caroliniana* (photo : Alain Dutartre).



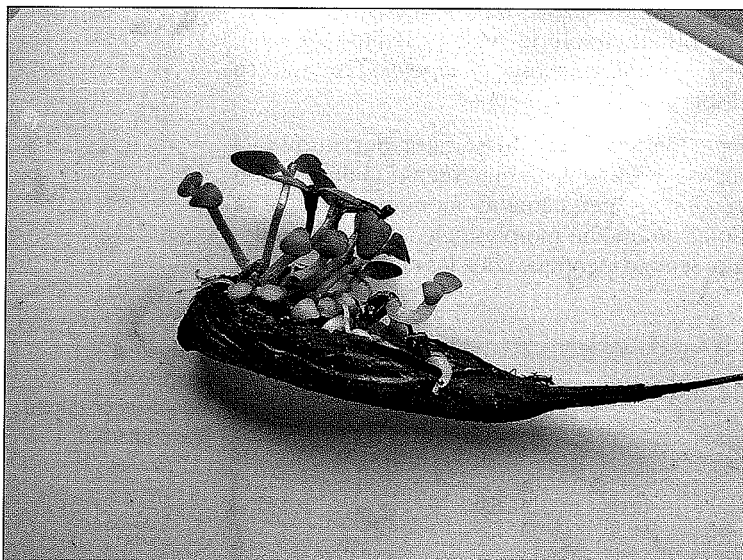
◀ Figure 6 – Bouture de *lagarosiphon* (photo : Alain Dutartre).

contre les modalités de la reproduction sexuée et de la fructification diffèrent. Presque partout en France, *L. peploides* se caractérise par une autocompatibilité et se montre toujours très fructifère (dix à douze fruits par axe floral). En revanche, *L. grandiflora* se compose d'un assemblage de populations rarement autocompatibles (Dandelot, 2004). Cette reproduction sexuée complexe conduit à une fructification aléatoire et très variable (Martins, 1866 ; Berner, 1971) en fonction des régions.

La régénération des herbiers, *via* les graines (figure 7) et les plantules, est donc possible en milieu naturel chez les deux espèces de *Ludwigia*. *L. peploides* présente des taux de germination en moyenne plus élevés que ceux de *L. grandiflora* (Berner, 1971 ; Dandelot, 2004). Toutefois, même si ces taux de germination sont très faibles, le nombre très important de graines produites par les herbiers fertiles – soit plus de 10 000 par m<sup>2</sup> (Saint-Macary, 1998) – et la proportion de plantules viables, devraient être toujours suffisantes pour assurer la colonisation de nouveaux sites par ce moyen.

Des travaux menés sur la germination *in situ* et en conditions contrôlées dans le Sud-Ouest (Dutartre et Petelczyc, 2005 ; Dutartre *et al.*, 2006b) ont permis de préciser les conditions favorables à la germination des graines et au développement des plantules de *L. grandiflora* (sédiments organiques exondés, absence de compétition pour la lumière), ce qui permet-

▼ Figure 7 – Germination de jussies (photo : Alain Dutartre).



trait de préciser les modalités de gestion des niveaux d'eau de certains milieux aquatiques afin de réduire les risques de colonisation par les banques de graines laissées après des travaux d'arrachage des jussies.

## Conclusion

Il existe donc un certain nombre de macrophytes aquatiques à « risque de prolifération », développant des stratégies biologiques qui induisent de fortes potentialités de développement. Parmi ces plantes, certaines espèces introduites récemment présentent des capacités compétitrices et invasives importantes, leur permettant de coloniser rapidement de nouveaux biotopes au détriment de la flore locale.

Les connaissances acquises sur les caractéristiques morphologiques, physiologiques ou comportementales des espèces identifiées, qu'elles soient indigènes ou exotiques, permettent de mieux évaluer leurs potentialités de colonisation mais ne peuvent totalement renseigner sur l'ampleur et la durée des proliférations qu'elles produisent. Par exemple, la canicule de l'été 2003 a probablement permis le développement rapide de diverses espèces dans des sites limités. Ce fut par exemple le cas du cornifle (*Ceratophyllum demersum*) dans divers cours d'eau ou plans d'eau, ou de la laitue d'eau (*Pistia stratiotes*), une espèce exotique flottante, dans un cours d'eau péri-urbain au nord de Bordeaux. La plupart de ces développements ont fortement régressé dès l'année suivante ; certains, comme celui de la laitue d'eau, ont même totalement disparu. Dans d'autres cas où des secteurs plus importants de milieux aquatiques ont été colonisés, comme dans le cas de *Cabomba* sp. du canal de Bourgogne (Dutartre *et al.*, 2006 a), il semble que l'inertie de ces développements soit plus importante et qu'ils puissent donc subsister plus longtemps.

Cette notion d'espèce proliférante est donc à considérer à une échelle spatiale et temporelle donnée, car les espèces identifiées comme telles ne le sont pas avec la même intensité dans tous les types de milieux et dans toutes les régions, ce qui nous amène à préférer le terme d'espèce « à risque de prolifération ».

La conjonction des deux composantes (espèce à risque et milieu favorable), crée ainsi les conditions d'une prolifération et définit des situations allant du risque minimal au maximal.

Bien qu'encore insuffisantes sur diverses espèces, les connaissances scientifiques disponibles dans ce domaine concourent à une meilleure connaissance de la biologie et de l'écologie de ces végétaux, pouvant déboucher sur une définition plus complète des situations de risques de prolifération. Elles sont de ce fait indispensables

pour fournir des informations utiles quant aux conditions et aux limites d'application des techniques de gestion et de contrôle de ces phénomènes, aussi bien en ce qui concerne les actions à mener sur les plantes elles-mêmes que sur les conditions environnementales favorisant leurs développements. □

### Résumé

Parmi les difficultés d'appréciation des milieux aquatiques touchés par des proliférations végétales, figure l'évaluation de l'intensité des phénomènes, tant à l'échelle spatiale que temporelle. Pour cela, un inventaire des principaux groupes de végétaux concernés, considérés comme des « espèces à risque de prolifération » a été dressé, après examen de divers constats recensés sur le territoire français. Ce sont notamment des macro-algues, des phanérogames hydrophytes autochtones comme *Ranunculus* sp., *Potamogeton* sp., *Myriophyllum* sp., *Ceratophyllum* sp., *Lemna* sp., et des hydrophytes introduits comme *Elodea* sp., *Lagarosiphon* sp., *Ludwigia* sp., *Myriophyllum aquaticum*, et certains héliophytes. Leurs potentialités importantes de développement et de propagation s'expliquent par leurs stratégies biologiques, dont certaines adaptations morphologiques et physiologiques et divers moyens de multiplication végétative.

Une meilleure connaissance de leurs stratégies compétitives, des milieux souvent perturbés où elles se développent et des facteurs qui leur permettent d'exprimer ce potentiel, permet d'apporter des éléments concrets, en appui de toute intervention de contrôle de ces végétaux et de gestion des milieux aquatiques touchés.

### Abstract

Management of water-bodies affected by prolific growths of plants pose several problems related to the assessment of the intensity of these phenomena which should be considered on both spatial and temporal scales. An inventory of the most relevant plants, called "risk species", has been produced, after an examination of invading growths recorded on the French hydrographic system. These plants are belonging to different macrophyte groups such as macro-algae, native hydrophyte phanerogams as *Ranunculus* sp., *Potamogeton* sp., *Myriophyllum* sp., *Ceratophyllum* sp., *Lemna* sp., and introduced phanerogams such as *Elodea* sp., *Lagarosiphon* sp., *Ludwigia* sp., *Myriophyllum aquaticum*. Some helophyte plants have also been considered. Their biological strategies determine their proliferation potential by developing high growth and substantial propagation abilities, through special morphological and physiological features, and means of vegetative reproduction. A best knowledge of their competitive strategies, of often perturbed environmental conditions, and of factors which can favour this capacity, allow to bring practical data as a support of any choice to control these plants and to manage concerned aquatic environments.

## Bibliographie

- ALBERT, M.-B., BREIL, P., BREUGNOT, E., DUTARTRE, A., GOB, F., HEROUIN, E., PAQUIER, A., 2007, *Relations entre la répartition des macrophytes aquatiques en grands cours d'eau et la variabilité des conditions hydrauliques et hydrologiques*, Cemagref, rapport, 85 p.
- BARBE, J., DESCOTES, L., 1996, *Développement des algues filamenteuses et qualité des eaux des bassins du champ captant de Crépieux-Charmy*, rapport d'étude Cemagref Lyon pour le compte de CGE Lyon, 25 p.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 1996a, Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants : a review, *Vegetatio*, vol. 123, p. 13-37.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 1996b, Germination and colonisation dynamics of *Nuphar lutea* (L.) in a former river channel, *Aquat. bot.*, vol. 55, p. 31-38.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 2001, Invasive species in the Rhône river floodplain (France) : replacement of *Elodea canadensis* Michaux by *Elodea nuttallii* St John in two former river channels, *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 152, p. 237-251.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 2002, Comparison of three life-history traits of invasive *Elodea canadensis* Michx. and *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John, *Aquatic Botany*, vol. 74, p. 299-313.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 2004, Growth of *Elodea canadensis* and *Elodea Nuttallii* in monocultures and mixture under different light and nutrient conditions, *Arch.Hydrobiol.*, vol. 161, n° 1, p. 133-144.
- BARRAT-SEGRETAIN, M.-H., 2005, Competition between invasive and indigenous species : impact of spatial pattern and developmental stage, *Plant Ecology*, vol. 180, p. 153-160.
- BERNER, L., 1956, Observations sur *Jussieua repens* L. (*J. grandiflora* Michx.), *Arch. Hydrobiol.*, vol. 52, n° 1-2, p. 287-291.
- BERNER, L., 1971, Note sur *Jussieua* en France, *Bull. cent. étud. rech. sci., Biarritz*, vol. 8, n° 4, p. 675-692.
- BREUGNOT, E., 2007, *Déterminisme spatio-temporel des peuplements macrophytiques en grands cours d'eau Application à la Garonne et à la Dordogne*, thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1, 303 p.
- CAPDEVIELLE, P., 1977, *La plante aquatique Elodea crista Hort.*, rapport à l'intention de M. le Maire de Biscarrosse (40), 7 p.
- CHARBONNIER, C., 1999, *Dynamique de développement de Ludwigia spp.*, mémoire de DEA Écologie des systèmes aquatiques continentaux, Université de Montpellier II, 35 p.
- CHIMITS, P., 1962, Sur quelques stations de plantes américaines naturalisées, *Rev.for. fr.*, vol. 11, p. 939-941.
- DANDELLOT, S., 2004, *Les Ludwigia spp. invasives du Sud de la France : historique, biosystématique, biologie et écologie*, thèse de doctorat, Université de Marseille III, 213 p.
- DESCY, J.-P., LÉGLIZE, L., LAFORGE, P., PELTRE, M.-C., EVERBECQ, E., MULLER, S., PETITDI-DIER, D., 2000, *Étude et modélisation du phytobenthos dans différents types de rivières du bassin Rhin-Meuse. Synthèse*, rapport d'étude réalisé par le Laboratoire d'écologie des eaux douces de l'Université de Namur (Belgique), en collaboration avec les universités de Metz et de Liège, pour le compte de l'Agence de l'eau Rhin-Meuse (eds.), 22 p.
- DI NINO, F., THIÉBAUT, G., MULLER, S., 2005, Response of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John to manual harvesting in the North-East of France, *Hydrobiologia*, vol. 551, n° 1, p. 147-157.

- DI NINO, F., THIÉBAUT, G., MULLER, S., 2007, Phenology and phenotypic variation of genetically uniform populations of *Elodea nuttallii* (Planch) H. St. John at sites with different trophic state, *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 168, n° 4, p. 335-343.
- DUBOIS, J.-P., BLAKE, G., GERDEAUX, P., BRUN, G., 1988, Aquatic vegetation of Lake Annecy, *Schweiz. Z. Hydrol.*, vol. 50, p. 96-110.
- DUTARTRE, A., 1979, *Recherches préliminaires sur Lagarosiphon major dans le lac de Cazaux-Sanguinet-Biscarrosse*, mémoire de DEA, Université de Bordeaux 1, 73 p.
- DUTARTRE, A., 1988, Nuisances occasionnées par les plantes aquatiques en France. Résultats d'une enquête préliminaire, in : *8<sup>e</sup> Colloque international sur la biologie, l'écologie et la systématique des mauvaises herbes*, ANPP, EWRS (ed.), Paris, p. 497-506.
- DUTARTRE, A., DELARCHE, A., DULONG, J., 1989, *Végétation aquatique des lacs et étangs landais. Proposition d'un plan de gestion*, Cemagref, Groupement de Bordeaux, division Qualité des Eaux, GERA, Étude n° 38, 121 p.
- DUTARTRE, A., HAURY, J., PLANTY-TABACCHI, A.-M., 1997a, Introductions de macrophytes aquatiques et riverains dans les hydrosystèmes français métropolitains : essai de bilan, *Bull. fr. pêche piscic.*, vol. 344/345, p. 407-426.
- DUTARTRE, A., HAURY, J., JIGOREL, A., 1999b, Integrated management of *Egeria densa* in a drinking water reservoir in Morbihan (France), *Hydrobiologia*, vol. 415, p. 243-247.
- DUTARTRE, A., 2004, *Présentation des lacs et des étangs landais, de la dynamique de quelques plantes aquatiques indigènes et exotiques et des modalités de gestion des plantes aquatiques exotiques envahissantes*, session de formation plantes aquatiques, Géolandes, juin 2004, 48 p.
- DUTARTRE, A., FARE, A., 2002, *Guide de gestion des proliférations de plantes aquatiques*, rapport Cemagref/Agence de l'eau Adour Garonne, 121 p.
- DUTARTRE, A., PETELCZYC, M., 2005, *Germination et dynamique de développement des plantules de Ludwigia grandiflora en milieu naturel et en conditions de laboratoire. Programme 2005*, Cemagref, unité de recherche Réseaux, épuration et qualité des eaux, rapport, 55 p.
- DUTARTRE, A., CHAUVIN, C., GRANGE, J., LAPLACE-TREYTURE, C., 2006a, *Colonisation végétale du canal de Bourgogne à Dijon. Bilan 2006. Propositions de gestion*, Cemagref, unité de recherche Réseaux, épuration et qualité des eaux, rapport, 87 p.
- DUTARTRE, A., POUmeroULIE, S., MADIGOU, C., GRANGE, J., 2006b, *Germination et dynamique de développement des plantules de Ludwigia grandiflora en milieu naturel et en conditions de laboratoire : programme 2006*, Cemagref, unité de recherche Réseaux, épuration et qualité des eaux, rapport, 46 p.
- DUTARTRE, A. (coord.), DANDELLOT, S., HAURY, J., LAMBERT, E., LE GOFFE, P., MENOZZI, M.-J., 2007, *Programme de recherche Invasions Biologiques. Les jussies : caractérisation des relations entre sites, populations et activités humaines. Implications pour la gestion. Rapport final*, Cemagref Bordeaux, 128 p.
- GARBEY, C., 2003, *Plasticité phénotypique et compétitivité chez les hydrophytes : Etude expérimentale et de modélisation de Ranunculus peltatus Schrank*, thèse Université de Metz, UFR SciFa, Laboratoire Biodiversité et fonctionnement des hydrosystèmes, 290 p.
- GARBEY, C., THIÉBAUT, G., MULLER, S., 2004, Morphological plasticity of a spreading aquatic macrophyte, *Ranunculus peltatus*, in response to environmental variables, *Plant Ecology*, vol. 173, p. 125-137.
- GARBEY, C., THIÉBAUT, G., MULLER, S., 2006, An experimental study of the plastic responses of *Ranunculus peltatus* Schrank to four environmental parameters, *Hydrobiologia*, vol. 70, 1, p. 41-46.

GRILLAS, P., TAN HAM, L., DUTARTRE, A., MESLEARD, F., 1992, Distribution de *Ludwigia* en France. Étude des causes de l'expansion récente en Camargue, in : *Ann. ANPP*, 15<sup>e</sup> conférence du COLUMA, 1991, Versailles, vol. 3, p. 1083-1090.

HAURY, J., GOUESSE-AIDARA, L., 1990, Étude méthodologique préliminaire de la biomasse des macrophytes en rivières, in : *Ann. ANPP*, 14<sup>e</sup> conférence internationale COLUMA, Versailles, vol. 1, p. 247-255.

HAURY, J., PATTEE, E., 1997, Conséquences écologiques des introductions dans les hydrosystèmes : essai de synthèse, *Bull. fr. pêche piscic.*, vol. 344/345, p. 455-470.

KELLER, L., 1997, *Les macrophytes aquatiques du Rhône court-circuité à Pierre-Bénite (69). De l'écologie physique à la gestion des proliférations*, mémoire de fin d'études ing., École supérieure d'agriculture, Angers, stage effectué au Cemagref, Lyon, 50 p. + annexes.

MARTINS, C., 1866, Sur les racines aérifères ou vessies natatoires des espèces aquatiques de genre *Jussieae* L., *Mém. Acad. Sci.*, Montpellier, p. 353-370.

MATHEY, A., 1993, *Étude biologique et écotoxicologique de la Chlorophycée Hydrodictyon reticulatum (L.) Lagerh., génératrice d'une fleur d'eau*, thèse de doctorat, Sci. agron., INPL, Nancy, 213 p.

MERIAUX, J.-L., 1978, Étude analytique et comparative de la végétation aquatique d'étangs et marais du nord de la France (Vallée de la Sensée et Bassin Houiller du Nord-Pas-de-Calais), *Doc. phytosociol.*, vol. 3, p. 1-244.

MONTEGUT, J., 1987, *Les plantes aquatiques. 1. Milieu aquatique et flore. 2. Clé de détermination. 3. Planches-index. 4. Entretien-désherbage*, ACTA, Paris.

MONY, C., THIÉBAUT, G., MULLER, S., 2007, Changes in morphological and physiological traits of the freshwater plant *Ranunculus peltatus* with the phosphorus bioavailability, *Plant ecology*, vol. 191, p. 109-118.

MOREAU, A., 1996, *Étude des plantes aquatiques du marais breton-vendéen. Mise au point d'un protocole de quantification des hydrophytes flottantes*, stage effectué au Cemagref. Bordeaux, mémoire de DESS, Sci. nat., Université de Bordeaux 1, 171 p. + annexes.

MOREAU, A., DUTARTRE, A., 2000, *Élaboration d'un guide de gestion des proliférations de plantes aquatiques. Synthèse des données d'enquête. Rapport de phase 2*, Agence de l'eau Adour Garonne, Cemagref, Unité de recherche Qualité des eaux, 21 p. + annexes.

MORGILLO, A., 1995, *La prolifération des macrophytes dans le plan d'eau de Miribel-Jonage : causes et moyens de limitation*, mémoire de fin d'études, École nationale des travaux publics de l'État, 82 p.

MULLER, S., 2000, Les espèces végétales invasives en France : bilan des connaissances et propositions d'actions, *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, vol. suppl. 7, p. 53-69.

MULLER, S. et al., 1997, *Biologie et écologie des espèces végétales aquatiques proliférant en France. Synthèse bibliographique*, rapport d'étude réalisé à la demande de l'Inter-agences de l'eau, n° 68, 199 p.

MULLER, S. (coord.) et al., 2004, *Les invasions biologiques causées par les plantes exotiques sur le territoire français métropolitain. État des connaissances et propositions d'actions*, synthèse à la demande du ministère chargé de l'aménagement du territoire et de l'environnement, 171 p.

PELOTTE, F., 2003, Dynamique de développement de *Ludwigia* sp. dans le sud-ouest de la France, mémoire de DESS Dynamique des écosystèmes aquatiques, Université de Pau et des Pays de l'Adour, 25 p. + annexes.

PELTRE, M.-C., LEGLIZE, L., SALLERON, J.-L., 1993, Végétation fixée et phosphore en petit cours d'eau. Conséquences d'une réduction des apports de phosphore, *Bull. fr. pêche piscic.*, vol. 331, p. 357-371.

PELTRE, M.-C., PETITDIDIER, D., LEGLIZE, L., MULLER, S., 1995, Proliférations macrophytiques sur le plan d'eau de Madine (Meuse). Estimation quantitative et possibilités de gestion, in : *Ann. ANPP*, ANPP (Ed.), 16<sup>e</sup> Conférence du COLUMA, Reims, vol. 3, p. 1401-1409.

PELTRE, M.-C., MULLER, S., DUTARTRE, A., 1998, A study on the biology and ecology of macrophytes for a better understanding of prolific growth. Some examples of native et exotic plants in France, in : *Proceedings EWRS*, 10<sup>th</sup> Symposium on Aquatic Weeds, Lisbonne, p. 275-278.

PELTRE, M.-C., THIEBAUT, G., MULLER, S., 2001, Apparition de *Ludwigia grandiflora* dans un plan d'eau lorrain : premiers éléments d'étude de ses caractéristiques biologiques et écologiques. Journées techniques « Gérer les jussies » à Soustons (Landes) organisées par le conseil général des Landes avec le Cemagref Bordeaux, 23-24 janvier 2001.

PELTRE, M.-C., MULLER, S., OLLIVIER, M., DUTARTRE, A., BARBE, J., HAURY, J., TREMOLIERES, M., 2002, Les proliférations végétales aquatiques en France : Caractères biologiques et écologiques des principales espèces et milieux propices. I. Bilan d'une synthèse bibliographique, *Bull. Fr. Piscic.*, vol. 365-366, p. 259-280.

REBILLARD, J.-P., ROIGNANT, F., FERRONI, J.-M., DUTARTRE, A., 2003, Travaux expérimentaux sur l'herbier de renoncules aquatiques d'Entraygues-sur-Truyère, *Adour Garonne*, n° 86, 6 p.

RODRIGUEZ, S., VERGON, J.-P., 1996, *Guide pratique de détermination générique des algues macroscopiques d'eau douce*, rapport d'étude pour le compte du ministère de l'Environnement, DIREN Franche-Comté, Besançon, 110 p.

ROLLAND, T., 1995, *Approche écophysiological du rôle de l'azote ammoniacal dans la répartition de deux macrophytes aquatiques, Elodea canadensis Michx. et Elodea nuttallii St John. Impact sur l'activité nitrate réductase et l'activité photosynthétique*, thèse de doctorat Écotoxicologie, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 303 p.

SAINT-MACARY, I., 1998, *Dynamique de Ludwigia peploïdes au Marais d'Orx*, mémoire de DEA Dynamique des écosystèmes aquatiques, Université de Pau et des Pays de l'Adour, 23 p. + annexes.

SCULTHORPE, C.-D., 1967, *The biology of aquatic vascular plants*, E. ARNOLD Ltd, London, 610 p.

SELL, Y., 1968, Les Élodées, *Aquarama*, vol. 2, p. 18-23.

THIÉBAUT, G. (coord.), MULLER, S., TRÉMOLIÈRES, M., 2006, *Étude comparative de deux espèces végétales aquatiques invasives en France : Elodea nuttallii et E. canadensis. Stratégies adaptatives, facteurs écologiques, polymorphisme génétique des espèces, contribution au contrôle du phénomène invasif. Programme de recherche Invasions biologiques*, rapport final 58 p.

TREMEA, L., ARNAUD, O., 1998, *Réhabilitation des plans d'eau du Verdon envahis par la végétation aquatique. 1<sup>re</sup> phase : État des lieux, diagnostic*, Société du Canal de Provence, rapport, 183 p. + annexes

VaquER, A., CHAMPEAU, A., 1991, Spatial distribution of aquatic macrophytes in the recent reservoir of Ste Croix, Provence, France, *Hydroécol. appl.*, vol. 1, p. 127-145.