QUELQUES CONSÉQUENCES DE L'INTRODUCTION DE DEUX ESPÈCES DE MACROPHYTES, *ELODEA CANADENSIS* MICHAUX ET *ELODEA NUTTALLII* ST. JOHN, DANS LES ÉCOSYSTÈMES AQUATIQUES CONTINENTAUX : EXEMPLE DE LA PLAINE D'ALSACE ET DES VOSGES DU NORD (NORD-EST DE LA FRANCE).

**G. THIEBAUT (1), T. ROLLAND (2), F. ROBACH (2),
M. TREMOLIERES (2), S. MULLER (1).**

(1) Centre de Recherches Ecologiques de l'Université de Metz, Equipe de Phytoécologie, Ile du Saulcy, 57045 Metz, France.

(2) Université Louis Pasteur, Institut de Botanique, Laboratoire de Botanique et d'Ecologie végétale, CEREG URA 95 CNRS, 28 rue Goethe, 67083 Strasbourg, France.

RÉSUMÉ

L'introduction au XIXème et XXème siècle, de deux espèces d'élodées *Elodea canadensis* Michaux et *Elodea nuttallii* St. John, dans les cours d'eau du nord-est de la France, a induit des modifications dans la composition floristique et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques. L'analyse comparative de la distribution géographique de ces deux hydrophytes dans les eaux calcaires (plaine d'Alsace) et acides (Vosges du Nord) a permis de préciser leur écologie. Après des phases successives d'expansion des deux espèces, celles-ci se sont intégrées dans les phytocénoses aquatiques. L'introduction dans les écosystèmes aquatiques d'*Elodea canadensis* et d'*E. nuttallii* a induit des phénomènes de compétition interspécifique, en faveur essentiellement d'*Elodea nuttallii*. Cette dernière apparaît comme l'espèce la plus compétitive dans les cours d'eau eutrophes de la plaine d'Alsace (aptitude à accumuler le phosphore, sensibilité moindre à l'azote ammoniacal). Les élodées peuvent réaliser une épuration biologique, mais provoquent, lors de leur décomposition, une eutrophisation secondaire des eaux en absence de faucardage.

SOME CONSEQUENCES OF THE INTRODUCTION OF TWO MACROPHYTE SPECIES, *ELODEA CANADENSIS* MICHAUX AND *ELODEA NUTTALLII* ST. JOHN, IN CONTINENTAL AQUATIC ECOSYSTEMS : EXAMPLE OF TWO AREAS IN THE NORTH-EAST OF FRANCE : ALSACE PLAIN AND NORTHERN VOSGES.

ABSTRACT

The introduction of two species of elodeids, *Elodea canadensis* Michaux and *Elodea nuttallii* St. John during the XIXth and XXth centuries had a significant effect on the aquatic ecosystems in the North-East of France. These species invaded the streams preventing the full development of the native species. Their distribution is determined by ecological factors (mineralization, nutrient loads) in the calcareous streams of the Alsace Plain and in the soft waters of the Northern Vosges. They are able to grow in the same area and the same trophic range, but *Elodea nuttallii* seems to be less sensitive to ammonium and much more competitive than *E. canadensis* in the Alsace plain. In this area, it was demonstrated that *Elodea nuttallii*,

which is widely distributed especially in eutrophic waters, also exhibits the highest phosphate uptake and accumulation capacity. This is why *Elodea nuttallii* increasingly replaced *E. canadensis* in streams. These aquatic macrophytes improve water quality. But, if not harvested, they cause stream eutrophication after their decomposition.

INTRODUCTION

Les milieux aquatiques lotiques se comportent comme des systèmes écologiques particulièrement fragiles (CARBIENER *et al.*, 1990). L'introduction dans le nord-est de la France, de deux espèces de macrophytes aquatiques *Elodea canadensis* Michaux et *Elodea nuttallii* St. John et leur intégration dans les phytocénoses aquatiques ne sont pas sans effet sur la composition spécifique des communautés végétales autochtones et sur la qualité des eaux. Aussi, l'étude de la distribution et de l'écologie des deux élodées dans les cours d'eau du nord-est de la France apparaît comme un élément de la compréhension des mécanismes en jeu dans les processus d'intégration et de développement des deux espèces.

Le bilan de la répartition actuelle des deux espèces d'élodées dans les Vosges du Nord et en plaine d'Alsace a donc été dressé, afin de juger de leur potentialité à se développer dans ce territoire. Leur écologie est précisée et les facteurs responsables de leur expansion dans les ruisseaux sont recherchés. Enfin, les conséquences écologiques de l'introduction des deux espèces d'élodées dans les cours d'eau sont analysées.

MÉTHODES ET SITES D'ÉTUDES

Présentation des deux secteurs d'études

Ils sont situés dans le nord-est de la France et sont soumis à un climat de type subcontinental.

Les Vosges du Nord

Le réseau hydrographique draine un substrat gréseux (grès vosgien, grès bigarré, grès d'Annweiler) couvert de forêts de feuillus et de résineux ou de zones tourbeuses. Les cours d'eau sont faiblement minéralisés (pH 5,4 à 7,2; conductivité 60 à 110 $\mu\text{S}/\text{cm}$), oligotrophes à hypertrophes à l'aval du secteur (THIEBAUT et MULLER, 1995). La température moyenne annuelle est de 8,6 °C et des précipitations moyennes annuelles atteignent 900 mm à Mouterhouse.

La plaine d'Alsace

Le réseau hydrographique de la plaine alluviale ello-rhénane draine un substrat bicarbonaté calcaire présentant une relative homogénéité vis-à-vis de la minéralisation (pH 7,5 à 8,0; conductivité 500 à 1000 $\mu\text{S}/\text{cm}$). Les cours d'eau, situés essentiellement en milieu prairial, sont des eaux de surface et des rivières phréatiques, principalement alimentées par des résurgences de la nappe phréatique des graviers glaciaires du Rhin. Les sources, issues directement de la nappe, possèdent des caractéristiques physico-chimiques relativement constantes. Les eaux sont limpides, pures, fraîches (9-13 °C), bicarbonatées calciques, oligosaprophes et oligotrophes aux sources (CARBIENER *et al.*, 1990). La température moyenne annuelle de la zone d'étude est de 9,7 °C et les précipitations moyennes annuelles sont comprises entre 600 et 700 mm. Le climat local est fortement influencé par la forêt ello-rhénane et le fleuve, se traduisant par une hausse de l'hygrométrie et une atténuation des extrêmes thermiques.

Méthodes

Le choix des stations d'études

Dans les Vosges du Nord, sur 18 cours d'eau prospectés, 14 stations (8 stations à *Elodea canadensis* et 6 sites à *E. nuttallii*) ont été retenues, de manière à obtenir une échelle de trophie allant de l'amont oligo-mésotrophe à l'aval hypertrophe (THIEBAUT et MULLER, 1995).

Pour le réseau alsacien, 30 cours d'eau représentatifs ont été également choisis, de manière à couvrir une gamme trophique étendue. Dans les ruisseaux alsaciens, *Elodea canadensis* se développe dans 15 stations, alors que *E. nuttallii* est présent sur 20 stations.

Etude floristique

Des relevés de la végétation aquatique ont été effectués en utilisant la méthode phytosociologique (coefficient d'Abondance-Dominance de BRAUN-BLANQUET, 1964) sur les deux réseaux hydrographiques. La détermination des végétaux a été effectuée jusqu'à l'espèce à l'aide de la « Nouvelle Flore de Belgique, du Grand-Duché du Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines » (LAMBINON *et al.*, 1993).

Des tableaux phytosociologiques ont été élaborés à partir de la fréquence et en fonction des paramètres physico-chimiques (Tableaux I et II).

Physico-chimie des cours d'eau

De 1993 à 1995, des échantillons d'eau ont été prélevés dans ces stations chaque trimestre dans les Vosges du Nord et mensuellement en plaine d'Alsace. Le pH, la conductivité, l'alcalinité, l'azote nitrique N-NO_3^- , l'azote ammoniacal N-NH_4^+ et les orthophosphates P-PO_4^{3-} sont analysés selon les normes AFNOR en vigueur.

RÉSULTATS

Description et historique de l'introduction des deux espèces

Description morphologique des deux macrophytes

Elodea canadensis Michaux est une plante submerse, vert sombre, dont la tige grêle porte des feuilles sessiles et ovales verticillées par trois. L'espèce est dioïque, mais seules les fleurs femelles sont rencontrées en Europe. La multiplication est donc exclusivement végétative. La floraison, lorsqu'elle se produit, a lieu de juillet à août. *Elodea nuttallii* St. John a également un développement submerse, avec une tige dressée fine qui se distingue d'*Elodea canadensis* par ses feuilles plus étroites, courbées, crispées et à terminaisons en pointes aiguës, ainsi que par ses entre-noeuds plus longs et par sa coloration vert pâle. L'espèce est dioïque et les fleurs mâles et femelles sont rencontrées en Europe ; la floraison a lieu de juillet à août (SELL, 1968).

Historique de l'apparition des deux espèces

Originaire d'Amérique du nord, *Elodea canadensis* a été introduite en Europe à partir de l'Irlande en 1836, trouvée en Angleterre en 1842 puis en France en 1845. Cette espèce est signalée pour la première fois en Lorraine en 1877 par GODRON (1877) et en Alsace en 1878 (SOCIÉTÉ D'ETUDE DE LA FLORE D'ALSACE, 1982). Elle a dû apparaître dans les Vosges du Nord à la fin du XIXème ou au début du XXème siècle (aucune donnée précise n'existe) et a progressivement colonisé la plupart des réseaux hydrographiques. Après un envahissement important au départ dans toute l'Europe tempérée, l'espèce a régressé suite à des mécanismes de compétition. La phase actuelle est celle de l'intégration d'*Elodea canadensis* dans les phytocénoses aquatiques (MERIAUX, 1979).

Egalement originaire d'Amérique du Nord, *Elodea nuttallii* a été récoltée pour la première fois en Belgique en 1939 (LAMBINON *et al.*, 1993), puis en 1941 aux Pays-Bas et en Allemagne. En France, cette espèce a été observée d'abord en Alsace, dans les années 1950 (SELL, 1959 ; GEISSERT *et al.*, 1985). Sa présence a été ensuite notée dans le département de la Meuse (DE LANGHE et D'HOSE, 1974), puis dans celui des Ardennes, enfin dans ceux du Nord (MERIAUX et GEHU, 1979) et du Pas-de-Calais (MERIAUX, 1977). Dans les Vosges du Nord, la première observation est due à P. WOLFF (*in* ENGEL *et al.*, 1979). Actuellement, il se produit un envahissement des stations avec régression des autres espèces. Mais *Elodea nuttallii* peut, après une phase de forte extension, s'intégrer dans la végétation aquatique. En Europe, cette

espèce se développe principalement dans les eaux eutrophes, riches en calcaire, moyennement polluées (WEBER-OLDECOP, 1977).

Aire de répartition d'*Elodea nuttallii* St. John et d'*Elodea canadensis* Michaux dans le nord-est de la France

Distribution des 2 élodées dans les groupements de macrophytes des Vosges du Nord

Une séquence de bioindication de l'eutrophisation par les macrophytes aquatiques a été établie dans les cours d'eau faiblement minéralisés des Vosges du Nord (MULLER, 1990 ; THIEBAUT et MULLER, 1995). Elle est constituée de quatre groupements végétaux notés de « A » à « D » (tableau I) :

Tableau I

Tableau phytosociologique des Vosges du Nord établi à partir de la fréquence (V : 80-100 %, IV : 60-80 %, III : 40-60 %, II : 20-40 %, I : 0-20 %) et en fonction des paramètres physico-chimiques (moyenne et écart-type).

Le coefficient moyen d'Abondance-Dominance est indiqué entre parenthèses.

Table I

Phytosociological table based on frequency of occurrence of species in community of Northern Vosges (V : 80-100 %, IV : 60-80 %, III : 40-60 %, II : 20-40 %, I : 0-20 %) and physico-chemical variables correlated (Means and standard deviation calculated on one year).

In the brackets, the mean Abundance-Dominance coefficient is indicated.

Unités végétales (nombre de stations)	A (11)	B (10)	C (10)	D (6)
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	V(2)	V(1)	.	.
<i>Cardamine amara</i>	I (1)	II (1)	.	.
<i>Glyceria fluitans</i>	IV(2)	V(1)	V(+)	V(+)
<i>Fontinalis antipyretica</i>	I (1)	II (1)	II (1)	III (2)
<i>Mentha aquatica</i>	I (+)	I (1)	II (+)	II (+)
<i>Sparganium erectum</i>	IV (1)	III (1)	I (+)	I (+)
<i>Veronica beccabunga</i>	I (1)	.	III (+)	I (+)
<i>Sparganium emersum</i>	I(+)	III(1)	IV(1)	III(1)
<i>Callitriche hamulata</i>	.	III(1)	V(1)	V(2)
<i>Callitriche platycarpa</i>	.	III(2)	III(2)	II(1)
<i>Callitriche stagnalis</i>	.	IV(+)	IV(+)	III(+)
<i>Lemna minor</i>	.	II(+)	III (+)	IV(+)
<i>Ranunculus peltatus</i>	.	II(1)	II(2)	II(3)
<i>Berula erecta</i>	.	II(1)	I(1)	I(2)
<i>Potamogeton crispus</i>	.	.	I(1)	.
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	.	.	II (+)	.
<i>Potamogeton alpinus</i>	.	.	I(+)	.
<i>Potamogeton variifolius</i>	.	.	I(+)	.
<i>Phalaris arundinacea</i>	.	.	V (1)	V (+)
<i>Glyceria maxima</i>	.	.	III (+)	II (+)
<i>Nasturtium officinale</i>	.	.	III (1)	III (+)
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	.	.	I(2)	I(+)
<i>Oenanthe fluviatilis</i>	.	.	I(2)	I (+)
<i>Elodea canadensis</i>	.	I (+)	III(3)	I(1)
<i>Elodea nuttallii</i>	.	.	I(2)	III(3)
<i>Callitriche obtusangula</i>	.	.	.	V (3)
<i>Myosotis scorpioides</i>	.	.	.	II (+)
pH	6,2 (0,5)	6,4 (0,3)	6,9 (0,2)	7,0 (0,4)
conductivité (µS/cm)	59 (13)	50 (9)	77 (23)	82 (25)
N-NH ₄ ⁺ (µg/l)	51 (97)	88 (164)	138 (170)	157 (136)
P-PO ₄ ³⁻ (µg/l)	30 (40)	31 (40)	120 (176)	132 (65)
N-NO ₃ ⁻ (mg/l)	0,5 (0,4)	0,4 (0,3)	0,6 (0,5)	0,7 (0,3)

- le groupement oligotrophe « A » est caractérisé par *Potamogeton polygonifolius* Pourr. Dans les zones de source à faible circulation d'eau, le potamot peut y être associé à des sphaignes, dans les eaux courantes sur substrat rocheux à *Scapania undulata* (L.) Dum.

- le groupement oligo-mésotrophe « B » est caractérisé par l'apparition de *Callitriche hamulata* Kütz. ex-Koch, *C. platycarpa* Kütz, *C. stagnalis* Scop., accompagnés de *Ranunculus peltatus* Schrank et *Sparganium emersum* Rehm, qui s'y développent en compagnie de *Potamogeton polygonifolius* avec, en outre, dans les faciès lénitiques, *Lemna minor* L.

- le groupement mésotrophe « C » se distingue des deux unités précédentes par la disparition de *Potamogeton polygonifolius* et l'apparition, avec le cortège de « B », d'*Elodea canadensis*, *E. nuttallii*, *Potamogeton berchtoldii* Fieb. Il s'y ajoute quelques espèces rares *Potamogeton alpinus* Balb., *P. x. variifolius* Thore, *Myriophyllum alterniflorum* DC. et *Oenanthe fluviatilis* (Bab.) Colem.

- le groupement eutrophe « D » s'individualise par l'apparition de *Callitriche obtusangula* Le Gall, ainsi que la plus grande fréquence d'*Elodea nuttallii* et de *Nasturtium officinale* R. Brown. Les algues du genre *Vaucheria*, *Oedogonium*, *Binuclearia* peuvent y former des peuplements importants en été.

Dans les eaux courantes des Vosges du Nord, les deux espèces d'élodées se développent habituellement en compagnie de *Callitriche hamulata*, *C. platycarpa*, *Ranunculus peltatus*, ainsi que d'espèces plus rares dans ce territoire comme *Myriophyllum alterniflorum*, *Oenanthe fluviatilis*, *Potamogeton alpinus* et *P. variifolius*. Des différences apparaissent, toutefois, dans la distribution géographique de ces deux espèces. Ainsi, *Elodea canadensis* apparaît sur une seule station en compagnie de *Potamogeton polygonifolius* (correspondant au type « B » de la séquence d'eutrophisation, MULLER, 1990). Plus fréquemment, cette espèce se trouve dans le groupement « C », alors qu'*Elodea nuttallii* semble rencontrer son optimum dans le type « D » à *Callitriche obtusangula* (Tableau I). Les deux espèces d'élodées *Elodea canadensis* et *E. nuttallii* n'ont été trouvées ensemble que sur deux stations.

Distribution des deux élodées dans les groupements de macrophytes de la plaine d'Alsace

CARBIENER et ORTSCHUIT (1987) ont établi, sur les phytocénoses des rivières phréatiques du Ried alsacien, un système de bioindication de l'eutrophisation en milieu minéralisé (« A, B, C, D et E »), déterminé par les phosphates et l'azote ammoniacal, allant de l'oligotrophe « A » au plus eutrophe « E ». Par la suite, CARBIENER et al. (1990), ROBACH et al. (1991) ont étendu cette échelle de bioindication par les macrophytes aux rivières eutrophes et hypertrophes de la plaine d'Alsace. Cette nouvelle séquence est constituée de 6 échelons notés de « A » à « F » (Tableau II) :

- la communauté végétale « A » oligotrophe se caractérise par la présence de *Potamogeton coloratus* Hornem., *Batrachospermum monoliforme*, *Juncus subnodulus* Schrank et *Chara hispida* L.

- la communauté végétale « B » oligo-mésotrophe est dominée par *Berula erecta* Huds., *Callitriche obtusangula* y est très faiblement représentée. Elle est surtout caractérisée par l'absence de *Potamogeton coloratus*.

- la communauté végétale « C » méso-eutrophe est caractérisée par le développement important de *Callitriche obtusangula* et par l'apparition de *Lemna trisulca* L., *Fontinalis antipyretica* Hedw., *Potamogeton friesii* Rupr., *Elodea canadensis*.

- la communauté végétale « D » rhéophile et eutrophe est caractérisée par *Potamogeton crispus* L., *Zannichellia palustris* L., *Groenlandia densa* (L.) Fourr. et *Ranunculus trichophyllus* Chaix (plante rarement présente, mais typique du groupement). *Nasturtium officinale* et *Lemna trisulca* L. sont très représentatives de cette communauté.

- la communauté végétale « E » eutrophe se caractérise par *Potamogeton pectinatus* L., *Elodea nuttallii*, *Myriophyllum spicatum* L. et *Potamogeton perfoliatus* L. *Oenanthe fluviatilis* y est présent. *Nasturtium officinale* régresse et *Lemna trisulca* se maintient.

- la communauté végétale « F » correspond aux zones les plus eutrophes. Elle est caractérisée par la présence de végétaux du type « E » auxquels s'adjoignent obligatoirement soit *Potamogeton nodosus* Poiret, soit *Potamogeton lucens* L. qui s'excluent mutuellement dans le secteur central de la plaine d'Alsace. *Ranunculus fluitans* Lam. y trouve son optimum de développement.

Tableau II

Tableau phytosociologique de la plaine d'Alsace établi à partir de la fréquence (V : 80-100 %, IV : 60-80 %, III : 40-60 %, II : 20-40 %, I : 0-20 %) et en fonction des paramètres physico-chimiques (moyenne et écart-type). Le coefficient moyen d'Abondance-Dominance est indiqué entre parenthèses.

Table II

Phytosociological table based on frequency of occurrence of species in community of Alsace Plain (V : 80-100 %, IV : 60-80 %, III : 40-60 %, II : 20-40 %, I : 0-20 %) and physico-chemical variables correlated (Means and standard deviation calculated on one year).

Unités végétales (nombre de stations)	A (9)	B (11)	C (15)	D (17)	E (20)	F (16)
<i>Potamogeton coloratus</i>	V (2)					
<i>Batrachospermum moniliforme</i>	II (1)					
<i>Juncus subnodulus</i>	II (+)					
<i>Chara vulgaris</i>	II (+)					
<i>Chara hispida</i>	II (+)		I (2)			
<i>Lamprocystis roseo persicina</i>	II (+)		I (3)	I (+)		
<i>Berula erecta</i>	V (2)	V (4)	V (2)	III (1)	III (1)	I (+)
<i>Callitriche obtusangula</i>	I (+)	III (+)	V (2)	V (2)	IV (1)	III (1)
<i>Lemna trisulca</i>		I (1)	III (1)	III (1)	II (1)	
<i>Fontinalis antipyretica</i>		I (+)	I (1)	II (1)	II (+)	
<i>Elodea canadensis</i>			IV (1)	II (1)	II (1)	I (+)
<i>Sparganium emersum</i>			II (+)	II (1)	II (+)	IV (1)
<i>Lemna minor</i>			II (1)	III (1)	V (2)	V (1)
<i>Potamogeton frisei</i>			II (+)	II (1)	II (1)	II (1)
<i>Elodea nuttallii</i>			I (2)	II (2)	IV (2)	IV (1)
<i>Ranunculus circinatus</i>			I (+)			
<i>Nasturtium officinale</i>				V (1)	III (+)	II (+)
<i>Spirodela polyrrhiza</i>				I (1)	II (1)	IV (1)
<i>Azolla filicoides</i>				I (1)	I (1)	II (1)
<i>Groenlandia densa</i>				II (1)	II (1)	
<i>Potamogeton crispus</i>				III (1)	II (1)	I (2)
<i>Myriophyllum verticillatum</i>				I (1)	I (+)	
<i>Zannichellia palustris</i>				II (1)	II (1)	
<i>Hottonia palustris</i>				I (1)		
<i>Hippuris vulgaris</i>				I (1)		
<i>Potamogeton pectinatus</i>				II (1)	IV (3)	IV (1)
<i>Myriophyllum spicatum</i>				II (1)	IV (1)	V (1)
<i>Potamogeton perfoliatus</i>				I (+)	I (2)	III (1)
<i>Ceratophyllum demersum</i>				I (+)	V (2)	V (1)
<i>Oenanthe fluviatilis</i>					I (+)	
<i>Ranunculus trichophyllus</i>					I (+)	
<i>Potamogeton pusillus</i>					I (+)	
<i>Ranunculus fluitans</i>					II (2)	III (+)
<i>Potamogeton lucens</i>						III (1)
<i>Potamogeton nodosus</i>						III (2)
<i>Mentha aquatica</i>	I (+)	I (+)	I (1)	I (+)	I (1)	
<i>Veronica anagallis</i>	I (+)		I (+)	I (+)	II (+)	
<i>Myosotis scorpioides</i>	I (+)		I (1)	II (+)	II (+)	
<i>Veronica beccabunga</i>				I (+)	I (+)	I (+)
pH	7,4 (0,1)	7,5 (0,2)	7,5 (0,1)	7,6 (0,2)	7,9 (0,2)	7,9 (0,2)
Conductivité (µS/cm)	608 (115)	736 (112)	740 (99)	657 (66)	657 (63)	508 (52)
Dureté (még/l)	4,8 (1,4)	4,7 (0,9)	5,0 (0,7)	3,9 (0,4)	3,8 (0,5)	3,2 (0,3)
N-NH ₄ ⁺ (µg/l)	14 (7)	22 (14)	45 (28)	34 (31)	61 (40)	255 (107)
P-PO ₄ ³⁻ (µg/l)	7 (2)	13 (6)	15 (7)	29 (24)	40 (33)	192 (116)
N-NO ₃ ⁻ (mg/l)	5,5 (1,4)	5,1 (1,8)	4,7 (2,1)	2,9 (2,5)	1,6 (1,1)	2,5 (0,9)

L'optimum de développement d'*Elodea canadensis* est atteint dans les groupements végétaux « C » et « D » de l'échelle de bioindication de l'eutrophisation en milieu carbonaté calcaire. Cette espèce est en voie de régression dans les groupements « E » et « F ». En revanche, *Elodea nuttallii* se rencontre préférentiellement dans les groupements « E » et « F » (Tableau II).

D'une manière générale, les deux espèces cohabitent dans les eaux mésotrophes à eutrophes de la plaine d'Alsace, mais *Elodea canadensis* semble actuellement repoussée vers les secteurs mésotrophes (association « C » et « D ») ; les secteurs eutrophes (associations « E » et « F ») étant préférentiellement colonisés par *E. nuttallii*.

Ecologie d'*Elodea canadensis* et d'*Elodea nuttallii* dans les cours d'eau des secteurs d'études

Tableau III

Principales caractéristiques physico-chimiques des cours d'eau étudiés. Les valeurs correspondent à des valeurs stationnelles. Les minima et maxima mesurés pour chaque paramètre sont indiqués.

Table III

Characteristics of physico-chemical parameters analyzed in studied streams. Minima and maxima are expressed.

	Vosges du Nord		Plaine d'Alsace	
	<i>E.canadensis</i> (8)	<i>E.nuttallii</i> (6)	<i>E.canadensis</i> (15)	<i>E.nuttallii</i> (20)
Conductivité en $\mu\text{S}/\text{cm}$	65-90	60-110	660-740	510-740
pH	6,8-7,2	6,9-7,2	7,5-7,9	7,5-7,9
N-NH_4^+ en $\mu\text{g}/\text{l}$	75-150	50-330	45-60	45-255
P-PO_4^{3-} en $\mu\text{g}/\text{l}$	40-65	40-200	15-40	15-190
N-NO_3 en mg/l	0,3-1,0	0,4-1,1	1,6-4,7	2,5-4,7

Rôle des paramètres morphométriques

Aucune influence significative de la profondeur, de la teneur en argiles et en sables n'a pu être mise en évidence pour expliquer la répartition des espèces d'élodées en fonction de paramètres « non trophiques » (ROBACH et al., 1996).

Elodea canadensis se rencontre dans les eaux courantes ou stagnantes, peu profondes, claires et relativement fraîches. *Elodea nuttallii* est observée dans des eaux calmes, à une profondeur allant de quelques centimètres à trois mètres. *E. nuttallii* semble avoir une amplitude écologique plus restreinte qu'*Elodea canadensis* vis-à-vis de la température et préférer les températures plus élevées (WOLFF, 1980).

Rôle de la minéralisation

La minéralisation influence les sensibilités spécifiques des macrophytes submergées et semble déterminer prioritairement la composition des phytocénoses aquatiques. *Elodea canadensis* et *E. nuttallii* ont été observées dans des eaux faiblement minéralisées, proches de la neutralité et peu chargées en azote nitrique des Vosges du Nord, alors qu'elles se développent dans les eaux minéralisées, neutres à légèrement alcalines et relativement chargées en azote nitrique de la plaine d'Alsace (figure 1). Ainsi, les deux espèces *Elodea canadensis* et *E. nuttallii* se sont installées, maintenues et développées dans les ruisseaux à minéralisation très différente dans le nord-est de la France.

Figure 1

Distribution en classe de fréquence des deux espèces d'élodées pour les 4 paramètres physico-chimiques P-PO_4^{3-} , N-NH_4^+ , N-NO_3^- , conductivité.

Nota : Les surfaces représentées sont proportionnelles aux fréquences relatives (% du nombre de stations contenant l'espèce dont la moyenne annuelle du paramètre considéré est comprise dans la classe).

Figure 1

Distribution of the two elodeids according to 4 classes of phosphate, ammonia, nitrate concentrations and conductivity values. The distribution is expressed in % of occurrence frequency.

Rôle de la trophie

Elodea canadensis préfère les cours d'eau mésotrophes ou modérément eutrophes, même si sa présence en plaine d'Alsace a été relevée dans des tronçons eutrophisés contaminés par des rejets de stations d'épuration, où elle côtoie *Elodea nuttallii* (figure 1). Bien qu'étant en régression, *Elodea canadensis* se maintient dans les secteurs mésotrophes. Dans notre zone d'étude, *Elodea nuttallii* présente un vaste spectre trophique, allant des cours d'eau mésotrophes jusqu'aux rivières hypertrophes (figure 1). Mais elle se développe préférentiellement dans les zones eutrophes, où elle concurrence fortement en plaine d'Alsace *Elodea canadensis*.

Ainsi, l'extension des deux espèces introduites s'explique par leur large amplitude écologique vis-à-vis de la trophie et de la minéralisation. Leur propagation est facilitée par leur mode de reproduction (dérive des rameaux, boutures, plantules...). Leur maintien et leur développement sont possibles car les exigences écologiques vis-à-vis de la température et du milieu physique (profondeur, vitesse du courant, substrat...) sont satisfaites.

DISCUSSION : CONSÉQUENCES DE L'INTRODUCTION D'*ELODEA CANADENSIS* ET *E. NUTTALLII* DANS LES ÉCOSYSTÈMES AQUATIQUES

Le mécanisme de l'apparition des hydrophytes introduits et de leur intégration au sein de phytocénoses en place a pu être défini chez *Elodea canadensis*. Différentes phases consécutives à son arrivée dans un hydrotrope ont été distinguées (LEROY, 1976) :

- rupture d'équilibre avec phase d'expansion et occupation du maximum de place ;
- phénomènes de compétition et phase de régression pour des raisons d'ordre génétique, mais aussi d'autres liées au mode de reproduction asexuée (stolons) en Europe.

La phase actuelle est celle de l'intégration dans les phytocénoses aquatiques existantes.

Ces diverses étapes ne sont possibles que dans un milieu récepteur adapté aux exigences écologiques de ces macrophytes introduites (composition physico-chimique de l'eau, caractères mésologiques des cours d'eau).

Compétition interspécifique

MERIAUX et GEHU (1979) ont comparé, dans le Pas-de-Calais, des groupements végétaux dépourvus d'*Elodea nuttallii* et d'autres dans lesquels l'espèce introduite s'est implantée. Ils ont constaté que la compétition a surtout lieu avec *Elodea canadensis* et qu'une phase d'expansion d'*Elodea nuttallii* est en cours. D'autres travaux ont mis en évidence que l'extension d'*Elodea nuttallii* semble se faire au détriment d'*E. canadensis* (DUVIGNEAUD, 1976 ; LAMBINON *et al.*, 1993). De plus, *Elodea nuttallii* peut constituer, à elle seule, la strate inférieure d'une communauté végétale et s'opposer au développement des autres espèces. Ce pouvoir compétitif conduit dans un premier temps à une diminution de la diversité floristique de la station, et à terme peut aboutir à une perte de la diversité biologique du cours d'eau.

Ainsi, *Elodea nuttallii* s'est développée au détriment d'une espèce protégée au niveau régional, *Myriophyllum alterniflorum*, dans les Vosges du Nord. Dans ce secteur, *Elodea canadensis* et *E. nuttallii* n'ont été observées ensemble que sur deux stations. En 1993, quelques pieds d'*Elodea nuttallii* y étaient mélangés à des peuplements importants d'*E. canadensis*. Fin 1995, la situation s'est pratiquement inversée. L'essentiel de la compétition a donc lieu entre les deux espèces d'élodées et en faveur d'*Elodea nuttallii*. Ce phénomène a été également mis en évidence dans les cours d'eau de la plaine d'Alsace (ROBACH *et al.*, 1995 ; ROLLAND, 1995).

L'expansion d'*Elodea nuttallii* au détriment d'*Elodea canadensis* en plaine d'Alsace et, dans une moindre mesure, dans les Vosges du Nord s'explique par une eutrophisation croissante des milieux aquatiques. Cette dernière est plus compétitive vis-à-vis de l'absorption des orthophosphates, mais aussi vis-à-vis de l'azote ammoniacal, qu'*Elodea canadensis*. En effet,

Elodea canadensis est plus sensible en milieu bicarbonaté calcique à l'azote ammoniacal qu'*E. nuttallii* (ROLLAND, 1995 ; ROLLAND *et al.*, 1995). De plus, il a été démontré, en conditions de laboratoire, que le développement d'*Elodea canadensis* est optimal dans le cas d'une alimentation nitrique stricte alors que celui d'*E. nuttallii* est maximal dans le cadre d'un apport combiné d'azote ammoniacal et d'azote nitrique en proportions équimolaires et en proportions fortement majoritaires d'ions ammonium (ROLLAND *et al.*, 1995). *Elodea canadensis* peut donc être considérée comme espèce « nitratophile », alors qu'*E. nuttallii* serait « ammoniophile ».

L'aptitude d'une espèce aquatique à stocker de grandes quantités de phosphore lui permettrait ainsi de résister aux importantes fluctuations temporelles de la charge phosphatée de l'eau, fluctuations caractéristiques des milieux eutrophes. *Elodea nuttallii* présente des capacités d'accumulation du phosphore plus importantes qu'*E. canadensis*, ce qui la rendrait plus compétitive en milieu eutrophe et pourrait, en partie, expliquer la distribution des deux espèces d'élodées (ROBACH *et al.*, 1995, 1996).

Epuración biológica

La capacité d'épuration dépend du type de plante, de son taux de croissance, de la composition nutritive des eaux et de l'environnement physico-chimique du végétal. Le rôle des macrophytes dans la circulation des éléments chimiques minéraux dépend de l'accumulation par la biomasse vivante ou morte, et du relargage par la plante durant sa vie et au cours de sa décomposition (BLAKE, 1988).

Le caractère « ammoniophile » d'*Elodea nuttallii* lui confère la possibilité d'exercer un rôle épurateur des eaux, soit dans les systèmes lénitiques (OZIMEK *et al.*, 1993), soit encore dans les systèmes lotiques, en vue d'épurer des eaux de station d'épuration ou des rejets de pisciculture (ROLLAND, 1995).

Le caractère « nitratophile » d'*Elodea canadensis* pourrait être utilisé à des fins de dépollution de sites atteints par une contamination nitratée chronique (ROLLAND, 1995).

Le rôle de « pompe à phosphates » joué par certains macrophytes est partiellement vérifié (BLAKE, 1988). En effet, *Elodea nuttallii* est capable, en conditions de laboratoire, de prélever du phosphore à partir du compartiment aqueux seul, ou dans les compartiments eau-sédiment (ROBACH *et al.*, 1995). Le phénomène d'accumulation de phosphore dans les tissus végétaux est accentué lorsque la seule source de phosphore est la phase aqueuse (ROBACH *et al.*, 1996). Des paramètres propres à l'espèce, anatomiques et physiologiques (structure de l'appareil végétatif, degré d'immersion, importance du système racinaire, mode de multiplication végétative...) influent sur la capacité des macrophytes à accumuler le phosphore (ROBACH *et al.*, 1996). Les hydrophytes, présentant une large amplitude trophique et une bonne aptitude à se multiplier par fragmentation, se comportent en période estivale comme des agents de rétention temporaire du phosphore (ROBACH *et al.*, 1996).

Eutrophisation secondaire des eaux

Le cycle biologique ne fait que déplacer le phosphore du compartiment eau vers le compartiment plante, en absence de faucardage et de récolte des plantes. Cela peut se traduire par une diminution temporaire de la trophie de l'eau, suite au stockage du phosphore dans les végétaux. Cependant, lors des premiers stades de la décomposition des plantes, une grande quantité de nutriments peut être libérée et contribuer ainsi à augmenter les apports en phosphore dans le milieu. Ce phénomène peut provoquer une eutrophisation du milieu, dont l'intensité dépend de la forme chimique sous laquelle sont évacués les nutriments (complexés à de la matière organique ou en tant que minéraux). Lorsque les hydrophytes ont stocké une forte quantité de nutriments dans leurs tissus et que ces derniers sont libérés sous forme minérale lors de la sénescence des macrophytes, le niveau trophique augmente et permet l'installation d'espèces eutrophes. Ceci expliquerait la présence des phytocénoses même dans des eaux dont les teneurs en phosphore et en azote ammoniacal sont temporairement faibles (exemple de la plaine d'Alsace du Steingrienggiessen, du Schütz) où *Elodea nuttallii* est présente malgré des niveaux trophiques de l'eau faibles.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

L'apparition d'*Elodea nuttallii* et *Elodea canadensis* dans le nord-est de la France a induit des modifications des communautés végétales au sein des écosystèmes aquatiques. Après des phases successives d'expansion des deux espèces, celles-ci ont développé des phénomènes de compétition entre elles et avec les autres espèces de la phytocénose aquatique. L'introduction d'*Elodea canadensis* et *E. nuttallii* peut donc conduire à un appauvrissement de la communauté végétale. *Elodea canadensis* révèle une sensibilité plus grande à l'azote ammoniacal qu'*Elodea nuttallii*, caractère expliquant en partie la répartition écologique des deux espèces. D'autre part, *Elodea nuttallii* qui paraît être l'espèce la plus compétitive, est la plus apte à accumuler le phosphore ; aptitude lui conférant une plus grande facilité à occuper les milieux eutrophes et la possibilité d'agir également sur la qualité des eaux des petits cours d'eau, dont les apports en nutriments demeurent modérés. Ces deux espèces pourraient alors être utilisées dans l'épuration des eaux, à la condition d'effectuer un faucardage. La récolte des plantes à la fin de la saison végétative n'est pas sans conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes. Sinon, leur décomposition à la fin de la période de végétation, en relarguant des quantités importantes de nutriments, peut être la source d'une eutrophisation secondaire des eaux.

BIBLIOGRAPHIE

- BLAKE G., 1988. Rôle des végétaux aquatiques vis-à-vis du phosphore dans les écosystèmes et les systèmes d'épuration in Le phosphore, ses dérivés et leur comportement dans le milieu naturel, Dijon, 22-24 novembre 1988, 1-14.
- BRAUN-BLANQUET J., 1964. Pflanzensociologie. Springer Verlag, Wien, 1-865.
- CARBIENER R., ORTSCHAIT A., 1987. Wasserpflanzengesellschaften als Hilfe zur Qualitätsüberwachung eines des grössten Grundwasservorkommen Europas (Oberrheinebene). *Proceed. Intern. Symposium, Tokyo*, 283-312.
- CARBIENER R., TREMOLIERES M., MERCIER J.L., ORTSCHAIT A., 1990. Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace). *Vegetatio*, 86, 71-88.
- DE LANGHE J.E., D'HOSE R., 1974. Prospections floristiques faites en 1973 en Argonne et en Lorraine. *Natura Mosana*, 26 (4), 117-120.
- DUVIGNEAUD J., 1976. Le domaine universitaire de Sart Tilman et ses abords (Province de Liège, Belgique). Notes floristiques. *Lejeunia N.S.*, 81, 1-63.
- ENGEL R., MULLER S., WOLFF P., 1979. Contribution à la flore des Vosges du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle*, 42, 105-111.
- GEISSERT F., SIMON M., WOLFF P., 1985. Investigations floristiques et faunistiques dans le nord de l'Alsace et quelques secteurs limitrophes. *Bull. Ass. Phil. Als. Lorr.*, 21, 111-127.
- GODRON D.A., 1877. Arrivée à Nancy de l'*Elodea canadensis*. *Bull. Soc. Sci. Nancy, série 2*, 3, 99-102.
- LAMBINON J., DE LANGHE J.E., DELVOSALLE L., DUVIGNEAUD J., VANDEN BERGHEN C., 1993. Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermaphytes). Editions du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise, 4è édition, 1-1092.
- LEROY R., 1976. Prolifération des végétaux aquatiques dans le cours de l'Erdre. Etude et moyens d'intervention. C.E.T.E., Equipement Nantes, 1-57.
- MERIAUX J.L., 1977. Etude 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). Aspects physiologiques floristiques, systématiques, chorologiques et écologiques. Thèse Doct., Metz Doc. phytosoc. N.S.3, 1-244, Lille.

- MERIAUX J.L., 1979. *Elodea nuttallii* St. John, espèce nouvelle pour le nord de la France. *Bull. Soc. Nat. France*, 32 (1-2), 30-32.
- MERIAUX J.L., GEHU J.M., 1979. Réactions des groupements aquatiques et subaquatiques aux changements de l'environnement. Epharmonie 1979, Tüxen, Cramer in der A.R. Gantner Verlag Kommanditgesellschaft, 121-142.
- MULLER S., 1990. Une séquence de groupements végétaux bioindicateurs d'eutrophisation croissante des cours d'eau faiblement minéralisés des Basses Vosges gréseuses du nord. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série III*, 310, 509-514.
- OZIMEK T., VAN DONK E., GULATI R.D., 1993. Growth and nutrient uptake by two species of *Elodea* in experimental conditions and their role in nutrient accumulation in a macrophyte-dominated lake. *Hydrobiologia*, 251, 13-18.
- ROBACH F., EGLIN I., CARBIENER R., 1991. Hydrosystème rhénan : évolution parallèle de la végétation aquatique et de la qualité de l'eau (Rhinau). *Bull. Ecol.*, 22 (1), 227-241.
- ROBACH F., MERLIN S., ROLLAND T., TREMOLIERES M., 1995. Approche écophysologique de la bioindication de la qualité de l'eau par les plantes aquatiques : rôle du phosphore. In « Marqueurs biologiques de Pollution », 21-22 septembre 1995, Chinon, 171-187.
- ROBACH F., MERLIN S., TREMOLIERES M., 1996. Relations entre la végétation aquatique et la qualité de l'eau en plaine d'Alsace. Rôle particulier du phosphore. Rapport Agence de l'eau Rhin-Meuse, 1-122.
- ROLLAND T., 1995. Approche écophysologique 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 Doct., Strasbourg, 1-303.
- ROLLAND T., ROBACH F., TREMOLIERES M., DESTER S., 1995. L'Activité Nitrate Réductase chez les plantes aquatiques : un outil biologique du suivi de la contamination ammoniacale. In Marqueurs biologiques de Pollution, 21-22 septembre 1995, Chinon, 189-199.
- SELL Y., 1959. Etude comparative de quelques espèces du genre *Elodea* à propos de l'apparition à Strasbourg et ses environs d'une espèce nouvelle pour l'Europe continentale. *Bull. Ass. Phil. Als. Lorr.*, 10 (6), 121-133.
- SELL Y., 1968. Les élodées. *Aquarama*, 2, 18-23.
- SOCIÉTÉ D'ÉTUDE DE LA FLORE D'ALSACE, 1982. Flore d'Alsace (Plaine rhénane, Vosges, Sundgau), d'après ISSLER, LOYSON, WALTER (1952). Institut de Botanique, Strasbourg, 2^e éd., 1-621.
- THIEBAUT G., MULLER S., 1995. Nouvelles données relatives à la séquence de bioindication de l'eutrophisation dans les cours d'eau faiblement minéralisés des Vosges du Nord. *Acta Botanica Gallica*, 142 (6), 627-638.
- WEBER-OLDECOP D.W., 1977. *Elodea nuttallii* St. John (Hydrocharitaceae), eine neue limnische Phanerogame der deutschen Flora. *Arch. Hydrobiol.*, 79 (3), 397-403.
- WOLFF P., 1980. Die Hydrilleae (Hydrocharitaceae) in Europa. *Gött. Flor. Rundbr.*, 14 (2), 33-56.