



HAL
open science

Plasticité phénotypique et compétitivité chez les hydrophytes : étude expérimentale et de modélisation de *Ranunculus peltatus* Schrank

Cendrine Garbey

► **To cite this version:**

Cendrine Garbey. Plasticité phénotypique et compétitivité chez les hydrophytes : étude expérimentale et de modélisation de *Ranunculus peltatus* Schrank. *Ecologie, Environnement*. Université Paul Verlaine - Metz, 2003. Français. NNT : 2003METZ030S . tel-01749792

HAL Id: tel-01749792

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01749792>

Submitted on 29 Mar 2018

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

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



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

Université de METZ
Laboratoire Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes
Equipe de phytoécologie

UNIVERSITE Paul Verlaine METZ S.C.D.	
N° Inv	20030885
Cote	S/M 03/30
Loc	mag. rouge

THESE

Présentée pour l'obtention du grade de **Docteur de l'Université de Metz**

Mention : Sciences de la Vie – Spécialité : Ecologie

par

Cendrine GARBEY

PLASTICITE PHENOTYPIQUE ET COMPETITIVITE CHEZ LES HYDROPHYTES :

Etude expérimentale et de modélisation de *Ranunculus peltatus* Schrank

le 26 novembre 2003

Composition du Jury :

C. AMOROS, Professeur	Université de Lyon I	Rapporteur
J. HAURY, Professeur	ENSA Rennes	Rapporteur
A. FOX, Associate professor	University of Florida (USA)	Examineur
J.-C. MORETEAU, Professeur	Université de Metz	Examineur
K. MURPHY, Professor	University of Glasgow (Scotland)	Examineur
S. MULLER, Professeur	Université de Metz	Directeur de thèse
G. THIEBAUT, MCF	Université de Metz	Co-Directeur de thèse

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE DE METZ



031 536286 8

Université de METZ
 Laboratoire Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes
 Equipe de phytoécologie

UNIVERSITE Paul Verlaine METZ S.C.D.	
N° Inv	2003 0885
Cote	S/13/03/30
Loc	mag. rouge

THESE

Présentée pour l'obtention du grade de **Docteur de l'Université de Metz**

Mention : Sciences de la Vie – Spécialité : Ecologie

par

Cendrine GARBEY

**PLASTICITE PHENOTYPIQUE ET COMPETITIVITE
 CHEZ LES HYDROPHYTES :**

Etude expérimentale et de modélisation de *Ranunculus peltatus* Schrank

le 26 novembre 2003

Composition du Jury :

C. AMOROS, Professeur	Université de Lyon I	Rapporteur
J. HAURY, Professeur	ENSA Rennes	Rapporteur
A. FOX, Associate professor	University of Florida (USA)	Examineur
J.-C. MORETEAU, Professeur	Université de Metz	Examineur
K. MURPHY, Professor	University of Glasgow (Scotland)	Examineur
S. MULLER, Professeur	Université de Metz	Directeur de thèse
G. THIEBAUT, MCF	Université de Metz	Co-Directeur de thèse

Remerciements

J'adresse mes plus chaleureux remerciements à S. Muller et G. Thiébaud pour m'avoir permis de travailler sur un sujet aussi passionnant et pour leur soutien malgré leurs très nombreuses obligations. Je leur suis tout particulièrement reconnaissante d'avoir mis à ma disposition les moyens financiers nécessaires à la réalisation de ce travail, à ma participation à des colloques et à mes visites au Centre pour les plantes aquatiques et invasives de Floride.

Tous mes remerciements vont également à C. Amoros et J. Haury qui m'ont fait l'honneur de juger ce travail en tant que rapporteurs et à K. Murphy, A. Fox et J.-C. Moreteau qui ont accepté de participer au jury.

Je remercie Daniel Thoen et Khadija Sossey pour leur accueil à la Fondation Universitaire Luxembourgeoise et leur aide quant aux repérages des stations de Renoncules au Luxembourg. Merci également à J. Haury pour sa disponibilité lors de ma visite à Rennes et pour m'avoir permis de découvrir le charme de quelques cours d'eau bretons.

Un grand merci à l'équipe du Centre pour les plantes aquatiques et invasives de Floride (R. Stocker, A. Fox, W. Haller, T. Koschnick, M. Glenn, L. Huey & K. Brown) pour m'avoir accueilli lors de mes trois visites et m'avoir aidé à mettre en place l'expérience de compétition entre *H. verticillata* et *E. densa*. Bien que ces travaux ne soient pas en relation directe avec mon sujet de thèse, ils m'ont permis d'acquérir un recul supplémentaire sur la plasticité des plantes aquatiques en réponse à des situations de compétition.

Ma profonde gratitude va aux différentes personnes qui m'ont permis d'améliorer mes premiers manuscrits de publications. Je pense notamment à E. Pattee, P. Usseglio-Polatera et K. Murphy qui ont pris le temps de relire et de corriger certains de mes articles.

Je remercie les différentes personnes qui m'ont aidé dans mon travail et accompagné sur le terrain. Je pense notamment à :

- Pierre et Florent, stagiaires de Deug et de MST qui m'ont aidé pendant les étés 2001 et 2002.
- Matthieu et Momo pour leur aide dans la réparation de mon dispositif
- Luc Manseau, de l'équipe de J. Corbonnois, pour son aide dans la campagne de jaugeage au niveau de mon dispositif.
- Denis Kautzmann, chargé de mission environnement à la mairie de Philipsbourg pour son aide dans la mise en place du dispositif de fauches
- M. Marmillot, garde forestier, et M. Beierlein, garde chasse, pour leurs visites fréquentes
- Philippe Rousselle pour son aide en chimie et dans le développement de la routine permettant de calculer l'évolution de l'ensoleillement pour le modèle.
- Mes parents, mon frère et Nadia, pour la construction du dispositif en avril 2001 et pour le débroussaillage de la parcelle à Solidages. Je suis tout particulièrement reconnaissante à mon père pour ses nombreuses escales entre deux décalages horaires qui m'ont entre autres permis de mettre en place les bacs puis le barrage. Merci également à Jef qui m'a aidé à les réparer après chaque saison. Ces moments mémorables sont parmi les meilleurs souvenirs de ma thèse.

Je n'oublie pas non plus l'aide que m'ont apporté Gisèle, Christelle et Marie-Christine pour certains aspects administratifs.

Je tiens à remercier L. Deschamps, E. De Turkheim pour leur autorisation d'implantation du dispositif expérimental au sein de la réserve.

Je suis très heureuse d'avoir pu bénéficié des conseils et critiques d'un certain nombre de personnes, du laboratoire ou dans le cadre de colloques. Parmi, les personnes de l'équipe, j'aimerais tout particulièrement remercier :

- Christelle et Marie-Pierre pour la relecture d'un certain nombre d'articles et pour les discussions toujours enrichissantes sur la protection et la gestion des milieux
- Marie-Pierre, Momo, Pat et John pour leur aide en statistiques

Merci à l'ensemble de la phytoteam, et du laboratoire LBFE pour l'ambiance et l'entraide qui a régné pendant 3 ans. Merci également à Virginie pour son aide dans la dernière mise en forme de ce manuscrit.

Enfin, j'adresse des remerciements spéciaux à ma famille et plus particulièrement à mes parents et à Jef pour leur soutien et leur curiosité constants. Ils ont souvent, par leur réflexion et leurs commentaires, permis de faire évoluer ma vision des choses. En particulier, le développement de l'approche de modélisation n'aurait pu être possible sans l'approche d'un mathématicien et l'aide à la compréhension de Matlab. Enfin, je ne compte plus les jours de terrain où Jef m'a accompagné, le temps qu'il a passé à m'aider à construire certains dispositifs (je pense entre autres aux 100 bouteilles qu'il a fallu trouver...pour un résultat décevant), à identifier certaines héliophytes ou encore à discuter de plantes aquatiques.

A mon futur mari Jean-François,

A mes parents,

Sommaire

Introduction générale	3
1. <i>Concepts généraux relatifs à la plasticité phénotypique</i>	4
2. <i>Facteurs biotiques et abiotiques influant sur la plasticité phénotypique des hydrophytes</i>	11
3. <i>Les patrons de plasticité adaptative</i>	23
Présentation de la zone d'étude	35
1. <i>Présentation générale</i>	37
2. <i>La zone atelier des Vosges du Nord</i>	39
3. <i>La zone atelier de la Moselle</i>	42
Le modèle <i>R. peltatus</i> : Présentation, Dynamique et Plasticité écologique	45
1. <i>Description of <i>Ranunculus peltatus</i> Schrank.: Identification, morphology, distribution and ecology</i>	49
2. <i>Dynamique et plasticité écologique de <i>R. peltatus</i></i>	56
<i>Article 1 : Floristic and ecological diversity of <i>Ranunculus</i> aquatic habitats in the sub-Atlantic range. Implication for their conservation (Biodiversity and Conservation, soumis)</i>	57
<i>Article 2 : Protection et prolifération: deux notions antagonistes ? Exemple de la renoncule peltée (<i>Ranunculus peltatus</i>) dans la réserve de biosphère Vosges du Nord-Pfälzerwald (Revue d'Ecologie. Terre & Vie, sous presse)</i>	77
Résultats	89
1. <i>Plasticité phénotypique et stratégies adaptatives de <i>R. peltatus</i></i>	91
<i>Article 3: Morphological plasticity of a spreading aquatic macrophyte, <i>Ranunculus peltatus</i>, in response to environmental variables (Plant Ecology, sous presse)</i>	93
2. <i>Facteurs environnementaux influant la plasticité de <i>R. peltatus</i></i>	115

• Paramètres physiques	119
<i>Article 4: Experimental study of Ranunculus peltatus plastic responses to four environmental parameters</i> (Hydrobiologia, supp., sous presse)	119
• Disponibilité en nutriments	139
<i>Article 5: Evaluating plasticity according to nutrient availability and phenology in freshwater plants: example of Ranunculus peltatus</i> (Functional Ecology, soumis)	139
<i>Article 6: Is P-content variation in plant tissues an efficient tool to determine aquatic plant strategies along a resource gradient ?</i> (Freshwater Biology, en révision)	155
• Perturbations de type fauche	173
<i>Article 7: Impact of manual spring harvesting on the regrowth of a spreading aquatic plant: Ranunculus peltatus Schrank</i> (Archiv für Hydrobiologie, 156: 271-286)	173
 3. Approche de la plasticité physiologique de <i>R. peltatus</i> par la modélisation	189
<i>Article 8: Simulating and understanding plasticity in freshwater macrophytes using modelisation. Application to the spreading plant, Ranunculus peltatus Schrank</i> (Ecological modelling, soumis)	193
 Synthèse et discussion	225
1. <i>La plasticité chez R. peltatus: patrons et facteurs inducteurs</i>	227
2. <i>Conséquences de la plasticité dans la compétitivité et l'évolution de R. peltatus. Implications en terme de conservation de son habitat</i>	238
3. <i>Perspectives de recherche</i>	242
 Evaluation et Signification écologique de la plasticité chez les hydrophytes	245
1. <i>L'évaluation de la phénoplasticité chez les hydrophytes en milieu courant</i>	247
2. <i>Quelle signification écologique de la plasticité chez les hydrophytes ?</i>	249
 Conclusion générale	253
 Bibliographie	257

Introduction générale

Introduction générale

Etudiée depuis plus d'un demi-siècle (Clausen *et al.* 1940 ; Schamhausen, 1949 ; Levins, 1963 ; Bradshaw, 1965), la phénoplasticité n'a été reconnue que récemment comme un aspect important du développement, du fonctionnement et de l'évolution des organismes au sein de leur environnement (Sultan, 2000). Sa signification écologique commence seulement à être appréhendée au sein des plantes terrestres grâce aux multiples études et articles de synthèse réalisés sur ce sujet depuis 20 ans (Schlichting, 1986 ; Sultan, 1987, 1995, 2000 ; Stearns, 1989, Debat & David, 2001). Par comparaison, peu de travaux sont parus sur la phénoplasticité des plantes aquatiques et sur son rôle dans leur compétitivité. C'est pourquoi, cette introduction fera appel à de nombreuses études et concepts d'écologie terrestre.

Le but de cette thèse est de contribuer à améliorer ces connaissances en prenant comme modèle d'étude les hydrophytes, c'est à dire les végétaux qui développent la totalité de leur appareil végétatif à l'intérieur du système aquatique ou à la surface de ce dernier (Montégut, 1987). Plusieurs types biologiques d'hydrophytes ont été mis en évidence: les hydrophytes submergées au fond de l'eau (*Najas*, *Isoetes*, *Chara*, *Elodea*, *Vallisneria*...), les hydrophytes affleurants, d'abord profondément submergés au départ de leur développement puis s'élevant et atteignant la surface de l'eau tout en restant submergés (*Potamogeton crispus*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*, *Myriophyllum*, *Ranunculus*, *Ceratophyllum*, *Hottonia palustris*) et les hydrophytes flottants, non fixés au substrat (*Lemna*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Azolla*...) (Montégut, 1987). Nous nous sommes plus particulièrement intéressés à l'étude d'un hydrophyte affleurant typique des milieux courants lorrains : *Ranunculus peltatus* Schrank. Cette espèce, localement proliférante dans le NE de la France, est caractérisée par une forte plasticité (Cook, 1966 ; Dahlgren & Svensson, 1994). Elle sera présentée de manière plus approfondie dans le chapitre II.

Au cours de cette introduction, nous exposerons dans un premier temps (i) les concepts généraux traitant de la plasticité phénotypique. Puis nous détaillerons (ii) les facteurs environnementaux induisant des variations adaptatives. Enfin, nous développerons (iii) les différents types de plasticité existant et les schémas de réponses adaptatives des hydrophytes vis-à-vis de stress en lumière, nutriments et des perturbations.

I. Concepts généraux relatifs à la plasticité phénotypique

I.1. Définitions et déterminisme de la plasticité

La plasticité phénotypique est la **propriété d'un génotype à produire différents phénotypes en réponse à différentes conditions environnementales** (Bradshaw, 1965 ; Schlichting, 1986 ; Sultan, 1987 ; Schlichting & Pigliucci, 1998 ; Pigliucci, 2001). Le génotype correspond à l'ensemble des gènes d'un individu tandis que le phénotype correspond à l'expression de ceux-ci dans un environnement donné et décrit tous les aspects de la morphologie, de la physiologie, de l'écologie et du comportement d'un individu (Suzuki *et al.*, 1989). La plasticité phénotypique correspond donc à l'ensemble des phénotypes pouvant s'exprimer à partir d'un même génotype sous la dépendance des variations de l'environnement. Sultan (2000) précise que la phénoplasticité comprend des changements dans le développement, la physiologie, les stratégies démographiques ainsi que de la morphologie des individus. Ces changements dépendent à la fois du caractère biologique pris en compte et du paramètre environnemental testé. La phénoplasticité peut s'exprimer à l'échelle de l'**individu** (*within-individual plasticity*, Winn & Evans, 1991 ; Winn, 1996), de la **population d'une même espèce** (*ecotypic differentiation and/or across individual plasticity*, Clausen *et al.*, 1940) et à l'échelle de **plusieurs espèces**.

La capacité de plasticité est déterminée génétiquement (Via, 1994) grâce à de multiples gènes contrôlant l'expression d'un caractère donné (*allelic sensitivity*, Schlichting & Pigliucci, 1993), codant pour un récepteur particulier (*plasticity genes*, Pigliucci, 1996) ou ayant un but de régulation (*transduction genes*, Schlichting & Pigliucci, 1995). La mise en place de la plasticité est déclenchée par des stimuli environnementaux dont nous décrirons la nature et l'impact dans la partie II.

I.2. Ontogénèse et variations phénoplastiques

L'architecture d'une plante résulte de l'interaction entre trois éléments (Huber *et al.*, 1999):

- le **plan d'organisation** ou « *Bauplan* » (*structural blue-print*, Troll, 1935 ; Tomlinson, 1982). Issu de l'histoire phylogénétique d'une espèce, il décrit la forme et la structure des organes ainsi que leurs relations (Bell, 1984). Il constitue ainsi une combinaison de traits génétiquement fixés qui déterminent la structure spatiale et l'architecture d'une plante. Il détermine par exemple si une plante est érigée ou

stolonifère ou si les méristèmes apicaux ou axillaires sont impliqués dans la croissance ou dans la floraison.

- Les **variations ontogéniques** dans l'expression du plan d'organisation ou ontogénèse (*ontogenic variation*). Elles comprennent les changements systématiques et prévisibles dans les relations entre organes au cours du développement de la plante jusqu'à son stade adulte (Boullard, 1988).
- La **plasticité phénotypique**

Par conséquent, la mesure de la plasticité et son interprétation devront tenir compte de la structure de la plante et de ses variations ontogénétiques.

Par exemple, l'élongation des entre-nœuds est plus facile pour les plantes à port érigé que pour les plantes stolonifères (Huber *et al.*, 1998). La position des méristèmes impose également une contrainte sur l'orientation spatiale des nouveaux modules (Carlsson & Callaghan, 1990 ; De Kroon *et al.*, 1994).

D'autre part, la plasticité de la plante peut varier en fonction de l'ontogénèse. Les méristèmes produits à différents stades ontogéniques peuvent répondre différemment à une même contrainte environnementale (*ontogenic contingency*, Diggle, 1994 ; Watson *et al.*, 1995, 1997). Par exemple, la plasticité d'un pétiole, élevée en début de saison, peut être limitée par la suite par sa fragilité lorsqu'il devient trop long (Huber *et al.*, 1998).

Enfin, la durée même des stades ontogénétiques peut varier en fonction des conditions environnementales (Silk, 1980 ; Ackerly *et al.*, 1992 ; Coleman & McDonnaughay, 1995). La limitation en ressources provoque le plus souvent le ralentissement du développement ontogénique (Jamadagni *et al.*, 1995 ; Huber & Stuefer, 1997). Cependant, chez certaines espèces, l'induction de la floraison se fait plus rapidement sous des conditions limitantes ce qui peut s'interpréter comme une accélération de l'ontogénèse de la plante. Ainsi, les plantes d'un même âge chronologique peuvent être à des stades ontogéniques différents. Prenons l'exemple de deux populations génétiquement semblables dont l'une évolue dans un milieu de croissance optimal et l'autre dans un environnement limité en ressources. La ramification est un processus qui croît généralement avec l'ontogénèse. Or la limitation en ressources ralentit le développement ontogénique. Ainsi, pour une date donnée, les individus localisés dans un milieu stressant seront moins ramifiés que les individus localisés dans un milieu de croissance optimal (Fig. 1). Cependant cette différence ne représente pas des adaptations des méristèmes et une allocation de ressources aux structures principales plutôt que latérales en réponse aux

conditions environnementales, mais une variation du développement ontogénique induite par ces conditions.

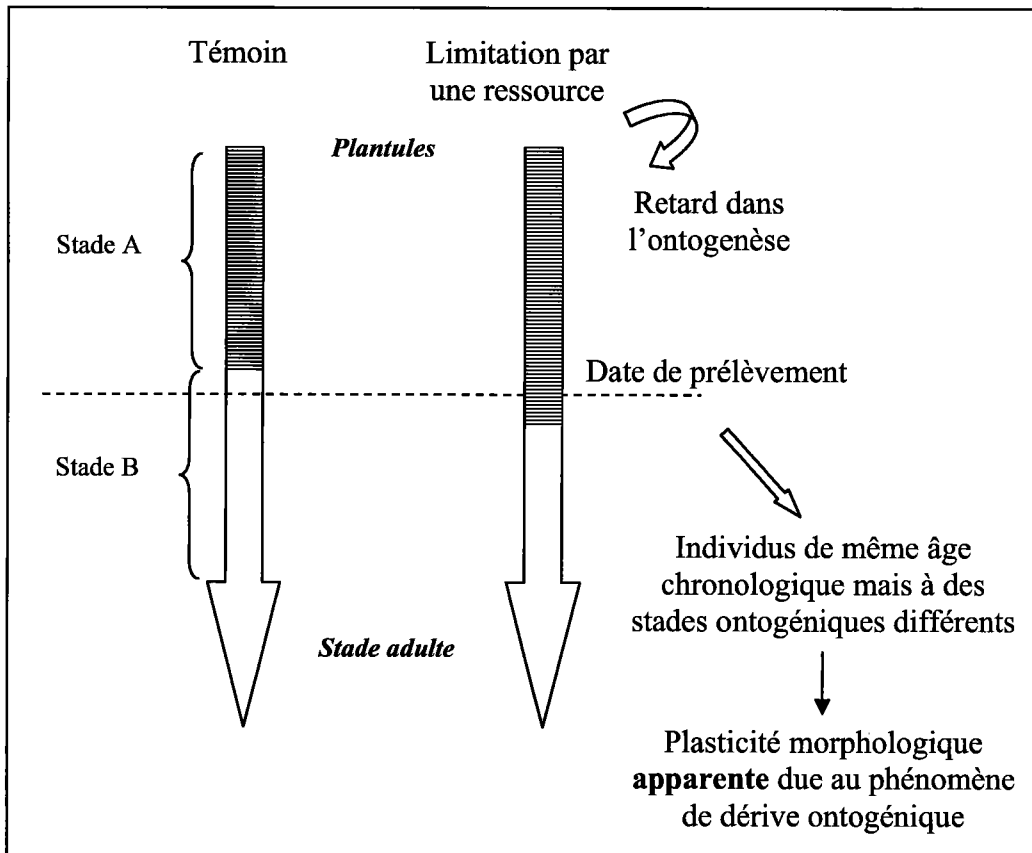


Figure 1. – Illustration du phénomène de dérive ontogénique (C. Garbey)

La mesure de la plasticité phénotypique réelle doit ainsi tenir compte des variations ontogéniques de la plante qui peuvent apparaître comme une source de plasticité trompeuse (*ontogenic drift* ; Fig. 1). Néanmoins, si les différences morphologiques observées ne peuvent être considérées comme liées à la plasticité de la plante, les variations de durées et de période d'initiation des stades ontogéniques en réponse aux conditions environnementales représentent, quant à elles, une forme de plasticité.

Une fois induite, la plasticité d'une plante peut être permanente, fixée pendant une période donnée ou dynamique. Par exemple, chez *Eichhornia crassipes*, un hydrophyte flottant hautement plastique, le changement de conditions environnementales entraîne une modification de sa forme de croissance en 10 à 20j (Ashton & Mitchell, 1989). Pour certains autres mécanismes tels que les adaptations de la photosynthèse à la disponibilité en lumière

ou de la défense chimique des plantes, la plasticité est dynamique à l'échelle de l'heure (Baldwin, 1999 ; Pearcy, 1999).

I.3. La plasticité adaptative : définition, enjeu sélectif et rôle dans la compétitivité des plantes

I.3.1. Les modes actifs et passifs de la plasticité

En se basant sur les mécanismes mis en jeu au sein de la plante, deux types de plasticité peuvent être identifiés: la plasticité passive et la plasticité active. Ils se différencient par les mécanismes mis en jeu au sein de la plante. La plasticité passive est une conséquence directe et inévitable d'une limitation en ressources ou d'une perturbation (*inevitable plasticity*, Sultan, 2000 ; Urbas & Zobel, 2000 or *phenotypic modulation*, Smith-Gill, 1983). Un exemple de plasticité passive est la réduction de la taille d'une plante ou de la longueur de ses feuilles et de ses entre-nœuds dans un milieu ombragé. Cette plasticité correspond à une limitation de la croissance par un stress en lumière. Contrairement à la plasticité passive, la plasticité active (*active plasticity*, Sultan, 2000 ; Urbas & Zobel, 2000) met en jeu des changements des caractéristiques de la plante dans le but de s'adapter à une perturbation ou à une limitation en ressources (Sultan, 2000). Ces ajustements visent à permettre aux plantes de maintenir leurs fonctions et donc leur valeur sélective au sein d'une large gamme d'habitats. La valeur sélective d'un individu est sa probabilité relative de survie et de reproduction dans une population donnée (*selective value ou fitness*, Ramade, 1987).

I.3.2. Coûts et bénéfices associés à la plasticité active

La plasticité active se révèle le plus souvent favorable à la survie et à la reproduction de l'individu qui la développe (Dudley & Schmitt, 1996 ; De Witt, 1998) mais peut cependant être défavorable dans certains habitats (Donohue *et al.*, 2001). Ainsi, une **plasticité adaptative** permettra d'augmenter la valeur sélective de l'individu tandis qu'une plasticité non adaptative la diminuera ou n'aura pas d'impact sur celle-ci (Fig. 2).

1.4. Plasticité adaptative et compétitivité des plantes

La compétitivité d'une plante est définie par deux aspects : elle dépend de sa capacité à prélever les ressources et à les rendre non disponibles pour les autres espèces mais également à croître, survivre et se reproduire malgré la présence d'autres compétiteurs (Goldberg, 1990 ; Uriarte *et al.*, 2002).

Une synthèse des attributs caractéristiques des espèces compétitives a été réalisée d'après les modèles de stratégie des plantes de Grime (Grime, 1974, 1977, 1979 ; Grime *et al.*, 1988) et de leur adaptation en milieu aquatique (Kautsky, 1988 ; Murphy *et al.*, 1990 ; Abernethy, 1994). Ces auteurs considèrent que les espèces compétitives sont celles qui ont évolué sous la seule contrainte de compétition. Ce sont des espèces qui :

- sont capables d'une élongation rapide et de concentrer leur biomasse photosynthétique près de la surface de l'eau tout en ayant également une forte capacité à se développer latéralement,
- observent un rapide turn-over des organes photosynthétiques afin de maximiser l'efficacité de la photosynthèse,
- possèdent une forte capacité à prélever les ressources et à les incorporer rapidement dans la structure végétative tout en en stockant une petite partie afin d'assurer leur croissance l'année suivante,
- allouent peu d'énergie à la reproduction sexuée et développent des stratégies de régénération utilisant peu de types de reproduction végétative différents,
- ont une forte plasticité morphologique.

Certains auteurs précisent que si la plasticité physiologique est favorisée dans les milieux pauvres en ressources, la plasticité morphologique est nécessaire dans les milieux hétérogènes (Grime *et al.*, 1986). La plasticité morphologique joue en effet un rôle important dans **l'acquisition des ressources** (Bradshaw *et al.* 1964 ; Crick & Grime, 1987). En particulier, les variations de croissance et de localisation des organes prélevant les ressources (feuilles, racines) favorisent l'adaptation de la plante à la disponibilité en ressources (Bazzaz & Harper, 1977 ; Crick & Grime, 1987). Certaines plantes rhizomateuses ou stolonifères adaptent par exemple la longueur des entre-nœuds ou le degré de ramification pour exploiter les microhabitats favorables à leur développement et éviter ceux moins favorables (Harper, 1981 ; Bell, 1984 ; Hutchings & Slade, 1988 ; Schmid, 1990 ; Hutchings & De Kroon, 1994). Cette plasticité, analogue au comportement de sélection des habitats chez les animaux, est appelée « *foraging responses* » (Bell, 1984 ; Bazzaz, 1991).

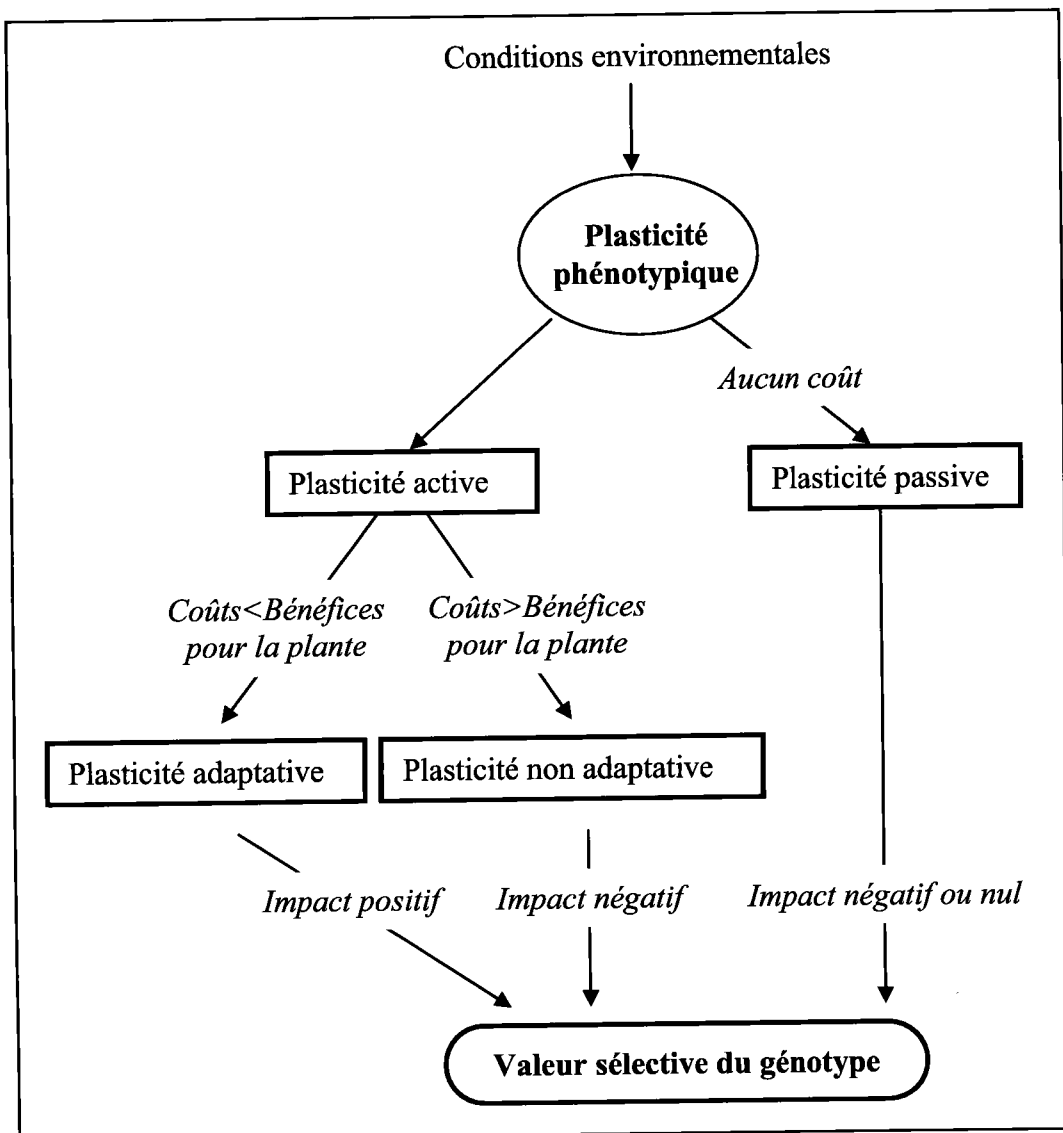


Figure 2. – Impact des différents types de plasticité sur la valeur sélective du génotype

Le bénéfice de la plasticité se mesure aux coûts énergétiques qu'elle occasionne par rapport aux avantages apportés par celle-ci. Trois types de coûts de la plasticité s'observent :

- **les coûts énergétiques** (*energetic costs*) liés aux modifications physiologiques et morphologiques effectuées. Le bénéfice apporté par une réponse plastique va varier suivant les types de plasticité mis en jeu. Par exemple, la plasticité physiologique (changement d'angle des feuilles, ouverture des stomates, activité photosynthétique) a lieu dans les tissus différenciés et est associée généralement à des changements cellulaires réversibles. Elle occasionne ainsi des coûts moindres. Au contraire, la plasticité morphologique est essentiellement méristématique et implique le remplacement de tissus préexistants par de nouveaux tissus de caractéristiques différentes, ce qui est plus coûteux

ou de la défense chimique des plantes, la plasticité est dynamique à l'échelle de l'heure (Baldwin, 1999 ; Pearcy, 1999).

I.3. La plasticité adaptative : définition, enjeu sélectif et rôle dans la compétitivité des plantes

I.3.1. Les modes actifs et passifs de la plasticité

En se basant sur les mécanismes mis en jeu au sein de la plante, deux types de plasticité peuvent être identifiés: la plasticité passive et la plasticité active. Ils se différencient par les mécanismes mis en jeu au sein de la plante. La plasticité passive est une conséquence directe et inévitable d'une limitation en ressources ou d'une perturbation (*inevitable plasticity*, Sultan, 2000 ; Urbas & Zobel, 2000 or *phenotypic modulation*, Smith-Gill, 1983). Un exemple de plasticité passive est la réduction de la taille d'une plante ou de la longueur de ses feuilles et de ses entre-nœuds dans un milieu ombragé. Cette plasticité correspond à une limitation de la croissance par un stress en lumière. Contrairement à la plasticité passive, la plasticité active (*active plasticity*, Sultan, 2000 ; Urbas & Zobel, 2000) met en jeu des changements des caractéristiques de la plante dans le but de s'adapter à une perturbation ou à une limitation en ressources (Sultan, 2000). Ces ajustements visent à permettre aux plantes de maintenir leurs fonctions et donc leur valeur sélective au sein d'une large gamme d'habitats. La valeur sélective d'un individu est sa probabilité relative de survie et de reproduction dans une population donnée (*selective value ou fitness*, Ramade, 1987).

I.3.2. Coûts et bénéfices associés à la plasticité active

La plasticité active se révèle le plus souvent favorable à la survie et à la reproduction de l'individu qui la développe (Dudley & Schmitt, 1996 ; De Witt, 1998) mais peut cependant être défavorable dans certains habitats (Donohue *et al.*, 2001). Ainsi, une **plasticité adaptative** permettra d'augmenter la valeur sélective de l'individu tandis qu'une plasticité non adaptative la diminuera ou n'aura pas d'impact sur celle-ci (Fig. 2).

pour la plante (Bradshaw, 1965 ; Grime *et al.*, 1986). Les avantages compétitifs pour la plante seront néanmoins différents selon les deux types d'ajustements: la plasticité morphologique permettra à un individu de croître et de se reproduire avec succès dans plusieurs types d'habitats tandis que la plasticité physiologique permettra le plus souvent de s'adapter à court terme à des variations temporelles au sein d'un même site, ou à long terme dans une gamme plus réduite de conditions environnementales (Bradshaw, 1965 ; Sultan *et al.*, 1998 ; Grime & Mackey, 2002).

- **Les coûts fonctionnels** (*functional costs*). Ces coûts correspondent à l'énergie servant à la maintenance du système physiologique et développemental nécessaire à la plasticité (De Witt, 1998 ; De Witt *et al.*, 1998). Par exemple, les génotypes les plus plastiques développent de nombreuses structures servant soit à l'acquisition d'informations, soit à leur induction par des changements environnementaux (De Witt, 1998 ; De Witt *et al.*, 1998). Ces structures coûteuses sont absentes chez les génotypes non plastiques.
- **Les coûts génétiques liés à la stabilité du développement de ces génotypes** (*developmental instability costs*). Les génotypes les plus plastiques peuvent être moins stables dans leur développement que des génotypes moins plastiques (Moller, 1997 ; De Witt, 1998 ; De Witt *et al.*, 1998 ; Van Kleunen *et al.*, 2000).

Ainsi la plasticité sera considérée comme adaptative si les coûts globaux occasionnés par un génotype plus plastique par rapport à un génotype moins plastique sont inférieurs aux avantages compétitifs obtenus. Dans le cas contraire, elle sera considérée comme non adaptative.

Il est difficile de trouver des exemples de plasticité non adaptative dans la nature dans la mesure où les génotypes correspondants ne sont généralement pas maintenus par la sélection naturelle. Quelques exemples ont été trouvés pour des plantes terrestres croissant dans des conditions extrêmes et souvent en l'absence de compétiteurs (Chapin *et al.*, 1993). Ces plantes tendent à développer un schéma de croissance conservateur avec de faibles taux de croissance et une faible accumulation de nutriments même lorsque les conditions sont temporairement favorables (Chapin, 1980 ; Chapin *et al.*, 1986 ; Mulkey *et al.*, 1991).

Les patrons de plasticité adaptative seront plus particulièrement développés dans la partie III de cette introduction.

1.4. Plasticité adaptative et compétitivité des plantes

La compétitivité d'une plante est définie par deux aspects : elle dépend de sa capacité à prélever les ressources et à les rendre non disponibles pour les autres espèces mais également à croître, survivre et se reproduire malgré la présence d'autres compétiteurs (Goldberg, 1990 ; Uriarte *et al.*, 2002).

Une synthèse des attributs caractéristiques des espèces compétitives a été réalisée d'après les modèles de stratégie des plantes de Grime (Grime, 1974, 1977, 1979 ; Grime *et al.*, 1988) et de leur adaptation en milieu aquatique (Kautsky, 1988 ; Murphy *et al.*, 1990 ; Abernethy, 1994). Ces auteurs considèrent que les espèces compétitives sont celles qui ont évolué sous la seule contrainte de compétition. Ce sont des espèces qui :

- sont capables d'une élongation rapide et de concentrer leur biomasse photosynthétique près de la surface de l'eau tout en ayant également une forte capacité à se développer latéralement,
- observent un rapide turn-over des organes photosynthétiques afin de maximiser l'efficacité de la photosynthèse,
- possèdent une forte capacité à prélever les ressources et à les incorporer rapidement dans la structure végétative tout en stockant une petite partie afin d'assurer leur croissance l'année suivante,
- allouent peu d'énergie à la reproduction sexuée et développent des stratégies de régénération utilisant peu de types de reproduction végétative différents,
- ont une forte plasticité morphologique.

Certains auteurs précisent que si la plasticité physiologique est favorisée dans les milieux pauvres en ressources, la plasticité morphologique est nécessaire dans les milieux hétérogènes (Grime *et al.*, 1986). La plasticité morphologique joue en effet un rôle important dans **l'acquisition des ressources** (Bradshaw *et al.* 1964 ; Crick & Grime, 1987). En particulier, les variations de croissance et de localisation des organes prélevant les ressources (feuilles, racines) favorisent l'adaptation de la plante à la disponibilité en ressources (Bazzaz & Harper, 1977 ; Crick & Grime, 1987). Certaines plantes rhizomateuses ou stolonifères adaptent par exemple la longueur des entre-nœuds ou le degré de ramification pour exploiter les microhabitats favorables à leur développement et éviter ceux moins favorables (Harper, 1981 ; Bell, 1984 ; Hutchings & Slade, 1988 ; Schmid, 1990 ; Hutchings & De Kroon, 1994). Cette plasticité, analogue au comportement de sélection des habitats chez les animaux, est appelée « *foraging responses* » (Bell, 1984 ; Bazzaz, 1991).

Nous chercherons par la suite à préciser plus particulièrement les stimuli environnementaux induisant une réponse phéno-plastique pour des plantes se développant en milieu aquatique.

II. Facteurs biotiques et abiotiques influant sur la plasticité phénotypique des hydrophytes

II.1. Les contraintes du milieu aquatique

Le milieu aquatique fait l'objet de contraintes particulières qui conditionnent l'architecture, le développement, l'anatomie et les grandes fonctions des plantes. Les hydrophytes submergés y sont particulièrement adaptés car l'intégralité de leur cycle se déroule en milieu aqueux. Chez la plupart des espèces, la floraison est encore aérienne pour permettre une pollinisation par les insectes. Cependant les stratégies de régénération chez les phanérogames aquatiques font surtout appel à des diaspores végétatives tels que les turions, les bourgeons axillaires, les stolons ou les rhizomes (Barrat-Segretain, 1996 ; Combroux, 2002). Par exemple, si plus de 1000 graines et turions sont produits par mètre carré au sein de peuplements de *Potamogeton crispus*, seulement 0,001% des graines germent par rapport à 60% des turions (Rogers & Breen, 1980). Chez cette espèce, la reproduction sexuée est beaucoup plus minoritaire que la reproduction végétative.

Ainsi, la reproduction et la croissance des hydrophytes se fait essentiellement en milieu aquatique. Or le milieu aquatique diffère fondamentalement du milieu terrestre, ce qui peut avoir des conséquences sur la phéno-plasticité observée chez les hydrophytes par rapport aux plantes terrestres. En effet, le milieu aquatique diffère du milieu terrestre par :

- (i) : une atténuation rapide de la lumière en fonction de la profondeur. Cette atténuation est exponentielle. Elle suit une loi de Beer-Lambert ($I(z) = I_0 \exp(-aZ)$) fonction d'un facteur d'extinction de la lumière qui dépend de la turbidité, de la quantité de microorganismes et de biomasse dans l'eau (Westlake, 1973).
- (ii) : la pression hydrostatique
- (iii) : une diffusion lente des gaz dans l'eau. Le processus de diffusion du CO₂ dans l'eau est par exemple 10000 fois moins rapide que dans l'air (Madsen, 1984).
- (iv) : un renouvellement constant des nutriments dans l'eau dans les milieux courants.

- (v) : De plus faibles variations de température pour les milieux aquatiques tempérés grâce à la forte capacité calorifique et la plus faible conductance thermique de l'eau par rapport à l'air. On observe en effet des fluctuations journalières de moins de 10°C et saisonnières de 20 à 25°C (Wetzel, 1983).

La morphologie, l'anatomie et la physiologie des plantes aquatiques sont donc adaptées à ces caractéristiques. Par exemple, les tiges ne comportent plus de tissus de soutien et certaines plantes ont développé des aërenchymes leur permettant d'améliorer leur flottabilité. Les échanges de gaz et le transport des molécules, assurés en milieu terrestre par des différences de pression osmotique, ont été modifiés. Par exemple, la cuticule des feuilles et des tiges est fine, favorisant la diffusion des éléments de l'eau au milieu interne (Denny, 1972). Enfin, la structure des organes photosynthétiques s'est adaptée à de faibles quantité de lumière. En effet, les feuilles sont généralement finement découpées, les tiges sont souples et les chloroplastes situés dans l'épiderme des feuilles submergées (Sculthorpe, 1967).

Si les stress hydrique ou thermique sont des facteurs limitants très importants en milieu terrestre, d'autres facteurs tels que la vitesse du courant, la pression hydrostatique ou encore la disponibilité en lumière semblent être primordiaux en milieu aquatique (Kautsky, 1987). La recherche de la lumière est probablement le facteur de stress majeur déterminant la croissance et la répartition des macrophytes submergés en temps et en espace (Spence, 1982). Par conséquent, une hiérarchie des stress et des perturbations, différente de celle du milieu terrestre s'établit en milieu aquatique et conditionne les adaptations phénoplastiques des hydrophytes.

II.2. Processus environnementaux inducteurs de la plasticité phénotypique

Trois grands processus définis comme le stress, la compétition et la perturbation affectent la composition et la dynamique des communautés végétales terrestres (Grime, 1977 ; 1979 ; Grime *et al.*, 1988 ; Westoby, 1998). Le stress et la perturbation sont également deux axes sur lesquels ont été élaborées des théories de stratégies des macrophytes aquatiques dérivées du modèle de Grime (Kautsky, 1987 ; Murphy *et al.*, 1990). Les notions de stress et de perturbation ont fait l'objet de nombreux débats en écologie. Nous avons choisi de prendre comme définitions de ces deux termes celles élaborées par Grime et ses collaborateurs.

II.2.1. le stress

II.2.1.1. Définition

Le **stress** représente les contraintes extérieures (= *resources*) qui limitent la production de tout ou partie de la végétation sans provoquer la destruction de biomasse (Grime, 1979). Son action peut se prolonger dans le temps (Grime, 1979). Ces ressources peuvent être très variées et correspondre à des paramètres affectant la photosynthèse des hydrophytes (lumière, nutriments, CO₂), leur respiration (O₂) ou encore les deux processus (T°C) (Grime *et al.*, 1988). Ces paramètres peuvent être dépendant d'autres variables environnementales. Par exemple, la latitude détermine la quantité de lumière disponible ou encore la température. En effet, les plantes exposées à de plus hautes latitudes sont généralement soumises à de plus faibles irradiances et à de plus longues photopériodes (Kirk, 1994) ainsi qu'à des températures plus fraîches. Des études de leur plasticité montrent que les écotypes des plus hautes latitudes sont plus petits avec de plus faibles taux de croissance et des cycles de développement plus courts. Simultanément, la date de floraison est plus précoce et la production de graines plus faible (Chapin & Chapin 1981 ; Winn & Gross 1993). Un autre exemple, la profondeur d'eau affecte la croissance des hydrophytes submergées en diminuant la quantité de lumière disponible (Van Vierssen & Hootsmans, 1994) et en modifiant les caractéristiques du sédiment (richesse en nutriments, potentiel rédox, teneur en matière organique) (Spence, 1967 ; Grace, 1988). Seuls les schémas adaptatifs développés en réponse à des variations de ressources directes seront détaillés dans la suite de cette introduction (Fig. 3).

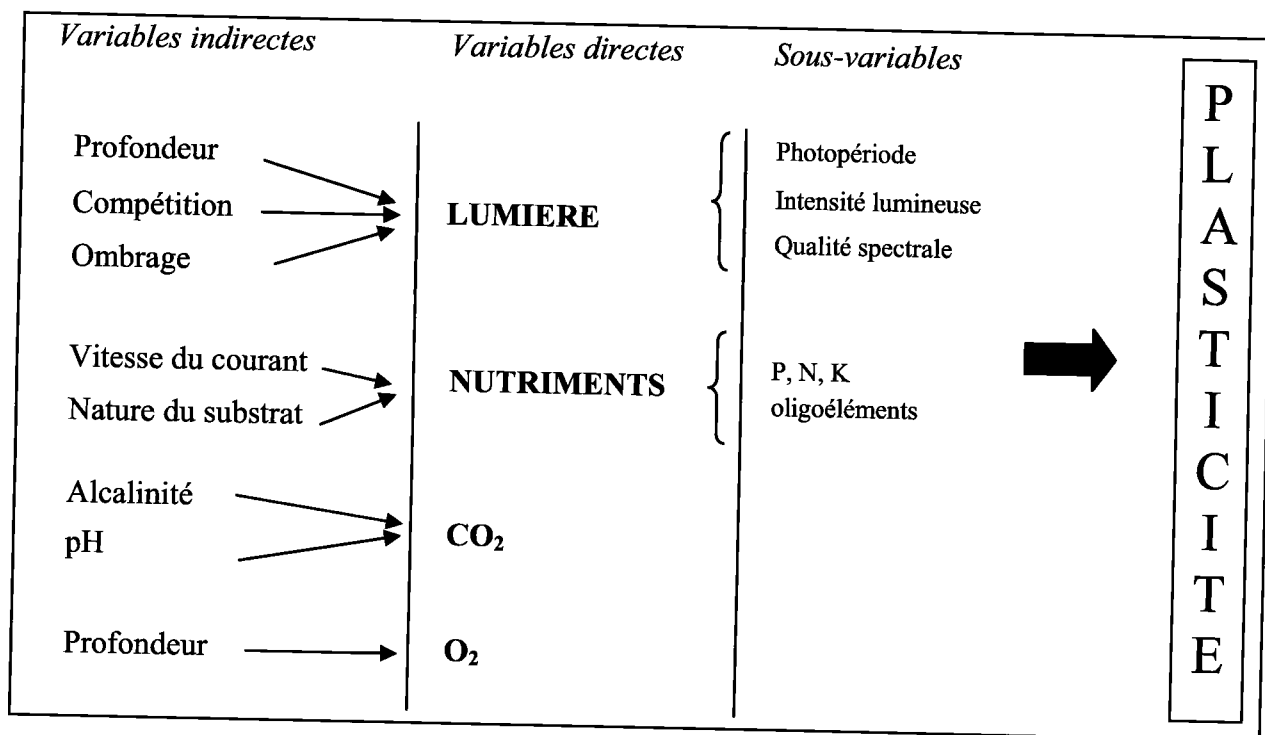


Figure 3. – Variables pouvant induire la plasticité chez les hydrophytes. Distinction entre variables directes et indirectes

Les réponses phénotypiques induites par ces stress sont liées aux niveaux de ressources, à la période et la durée du stress (Wayne & Bazzaz, 1993 ; Novoplansky *et al.*, 1994 ; Sultan *et al.*, 1998).

II.2.1.2. Sources de stress

- La lumière

La disponibilité en lumière pour les plantes dépend de l'intensité lumineuse, de la photopériode et de la qualité spectrale. Par exemple, le déclenchement de certaines phases du développement est très sensible aux variations de photopériodes. En particulier, la production d'organes de reproduction végétatifs tels que les tubers ou les turions est favorisée chez certains hydrophytes par de courtes photopériodes (Haller *et al.*, 1976 ; Van *et al.*, 1978 ; Bowes *et al.*, 1979 ; Spencer & Anderson, 1986, 1987). La germination de certaines structures peut être également déclenchée par des modifications de photopériode et/ou par l'exposition à la lumière (Sastroutomo, 1981 ; Weber & Nooden, 1974, 1976). La qualité spectrale de la lumière définit l'efficacité de la photosynthèse. En effet, seules les ondes dont la longueur est

comprise entre 400 et 700nm (PAR : *Photosynthetically Active Radiation*) sont absorbées par la plante. Les adaptations plastiques des hydrophytes seront développées dans la partie III.

- Les nutriments

Deux types de nutriments sont nécessaires à la croissance d'une plante:

- les oligoéléments (Fe, Mn, Zn, Cu, B...).
- les macroéléments (N, K, Ca, Mg, S, P). Parmi les macroéléments, le phosphore est souvent identifié comme le nutriment limitant le plus la croissance des plantes aquatiques (Vollenverder, 1968 ; Carr & Chambers, 1998).

La nutrition des hydrophytes s'effectue à la fois dans le compartiment sédiment par les racines et dans la colonne d'eau par les feuilles et les tiges. Le prélèvement racinaire des éléments nutritifs s'effectue par co-transport ou transport inversé. Au niveau de la colonne d'eau, les nutriments diffusent au travers de la fine cuticule des tiges et des feuilles (Denny, 1972 ; Marschner, 1995). La quantité de nutriments disponible dans l'eau va dépendre de la vitesse du courant. En effet, autour de chaque organe de la plante se forme une couche tampon d'eau à partir de laquelle la diffusion des nutriments va s'effectuer. Le renouvellement de cette couche tampon et des nutriments qu'elle contient est assuré par le courant. Ainsi, le prélèvement de nutriments dans la colonne d'eau sera plus rapide pour des plantes situées dans un système avec un fort courant par rapport à des plantes en milieu stagnant (Madsen & Cedergreen, 2002).

La quantité de nutriment prélevée dans le sédiment ou dans l'eau dépend des concentrations de nutriments disponibles dans chacun de ces compartiments (Sculthorpe, 1967 ; Carignan, 1982), de l'espèce (Robach *et al.* 1996) et de l'élément considéré (Barko, 1982). Le prélèvement des nutriments dans l'eau est un mécanisme plus efficace que le prélèvement par les racines car la diffusion est un processus passif simple et l'ensemble des tiges et feuilles représente une plus grande surface de prélèvement que les racines, souvent peu développées chez les hydrophytes (Agami & Waisel, 1986 ; Pelton *et al.*, 1998). D'après Gerloff & Krombholz (1966), la croissance des macrophytes aquatiques est limitée par la quantité en nutriments si la concentration en phosphore dans les tissus est inférieure à 0,13% et en azote à 1,3% de la biomasse en poids sec.

Les plasticités morphologique et physiologique des plantes aquatiques vis-à-vis de la disponibilité en nutriments feront l'objet d'un plus long développement dans la partie III.

- CO₂

Les sources de carbone inorganique dissous sont présentes sous différentes formes, CO₂, HCO₃⁻ et CO₃²⁻, qui sont librement interconvertibles et dont les équilibres varient en fonction du pH. Le CO₂ est la forme la plus communément utilisée par les hydrophytes pour la photosynthèse. Cependant, la concentration en CO₂ dans les lacs et les cours d'eau est rarement en équilibre avec celle de l'atmosphère (Redsdorf *et al.*, 1991 ; Cole *et al.*, 1994 ; Maberly, 1996). Par ailleurs, la diffusion du CO₂ dans l'eau puis dans les feuilles et les tiges est un processus relativement lent (Madsen, 1984). Comme pour les nutriments, la vitesse du courant joue un rôle important sur le renouvellement de la couche tampon dans laquelle le prélèvement des gaz s'effectue (Madsen, 1984). La concentration en CO₂ est la plus abondante dans les milieux acides puis il est converti en HCO₃⁻ puis en CO₃⁻ lorsque le pH augmente (Madsen, 1993). La forme CO₂ est par conséquent la moins abondante dans des systèmes avec un pH neutre à basique où il représente parfois moins de 10% de la quantité totale de carbone inorganique dissous (Van *et al.*, 1976). Ainsi pour les espèces se développant dans de tels milieux, la concentration en CO₂ est souvent limitante pour leur croissance (Madsen & Maberly, 1991 ; Madsen, 1993 ; Madsen & Breinholt, 1995). Plusieurs adaptations ont été développées par les plantes aquatiques pour contourner cette difficulté. Certaines hydrophytes comme *Ludwigia peploides* ont développé des racines aérifères qui, en atteignant la surface, permettent le transfert des gaz aériens à l'appareil végétatif (Raynal-Roques, 1994). D'autres adaptations, ayant plus trait à la plasticité ont également été développées: certains hydrophytes dont *R. peltatus* possèdent des feuilles flottantes qui sont capables de prélever le CO₂ atmosphérique. Enfin, l'adaptation physiologique la plus répandue est la capacité à prélever HCO₃⁻ par transport actif lorsque la quantité de carbone inorganique dissous dans l'eau devient trop faible. Cette plasticité adaptative est relativement bien répandue chez les hydrophytes et elle est suspectée pour *R. peltatus* (Madsen & Maberly, 1991).

- O₂

L'oxygène intervient directement dans le processus de respiration des plantes aquatiques. Par ailleurs, une trop faible concentration en O₂ dans les racines peut perturber le processus de prélèvement des nutriments (Vretare *et al.*, 2001). La plasticité des plantes aquatiques en fonction de la concentration en oxygène est peu connue. Une des principales adaptations des

plantes consisterait en la production d'aérenchymes plus nombreux en cas de stress en O₂. Ce tissu permettrait d'améliorer la diffusion de l'O₂ et de le stocker pendant la journée (Raynal-Roques, 1994 ; Blom & Voeselek, 1996 ; Arteca, 1997 ; Braendle & Crawford, 1999).

- Température

La température est un paramètre qui intervient à la fois sur le cycle de la plante et sur sa physiologie. En effet, la photosynthèse et la respiration sont deux mécanismes dépendant de la température (Raven & Geider, 1988 ; Penning de Vries *et al.*, 1989). Les taux photosynthétique et respiratoire augmentent en fonction de la température jusqu'à une température optimale. Cet optimum varie en fonction des espèces, de 15 à 20°C pour *Egeria densa* (Ikusima, 1965), *Ranunculus fluitans* (Dufayt, 2000) ou *Ceratophyllum demersum* (Fair & Meeke, 1983) à plus de 30°C pour *Myriophyllum spicatum* (Titus & Adams, 1979) et *Vallisneria americana* (Titus, 1977). Certaines espèces peuvent s'acclimater aux changements de température en modifiant les paramètres physiologiques déterminant leur activité photosynthétique (Maberly, 1985 ; Santamaria & Van Vierssen 1997). Par exemple, la température optimale pour l'activité photosynthétique de *Fontinalis antipyretica* est plus faible en début de saison et plus forte en été (Maberly, 1985). Au niveau du cycle de la plante, le développement est défini par une somme de degrés de température au-dessus d'une température minimale (*degree-day hypothesis*, Thornley & Johnson, 1990). Chez certains hydrophytes, la germination des tubers et la floraison sont déclenchées par une accumulation de chaleur (Haller *et al.*, 1976 ; Dawson, 1980).

II.2.2. les perturbations

II.2.2.1. Définitions

Les **perturbations** (=disturbance) sont définies comme les mécanismes qui limitent la biomasse en causant sa destruction partielle ou totale (Grime, 1979). Pickett & White (1985) précisent qu'une perturbation est un événement relativement court dans le temps qui désorganise la structure de l'écosystème, de la communauté ou de la population, et modifie les ressources, la disponibilité du substrat ou l'environnement physique. Ainsi, les ressources du système pourront être utilisées soit par des organismes ayant survécu à la perturbation, soit par de nouveaux organismes arrivant dans la communauté (Van der Maarel, 1993). La

perturbation se caractérise par son apparition discontinue dans le temps (Blandin & Lamotte, 1985) et son caractère imprévisible (Resh *et al.*, 1988).

Nous avons donc distingué deux types de perturbations: les perturbations discontinues répondant à la définition stricte donnée ci-dessus tels que les crues, la gestion par arrachage ou fauche, et les perturbations continues et, de ce fait, prévisibles telles que l'herbivorie ou l'exposition aux vagues. Ces dernières ne peuvent être considérées comme des perturbations au sens strict mais elles peuvent occasionner, dans certains cas, une plasticité similaire à celle développée pour des perturbations *sensu* Grime (1979).

II.2.2.2. Sources de perturbations discontinues

- Les crues

Les crues consistent en une accélération plus ou moins brutale de la vitesse du courant de plusieurs fois la vitesse initiale. Elle est généralement associée à une hausse de la turbulence et de la turbidité des eaux. Ce phénomène a généralement pour conséquence l'arrachage total ou partiel des herbiers d'hydrophytes. La plasticité des hydrophytes vis-à-vis de cette perturbation sera plus largement développée dans la partie III.

- L'assec

Cette perturbation consiste à l'exondation à intervalle de temps réguliers ou irréguliers de communautés aquatiques. Elle conduit à sélectionner des espèces présentant la capacité de s'adapter à une sécheresse temporaire par le développement de formes terrestres. C'est le cas par exemple pour *R. peltatus* (Volder *et al.*, 1997).

- La gestion humaine par l'intermédiaire du faucardage

Le faucardage consiste à couper l'ensemble des tiges et des feuilles. Il est parfois accompagné de l'arrachage des parties souterraines.

II.2.2.3. Sources de perturbations continues

- L'herbivorie et les pathogènes

L'herbivorie et la présence de pathogènes peuvent avoir un fort impact sur la croissance et la reproduction des plantes aquatiques. La perte de biomasse occasionnée par l'herbivorie par les macroinvertébrés représente par exemple à 2 à 23% pour *Elodea canadensis* pendant une saison de végétation (Kornijow, 1996). Deux types d'impact peuvent être distingués (Elger, 2002) :

- les pertes dues à la consommation par les herbivores. Ces pertes affectent majoritairement la réduction de la surface photosynthétique de l'hydrophyte (Jacobsen & Sand-Jensen, 1992). Les graines, épis floraux peuvent également être consommés par les oiseaux aquatiques, les poissons ou encore les macroinvertébrés affectant ainsi la reproduction sexuée (Sculthorpe, 1967).
- les pertes dues à l'activité des herbivores. Ces pertes correspondent à la fragmentation des tiges ou à la formation de canaux fragilisant les organes (Soszka, 1975 ; Cronin *et al.*, 1998). Certains organismes comme les écrevisses ou les oiseaux aquatiques occasionnent des pertes particulièrement importantes de fragments non consommés (Lodge & Lorman, 1987 ; Lodge *et al.*, 1994).

Les pathogènes réduisent également la surface photosynthétique des hydrophytes. L'herbivorie peut favoriser le développement de pathogènes, pouvant conduire à la pourriture accélérée des tissus (Van der Velde *et al.*, 1982).

- L'exposition aux vagues

Souvent créée par le trafic de bateaux, la formation de vagues est un phénomène surtout observé en milieu stagnant sur de grandes étendues d'eau. Les vagues occasionnent la fragmentation et l'arrachage des végétaux (Vermaat & De Bruyne, 1993) et réduisent la survie des bourgeons axillaires et des jeunes plantules. Par ailleurs, elles ont un impact négatif sur la banque de graines qui peut être soit emmenée par le courant soit enfouie profondément dans le sédiment (Doyle, 2001).

Les vagues ont aussi des effets indirects tels que la mise en suspension des particules fines du sédiment, ce qui peut à la fois augmenter la turbidité et diminuer la teneur en éléments nutritifs du sédiment (Spence, 1982 ; Wilson & Keddy, 1985). Les adaptations des

plantes à une exposition aux vagues seront relativement similaires à celles observées pour la résistance aux crues (Kautsky, 1987 ; Brewer & Parker, 1990 ; Strand & Weisner, 2001).

Les grands traits de la plasticité des hydrophytes suite à ces perturbations seront développés dans la partie III. Seuls les mécanismes adaptatifs à l'action des herbivores et des pathogènes ne seront pas développés car ils induisent des processus complexes de défense des plantes.

II.2.3. la compétition

La compétition est définie comme la tendance naturelle des plantes voisines à prélever les mêmes ressources et à se développer dans le même espace (Grime, 1979). Un des paramètres permettant le mieux de caractériser la pression de compétition est la **densité**. Ainsi, la plasticité peut être induite par des variations de la densité chez de nombreuses espèces terrestres (Schmitt *et al.*, 1986 ; Weiner & Thomas, 1992 ; Thomas & Bazzaz, 1993) et aquatiques (Abernethy *et al.*, 1996 ; Van *et al.*, 1999 ; Barrat-Segretain & Elger, sous presse).

Les travaux réalisés jusqu'à maintenant sur l'impact de la compétition sur les hydrophytes ont étudié les variations d'allocation de biomasse en fonction de la compétition. Les variations de l'architecture ou de la physiologie des hydrophytes en fonction de la pression compétitive n'ont pas été détaillées. En milieu terrestre, les adaptations développées par les plantes soumises à une forte pression compétitive sont relativement similaires à celles observées chez les individus stressés par le manque de lumière. En particulier, Donohue *et al.* (2000) ont comparé la plasticité développée pour deux populations génétiquement semblables de *Impatiens capensis* dont l'une était située sous couvert forestier et l'autre en milieu ouvert mais soumise à une forte pression de compétition. Leurs résultats ont montré que les ajustements morphologiques étaient similaires pour les deux cas et répondaient à une limitation en lumière. La compétition induit ainsi majoritairement des adaptations à un stress en lumière.

La qualité spectrale de la lumière est cependant modifiée avec la densité du peuplement. En particulier, l'évolution du ratio R :FR (Red:Far Red ; rouge:Infra-rouge) est considérée comme un signal environnemental typique du phénomène de compétition. En effet, un plus faible ratio R :FR est observé au sein de peuplements denses où la pression de compétition est forte. Il est dû au fait que les plantes absorbent les longueurs d'onde constituant la PAR et réfléchissent la portion du spectre correspondant aux infrarouges. Ce ratio permet également d'évaluer la densité de la canopée dans le cas d'une réduction de

lumière par l'ombrage d'arbres. En réponse à de faibles ratios R :FR, les plantes tendent à accroître l'élongation de la tige principale tout en se ramifiant. Elles fleurissent également plus tôt. Cette adaptation constitue une stratégie d'évitement (« *shade avoidance response* ») qui permet aux végétaux de compléter leur cycle de vie et de se reproduire avant d'être ombragés par leurs compétiteurs (Pigliucci *et al.* 1996). Bien connu chez les espèces terrestres, l'impact du ratio R :FR sur la plasticité des hydrophytes n'a pas été étudiée jusqu'à maintenant.

II.3. Interactions entre les différents paramètres et conséquence en terme de plasticité

II.3.1. Notion de complexité des réponses aux changements des conditions environnementales

La plasticité phénotypique est induite par un signal environnemental. Cependant la transduction de ce signal pour aboutir à des adaptations tant physiologiques que morphologiques est un processus faisant intervenir de multiples intermédiaires et des interactions complexes entre les différents éléments de la plante.

Par exemple, la réponse plastique de la plante à une faible lumière et en particulier à un ratio R :FR faible est l'aboutissement d'une série de réactions mettant en jeu un récepteur spécifique à ce signal environnemental : les phytochromes. Les phytochromes possèdent deux formes différentes : Pr et Pfr dépendantes de la structure du pigment chromophore. La forme Pr absorbe les longueurs d'onde dans le rouge (620-670nm) et constitue la forme stable du phytochrome. La forme Pfr absorbe les longueurs d'onde dans l'Infra-Rouge (710-750nm) et constitue une forme instable et active qui initie les réponses physiologiques de la plante. L'absorption de lumière modifie légèrement sa structure, ce qui induit la mise en place d'une série d'actions visant à aboutir à un changement physiologique ou morphologique de la plante (Fig. 4). La synthèse de ces phytochromes fait appel à plusieurs gènes ainsi que la mise en place de procédures de régulation (Clack *et al.*, 1994). L'ensemble de cette procédure permet la mise en place d'une plasticité phénotypique très sophistiquée.

Cependant, étant donnée la complexité de chacune des adaptations de la plante aux variations de conditions environnementales, la réponse adaptative n'est pas toujours en adéquation avec les besoins de la plante ni répartie sur l'ensemble des organes concernés.

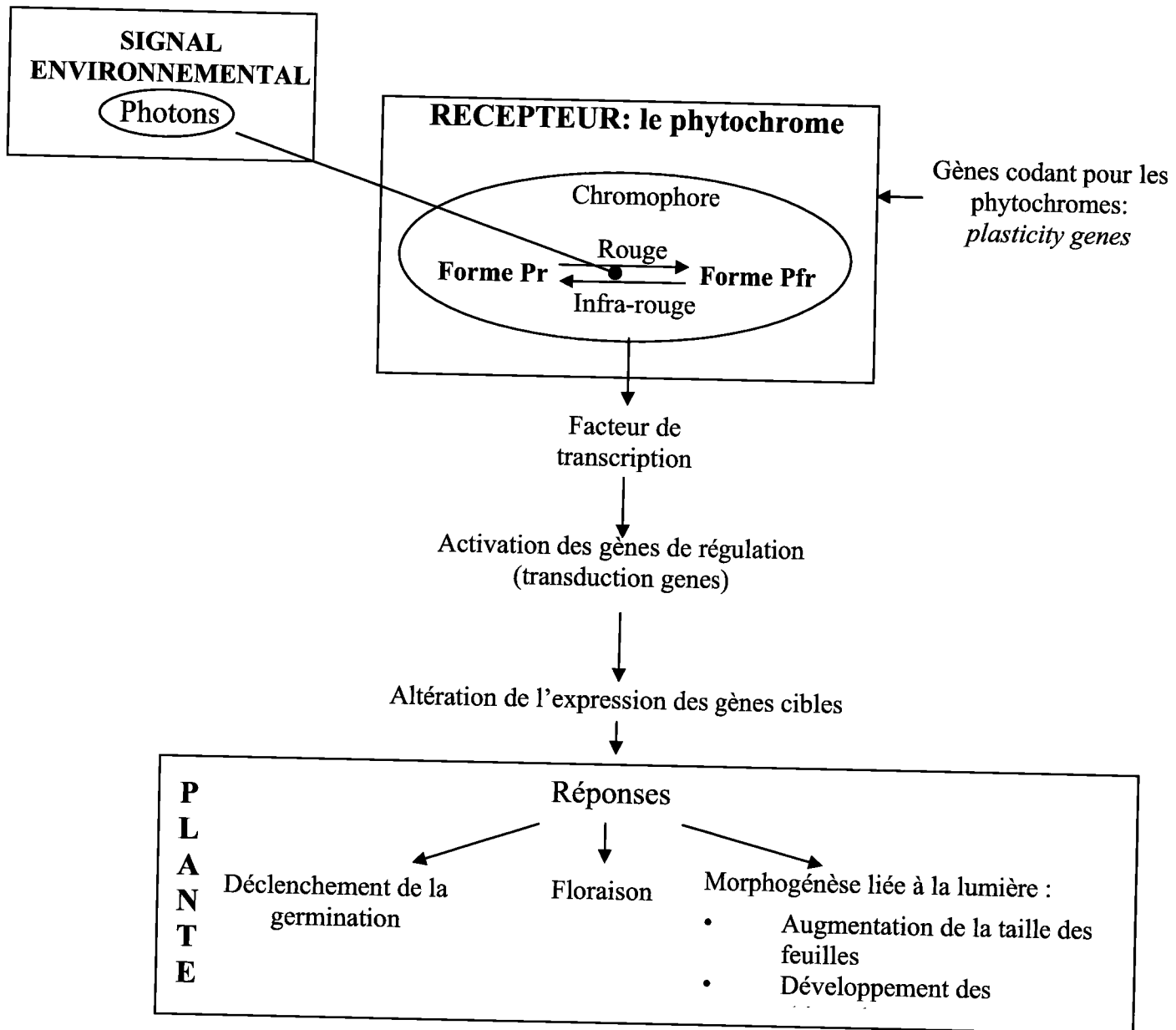


Figure 4. – Mécanisme d'induction de la plasticité en réponse à une lumière dont la qualité spectrale est dégradée. (C. Garbey)

II.3.2. Notions d'intégration et d'interactions

Le plus souvent, la plante est soumise à une combinaison de différentes variations de paramètres environnementaux qui peut impliquer des réponses adaptatives parfois contradictoires (Barko & Smart, 1981). Ainsi, la phénoplasticité intègre l'ensemble de ces réponses afin de déterminer le phénotype spécifique de cette combinaison (Donohue *et al.*, 2000). Souvent, cette intégration n'est pas additive car la plupart des paramètres environnementaux interagissant ensemble : par exemple, les variations de température et de

lumière seront corrélées (Barko & Smart, 1982), ainsi que la quantité de nutriments présents dans la colonne d'eau et la turbidité (Westlake, 1973).

II.3.3. Notion de compensation

Enfin, dans certains cas, l'abondance d'une ressource permet à la plante de compenser le manque d'une autre ressource ou la perte de biomasse par une perturbation. Par exemple, lorsqu'une forte quantité de nutriments est présente, certaines plantes peuvent compenser la perte de tissus due à l'herbivorie, par des variations physiologiques et morphologiques (Wallace & Mako, 1993). Claridge & Franklin (2002) montrent que l'espèce exotique terrestre *Microstegium vimineum* utilise les nutriments du sol présents en quantité abondante pour compenser un stress de lumière. Ainsi le phénomène de compensation peut influencer la plasticité qui en résulte.

III. Les patrons de plasticité adaptative

III.1. La théorie d'allocation optimale des ressources

La théorie d'allocation des ressources (« *optimal partitioning theory* ») repose sur le principe de base que les organismes sont limités de manière ultime par les ressources. Elle considère ainsi que des compromis (*trade-off*) sont nécessaires entre l'énergie allouée à la croissance, au fonctionnement du métabolisme basal (maintenance) ou encore à la reproduction (Gadgil & Bossert, 1970). Les allocations d'énergie se font de manière hiérarchique entre la croissance végétative et la reproduction, puis secondairement entre les reproductions sexuée et asexuée (White, 1979 ; Worley *et al.*, 2003). Afin de survivre et de se développer, une plante doit pouvoir assurer une croissance locale mais aussi se reproduire pour assurer la pérennité de la population et coloniser de nouveaux habitats. La reproduction sexuée est en particulier très importante car elle permet la conservation du patrimoine génétique.

Selon les conditions environnementales, les allocations d'énergie au sein d'une espèce vont différer entre la croissance végétative et la reproduction. Par exemple, dans des milieux temporaires, la survie des espèces colonisant chaque année ces habitats va dépendre d'une forte reproduction. Ces plantes vont donc essayer de maximiser leurs possibilités de se

reproduire. Au contraire, dans un habitat plus stable, un cycle pérenne et une forte croissance végétative seront favorisés (Harper, 1977). Ainsi la quantité d'énergie destinée à la reproduction ou « effort de reproduction » (Roff, 1992) va présenter de fortes variabilités selon les conditions du milieu.

Les ressources allouées à la croissance végétative seront préférentiellement dirigées vers les organes responsables du prélèvement de la ressource la plus limitante pour la croissance. Plusieurs auteurs ont élaboré des modèles prédictifs de ces schémas d'allocation de ressource en fonction des conditions environnementales. L'un d'eux, Tilman (1987, 1988), considère que la quantité de lumière disponible est négativement corrélée à la quantité de nutriments. Ainsi, le modèle mécanistique qu'il a construit prédit, pour chaque combinaison lumière/nutriments, de quelle manière les ressources prélevées devraient être allouées aux différentes structures fonctionnelles de la plante pour une compétitivité optimale. Dans les milieux fertiles et non perturbés, la plupart des ressources devrait être attribuée aux tiges et feuilles (organes photosynthétiques) et seulement une petite partie aux organes spécialisés dans l'absorption des ressources minérales. Dans des milieux pauvres en nutriments ou intensément perturbés, un schéma inverse aurait lieu, les organes d'absorption étant privilégiés aux dépens des organes photosynthétiques.

Le même principe d'allocation d'énergie peut se retrouver à l'échelle de la plante en terme d'allocation de biomasse, mais encore à l'échelle de mécanismes physiologiques ou de composants cellulaires.

III.2. Traits biologiques mis en jeu dans le processus de plasticité

Les ajustements d'une plante à des facteurs limitants (lumière, nutriments) ou à des perturbations peuvent passer par un répertoire assez vaste de réponses plastiques au niveau cellulaire, physiologique, morphologique ou encore phénologiques (Dudley, 1996 ; Humphrey & Pyke, 1998). La phénoplasticité peut se mesurer à différents niveaux :

III.2.1. Plasticité des traits fonctionnels (*functional plasticity*)

Cette plasticité est celle qui est la plus souvent étudiée (Sultan, 2000). Elle consiste à étudier les variations des traits permettant à l'individu de maintenir ses grandes fonctions. Ces grandes fonctions consistent par exemple en l'absorption de lumière, au prélèvement de nutriments ou à l'absorption de gaz permettant la photosynthèse et la respiration. Il s'agira par

exemple de modifications morphologiques comme des variations de forme de croissance. *Hydrilla verticillata* ainsi que les hydrophytes appelés « *canopee-formers* » adoptent une forme de croissance leur permettant de placer les organes photosynthétiques au plus près de la surface pour maximiser le prélèvement de la lumière (Titus & Adams, 1979 ; Barko & Smart, 1981 ; Madsen *et al.*, 1991 ; Maberly, 1993). Le ratio de biomasse entre partie racinaire et partie aérienne traduit ces changements d'allocation de ressources au sein des différents organes de la plante. Des modifications physiologiques auront également lieu. Enfin, certaines espèces telles que les espèces des genres *Ceratophyllum*, *Utricularia* et *Wolffiella* et l'espèce *Lemna trisulca* sont susceptibles d'un déplacement actif dans le sens vertical en fonction des modifications de leur activité physiologique. Elles montent vers la surface de l'eau quand la photosynthèse est intense, améliorant ainsi la capture de la lumière et descendent vers le fond quand la photosynthèse diminue le soir. Cela est dû aux variations de stockage de l'O₂ produit dans les aérénchymes de la plante (Raynal-Roques, 1994).

Une synthèse bibliographique plus détaillée des adaptations phénoplastiques vis à vis de la lumière, des nutriments et des perturbations sera développée dans la partie III.

III.2.2. Plasticité développementale (*developmental plasticity*)

La plasticité développementale agit sur la mise en place des éléments cellulaires pendant le développement ontogénique. Par exemple, la vascularisation des feuilles, les surfaces de sclérenchyme ou encore la structure des nodules racinaires des légumineuses peuvent varier de manière adaptative selon les conditions environnementales (Dubé & Morisset, 1996 ; Fernandez-Lopez *et al.*, 1998). La plasticité développementale peut être limitée ou non aux stades jeunes de la plante (Pigliucci & Schlichting, 1995 ; Gedroc *et al.*, 1996 ; Bell & Sultan, 1999). L'initiation des différentes phases même de l'ontogenèse peut également être plastique en fonction des conditions environnementales (cf partie I.2). Un retard ou une accélération du développement ontogénique peuvent favoriser l'efficacité de la plasticité fonctionnelle de la plante (Bell & Sultan, 1999).

III.2.3. Plasticité des traits d'histoire de vie (*life-history plasticity*)

Cette plasticité concerne les stratégies démographiques de la plante. L'expression du sexe, le système de reproduction ou l'allocation de ressource à la reproduction sont autant de facteurs qui peuvent varier en fonction des conditions environnementales. Par exemple, les

proportions de fleurs staminées ou hermaphrodites chez l'espèce monoïque *Solanum* dépendent des ressources disponibles (Diggle, 1994). La production de tubers pour *P. pectinatus* sera dépendante de la photopériode et de la concentration en nutriments dans le sédiment (Van Dijk & Van Vierssen, 1991 ; Van Dijk & Janse, 1993). Une réponse phénoplastique peut également mettre en jeu des modifications au niveau de la taille de ces propagules ou encore la fertilité des graines.

III.2.4. Plasticité inter-générationnelle (*cross-generational plasticity*)

Ce type de plasticité est peu connu et commence seulement à être étudié chez les plantes terrestres. Les plantes répondent à leur environnement non seulement en ajustant leur propre phénotype mais aussi en modifiant celui de leur descendance. Cette modification se fait par l'intermédiaire de changements dans la quantité et la qualité d'approvisionnement des graines et dans la structure et la biochimie des téguments des graines et des péricarpes (Mazer & Gorchoy, 1996 ; Sultan, 1996 ; Lacey *et al.*, 1997 ; Thiede, 1998). Par exemple, les plantules issues de parents ayant été privés de nutriments auront proportionnellement une biomasse racinaire plus importante que les plantules issues de parents dont la croissance s'est effectuée dans un milieu riche en nutriments (Wulf & Bazzaz, 1992). De la même façon, les plantules issues de plantes ayant subi un stress de lumière réduisent leur extension racinaire par rapport à la croissance des tiges même dans un milieu éclairé (Sultan, 1996). Les adaptations transmises à la future plantule peuvent lui permettre de maintenir certains aspects fonctionnels critiques malgré la réduction de sa biomasse initiale occasionnée le plus souvent par le stress des parents (Sultan, 2000). Seulement récemment, ce type de plasticité a été considéré comme adaptative, permettant d'augmenter la valeur sélective des plantules (Lacey, 1991 ; Schmitt *et al.*, 1992). Ce type d'étude n'a pas encore été mis en place en milieu aquatique.

III.3. Patterns de réponses des hydrophytes vis-à-vis des ressources nutriments, lumière et perturbations

Nous ne développerons pas les adaptations anatomiques de la plante. La gamme de réponses adaptatives des hydrophytes vis-à-vis des nutriments, de la lumière et des perturbations a été récapitulée dans un tableau synthétique (Tab. 1).

Un milieu sera considéré comme pauvre en ressources si cette ressource est limitante. Un milieu sera considéré comme riche en ressources si cette ressource constitue des

conditions optimales de croissance pour la plante. Ainsi, les notions de pauvre ou riche en ressources seront relatives et dépendront de l'espèce considérée. Le dépassement de la quantité de ressources optimale pour la croissance peut entraîner dans certains cas une réduction de la croissance et même avoir des effets toxiques sur son développement (Westlake, 1973 ; Carr *et al.*, 1997). Dans ce cas, d'autres adaptations peuvent se mettre en place, cherchant non plus à maximiser le prélèvement des ressources mais à limiter son impact sur le développement de la plante. Ces adaptations existent chez certains hydrophytes pour des intensités lumineuses trop fortes (Lumpkin & Plucknett, 1980 ; Barko & Smart, 1981) ou des concentrations trop élevées en certains nutriments (Rolland *et al.*, 1996). Elles ne seront cependant pas détaillées dans ce chapitre.

Par ailleurs, selon la ressource étudiée, seuls les traits liés au prélèvement ou à l'utilisation de cette ressource ou alors un trait connu pour être relié à ce trait ont été choisis pour estimer la plasticité des hydrophytes vis-à-vis de cette ressource (Schlichting, 1989). De la même façon, seuls les traits dont la plasticité contribue à augmenter la valeur sélective de l'espèce dans un milieu perturbé ont été pris en compte.

Tableau 1. - Variations plastiques des traits fonctionnels, développementaux, d'histoire de vie et intergénérationnels en fonctions de trois gradients : milieu éclairés à peu éclairés, milieu riche en nutriments à pauvre en nutriments et milieux stables à perturbés.

La notation (terr) indique que la plasticité a été observée chez une espèce terrestre et non aquatique
 (*) : la forme de la flèche indique s'il s'agit d'un accroissement ou d'une diminution. Par exemple, pour le trait « activité photosynthétique maximale », la flèche montante indique qu'en milieu peu éclairé, la plante tend à avoir une activité photosynthétique maximale plus faible qu'en milieu bien éclairé. Ainsi, elle diminue son activité photosynthétique maximale face à un stress en lumière.

	Réduction de la disponibilité en lumière	Réduction de la disponibilité en nutriments	Gradient croissant de perturbation
Traits fonctionnels			
<i>Traits physiologiques</i>			
Activité photosynthétique maximale	↘ (*)		
Concentration en chlorophylle a dans les feuilles	↗		
Efficacité de prélèvement de la photosynthèse en fonction de la lumière	↗		
Concentration de nutriments dans les tissus		↘	
Capacité maximale de prélèvement de nutriments		↘ (terr)	
Besoin en nutriments		↘ (terr)	
Efficacité d'utilisation des nutriments		↗ (terr)	
Activité respiratoire maximale	↘		
<i>Traits morphologiques</i>			
Surface foliaire (SLA)	↗	↘	
Longueur des feuilles	↗		↗
Densité des tiges	↘		↘
Longueur des entre-nœuds	↗		
Biomasse racinaire sur partie aérienne	↘	↗	↗
Longueur de la plante	↗		↗
Nombre de ramifications	↘		↘
Longueur des ramifications	↗ ou ↘		↗
Nombre d'entre-nœuds partie sup. : partie inf. de la tige	↗		
Architecture de la plante (« diffuse » mis pour caractériser une répartition homogène de la plante dans la colonne d'eau par opposition à la	diffuse en milieu éclairé, formation d'une canopée en	<i>formation d'une canopée en milieu riche en nutriments, diffuse en milieu pauvre</i>	diffuse en milieu stable, compacte en milieu perturbé

concentration de la majeure partie de la biomasse dans la canopée)	milieu peu éclairé		
Morphologie du système racinaire		Racines plus longues et plus fines en milieux pauvres en nutriments	
Traits développementaux			
Initiation de la production des tubers		Plus précoce en milieu pauvre en nutriments	Plus précoce en milieu perturbé
Initiation de la floraison	Plus précoce en milieu peu éclairé		Plus précoce en milieu perturbé
Traits d'histoire de vie			
Taux de croissance relatif			
Nombre de fleurs	↘ (terr)		
Longueur des stolons	↗ (terr)	↗ (terr)	↗
Distance entre les rejets des rhizomes	↗ (terr)		
Durée de vie des feuilles	↗ (terr)		
Ratio RA :RS	↗ (terr)	↗ (terr)	
Allocation de ressources à la croissance par rapport à la reproduction	↗ (terr)	↗ (terr)	↗
Production de tubers	↗	↘	
Traits intergénérationnels			
Epaisseur du péricarpe	↘ (terr)	↗ (terr)	
Date d'émergence de plantules	Précoce en milieu peu éclairé (terr)		
Taille des graines	↗ (terr)		
Nombre de graines	↘ (terr)	↘ (terr)	↘ (terr)
Taille des tubers			

Synthétisé d'après les références suivantes:

Abernethy *et al.*, 1996 ; Ashton, 1977 ; Ashton & Mitchell, 1989 ; Baker, 1972 ; Barko & Smart, 1980, 1981 ; Barko *et al.*, 1988 ; Barko *et al.*, 1982 ; Barrat-Segretain, 2001b ; Bates & Lynch, 1996 ; Best *et al.*, 1996 ; Blanch *et al.*, 1998 ; Brewer & Parker, 1990 ; Cenzato & Ganf, 2001 ; Chambers, 1987 ; Claridge & Frankling, 2002 ; Doyle, 2001 ; Greulich & Bornette, 1999 ; Haraguchi, 1993 ; Hootsmans *et al.*, 1995 ; Idestam-Almquist & Kautsky, 1995 ; Jupp & Spence, 1977 ; Kautsky, 1987 ; Lorenzen *et al.*, 2001 ; Maberly, 1993 ; Madsen *et al.*, 1991 ; Madsen & Cerdergreen, 2002 ; Pieterse *et al.*, 1984 ; Pilon & Santamaria, 2002 ; Rejmankova, 1992 ; Robach *et al.*, 1996 ; Rogers & Breen, 1980 ; Rolland *et al.*, 1996 ; Salisbury, 1942 ; Simpson, 1988 ; Smith, 1982 ; Slade & Hutchings, 1987 ; Spence & Chrystal, 1970 ; Spencer & Ksander, 1995 ; Strand & Weisner, 2001 ; Sultan, 1996, 2000 ; Systma & Anderson, 1993 ; Thakore *et al.*, 1997 ; Thomas & Bazzaz, 1993 ; Titus & Adams, 1979 ; Van *et al.*, 1999 ; Van Dijk & Janse, 1993 ; Van Dijk & Van Vierssen, 1991 ; Van Kleunen *et al.*, 2000 ; Wehr & Whitton, 1986 ; Werner & Platt, 1976 ; Westoby *et al.*, 2000 ; Williams *et al.*, 1989.

Cette synthèse, effectuée à partir de plus de 70 références, a mis en évidence certaines caractéristiques de la littérature traitant de la phénoplasticité chez les hydrophytes :

- (i) La plasticité des hydrophytes a été étudiée de manière intensive chez certaines espèces telles que *Potamogeton pectinatus*, *Myriophyllum spicatum* ou encore chez les espèces invasives *E. canadensis*, *H. verticillata*. Ces espèces, fortement proliférantes et causant d'importantes nuisances, font l'objet de nombreux travaux de recherche. Par conséquent, il en résulte que l'essentiel des études sur la plasticité s'est concentré sur ces quelques hydrophytes « phares », ce qui limite la généralisation des patterns observés.
- (ii) Une grande partie des études de plasticité se cantonne à l'étude d'un paramètre sur la morphologie d'une espèce. Ces études sont généralement relativement courtes dans le temps et ne prennent ainsi pas en compte la phénologie des espèces testées. Enfin, l'évaluation de la plasticité pour un hydrophyte donné n'a pas été réalisée pour chaque type de stress ou de perturbation.
- (iii) Parmi les différents types de plasticité, la plasticité développementale et intergénérationnelle n'ont quasiment pas été étudiées pour les hydrophytes. Par ailleurs, les aspects physiologiques et anatomiques sont peu souvent développés. Nous avons donc du faire appel aux réponses plastiques observées chez les plantes terrestres pour compléter les patterns observés.

IV. Articulation de la thèse

Cette thèse vise à étudier la plasticité d'un hydrophyte, *Ranunculus peltatus* vis-à-vis de différents paramètres environnementaux et des perturbations. Pour se faire, des expériences réalisées en milieu naturel ainsi que des expériences semi-contrôlées et contrôlées ont été effectuées afin de tester le rôle de certains de ces paramètres. Enfin, l'utilisation d'une approche de modélisation a permis de tester virtuellement la plasticité d'une plante par rapport aux changements de conditions environnementales.

IV.1. Postulats de travail choisis

Afin de pouvoir étudier le processus complexe de la plasticité, nous avons émis différentes hypothèses de travail que nous discuterons par la suite. Nous avons supposé que:

- (i) : : *Le potentiel de plasticité est similaire entre les différents géotypes de *R. peltatus* en Lorraine.*
- (ii) : *La saison de végétation constitue la période la plus appropriée pour étudier la plasticité d'un hydrophyte tel que *R. peltatus*.*
- (iii) : *Les paramètres environnementaux testés occasionnent des adaptations indépendantes chez *R. peltatus*.*
- (iv) : *Les approches utilisées (in situ, en laboratoire, semi-contrôlées, modélisation) pour étudier la plasticité de *R. peltatus* en fonction des ressources (nutriments et lumière) et des perturbations sont complémentaires et leurs résultats comparables.*

IV.2. Objectifs et plan du travail

L'étude de la plasticité de *R. peltatus* a nécessité une étude préalable de la communauté végétale à laquelle elle appartient et en particulier une analyse approfondie de l'écologie, la répartition et la dynamique de cette espèce (partie I). Ces premiers travaux ont permis d'élaborer les différents protocoles expérimentaux visant à étudier la plasticité de *R. peltatus*. Les résultats de ces études sont regroupés en trois parties (partie II, III et IV).

1. La partie modèle d'étude englobe une présentation générale de *R. peltatus* et deux études mises en place afin de préciser son écologie et sa dynamique. La première étude s'est placée au niveau des communautés à *R. peltatus* (article 1) tandis que la deuxième analyse la dynamique de colonisation de *R. peltatus* sur 10 ans au sein de la zone atelier des Vosges du Nord à partir de données antérieures (Muller, 1990 ; Jager *et al.*, 2000) (article 2). Nous avons cherché en particulier à :
 - (i) : préciser l'écologie de *R. peltatus* par comparaison aux autres Renoncules aquatiques
 - (ii) : préciser les relations entre cette espèce et les autres espèces de la communauté végétale

- (iii) : identifier les paramètres environnementaux clés semblant influencer sur la croissance de *R. peltatus*
2. La deuxième partie vise à mettre en évidence la gamme de variations morphologiques et reproductives de *R. peltatus* dans ses conditions naturelles de développement. Les traits fonctionnels morphologiques ainsi que la plasticité des traits d’histoire de vie ont été plus particulièrement étudiés (article 3). Nous avons cherché à :
- (i) : identifier le cycle phénologique de *R. peltatus*
 - (ii) : étudier les différents patterns de plasticité dans des sites correspondant aux trois grands pôles du modèle de stratégie des plantes de Grime (milieu perturbés, milieux stressants peu perturbés, milieux peu perturbés et peu stressants)
3. La troisième partie cherche à étudier quels facteurs environnementaux influent sur les variations plastiques mises en évidence. L’impact des variations de paramètres physiques, chimiques et des perturbations sur la plasticité de *R. peltatus* ont été testés expérimentalement. Trois paramètres environnementaux ont été sélectionnés: la lumière associée aux variables secondaires: profondeur d’eau et ombrage (article 4 & compléments), la quantité de phosphore et d’ammonium (articles 5 & 6) et la perturbation par l’intermédiaire de l’arrachage tant manuel (article 7) que par la vitesse de courant (article 4 & compléments). Nous avons cherché plus particulièrement à identifier:
- (i) : quel(s) facteur(s) déclenche(nt) une plasticité adaptative ?
 - (ii) : quels traits biologiques sont plastiques chez *R. peltatus* ?
4. Enfin, la quatrième partie présente les premiers résultats obtenus dans le cadre du développement d’un modèle dynamique de la croissance de *R. peltatus*. Sa mise en place s’est inscrite dans une réflexion globale sur la problématique de la validation de modèles. Dans le cadre de cette thèse, la simulation d’une plasticité physiologique a été réalisée. Cette approche avait plus particulièrement pour but:
- (i) : d’identifier les contraintes environnementales majeures du développement de *R. peltatus*
 - (ii) : d’analyser les constantes physiologiques déterminant sa croissance
 - (iii) : d’évaluer les coûts et bénéfices liés à des adaptations physiologiques de la photosynthèse

L'ensemble de ces études a permis d'étudier la plasticité de *R. peltatus* en relation avec son cycle de vie. La majorité de ces expériences a été réalisée sur les populations de *R. peltatus* de des cours d'eau du massif vosgien.

Certains articles, composant le corps de ce manuscrit, sont présentés tels qu'ils ont été publiés ou soumis. Dans le cadre de ce manuscrit, certains ont été complétés par des figures insérées à la fin de l'article auquel elles se rapportent. Afin d'être reliée au texte, chaque figure fait référence dans sa légende à la page qui la concerne.

Présentation de la zone d'étude

Présentation de la zone d'étude

I. Présentation générale

I.1. Les grands ensembles lorrains (source: Conseil Régional de Lorraine)

La Lorraine correspond à l'extrémité Est du bassin parisien. Ses reliefs ont été modelés par les dépôts successifs de couches sédimentaires dures et souples à l'époque secondaire puis par les changements climatiques et les mouvements tectoniques du quaternaire. Trois grands ensembles peuvent être distingués:

- Le pays des côtes où coulent la Moselle et la Meuse. Il est formé par des couches sédimentaires successivement dures (calcaire et grès) et souples (argiles et marne). Les côtes du Barrois et de Meuse sont principalement constituées de marne et les côtes de Moselle de grès.
- Le plateau lorrain, calcaire s'étend des côtes de Moselle jusqu'au versant occidental des Vosges.
- Le Massif vosgien, au socle cristallin et à l'enveloppe gréseuse est une chaîne hercynienne de montagnes fortement érodées. On distingue les Vosges cristallines ou Hautes Vosges situées au sud et les Vosges gréseuses ou Basses Vosges au nord et à l'ouest. La Moselle prend sa source au niveau des Hautes Vosges tandis que la Moder prend sa source dans les Basses Vosges. Le bassin versant de la Moder s'étend à la fois en Lorraine et au Nord de l'Alsace.

La Lorraine est une région essentiellement agricole (50% de l'occupation des sols) et forestière (36%). Assez densément peuplée (99hab/km²), elle concentre la majeure partie de sa population le long de l'axe mosellan (Epinal-Nancy-Metz) et autour des grandes villes.

I.2. Caractéristiques climatiques

Le climat lorrain est océanique, soumis à une influence continentale. La pluviosité de la région lorraine est sensiblement égale à la pluviosité moyenne de la France. Les précipitations moyennes sont néanmoins très liées au relief. Elles varient de 700mm/an sur la Woivre à plus de 2000mm/an dans le bassin amont de la Moselle. Les valeurs moyennes sont de 800mm/an sur la Lorraine centrale, de 1000mm/an sur les Hauts de Meuse et de 1400mm/an en moyenne sur les Vosges. Les précipitations concourent pour moitié à l'écoulement superficiel et à la

recharge des nappes. L'autre moitié est reprise par évaporation directe dans l'atmosphère et par transpiration des végétaux. Les amplitudes thermiques sont importantes. Par exemple, la température moyenne est de 18,3°C en juillet et de 0°C en janvier à Nancy. De plus, un net réchauffement s'observe depuis une dizaine d'années entraînant une réduction marquée du nombre de jours de gel annuel.

1.3. Le réseau hydrographique

La Meuse et la Moselle sont les deux plus importants cours d'eau de l'Est de la France à l'exception du Rhin. Ils appartiennent à deux grands bassins versants: celui de la Meuse et celui du Rhin. Nos travaux ont été réalisés sur des cours d'eau appartenant à ces deux bassins versants. Certaines études ont cependant été réalisées sur des cours d'eau du bassin versant de la Moder, appartenant également au bassin versant du Rhin (Fig. 1). Ces trois cours d'eau sont présentés ci-dessous:

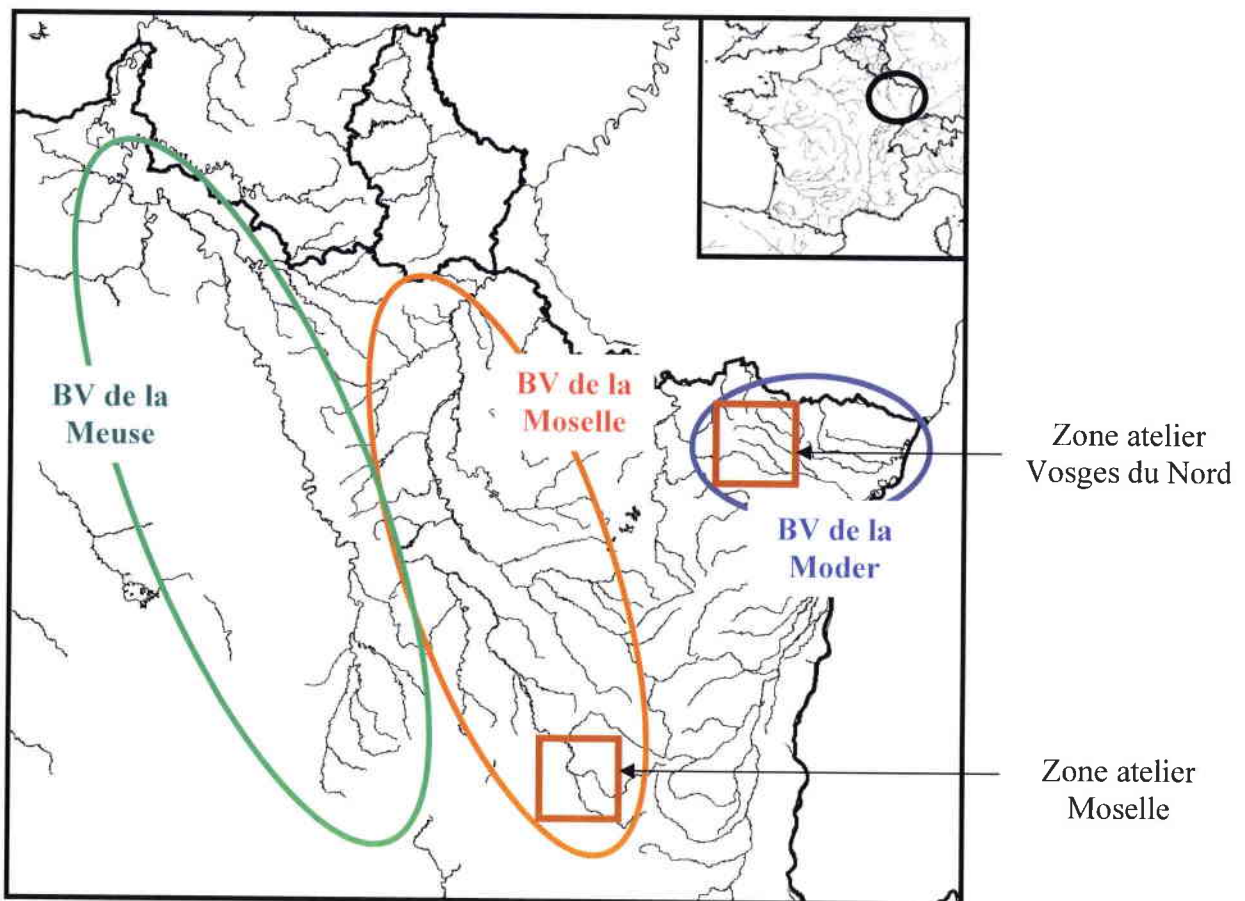


Figure 1. – Présentation des trois bassins versants, Meuse, Moselle et Moder et des zones atelier sélectionnées

- La Moselle prend sa source dans les Vosges au Col de Bussang (683m). Après avoir traversé le NE de la France (293 km), le Luxembourg et l'Allemagne (42 km), elle rejoint le Rhin à Coblenze après un parcours total de 535 km.
- La Meuse prend sa source à une altitude de 409 m à Pouilly en Bassigny (plateau de Langres) et traverse la France (490 km), la Belgique (170 km) et les Pays-Bas (290 km) pour se déverser dans le Haringvliet.
- Enfin, la Moder prend sa source à Zittersheim (320m). De longueur beaucoup plus modeste (90km), elle se jette dans le Rhin à l'aval du barrage d'Ifferzheim.

Les zones étudiées se confinent à leur partie amont, jusqu'à la confluence avec la Chiers pour la Meuse (substrat calcaire), à la confluence avec la Meurthe pour la Moselle (substrat granitique puis marneux) et à la zone gréseuse des têtes de bassin pour la Moder (substrat gréseux). En particulier, la majeure partie de nos travaux s'est déroulée au sein de deux zones ateliers situées sur la Moselle amont au niveau de sa confluence avec la Mosellotte et sur les cours d'eau du bassin de la Haute-Moder (Fig.1).

II. La zone atelier des Vosges du Nord

Caractérisée par une altitude moyenne de 350m (maximum 580m), les Vosges du Nord (ou Basses Vosges) comportent un réseau hydrographique très ramifié formant un chevelu très dense, développé le long de vallées étroites. Plus de 84% de la surface est représentée par la forêt, dominée par le Pin sylvestre. De larges surfaces, anciennement agricoles, sont laissées en friches suite à la forte déprise agricole des années 1950.

Les populations de *R. peltatus* sont relativement abondantes et localisées sur cinq cours d'eau principaux: la Sauer, la Moder, la Zinsel du Nord, le Falkensteinbach, le Schwartzbach et son affluent le Neudorfelbach (Fig. 2). La présence de *R. fluitans* a été récemment découverte en 2001 sur la Moder.

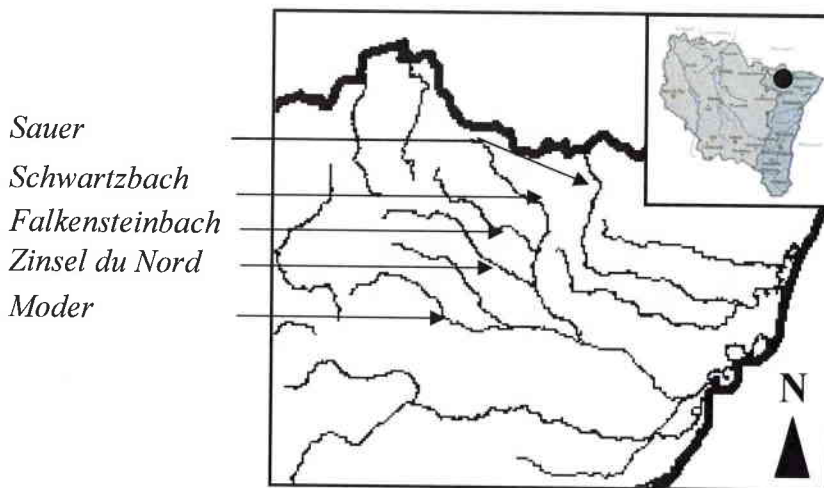


Figure 2. – Localisation des cours d'eau de la zone atelier Vosges du Nord

Prenant leur source à une altitude comprise entre 250 et 350m, ces cours d'eau sont de petite taille (3 à 6 m de large) et caractérisés pour la plupart par un substrat sableux. La Sauer s'écoule sur un substrat constitué de graviers. Les coupes à blancs des forêts et l'érosion naturelle ont contribué de manière importante à l'ensablement des cours d'eau (Thiebaut-Goerge & Lonjaret, 2001). Les sites étudiés sont généralement peu profonds (<50cm) et sont caractérisés par un courant moyennement rapide à rapide (0.2 à 0.8m/s). Le régime hydraulique de ces petits cours d'eau est relativement stable. Les hautes eaux se situent à la fin de l'hiver et les basses eaux en été (Fig. 3).

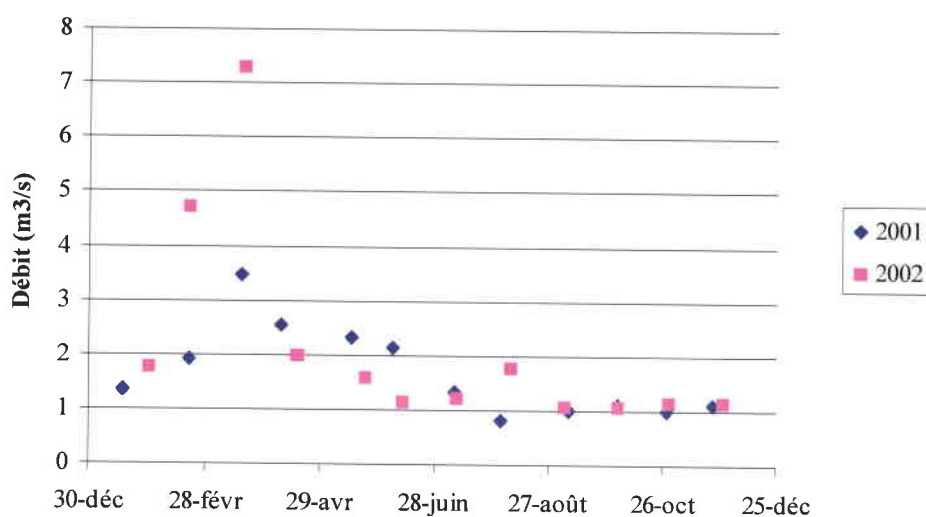


Figure 3. – Variations du débit à la station de mesure Moder (Menchoffen) pour les années 2001 et 2002
(Source : banque de l'eau)

La température de l'eau atteint un minimum de 4°C en hiver et un maximum de 16°C en été (Fig. 4) avec toutefois de fortes variations pendant la journée. Les cours d'eau étudiés présentent une faible minéralisation et un pH acide à neutre. Ils couvrent de plus un large gradient trophique, présentant des sites très oligotrophes jusqu'à des sites eutrophes (Thiébaud & Muller, 1999).

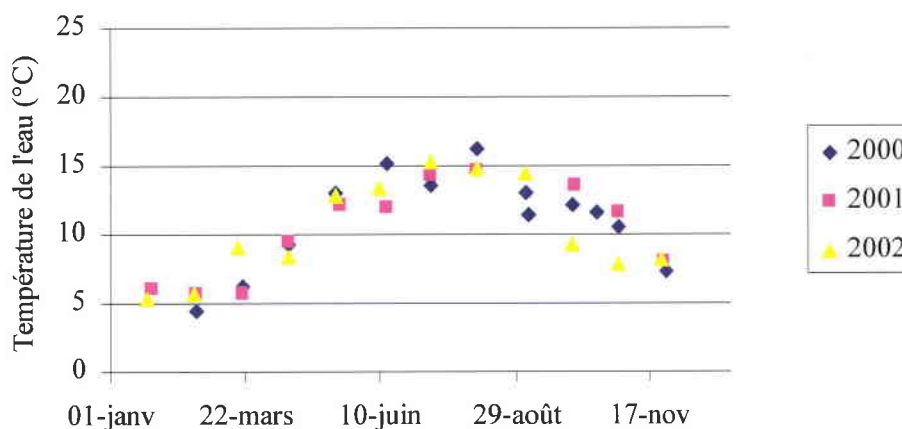


Figure 4. – Variations de la température de l'eau à la station de mesure Moder (Menchoffen) pour les années 2000, 2001 et 2002 (Source : banque de l'eau)

Le réseau hydrographique de la Haute-Moder présente un fort intérêt écologique. Relativement préservé, il est localisé sur le territoire du parc Naturel Régional des Vosges du Nord, classé également Réserve de Biosphère par le comité MAB de l'UNESCO en 1989. L'ensemble du lit majeur des cours d'eau étudiés (2013 ha) a également été proposé au réseau Natura 2000. Il comprend plusieurs habitats listés dans la directive Habitat (92/43) dont l'habitat des « rivières des étages planitiaire à montagnard avec végétation du *Ranunculion fluitantis* et du *Callitriche-Batrachion* » (n°3260). Les cours d'eau des Vosges du Nord abrite une forte diversité biologique. Certaines plantes à fort intérêt patrimonial y sont répertoriées. Il s'agit des hydrophytes *Potamogeton alpinus*, *P. polygonifolius*, *P. variifolius*; *Myriophyllum alterniflorum* et *Oenanthe fluviatilis* (Muller, 1990, 1995 ; Thiébaud, 1997). Par ailleurs, ces milieux particuliers comportent également une faune remarquable qui leur est inféodé. C'est le cas par exemple de poissons (*Lampetra planeri*, *Cottus gobio*), de crustacés (*Astacus astacus*), d'insectes (*Ophiogomphus cecilia*, *Coenagrion mercuriale*, *Cordulegaster boltonii*, *Calopterys virgo*, *C. splendens*, *Orthetrum coerulescens*) et d'oiseaux (*Cinclus cinclus*) (Jacquemin & Boudot, 1991 ; Collas, 1995 ; Muller Y., 1995 ; Jager *et al.*, 2000).

III. La zone atelier de la Moselle

L'ensemble des études sur cette zone s'est déroulé sur le bassin versant en amont d'Epinal (1215km²) (Fig. 5). Cette zone d'étude est drainée essentiellement par la Moselle et son affluent la Moselotte. Leur confluence se situe au niveau de Remiremont. Elle présente une occupation des sols variables, majoritairement agricole.

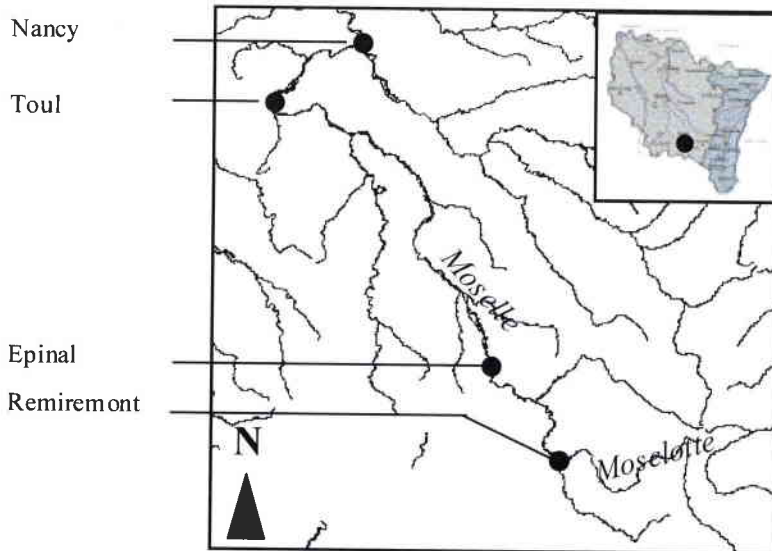


Figure 5. – Localisation des cours d'eau étudiés dans la zone atelier Moselle

Les sites étudiés sont relativement larges (>15m), de profondeur moyenne à importante (0.40-1m). Situés le plus souvent près de radiers ou d'îles, ils comportent des populations de *R. peltatus* souvent bien développées. La présence de *R. penicillatus* est suspectée en mélange avec *R. peltatus* (Grasmuck, 1995 ; Garbey, 2000). Une attention soutenue a donc été portée à l'identification de chaque pied de *R. peltatus* prélevé en fonction des critères taxonomiques développés dans la partie III.

Le régime de la Moselle est de type océanique, pluvio-évaporal en rapport avec la disponibilité en eau. Les hautes eaux sont situées en hiver et durent six mois, de novembre à avril, avec un maximum en décembre à Epinal (61,5 m³/s). Les basses eaux sont situées en été et durent également six mois, de mai à octobre, avec un minimum en août (14 m³/s à Epinal). La variabilité interannuelle expliquée par les précipitations est élevée et se double par des contrastes mensuels encore plus forts (Fig. 6).

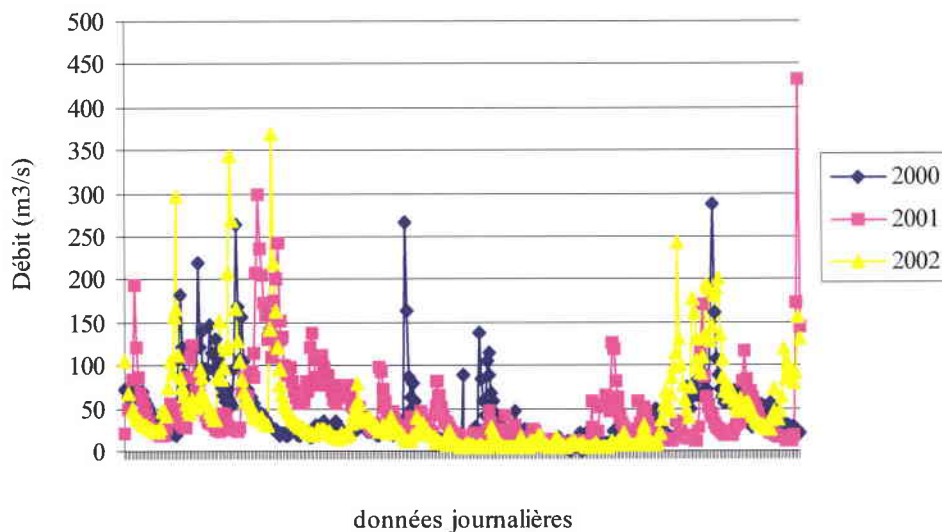


Figure 6. – Variations de la température de l'eau et du débit à la station de mesure Epinal pour les années 2000, 2001 et 2002 (Source : banque de l'eau)

La température de l'eau varie de 2°C en hiver à un peu plus de 20°C en été. Ces variations sont légèrement plus contrastées que celles observées pour la Moder (Fig. 7).

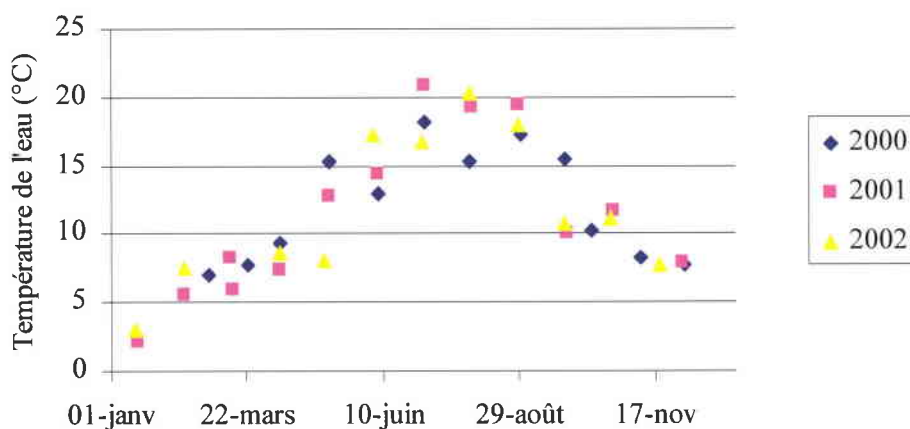


Figure 7. – Variations de la température de l'eau à la station de mesure Epinal pour les années 2000, 2001 et 2002 (Source : banque de l'eau)

Les sites étudiés sont relativement peu minéralisés, à pH compris entre 6.5 et 7. Ils représentent une gamme trophique assez large, depuis des milieux oligotrophes jusqu'à des milieux eutrophes.

Cette section de la Moselle est relativement peu touchée par les multiples gravières qui déforment le lit majeur de la Moselle. Un secteur du lit majeur de la Moselle et localisé près de Remiremont est proposé au réseau NATURA 2000 (25ha). Il abrite en particulier deux espèces végétales remarquables, *Luronium natans* et *Pilularia globulifera*. La Moselle abrite également plusieurs individus de castors (*Castor fiber*).

Le Modèle *R. peltatus*

Le modèle *R. peltatus* : Présentation, Dynamique et plasticité écologique

Cette première partie vise à présenter et caractériser précisément le modèle d'étude choisi. Plusieurs travaux périphériques à l'étude de la plasticité phénotypique en tant que telle y sont présentés car ils contribuent à la connaissance de la dynamique de *R. peltatus* au sein des communautés végétales et à préciser son habitat.

Dans cette première partie sont regroupés trois travaux :

1. une synthèse des critères d'identification et des caractères morphologiques de *R. peltatus*. La distribution de cette espèce ainsi que ses grands traits écologiques y sont également présentés. Cette première synthèse permet de souligner quelques difficultés inhérentes à l'espèce qui ont dues être prise en compte dans la mise en place des études sur la plasticité. Elle a par ailleurs révélé la très grande plasticité écologique de cette espèce ainsi que sa répartition qui en font l'une des espèces les plus répandues en Europe.
2. La description précise des communautés à Renoncules ainsi que de leur habitat a fait l'objet d'un premier article. Cette étude avait pour but de préciser les relations entre *R. peltatus* et les autres espèces de la communauté végétale et d'identifier la gamme écologique pour laquelle elle est susceptible d'être présente dans le Nord-Est de la France. 50 sites ont été étudiés sur l'ensemble de la Lorraine présentant des communautés à *R. peltatus* mais également à *R. penicillatus* et *R. fluitans*. Une étude plus précise de la relation abondance en *R. peltatus*/ richesse floristique et facteurs environnementaux a été également réalisée. Ce travail a présenté de nombreux intérêts dans le cadre de la mise en place d'un protocole d'étude de la plasticité phénotypique chez *R. peltatus* tant par l'identification de la gamme écologique sur laquelle elle devait être étudiée que sur la validité d'une analogie possible entre espèces du genre *Ranunculus* pour la comparaison des résultats.
3. Enfin, sur un échantillonnage plus restreint de sites, une étude de la dynamique temporelle de *R. peltatus* a été réalisée au sein de la zone atelier des Vosges du Nord à partir de relevés effectués en 1990 et en 2000 (Muller, 1990 ; Jager et al., 2000). Ce travail visait dans un premier temps à évaluer l'importance de la colonisation spatiale sur de longues

distances (dissémination) par rapport à la dynamique locale faisant plus appel à des processus développementaux liés à la plasticité. L'impact d'une croissance de *R. peltatus* sur l'abondance des autres espèces de la communauté végétale a été également analysé en relation avec la trophie du milieu. Ainsi 30 sites correspondant à des habitats à *R. peltatus* ont été étudiés suivant un gradient trophique allant de l'oligotrophe à l'eutrophe. Cette étude a mis en évidence l'importante compétitivité de *R. peltatus* et souligne ainsi l'intérêt que la plasticité phénotypique peut présenter pour expliquer cette forte dynamique. Par ailleurs, cet article met en évidence les différents problèmes qui peuvent découler de la croissance de *R. peltatus* en terme de gestion conservatoire des habitats aquatiques.

Description of *Ranunculus peltatus* Schrank
Identification, morphology, distribution and ecology

Ranunculus peltatus belongs to the subgenus *Batrachium* (*Ranunculaceae*, *Ranunculus* subgenus *Batrachium*) which includes the species of *Ranunculus* which are usually found growing in water although some terrestrial forms can be found occasionally. Comprising more than 20 species (Dahlgren & Cronberg, 1996), this subgenus is considered as an advanced taxon of the genus *Ranunculus* based on chromosomal evidence (Gopfert, 1974) such as a high degree of polyploidy and relatively small chromosome size (Cook, 1962, 1966 ; Dahlgren, 1991). The complexity of this group is also the result of an extreme degree of phenotypic plasticity (Cook, 1966 ; Webster, 1988) and breeding systems where various types of sexual reproduction and vegetative propagation are combined (Cook, 1966 ; Wiegleb & Herr, 1983 ; Dahlgren, 1992, 1993). Oberdorfer (1977) considered *R. peltatus* as a characteristic species from the *Callitricho-Myriophylletum alterniflori*. English studies have nevertheless defined a community specific to this species, the *Ranunculetum peltati* Sauer 1947 community.

Identification

We synthesised the taxonomic features of *R. peltatus* according to a few papers dealing with the taxonomy of *Batrachium* (Cook, 1966 ; Delvosalle *et al.*, 1970 ; Holmes, 1980 ; Webster, 1988 ; Bernard & Fabre, 1990 ; Dahlgren, 1991, 1992, 1993 ; Mulhauser & Monnier, 1995 ; Rich & Rich, 1988).

R. peltatus is able to develop either aquatic forms and when exondated terrestrial forms. The study is focused only on aquatic forms. These has two types of leaves: entire leaves called floating leaves or laminate leaves and dissected leaves called submerged leaves or capillary leaves. Intermediate leaves between these two types may be found. The following criteria were determined (Tab. 1):

Table 1. – Taxonomical criteria retained for determining *R. peltatus*

Plant length	1 to 3 m
Chromosome number	2n=32
Laminate leaves	alternate
Stipules	oblong to triangular,
Petiole length	70 mm
Lamina length	40 mm
Sinus length	< 2/3 lamina length
Number of lobes	5, occasionally 3 to 7
Apex	obtuse
Margin	crenate
Capillary leaves	alternate
Petiole length	5-25 mm
Lamina	globose to obconical
Segments	rigid or flaccid, divergent
Flowers	
Petals form	broadly obovate
Length of petals	12-15 mm
Number of petals	5
Number of sepals	5
Length of sepals	3-6 mm
Form of nectar pits	elongate, more or less pyriform
Number of stamens	15-30
Number of carpels	30-40
Receptacle	hairy when immature, occasionally glabrous when mature
Fruit	
Length of pedicels	< 50mm
Akene length	longer than petiole of opposed laminar leaf > 2mm

Some criteria change along the life-cycle. For example, the form of the nectary pits will change according to the flower maturity (Cook, 1966).

Some confusions may occur between *R. peltatus* and other *Batrachium* taxa. *R. peltatus* is morphologically similar to *R. aquatilis*, especially when not flowering. When in flower, confusion may arise with *R. penicillatus ssp. penicillatus* as it has similarly sized petals and the same shaped nectary pits as well as similar floating leaves. One of the most reliable characters to separate *R. peltatus* from *R. penicillatus* is that the dissected leaves are distinctly shorter than the internodes in *R. peltatus* while they are longer in *R. penicillatus* (Webster, 1988) though this character is most of the time not sufficient to separate the two species. Another criterion is that the capillary segments in *R. peltatus* tend to be more rigid than in *R. penicillatus* (Webster, 1988). In the NE of France, the greatest difficulty in identifying *R. peltatus* stands is in its possible confusion with *R. penicillatus*. During our studies, particular attention was consequently drawn to select populations filling all criteria for *R. peltatus* determination and work is on-going to search for significant taxonomical differences between distinct populations from *R. peltatus* and two populations of *R. penicillatus* growing in Luxembourg and in the NW of France.

Natural hybrids are formed with *R. omniophyllus*, *R. baudotii*, *R. trichophyllus*, *R. aquatilis* and with *R. fluitans* (Webster, 1986 ; Stace, 1991). The genetic variability within *R. peltatus* has not yet been investigated in France.

Morphology

R. peltatus is a submerged hydrophyte. It is one of the most variable of the water crowfoots and it can grow either as an annual or perennial.

Its main stem can reach 3m long at the maximum of development (Cook, 1966). From the main stem, several secondary ramets expand (Fig. 1). Laminate leaves are structurally and physiologically similar to the leaves of terrestrial plants, adapted to a high light environment (Anderson, 1978 ; Valane *et al.*, 1982).

Plants are rooted to the soil by roots developing at the nodes of several very short internodes at the base of the main stem. However rooting is generally superficial and represents a low percentage of total biomass (Van der Borgh *et al.*, 1982 ; Abernethy, 1994 ; Garbey, unpublished data). Two main plant structures may be found with respect to the season:

- a resistance state in Autumn and Winter. *R. peltatus* individuals are short and compact, highly rooted.
- a growing state in Spring and Summer. *R. peltatus* individuals are longer, less rooted and able to produce flowers.

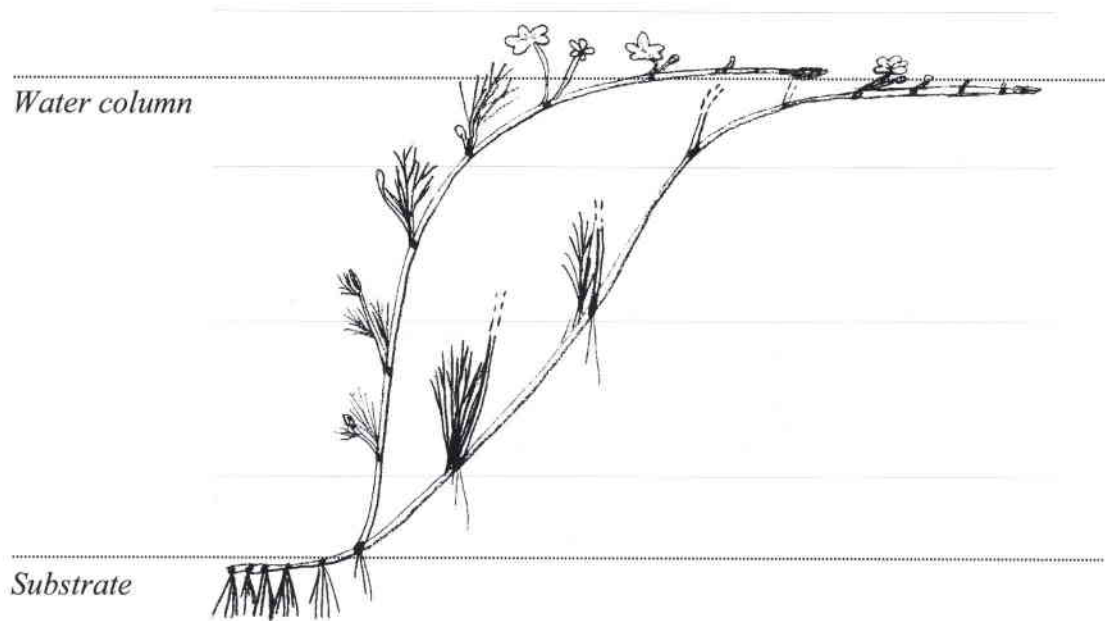


Figure 1. – Morphology of *R. peltatus*

Like other *Ranunculus* Batrachian species, *R. peltatus* disseminates either by sexual reproduction by seeds (Cook, 1966 ; Decamps, 1985) or vegetative reproduction (Cook, 1966 ; Dahlgren, 1993).

Ranunculus reproductive strategy may vary depending on the population. Some populations adapt to self-pollination whereas other populations are well-adapted for outbreeding and can be pollinated by beetles (Cook, 1966 ; Hong, 1991 ; Dahlgren, 1993). Numerous seeds are produced with relatively long and high germinative power (Décamps, 1985). However, some studies have shown in *R. fluitans* that seeds need to be exposed to light in order to germinate (De la Haye, 1992).

Asexual reproduction is achieved through vegetative propagation by rhizomes and also by detached portions of the plant. Fragments with no ramification seem to develop better than shoot segments with one or two ramets in *R. fluitans* (Eichenberger & Weilenmann, 1982). Low water turbulence favours the transplantation of the fragments (De la Haye, 1992).

Distribution and Ecology

R. peltatus is confined to Europe and the coastal region of North Africa. It occurs throughout Europe except for the greater part of the Volga basin and the extreme north of Scandinavia (Fig. 2).

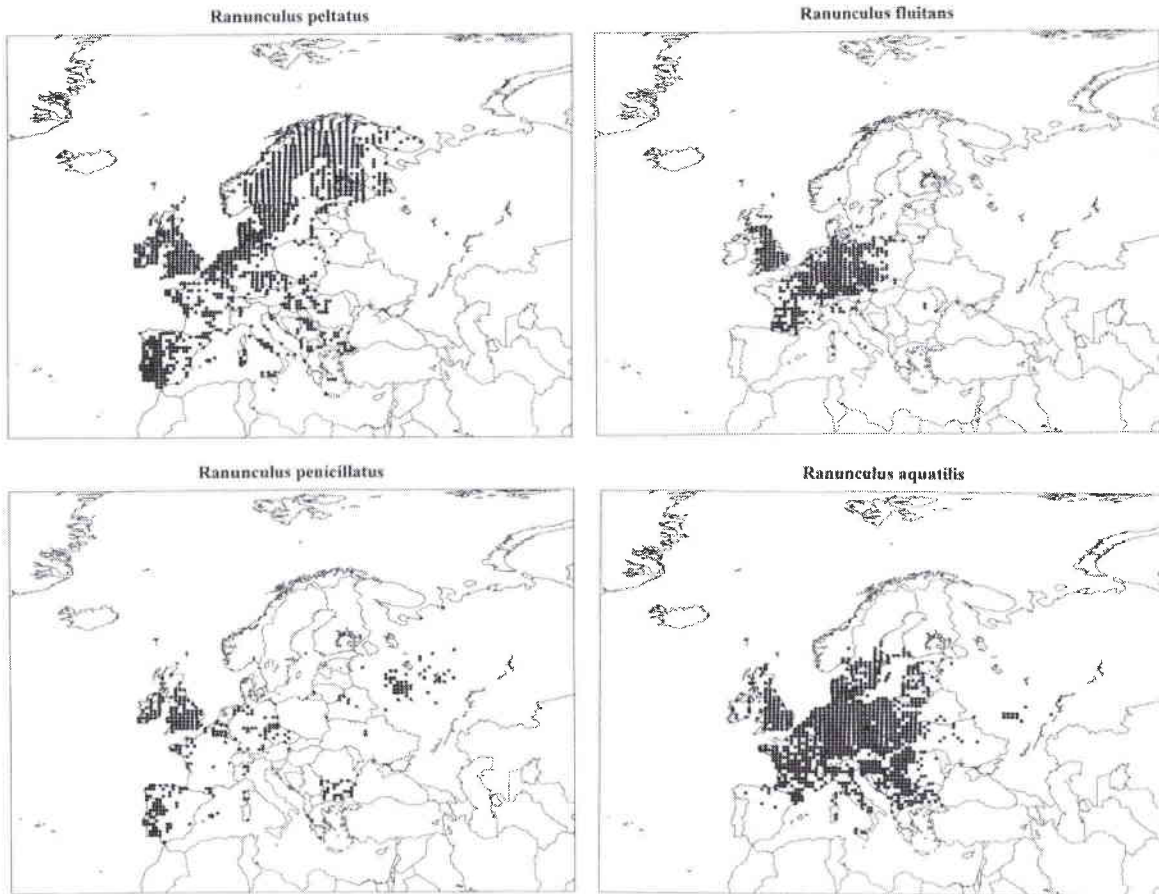


Figure 2. – Current distribution of four aquatic *Ranunculus* species (Jalas & Juominen, 1989)

R. peltatus has the ability to tolerate seasonal or periodic drying and can occupy temporary aquatic habitats (Grime *et al.*, 1988 ; Rhazi *et al.*, 2002). It is therefore normally found in temporary or disturbed aquatic habitats such as ponds, drainage ditches, newly dug pits, slowly flowing canals, small streams and artificially maintained fish ponds (Cook, 1966). In permanent standing or flowing water, *R. peltatus* individuals may persist as perennial whereas in pools that dry out in summer, they persist as terrestrial plants until late summer or early autumn if the substratum remains wet, and many persist as perennials if the habitat

refills with water by early autumn (Cook, 1966). In pools that dry out completely every summer, they behave as winter or spring annuals (Cook, 1966).

R. peltatus has the widest physical range of habitats amongst the subgenus (Haslam, 1978). It is rarely found in water more than 1m deep and will not tolerate deep shade or very swiftly flowing waters. Dawson & Kern-Hansen (1979) showed that there was a linear relationships between the amount of artificial shading applied to a *R. peltatus* community and its standing crop. *R. peltatus*, if submerged, may be frozen in ice for several months without being killed (Cook, 1966).

R. peltatus is generally restricted to base-poor and low pH waters (Muller, 1990 ; Grasmück *et al.*, 1993 ; Spink *et al.*, 1997 ; Thiébaud & Muller, 1999). Arts *et al.* (1990) found that it was found in waters in the Netherlands with a mean pH of 6.8 and a mean alkalinity of 0.7 meq/l. At pH less than 5.7, damage occurred to the plants. In some areas, it has been found in calcareous waters (Bernard & Fabre, 1990) though it is most commonly found in neutral waters. Some uncertainties remain on its tolerance to trophic as divergent studies are found. Cook (1966) states that it is restricted to eutrophic waters whereas it was assigned to a low trophic rank in Britain (Newbold & Palmer, 1979). In some areas, it can be found from oligotrophic to eutrophic waters (Thiébaud & Muller, 1999).



Figure 3 – Feuilles flottantes et submergées de *R. peltatus* (p. 49)



Figure 4 – Herbiers de *R. peltatus* sur le Falkensteinbach (Vosges du Nord) (p. 51)



Figure 7 – Site 2 du bassin versant de la Moder, situé sur le Falkensteinbach (groupe VOS1) (p. 103)



Figure 8 – Site 6 du bassin versant de la Moder, situé sur la Moder (groupe VOS2) (p. 103)



Figure 9 – Site 10 du bassin versant de la Moselle, situé sur la Mosellotte (groupe VOS3) (p. 103)

Résultats

2. Facteurs environnementaux influant la plasticité de R. peltatus

Facteurs environnementaux influant la plasticité de *R. peltatus*

L'étude des variations phénoplastiques en relation avec les stratégies écologiques de *R. peltatus* a permis de montrer que la morphologie de *R. peltatus* était dépendante des pressions de stress et de perturbation. Cependant aucune corrélation directe n'a pu être mise en évidence. Par ailleurs, trois phénotypes principaux ont été trouvés en relation avec ces gradients. Le premier correspondant à des populations se développant dans des sites sujets à perturbation mais non à stress, le deuxième dans des sites sujets à stress mais non à perturbation enfin le troisième dans des sites non sujets à stress ni à perturbation. Ces trois phénotypes correspondaient à des stratégies écologiques différentes. Enfin, cette étude a permis de mettre en évidence le pouvoir descripteur des traits juvéniles pour identifier des ajustements plastiques. Elle souligne cependant la difficulté à caractériser l'effort de reproduction dont la quantification aurait nécessité la prise en compte d'autres traits liés par exemple à la production de graines, leur pouvoir germinatif ou encore le taux de survie des propagules.

Ces différents résultats présentent cependant des limites majeures. En effet, les populations investiguées peuvent correspondre à différents génotypes et donc présenter des potentiels de plasticité différents. Par ailleurs, l'ensemble des paramètres environnementaux peut interagir et donner lieu à une plasticité observée non additive. Il s'agit donc de préciser l'effet de chaque variable environnementale sur les variations phénoplastiques de *R. peltatus* par la mise en place d'expériences en conditions contrôlées et semi-contrôlées. Nous avons adopté cette démarche visant par conséquent à expliquer expérimentalement les variations phénoplastiques décrites *in situ*. Plus particulièrement ces travaux ont visé à répondre aux questions suivantes :

- (i) : Quels sont les paramètres environnementaux induisant la plasticité de *R. peltatus* ?
- (ii) : Quels sont les patrons adaptatifs adoptés ?
- (iii) : Quels sont les traits les plus plastiques ?

Nous avons par conséquent mis en place des expérimentations ayant pour but l'étude des variations phénoplastiques de *R. peltatus* vis-à-vis de stress en nutriments, lumière et perturbations de type fauche. Ces différentes expériences ont pris en compte la phénologie de

R. peltatus et lorsqu'elles étaient de courte durée, ont donc été renouvelées à des stades de croissance différents. Un récapitulatif des paramètres testés a été réalisé dans le tableau 1.

Tableau 1. - Récapitulatif des différentes expériences réalisées afin de tester l'impact de paramètres environnementaux sur la plasticité de *R. peltatus*

	Type de dispositif	Durée de l'expérience	Période de réalisation
Lumière			
Ombrage	Semi-contrôlé	1 mois	15 juillet au 15 août 2001 15 avril-15mai 2002
Profondeur	Semi-contrôlé	1 mois	15 avril au 15 mai 2001 15 mai au 15 juin 2002 15 juin au 15 juillet 2002 15 juillet au 15 août 2002
Nutriments			
Trophie + minéralisation	In situ	1 an	Prélèvements en octobre 2000, mars, juin et août 2001
$[P-PO_4^{3-}]_{\text{eau}}$	Contrôlé	9 jours	24 avril au 2 mai 2001 7 au 16 juin 2001 6 août au 4 septembre 2001
Perturbation			
Fauche	In situ	3 mois	22 avril au 15 juillet 2001
Vitesse du courant	Semi-contrôlé	1 mois	15 juin au 15 juillet 2001 15 avril au 15 mai 2003 15 mai au 15 juin 2003 15 juin au 15 juillet 2003 15 juillet au 15 août 2003

Experimental study of *Ranunculus peltatus* plastic responses to four environmental parameters

Garbey, C.¹, Thiébaud, G.¹ & Muller, S.¹

Sous presse, Hydrobiologia

¹: LBFE, Université de Metz, 2 avenue du Gal Delestraint, 57070 Metz. France.

Introduction

Phenotypic plasticity in plants, either morphological or reproductive, is one of their most important adaptations to temporal and spatial environmental variability (Sculthrope, 1967 ; Grime *et al.*, 1986 ; Sultan, 2000). This ability to adapt its phenotype to suit the habitat allows plastic species to compete for a wide range of habitats. Plastic species are indeed able to improve their resource acquisition, their resistance and adaptability to stress or disturbance (Grime *et al.*, 1986). Plasticity gives therefore a distinct competitive advantage over other species that lack this attribute which explain the high plasticity found in spreading aquatic macrophytes (Ashton & Mitchell, 1989).

Ranunculus peltatus Schrank is a very plastic species which can dominate open sections of streams (Cook, 1966). This plasticity promotes its local spreading in French hydrosystems and especially in the Vosges mountains (Thiébaud & Muller, 1999). For several aquatic macrophytes, and especially rooted submerged macrophytes, morphological plasticity is induced by physical parameters (Westlake, 1973). In *Ranunculus* species, biomass studies show that their growth are sensitive to light (Dawson & Kern-Hansen, 1979), current velocity, substratum (Boeger, 1992) and water depth (Dawson, 1976). No data are however available on *Ranunculus* morphological variation according to these parameters. Besides, environmental factors are closely inter-related in river situations. No clear correlation between environmental parameters and plants morphology can be well underlined with field studies (Westlake, 1973).

In the present study, semi-controlled experiments were used in order to isolate one factor and test it, the other remaining constant. This type of experimental studies are furthermore close to field conditions. The aim of this study was to test the effect of four

physical parameters, water depth, type of substratum, current velocity and light intensity, on the growth, regeneration and colonisation abilities of *R. peltatus*. Two main questions were tackled:

- (i) : Is *R. peltatus* plasticity dependent on physical parameters ?
- (ii) : Are reproduction and vegetative growth dependent on similar physical parameters?

Study area

The study was performed in the Northern Vosges Biosphere Reserve (49°1'N, 7°23'W, NE France). The experimental site is located in the upper reach of the Schwartzbach stream and was selected for its physical characteristics. This moderately shaded stream, is 3-4m wide, 40-50cm deep and is characterised by a 0.3-0.5m/s current velocity and a relatively stable hydraulic regime year round. This stream flows on sandstone substrate and is characterised by oligotrophic waters.

Methods

Chemical surveys

500 ml of water were collected weekly in mid-stream from April 15 to August 15 in 2001. Acid Neutralising Capacity (ANC) was determined by Gran's titration (NF T 90-035, AFNOR 1986). Conductivity and pH were measured using a combined glass electrode and corrected for temperature (25°C). Reactive Soluble Phosphorus and ammonia were analysed using spectrophotometry (NF T 90-023, NF T 90-015, AFNOR 1986).

Experimental design

Nine 1.50m x 0.5m tanks were built and placed directly in the river bed in a zone considered as homogeneous according to light and current velocity. A 5-cm-layer of substrate was added at the bottom of each tank for *R. peltatus* to anchor. Adjustable floats located on each side of the tank controlled the water depth at which the tank was located from the water surface. The different modalities were assigned randomly to tanks following a bloc-experimental design. Four environmental parameters, water depth, type of substratum, current velocity and light intensity, were tested one at a time during four one-month-experiments. For each experiment,

one factor was tested, the other remaining constant. Each physical parameter was randomly associated to a different one-month-period (Tab.1). Three modalities were selected for each parameter according to *R. peltatus* ecological requirements.

Table 1. - Characteristics of each one-month experiment

	Period of test	Factor tested	Modalities		
1 st experiment	April 15 to May 15	Water depth	17cm	32cm	48cm
2 nd experiment	May 15 to June 15	Substratum	sand	gravel	pebble
3 rd experiment	June 15 to July 15	Current velocity	0.2m/s	0.3m/s	0.4m/s
4 th experiment	July 15 to August 15	Light intensity	I(100%)	I(50%)	I(0%)

The three water depths were obtained by adjusting the floats for each tank. The different substrata were collected in the same geological area. The three different current velocities were obtained by increasing artificially the initial stream velocity. Two dams were thus built so as to double the initial current velocity at the end of the second dam. The three different light intensities corresponded to 100% shaded tanks with dark plastic films (I(0%)), 50% shaded tanks with white cloth (I(50%)) and unshaded tanks (I(100%)). Three replicates were made for each modality. The control tanks were characterised by the following combination of physical parameters : 17cm-water depth, sand, 0.2m/s current velocity and I(100%). The phenology of *R. peltatus* was therefore studied in plants transplanted in these control tanks.

Morphological measures

Eight traits were selected: A, plant weight; B, main stem length; C, maximum branch length; D, number of internodes; E, number of buds; F, number of flowers; G, percentage of cut plants; H, percentage of washed away plants. These traits characterise either vegetative growth (traits A, B, C, D), sexual reproduction (traits E, F) and fragmentation (traits B, G, H). Morphological traits were measured on transplanted plants at the beginning and at the end of each experiment and their variation was studied. Transplanted plants were 50-70cm long, collected with viable apex and developed adventive roots and transplanted in a 10 x 10 cm² pot filled with sand and covered with plastic films. Three pots were fixed in each tank.

Washed away plants were not included in statistical analyses except for the fragmentation part of the study.

Results

Chemical surveys

The water was oligotrophic ($[\text{PO}_4^{3-}\text{-P}] = 26 \pm 15 \mu\text{g/l}$, $[\text{NH}_4^+\text{-N}] = 48 \pm 19 \mu\text{g/l}$), neutral ($\text{pH} = 6.56 \pm 0.23$), weakly mineralised (Conductivity = $58 \pm 3 \mu\text{S/cm}$) and poorly buffered (Alkalinity = $235 \pm 33 \mu\text{eq/l}$). During the experimental period, these chemical characteristics were stable and no significative change of trophic conditions appeared (F -test, $p > 0.1$).

R. peltatus phenology

A significant time effect was underlined on the variation of all morphological traits. Main stages of *R. peltatus* development were determined using a selection of five morphological traits (Tab. 2). Mean increase of main stem and branch lengths was highest from April 15 to June 15 which underlined an elongation stage (F -test, $p < 0.05$). Flowering appeared essentially from May 15 to June 15, preceded by buds production. The percentage of cut stems was the highest during the third experiment and the increase of main stem was negative. This stage corresponded to a fragmentation stage. Finally, a regrowth was noticed corresponding to *R. peltatus* regenerative stage.

Table 2. - Mean values and standard deviation for the variation of five morphological traits ($N=9$).

	April 15- May 15	May 15 - June 15	June 15 - July 15	July 15 - August 15	<i>F</i>-test
Variation of main stem length (cm)	75.9 ± 39.6	56.2 ± 41.9	-25.8 ± 29.8	50.6 ± 16.7	$p < 0.5$
Variation of maximum branch length (cm)	49.3 ± 41.9	40.3 ± 13.8	3.1 ± 2.6	22.6 ± 16.1	$p < 0.01$
Variation of bud number	3.0 ± 4.1	0.9 ± 1.3	0	0	$p < 0.01$
Variation of flower number	0	1.7 ± 1.7	0	0	$p < 0.01$
% of uncut stems	100	77.8	44.4	100	

Impact of water depth on elongation stage

The highest increase of the main stem length and weight was found for 32cm-water depth, and the lowest for 17cm-water depth (Fig.1a; F -test, $p < 0.05$). There was no significant changes in variation of branch lengths (F -test, $p > 0.1$). The development of new internodes tended to be the highest for 32cm-water depth and the lowest for 17cm-water depth (F -test, $p < 0.1$).

Impact of category of substratum on flowering and elongation stage

The absence of plant anchorage in substratum did not allow us to conclude on the role of this parameter on *R. peltatus* flowering and elongation.

Impact of current velocity on fragmentation

There was no significant differences in the variation of stem length according to current velocity (F -test, $p > 0.1$). A higher current velocity did not seem to induce a higher percentage of damaged stems (Fig. 1b).

Impact of light intensity on regeneration

The highest increase of stems length was found for unshaded tanks (I(100%)) (Fig.1c) (F -test, $p < 0.05$). In darkness (I(0%)), the variation of main stem and secondary branch length was negative. Similar results were found for traits “number of internodes” and “plant weight” (F -test, $p < 0.05$).

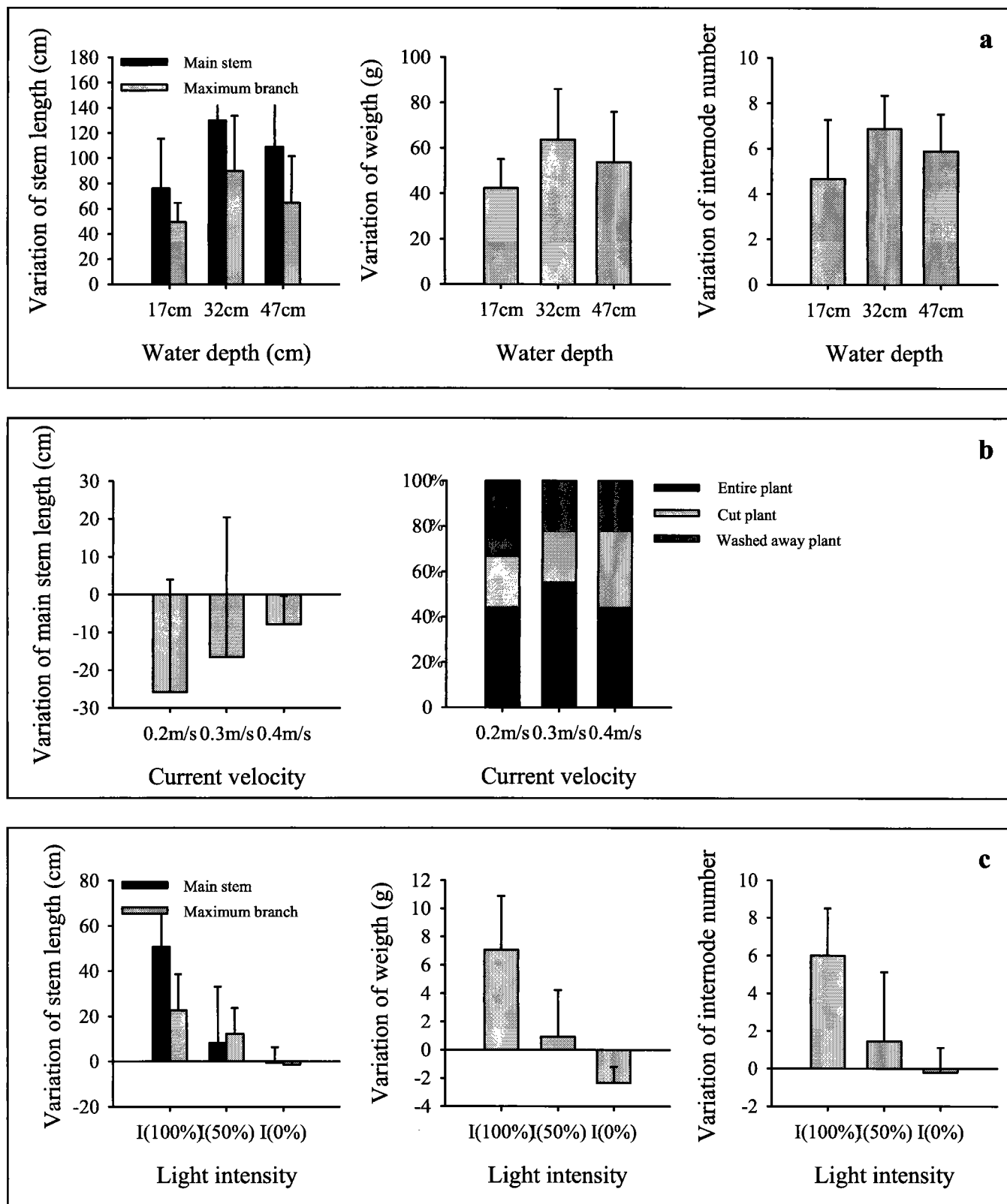


Figure 1. - Variation of *R. peltatus* morphological traits in one month according to environmental parameters.

a: water depth, b: current velocity, c: light intensity

Discussion

R. peltatus plasticity depended on physical parameters. Clear impact of water depth and light intensity on *R. peltatus* morphology was indeed underlined. However, we were not able to conclude on the effect of substratum. Duration of experiment was certainly too short for *R. peltatus* anchorage. Four distinct life stages were besides underlined but only the impact of water depth on *R. peltatus* growth, of current velocity on its colonization abilities and of light intensity on its regeneration abilities could be assessed through this study.

Optimal development of *R. peltatus* by the elongation of main stems and branches occurred for medium water depth. Submerged aquatic plants tend to elongate their stems in order to reach water surface for achieving their photosynthesis the most efficiently as possible. Besides, *R. peltatus* needs to reach water surface to flower (Cook, 1966). This can explain the differences of elongation between low and medium water depth. Two hypotheses can be suggested to explain the results obtained in deepest water. The first one concerns the experiment duration. One month was a too short period for *R. peltatus* to reach water surface. This hypothesis seems quite improbable as *Ranunculus* species are characterised by very short doubling times in the beginning of summer (Eichenberger & Weilenmann, 1982). The second hypothesis is the high pressure on stems by water flow. The longer stems are, the more resistant they need to be. An intermediate development might be a trade-off between energy devoted to strengthen stems and to biomass production. Current velocity had no impact either on length of remaining stems or on fragmentation rate of *R. peltatus*. These results were quite surprising as strong current velocities such as after storms are known to accelerate fragmentation of *Ranunculus* stems and favour their dissemination (Dufayt, 2000). Our results may be explained by the relatively low current velocities tested. Though *R. peltatus* is less commonly found in current velocities higher than 0.5m/s, it may be therefore interesting to test the impact of such current velocities on its fragmentation. Light intensity had a great impact on *R. peltatus* regeneration. Darkness prevented *R. peltatus* to regenerate. 50% of shading defavoured markedly its regrowth. Such impact was already underlined for *R. calcareus* development in the early summer which had give birth to reducing-light-availability management methods (Dawson & Kern-Hansen, 1979). Plants if regenerate, will be able to survive more easily during winter and insure the stand survival. Available light at the end of summer is therefore conditioning *R. peltatus* growth the year after.

Few hypotheses can be formulated taking into account *Ranunculus* species life-cycle: Light may have also an impact on the other development stages. Current velocity may

furthermore influence stem elongation such as for *Myriophyllum spicatum* (Strand & Weiss, 2001). Water depth may also influence flowering. Furthermore, *R. peltatus* morphological plasticity was well explained by water depth or light intensity but part of variability could probably be also linked with other physical parameters. Temperature influenced indeed morphological plasticity of several spreading species (Barko *et al.*, 1982) as well as turbidity. Besides, plasticity can be induced by chemical factors such as mineralization (Chatenet *et al.*, 2002) or trophic levels (Barko *et al.*, 1988). On-going experiments should enable to complete this work and test hypothesis formulated.

Acknowledgements

M. Garbey and P. Gierlinski are greatly acknowledged for their assistance in the field. This study was supported by Rhin-Meuse Water Agency and French Ministry of Environment.



Figure 2 – Présentation du dispositif expérimental (p. 120)



Figure 3 – Réduction de la largeur du cours d'eau dans le cadre du test de trois modalités de courant (p. 121)

Comparaison avec les résultats obtenus en 2002 et 2003

Matériel et méthodes

Afin de compléter les premiers résultats obtenus en 2001, le protocole décrit dans le précédent article a été reconduit en 2002 et 2003. Les transplantations de *R. peltatus* ont été réalisées à des dates similaires et utilisent les mêmes modalités de profondeur, d'ombrage et de vitesse du courant. Un ombrage de 100% correspond en réalité à un très faible éclaircissement, équivalent à moins de 5% de la quantité de lumière arrivant à la surface de l'eau. En 2002, nous avons testé trois modalités d'ombrage (0%, 50% et 100%) lors de la première expérience et trois modalités de profondeur (17cm, 32cm, 48cm) pour les deuxième, troisième et quatrième expériences. En 2003, l'impact de la vitesse de courant sur la croissance et la morphologie de *R. peltatus* a été testé pour chaque stade phénologique (Tab. 1). Le type de substrat n'a pas été étudié en 2002 et en 2003.

Tableau 1. - Synthèse des paramètres environnementaux testés en 2001, 2002 et 2003.

	2001	2002	2003
15 avril – 15 mai	Profondeur	Ombrage	Vitesse du courant
15 mai – 15 juin	Type de substrat	Profondeur	Vitesse du courant
15 juin – 15 juillet	Vitesse du courant	Profondeur	Vitesse du courant
15 juillet – 15 août	Ombrage	Profondeur	Vitesse du courant

La croissance et la reproduction de *R. peltatus* ont été étudiées par l'analyse de quatre traits biologiques:

- Accroissement de la longueur de la tige principale (trait A)
- Accroissement de la longueur de la plus grande ramification (trait B)
- Nombre de bourgeons et de fleurs produits (trait C)
- Longueur minimale de tige coupée (trait D). Ce trait correspond à la différence entre la longueur initiale et la longueur de la tige coupée à la fin de l'expérience. Cette valeur représente la longueur minimale de tige coupée car elle ne tient pas compte de la croissance de la plante entre le début de l'expérience et le moment où elle a été coupée. Par conséquent, le trait D est égal à la valeur absolue du trait A lorsque la tige principale est coupée et est nul dans le cas contraire.

Résultats et discussion

Il n'y a aucune différence significative au niveau des caractéristiques physico-chimiques de la station entre les années 2001, 2002 et 2003. Les mesures présentent également de faibles variabilités intra-annuelles (Tab. 2).

Tableau 2. – Moyenne et écart-types des caractéristiques physico-chimiques de l'eau en 2001, 2002 et 2003

	2001	2002	2003
PH	6,6 ± 0,2	6,6 ± 0,1	6,7 ± 0,1
TAC (meq/l)	0,235 ± 0,033	0,244 ± 0,025	0,248 ± 0,016
Conductivité (mS/cm)	0,058 ± 0,003	0,061 ± 0,007	0,055 ± 0,011
N-NH ₄ ⁺ (mg/l)	0,048 ± 0,019	0,052 ± 0,02	0,080 ± 0,048
P-PO ₄ ³⁻ (mg/l)	0,02 ± 0,015	0,029 ± 0,010	0,018 ± 0,007

Comparaison des variations phénologiques entre 2001, 2002 et 2003

Les traits étudiés sont significativement différents en fonction du mois, de l'année et de l'interaction entre ces deux facteurs (Tab. 3).

Tableau 3. - Valeurs de F et probabilités associées des ANOVAs à deux facteurs réalisées sur les traits biologiques des témoins

	Effet année	Effet mois	Année x mois
Trait A	26.1*** ⁽¹⁾	26.9***	7.9***
Trait B	23.4***	23.5***	4.2**
Trait C	9.0***	18.5***	3.9**
Trait D	12.8***	1.6 n.s.	5.1***

⁽¹⁾ n.s. : non significatif ; * : p<0.05 ; ** : p<0.01 ; *** : p<0.001

La phénologie montrée pour *R. peltatus* en 2001 est relativement similaire à celle de 2003. On peut observer en effet (Fig. 1):

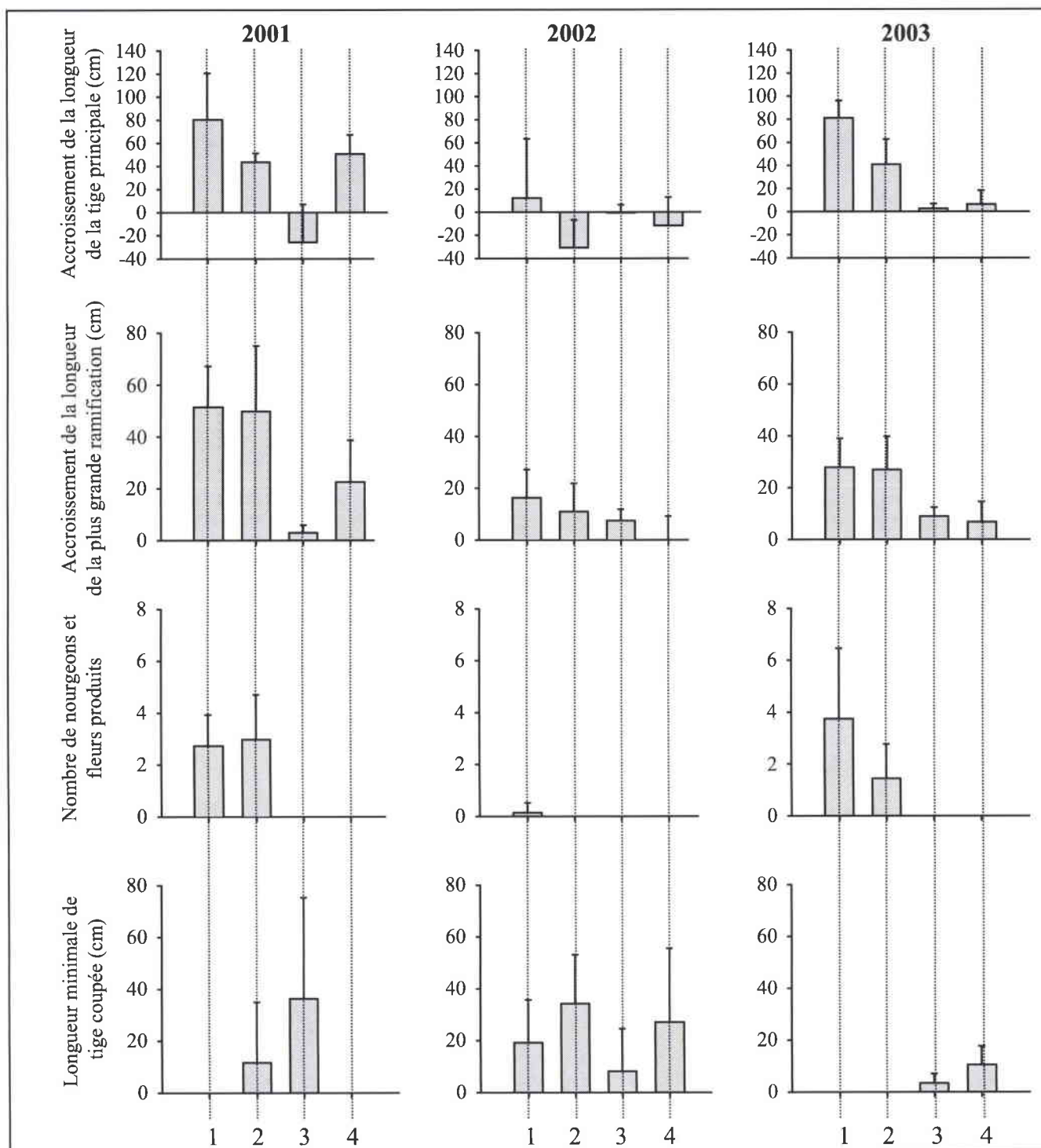


Figure 1. – Evolution des traits biologiques mesurés en fonction des stades phénologiques de *R. peltatus*
 1, 2, 3 et 4 correspondent aux quatre expériences réalisées : 15 avril-15 mai ; 15 mai-15 juin ; 15 juin-15 juillet
 et 15 juillet-15 août

(i) : une étape de croissance rapide à la fois de la tige principale et des ramifications secondaires jusqu'à mi mai.

(ii) : une étape de production de bourgeons et fleurs débutant en avril et finissant autour du 15 juin. La croissance de la plante est ralentie à partir de mi-mai.

(iii) : une étape de sénescence faisant suite à la floraison. Elle se traduit par la fragmentation des tiges (mi juin à mi juillet).

(iv) : une étape de recroissance lorsque l'éclairement est suffisamment important. Dans le cas contraire, la sénescence et la fragmentation des tiges se poursuit (mi-juillet à mi-août).

En 2002, les stades sont moins marqués avec une croissance et une floraison plus faibles par rapport aux deux autres années (Fig. 1). Par ailleurs, les longueurs de tige coupée sont relativement importantes durant toute la saison de végétation en 2002, ce qui contraste avec les résultats des années 2001 et 2003 où la fragmentation des tiges se faisait sur une période très courte. En 2002, si une phase de croissance semble bien avoir lieu, elle est suivie en mai par une phase de fragmentation des tiges principales. Les ramifications secondaires ne semblent cependant pas touchées. La coupure des extrémités des tiges portant les bourgeons et les fleurs a également eu un impact négatif sur le nombre de bourgeons et de fleurs produits. La phase de sénescence a lieu plus tardivement en 2002 (juillet) qu'en 2001 (juin), décalant ou supprimant la phase de recroissance en fin de saison. Les stades phénologiques mis en évidence en 2003 sont intermédiaires entre ceux obtenus en 2001 et en 2002. En effet, si la forme générale de la croissance est semblable à celle notée pour 2001, la phase de déclin a lieu tardivement comme en 2002.

Ces décalages dans la phénologie de *R. peltatus* peuvent être liés à des variations de conditions climatiques entre les années 2001, 2002 et 2003. En effet, la température de l'eau joue un rôle très important pour le déclenchement des phases ontogéniques comme la floraison ou encore le début de la phase de sénescence (Dawson, 1980 ; Thornley & Johnson, 1990). Par ailleurs, la croissance de *R. peltatus* peut débuter plus tôt dans la saison si les températures sont plus chaudes (Raven & Geider, 1988 ; Penning de Vries *et al.*, 1989). Cependant, il ne semble pas y avoir eu de variations significatives de la température de l'eau entre les années 2001 et 2002 (Fig. 2). Par contre, l'année 2003 a été relativement plus chaude avec une valeur maximale de 19.7°C le 09/07.

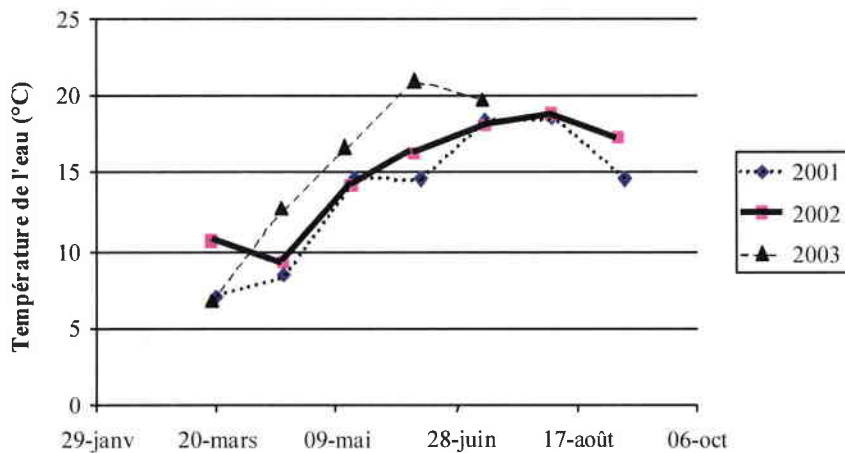


Figure 2. – Evolution de la température de l'eau à la station de Reishoffen sur le Schwarzbach (Source : DIREN Alsace).

L'hypothèse la plus probable permettant d'expliquer la fragmentation des tiges au mois de mai consisterait en l'accélération brutale de la vitesse du courant. Des orages auraient pu occasionner de telles conséquences.

*Impact de l'ombrage sur la croissance et la régénération de *R. peltatus**

- Impact de la lumière sur la capacité de croissance de la plante en avril

En avril 2002, l'accroissement de la tige principale a été significativement plus élevé pour un ombrage de 50% par rapport aux modalités « aucun ombrage » et « ombrage à 100% » (Fig. 3). Les ramifications se sont développées de manière identique pour les modalités « aucun ombrage » et « ombrage de 50% ». Ces résultats peuvent être liés à une adaptation morphologique de la plante visant à allonger la tige principale pour atteindre une zone plus éclairée. Cette tendance a été observée chez plusieurs hydrophytes (Barko & Smart, 1981 ; Hootsmans *et al.*, 1995 ; Strand & Weisner, 2001 ; Pilon & Santamaria, 2002) et correspond à la stratégie d'évitement de l'ombrage (*shade-avoidance response*). Les ramifications semblent être moins plastiques que la tige principale. Le stade « ombrage à 100% » correspond à un stress trop important pour être compensé par des adaptations plastiques. La croissance globale de la plante est par conséquent extrêmement réduite. Il est cependant à noter qu'elle n'est pas nulle : on peut observer une croissance en longueur de près de 20cm en un mois. *R. peltatus* présente la capacité de croître même en présence d'une faible quantité de lumière. Aucune différence significative pour le trait D n'a pu être mise en évidence entre les trois modalités d'ombrage testées.

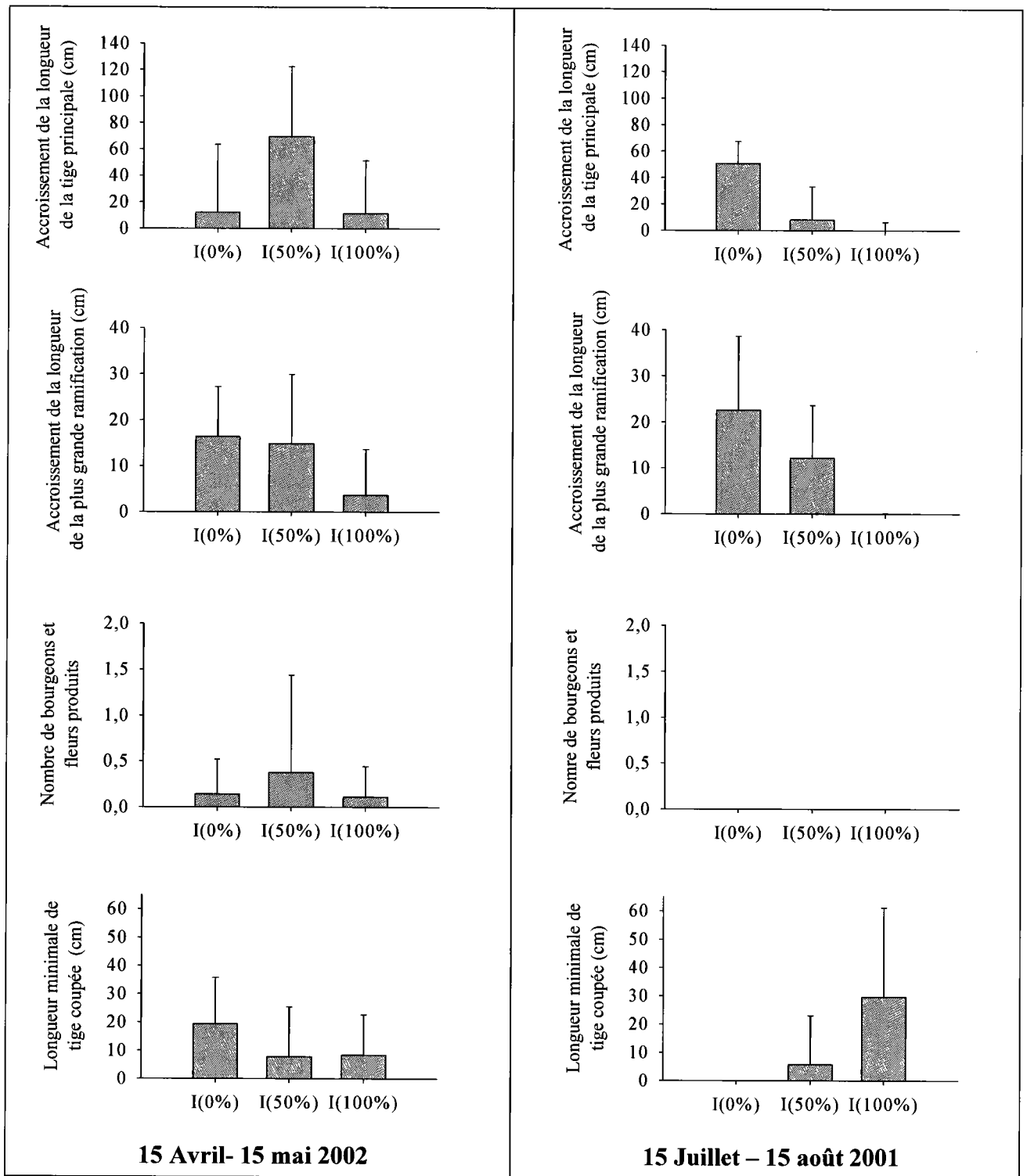


Figure 3. – Impact du degré d’ombrage sur la croissance et la reproduction de *R. peltatus*
 Légende: I(0%) :pas d’ombrage ; I(50%) : réduction de la lumière de 50% ; I(100%) : réduction de la lumière de plus de 95%

- Impact d'un ombrage sur la reproduction de la plante en avril

Aucun impact de l'ombrage n'a pu être mis en évidence sur le nombre de fleurs et bourgeons produits du 15 avril au 15 mai 2002. Ces résultats sont surprenants car certaines études en milieu terrestre indiquent qu'une réduction de lumière diminue le nombre de fleurs produits (Van Kleunen *et al.*, 2000). Cependant, la reproduction sexuée est très peu développée chez les hydrophytes (Barrat-Segretain, 1996) et son initiation peut être moins sensible à des variations environnementales. Peu de données sont disponibles à ce sujet dans la littérature.

- Impact d'un ombrage sur la recroissance de la plante en juillet

Du 15 juillet au 15 août 2001, la recroissance a été favorisée par un fort éclaircissement. Les capacités de croissance de la plante en terme d'allongement de la tige principale et des ramifications étaient semblables à celles observées en avril-mai 2002.

Impact de la profondeur d'eau sur le cycle de R. peltatus

Le niveau d'eau, trop bas en été, n'a pas permis de tester la profondeur de 48cm en juin et juillet 2002. Les résultats ont donc été analysés par l'intermédiaire de régressions non linéaires (Tab.4).

Tableau 4. – Synthèse des régressions significatives entre les traits biologiques étudiés en fonction de la profondeur d'eau

N° expérience	Trait A	Trait B	Trait C	Trait D
1	-61.8 +10.9 P - 0.15 P ² r ² =0.28*	-54.4 +8.3 P - 0.11 P ² r ² =0.21	n.s.	n.s.
2	-227.5 +15.1 P - 0.21 P ² r ² = 0.51 ***	n.s.	(-)	-123.4 + 6.65 P – 0.089 P ² r ² = 0.60 ***
3	n.s. ⁽¹⁾	n.s.	(-)	n.s.
4	16.35 -3.05 P + 0.076 P ² R ² = 0.22*	n.s.	(-)	n.s.

⁽¹⁾ n.s. : non significant regression ; * : p<0.5 ; ** : p<0.01 ; *** : p<0.001 ; P : Profondeur d'eau.

L'accroissement de la tige principale dépend significativement de la profondeur pour les 1^{ière}, 2^{ième} et 4^{ième} expériences. Par contre, il n'y a pas d'effet significatif de la profondeur sur le développement latéral de la plante sauf pour la 1^{ière} expérience. Ces tendances sont donc communes aux deux périodes mai 2002 et avril 2001 (Fig.4). La croissance de la tige principale est la plus importante pour une profondeur moyenne située entre 30 et 40cm. De plus, la floraison en avril ne dépend pas de la profondeur. Ce résultat peut être facilement compréhensible car la plante fleurit à la surface de l'eau.

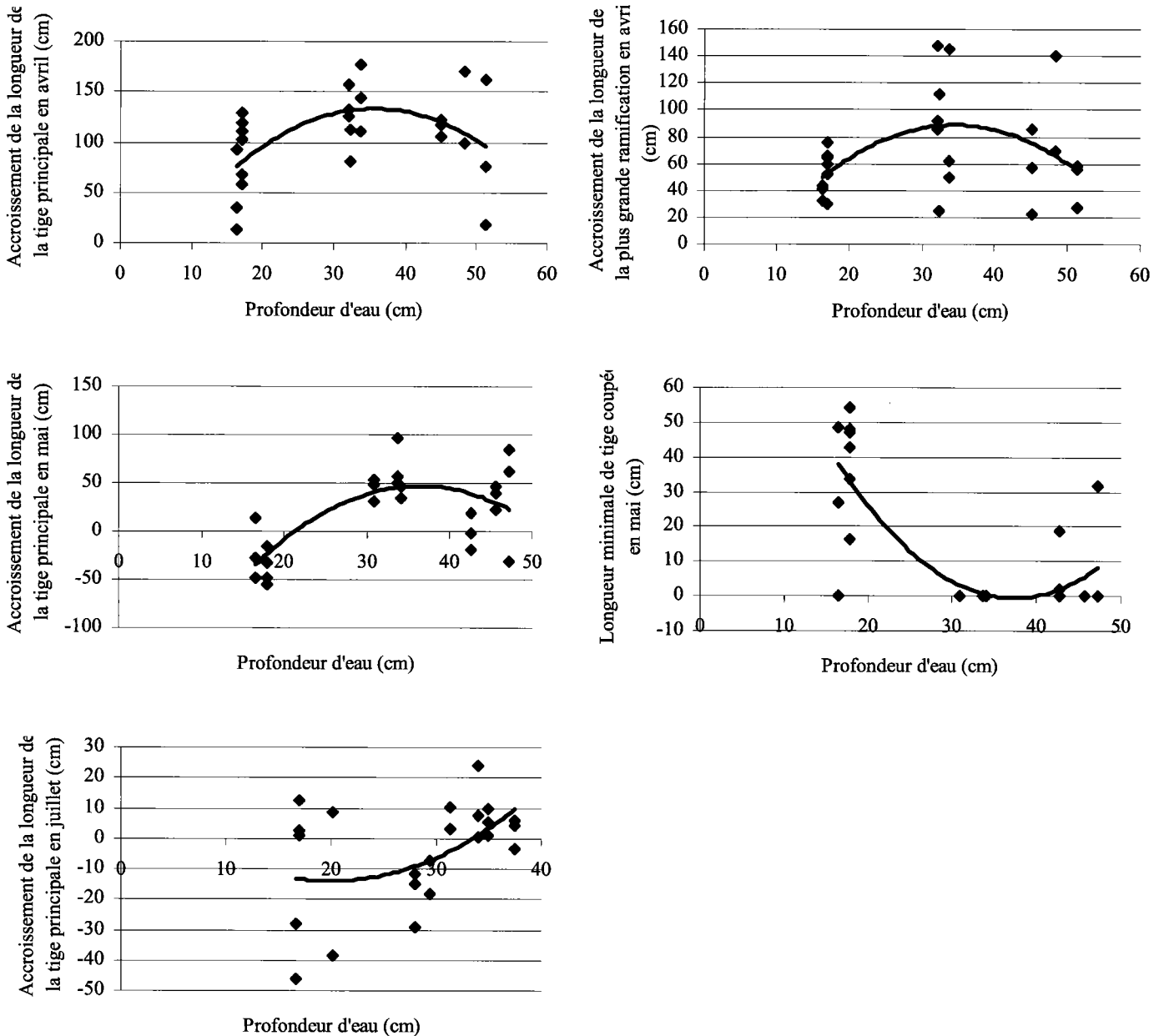


Figure 3. – Représentation graphique des régressions significatives entre les traits biologiques étudiés et la profondeur d'eau

Les équations de régression sont synthétisées, pour plus de lisibilité, dans le tableau 4.

La profondeur d'eau influe sur la fragmentation des tiges seulement pour le mois de mai. On observe, en effet qu'une faible profondeur favorise la coupe d'une plus grande longueur de tige. La tige est par ailleurs moins coupée quand la profondeur est moyenne. Comme nous l'avons évoqué précédemment, un orage a certainement eu lieu pendant le mois de mai. Or la nature de l'écoulement du cours d'eau après un orage se modifie et devient turbulent. D'après le profil des vitesses pour des cours d'eau de faible gabarit, la vitesse de courant maximale est située près de la surface de l'eau. Ainsi, la biomasse située à ce niveau, sera beaucoup plus susceptible d'être fragmentée que la biomasse située plus profondément. Ainsi lorsque la profondeur d'eau est faible, une plus forte densité de biomasse est située près de la surface et est sujette à la fragmentation.

Impact de la vitesse du courant sur le cycle de vie de R. peltatus

Bien qu'un gradient de 0.2 à 0.4m/s ait été étudié lors de la première expérience en 2003 (15avril-15mai), un réajustement progressif du rapport entre les vitesses au niveau des différentes réductions du cours d'eau s'est effectué grâce à des déplacements du sable constituant le substrat du cours d'eau. La gamme des valeurs testées s'est donc réduite à 0.25-0.4 m/s avec la majeure partie des valeurs comprises entre 0.3 et 0.4m/s pour le reste de la saison végétative.

L'accroissement de la tige principale, de la ramification secondaire, du nombre total de bourgeons et de fleurs et de la longueur de tige arrachées n'est pas corrélée à la vitesse du courant à une exception près. La longueur de tige arrachée est fonction du carré de la vitesse du courant en mai (Tab. 5).

Tableau 5. – Synthèse des régressions significatives entre les traits biologiques étudiés en fonction de la vitesse du courant

N° expérience	Trait A	Trait B	Trait C	Trait D
1	n.s. ⁽¹⁾	n.s.	n.s.	n.s.
2	n.s.	n.s.	n.s.	196.56 + 0.23 V ² r ² = 0.26 *
3	n.s.	n.s.	(-)	n.s.
4	n.s.	n.s.	(-)	n.s.

⁽¹⁾: n.s. : régression non significative ; V : vitesse du courant

Ces résultats sont probablement liés au dispositif expérimental choisi ainsi qu'au site d'étude qui n'ont pas permis d'établir une gamme de valeurs suffisamment large pour montrer un impact de la vitesse du courant sur la croissance de *R. peltatus*.

Synthèse des résultats et conclusion

(i) : la comparaison des traits biologiques de *R. peltatus* entre les trois années montre une variation inter-annuelle très importante, non due à des variations des caractéristiques chimiques de l'eau mais liée à des variations hydrologiques (orages...). D'une année sur l'autre, l'intensité de la croissance de *R. peltatus* peut différer fortement ainsi que les périodes d'occurrence des différentes étapes de son cycle phénologique. La floraison et la recroissance en fin de saison peuvent être des phases facultatives dans le cycle de *R. peltatus* dans les conditions environnementales testées.

(ii) : Un ombrage n'a pas les mêmes conséquences sur la croissance de la plante en début et en fin de saison. En effet, si une réduction de 50% de la lumière stimule l'allongement de la plante en avril, la recroissance en fin de saison ne s'effectue que lorsque la plante est bien éclairée. Par ailleurs, *R. peltatus* a la capacité de croître même en absence quasi-totale de lumière. Enfin, l'ombrage favorise la fragmentation des tiges.

(iii) : La profondeur joue un rôle essentiellement au niveau de la croissance de la plante. En revanche, la reproduction et la fragmentation des tiges ne sont pas dépendantes de ce paramètre, dans la gamme de variation étudiée. Une faible profondeur semble cependant favoriser la fragmentation de la plante en cas d'augmentation rapide du courant comme par exemple après un orage.

(iv) : De faibles variations de courant au sein d'une gamme de 0.3 à 0.4 m/s ont peu d'impact sur la morphologie et la reproduction de *R. peltatus*. Il serait nécessaire de tester une plus large gamme de vitesse de courant pour compléter ces premiers résultats.

R. peltatus montre ainsi des variations morphologiques qui lui permettent de s'adapter à une réduction de la disponibilité en lumière, soit par un ombrage artificiel soit par son atténuation le long de la colonne d'eau. Le trait qui semble être le plus plastique vis-à-vis de cette adaptation est la longueur de la tige principale.

Evaluating plasticity according to nutrient availability and phenology in freshwater plants: example of *Ranunculus peltatus*

Garbey, C.¹, Thiébaud, G.¹ & Muller, S.¹

Soumis, Functional Ecology

¹: LBFE, Université de Metz, 2 avenue du Gal Delestraint, 57070 Metz. France.

Introduction

Plasticity has been widely recognized as a significant mode of phenotypic diversity and hence as an important aspect of how organisms develop, function and evolve in their environments (Sultan 2000). This biological characteristic corresponds to the ability of an organism to adjust its performance by altering its morphology, physiology and life-history in response to varying environmental conditions (Bradshaw *et al.* 1964; Schlichting 1986; Sultan 1995; Sultan 2000). Size optimal partitioning models and theories suggest that plants respond to variation in the environment by partitioning biomass among various plant organs to optimize the capture of nutrients, light, water and carbon dioxide in a manner that maximizes plant growth rate (McConnaughay & Coleman 1999). Possibly the best known functional patterns of morphological plasticity for two essential resources - nutrients and light - involved increased biomass allocation to roots in low-nutrient soils (Dale 1986; Sultan & Bazzaz 1993) or greater leaf area relative to plant biomass under low photon flux density (Smith 1982; Reich *et al.*, 1998; Poorter 2001; Navas & Garnier 2002; King 2003; Steinger, Roy & Stanton 2003). Some physiological adjustments also consist in varying nutrient or light minimum requirements and efficiencies (Tjoelker & Luxmoore 1991; Raghothama 1999) or changes in pigments concentrations associated with light capture (Larcher 1975). Focusing on plant adjustment to nutrient stress, plasticity in terrestrial plants consists of having low nutrient requirements, slow growth rate, high nutrient use efficiency and uptake capacity and several modifications on the root system morphology and biomass in order to improve nutrient uptake from the soil (Loneragan & Asher 1967; Drew & Saker 1978; Keerthisinghe *et al.* 1998; Raghothama 1999).

If such a global trend has been confirmed in several terrestrial plastic species in response to nutrient stress, fewer studies have been undertaken in freshwater plants to investigate plant plasticity according to nutrient availability. The reason is because of the difficulty of evaluating such adjustments in aquatic situations. According to Schlichting (1989), traits related to the capture and/or use of a particular resource – or a trait known to be closely related to such a trait- are good candidates to estimate the plasticity of a species according to this resource since those changes are likely to be of functional value. However, care must be taken when extrapolating traits used in terrestrial situations to aquatic situations as biological traits may not have the same functional value. One striking example concerns the root:shoot ratio widely considered for terrestrial plants as an indicator for estimating plastic adjustments in response to nutrient availability. In submerged freshwater plants, especially in flowing systems, such ratio is mostly enhanced by disturbance (Barrat-Segretain 2001) as a main function of roots consists in anchoring plants and preventing them from being washed out (Arber 1920; Sculthorpe 1967). Aquatic vascular plants are able to acquire nutrients via uptake across shoot and leaf surfaces and from adventitious and original roots depending on the environmental conditions and plant specific strategy (Agami & Waisel 1986; Pelton, Levine & Braner 1998). Therefore no specific morphological trait related to the capture of nutrients may be selected. In this case, particular attention has to be paid to physiological traits which are poorly investigated in aquatic situations.

In this study we performed a controlled condition experiment designed to study plant phenotypic plasticity according to nutrient availability in the laboratory. Phosphorus (P), recognised as the most common limiting nutrient for freshwater plant growth (Carr & Chambers 1998), was studied more particularly. We selected the model system, *Ranunculus peltatus* Schrank for its high morphological plasticity (Cook 1966; Garbey, Thiébaud & Muller in press a & b). This submerged rooted macrophyte is widely distributed in European rivers and streams (Haslam 1978) where it can dominate, and forms extensive stands in open water areas (Cook 1966; Spink, Murphy & Westlake 1997; Thiébaud & Muller 1999). As other *Ranunculus* species, *R. peltatus* life-cycle comprises four main stages consisting in an extension stage in late winter, a consolidation and flowering stage in the spring, a decline stage in summer and a regeneration stage in early autumn (Dawson 1976; Garbey *et al.* in press b). The same experiment was consequently replicated at three distinct stages in its life-cycle to take into account this phenology. The following questions were addressed:

- (i) Are there physiological or morphological responses of *R. peltatus* concerning P uptake and use along a P-availability gradient ?

- (ii) To which extent, does phenology influence *R. peltatus* plastic responses ?

Methods

Three nine-day experiments were performed to study *R. peltatus* phenotypic responses to phosphorus availability in 2001 (April 24 to May 2; June 7 to 16; August 26 to September 4). They consisted in transplanting *R. peltatus* stem apices in aquaria filled with water enriched when necessary with phosphorus. Three P water concentrations were tested corresponding to the following Soluble Reactive Phosphorus (SRP) concentrations: 0.05mg/l (concentration A), 0.10mg/l (concentration B) and 0.30mg/l (concentration C). The only impact of P water was tested on *R. peltatus* morphological and physiological variability.

Water and plants were collected in two oligotrophic streams located in the Northern Vosges Man and Biosphere Reserve (49°1'N, 7°23'E). They were characterised by weakly mineralised and slightly acid water (Garbey *et al.* 2003, in press b). For each experiment, 120l of water were collected in the Schwartzbach stream and analysed before its beginning. The following parameters were especially determined: Acid Neutralising Capacity (ANC) (Gran's titration ; NFT 90-035, AFNOR 1986), Conductivity (C), pH, SRP (single reagent ascorbic acid technique for phosphorus, NFT 90-023, AFNOR 1986) and Ammonia (NH₄⁺-N) (indophenol technique for ammonia, NFT 90-015, AFNOR 1986). Plants were sampled in the Falkensteinbach stream in a site selected for its particular abundance and dominance of *R. peltatus*. Each plant, including its apex and some adventitious roots, was cut between 30 to 50cm from the apex. They should not exhibit buds or flowers.

For each of the P water concentration tested, six aquaria measuring 30x15x25 cm³ were used, comprising three replicates with plants and three replicates without plants (control). Aquaria were filled up with 6.5l of water enriched in a P addition solution so as to reach the P concentration tested. In the aquaria with plants, three *R. peltatus* individuals were selected at random from the stock of collected plants, washed carefully and put into water. The fertilisation treatments followed a block design including all combinations of phosphorus with or without plants. The 18 aquaria were placed in a refrigeration tank and aerated to ensure mixing and sufficient carbon supply. Water temperature in the main tank was fixed at 15 ± 2°C. Light was provided by banks of 120 cm long fluorescent tubers (58 Watt Grow Lux Wide Spectrum tubes) following a 14hDay/10hNight photoperiod. pH and Conductivity in each aquaria were measured 6h after the beginning and at the end of each experiment.

Every three days the P addition solution was added relative to the depletion of phosphorus. Three periods, T1, T2 and T3 were thus underlined in each experiment. 10ml-water were sampled every six hours during T1 and stored at 4°C. As a 6h step survey did not bring significantly more information than a 12h step survey, we reduced our number of samplings to a 12h step survey during T2 and T3. All water samples were analysed for SRP within 24h. We made the assumption that P depletion was caused either by P adsorbance on the aquaria walls and by plant uptake. Therefore P depletion in the aquaria without plants was only due to P adsorbance. Plant uptake was calculated for each concentration as the subtraction of the P depleted in the aquaria with plants (Aq+veg) and P depleted in the control aquaria (Aq) using the following formula:

$$P_{uptake} = \left[(SRP_i - SRP_f)_{Aq+veg} - (SRP_i - SRP_f)_{Aq} \right] \times V_{aq}$$

with SRP_i and SRP_f respectively as initial and final SRP in the water, V_{aq} as the water volume in the aquaria. For calculating plant P-uptake in a given aquarium, the mean P depletion over the three controls corresponding to the same P concentration was used.

Eight traits were selected, comprising four physiological and four morphological traits assumed to reflect plant nutrition and functional changes according to nutrient availability. Physiological traits concerned Relative Growth Rate (RGR), total plant phosphorus accumulation (tQa), Nutrient Use Efficiency (NUE) and plant adaptability in P-uptake (ADAPT). RGR (d^I) was calculated for each individual from initial and final plant Dry Weight (DW_i and DW_f) and experiment duration in days (T) using the following formula (Hunt 1990):

$$RGR = \frac{\ln(DW_f) - \ln(DW_i)}{T}$$

tQa (gP) was calculated for each aquaria as the sum of P accumulated during P1, P2 and P3 in the three individuals placed in the aquaria with respect to their initial dry weight (DW_{iT}):

$$tQa = \frac{(P_{uptake})_{T1} + (P_{uptake})_{T2} + (P_{uptake})_{T3}}{DW_{iT}}$$

NUE (gDW/gP) was determined at the level of total plant as dry matter production on nutrient absorption using the following equation (Bridgham *et al.* 1995):

$$NUE = \frac{DW_{fT} - DW_{iT}}{P_{uptake}}$$

with DW_{iT} and DW_{fT} as initial and final Dry Weight for the three plants in the aquaria. NUE should decrease with increasing nutrient availability highlighting a dilution effect. The reverse is found for plants developing in low nutrient availability. Finally ADAPT was evaluated by comparing the absolute mean P uptake rate during T1 and T3. Indeed, in nutrient-poor environments, plants should increase the P uptake rates in order to improve their nutrient

uptake efficiency. In contrast, no specific change in the uptake rate should occur in plants from nutrient-rich environment. This was evaluated using the following ratio:

$$ADAPT = \left| \frac{(v_{uptake})_{T3}}{(v_{uptake})_{T1}} \right| \cdot v_{uptake}$$

corresponded to the mean number of six instantaneous

absorption rates calculated every 12h in each period. ADAPT may be therefore higher than one in nutrient-poor situations and less than one in nutrient-rich situations.

Morphological traits concerned *R. peltatus* potential changes according to nutrient availability. They corresponded to the increase of plant photosynthetic area ($\Delta(L+Sec)$), the proportion of rooted internodes ($\Delta ROOT$), the change of the mean length of internodes ($\Delta LNODE$) and the production of buds and flowers (B+F). $\Delta(L+Sec)$ was evaluated using two descriptors of plant general growth: the length of plant main shoot (L) and the length of the longest secondary ramet (Sec). Both parameters have successfully described *R. peltatus* local expansion in two previous studies (Garbey *et al.* in press a & b). L and Sec were summed in order to evaluate total plant photosynthetic surface which should increase in nutrient-rich situations and remain stable in nutrient-poor situations. The change of this trait was calculated as the subtraction between final and initial measurements for each *R. peltatus* individual. $\Delta ROOT$ was calculated as the difference between the final and initial proportion of rooted internodes. These proportions were evaluated as the number of internodes with adventitious roots on the total number of internodes. This trait was selected to examine the hypothesis that root creation is enhanced in nutrient-poor situations. $\Delta LNODE$ was quantified as comparing the mean internode length at the beginning and at the end of the experiment. Mean internode length was calculated as L divided by the total number of internodes. A low internode length was assumed to reflect stress when neither disturbance or shading pressure occur. Finally sexual reproduction was evaluated through the total number of buds and flowers produced (B+F). All morphological traits were calculated for each *R. peltatus* individual and resulted therefore in nine measurements per P concentration.

The expected correlations according to theories presented in introduction between these eight traits and nutrient availability were synthesised in table 1.

Table 1. – Expected relationships between nutrient availability and variation in the selected traits.

Plant attribute	Nutrient-poor situations	Nutrient-rich situations
Physiological traits		
RGR	Low	High
tQa	Low	High
NUE	High	Low
ADAPT	Above 1	Approximately 1
Morphological traits		
$\Delta(L+sec)$	Low	High
$\Delta ROOT$	Positive	Negative
$\Delta LNODE$	Low	High
(B+F)	?	?

Two-ways ANOVA [factors: time (April, June, August); trophic level (A, B, C)] were carried out and Newman-Keuls post hoc tests used to test differences among treatments (Winer 1962). All statistical analysis were performed using STATISTICA software (Statsoft Inc. 1997).

Results

At the beginning of the three experimental periods (To), *R. peltatus* samples had similar mean morphological traits ($p < 0.05$). Neither deficiency symptoms nor senescence of plant tissue were observed during the experimental periods. Further, slight variations in pH and conductivity were noticed between the beginning and the end of each experiment (Table 2). Mean phosphorus adsorbed on the aquaria was evaluated to approximately 21 to 28 $\mu\text{g/l}$, which corresponded respectively to 30, 80 and 270 $\mu\text{g/l}$ as the remaining P- concentration available for plants.

Table 2. – Mean and standard-errors of pH and conductivity at the beginning and at the end for each experiment. $n=18$.

		pH	Conductivity
First experiment	April 24	6.7 ± 0.1	69 ± 2
	May 02	7.2 ± 0.1	65 ± 5
Second experiment	June 07	6.9 ± 0.05	63 ± 1
	June 16	7.1 ± 0.07	66 ± 3
Third experiment	August 26	6.7 ± 0.1	64 ± 1
	September 4	6.6 ± 0.07	66 ± 3

Significant time effect was underlined for all morphological and physiological traits (Table 3). Further three physiological traits (RGR; tQa; ADAPT) and two morphological traits (Δ ROOT; (B+F)) varied according to P water concentration. Finally the interaction Period x P-concentration was significant for most physiological traits (RGR; tQa; NUE) and the morphological trait (B+F).

Table 3. – F-ratios and p-values obtained with a two-factor ANOVA [period: April, June, August; trophic level: A, B, C] on physiological and morphological traits. n.s.: non significant; t: trend ($p<0.1$), (*): significant ($p<0.05$), (**): very significant ($p<0.01$), (***): highly significant.

	Period	Trophic level	Period x Trophic level
Physiological traits			
RGR	84.21 (***)	2.36 (t)	2.82 (*)
tQa	38.87 (***)	75.60 (***)	13.54 (***)
NUE	7.71 (**)	2.35 (n.s.)	3.00 (*)
ADAPT	4.25 (*)	3.13 (t)	2.06 (n.s.)
Morphological traits			
Δ (L+Sec)	95.30 (***)	1.21	1.30
Δ ROOT	4.83 (*)	2.59 (t)	0.97
Δ LNODE	14.81 (***)	1.66	1.91
(B+F)	12.19 (***)	2.48 (t)	2.48 (t)

The highest RGR were found in April (mean RGR 0.03 d^{-1}) and the lowest in June (-0.003 d^{-1}). Intermediate RGR were found in August with a mean RGR of 0.007 d^{-1} (Fig. 1). However, no significant differences in RGR were found between the three P water concentrations in April and June. RGR was highest for the P concentration C than for A and B (Fig. 1).

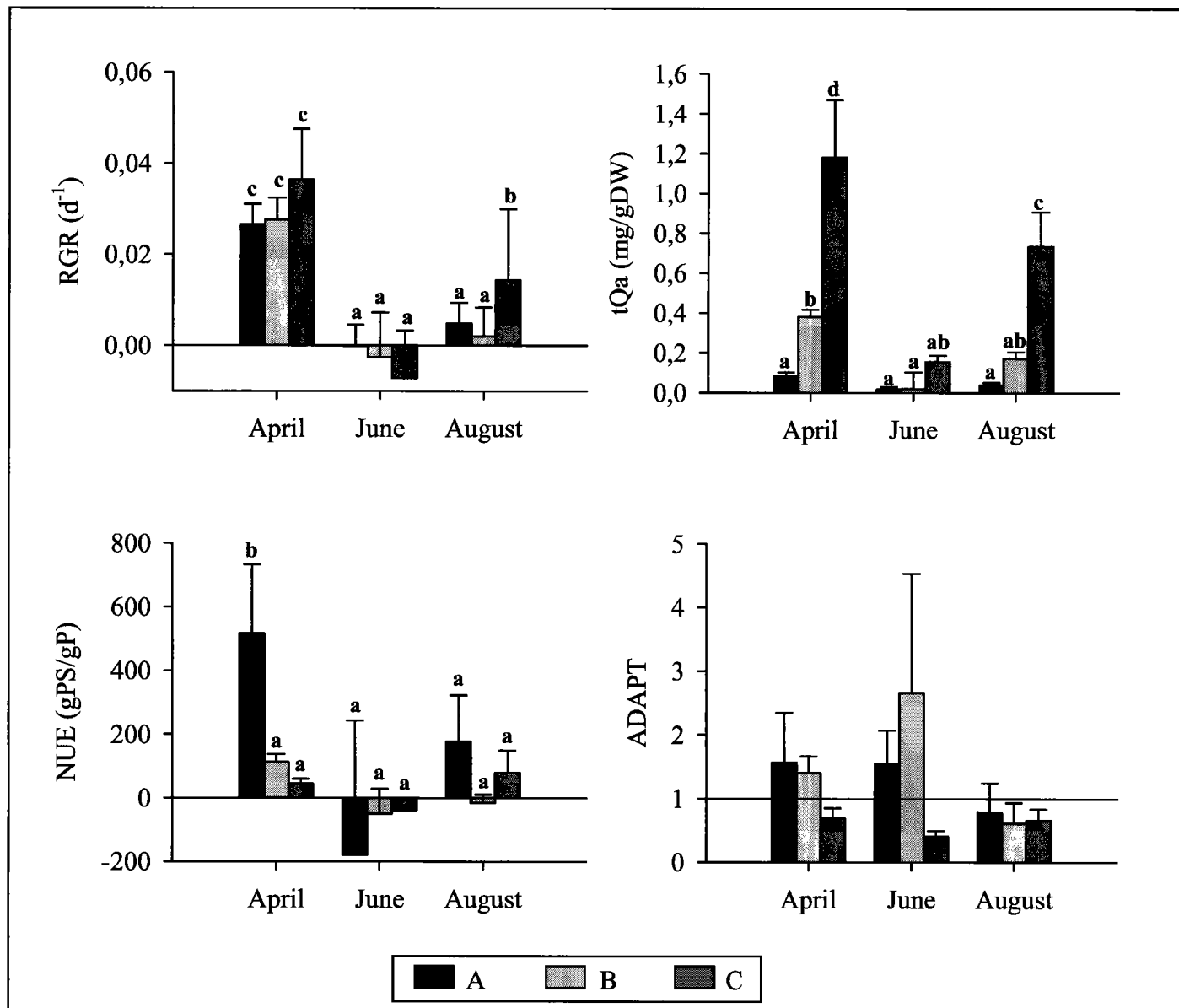


Figure 1. – Changes in the physiological traits RGR, tQa, NUE and ADAPT in function of trophy and experimental period. Bars are presenting mean values out of 3 for RGR, tQa and ADAPT and 9 for NUE. Error bars are standard errors. The letters a, b, c, d indicate that significant differences between the monthly measures were detected with the Student-Newman-Keuls test ($p < 0.05$).

Further tQa was strongly related to P concentration, being high at P concentration C (mean tQa: 0.69 mg/g), intermediate at B (mean tQa: 0.19 mg/g) and low at A (mean tQa: 0.04 mg/g). tQa was the highest during April experiment (mean tQa: 0.55 mg/g) and the lowest during

June experiment (mean tQa: 0.06mg/g). No significant P concentration effect was underlined for NUE except for the April experiment which indicated that NUE was higher for concentration A than for B and C. NUE was strongly related to the period of experiments, being maximum in April (mean NUE: 224.1gDW/g) intermediate in August (mean NUE: 80.4gDW/g) and even negative in June (mean NUE: -89.5gDW/g). Finally, ADAPT was influenced significantly by the period of experiment, the ratio being greater than one in April and June and lower than one in August. It tended also to vary according to P concentration with mean ratios ranking from 0.58 for concentration C, 1.30 for A and 1.56 for B. Therefore an increase in mean uptake rate is underlined for concentrations A and B whereas a decrease is found for C.

The highest elongation of *R. peltatus* photosynthetic area was found in April (mean $\Delta(L+Sec)$: 22.4 cm) whereas similar low values of $\Delta(L+Sec)$ were found in June and August (mean $\Delta(L+Sec)$: 1.1 and 4.2 cm respectively). $\Delta ROOT$ was also related to phenology, being close to zero for April and June (mean $\Delta ROOT$: 0.01 and -0.003 respectively) and near 10% for August (mean $\Delta ROOT$: 0.09). These results indicated that the proportion of rooted internodes is naturally stimulated at the end of the growing period. Further this ratio tended to vary according to P availability and indicated no variation for concentration C but an increase of 4 to 6% (mean $\Delta ROOT$ for concentrations A and B respectively) at lowest SRP concentrations. The creation of roots was therefore enhanced in such conditions. An important point to note is the high variability found in this measurement which may explain the low F ratios found (Fig. 2; Table 4). $\Delta LNODE$ was strongly related to only the time effect, being the lowest in June and August (mean $\Delta LNODE$: -0.27 and -0.14 respectively) and the highest in April (mean $\Delta LNODE$: 0.9). Finally, buds and flowers were produced only in April (mean B+F: 0.3). Despite high variability in the measures, B+F was significantly higher for the lowest P concentration.

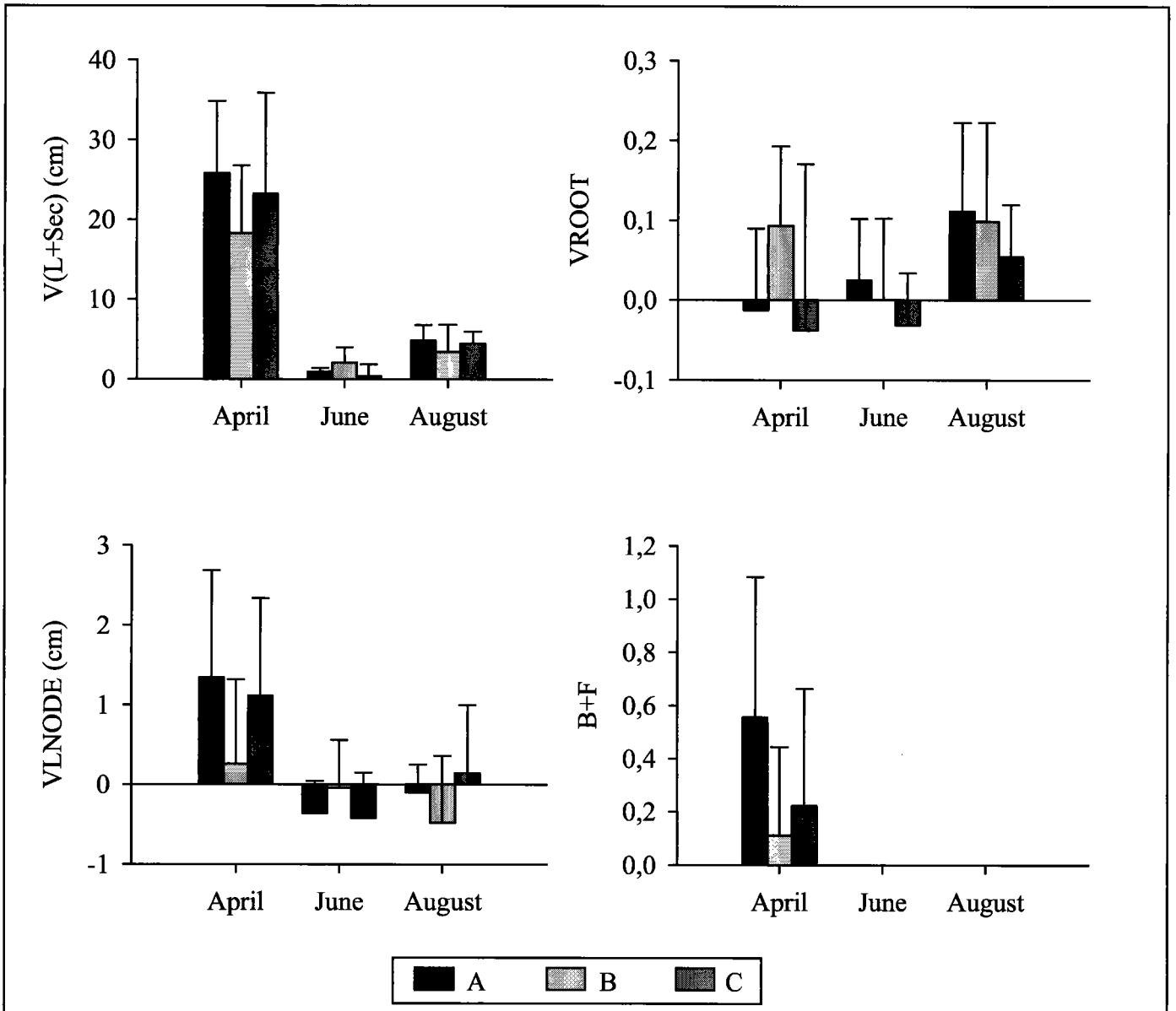


Figure 2. – Changes in the morphological traits $\Delta(L+Sec)$, $\Delta ROOT$, $\Delta LNODE$ and $(B+F)$ in function of trophic and experimental period. Bars are presenting mean values out of 9. Error bars are standard errors.

Discussion

The stability of our culture conditions suggested that no particular artefactual parameters interacted with our experiment. Maximum *R. peltatus* RGR obtained through this study was slightly lower than RGR found in optimal growth conditions in *Ranunculus species* (Eichenberger & Weilenmann 1982; Sand-Jensen & Madsen 1991; Madsen & Brix 1997). This small difference may suggest that experimental conditions were not optimal. Results

obtained through the present study should hence be considered with respect to the experimental conditions selected.

Plant responses differed widely in intensity and qualitatively as a function of the season. Defined through field observations and experiments, *R. peltatus* phenology was clearly confirmed in laboratory conditions through the present study. Indeed changes in physiological and morphological traits underlined an active growth in April, which was less intensive in August. In June, no growth was highlighted as previous flowering activated the senescing process (Dawson 1980).

Physiological traits depended widely on P availability. Our results supported most of the hypothesis addressed in the introduction as far as only the elongation and regeneration stages were considered. However, most selected traits were not able to illustrate plastic adjustments in June. RGR tended to increase with P availability during the regeneration stage: RGR in hypertrophic water was respectively in April and August, 1.4 and 2.9 times higher than RGR in oligomesotrophic waters. Such high multiplying coefficient was similar to highly plastic species. For instance, Van, Wheeler & Center (1999) reported for *Hydrilla verticillata* (Lf.) Royle a RGR increasing 1.6 times from low to high fertility. A lowest multiplying coefficient of 1.1 was found for another plastic species, *Elodea canadensis* Rich. while nutrient availability increased (Madsen & Cedergreen 2002). *R. peltatus* took up from 0.01-0.17 mgP.g⁻¹.day⁻¹ from the water in April depending on the amount of available P which agrees with other studies (Pelton *et al.*, 1998). These authors also noted that removal of P from the water increased with an increase in the nutrient loading rate. Similarly, in the present experiments, greater P uptake by *R. peltatus* was observed in response to P enrichment. Saturation was however not reached though nutrient uptake kinetic generally follows a Michaelis-Menten equation (Bassirrad 2000). These results suggests that in nutrient-rich situations passive diffusion through macrophyte stems and leaves is favoured (Carignan 1982; Madsen & Cedergreen 2002). Stems and leaves possess indeed a thin cuticle through which nutrient can easily diffuse (Sculthorpe 1967) and constitute a much larger surface area for uptake than roots. This mechanism might be considered as adaptive plasticity (*sensu* Sultan 2000) to face fluctuating nutrient supply (Madsen & Cedergreen 2002). In addition, our results indicated through the calculation of ADAPT that *R. peltatus* was adapting P uptake rate as a function of nutrient availability. Indeed, in April, increasing uptake rate was found for low P concentrations and surprisingly the reverse was found for high P availability. Such results suggest that *R. peltatus* affinity for P was modified, with an increase in transport through the roots when nutrient is limited. Finally, as expected, NUE decreased in function of

nutrient availability in April. Relatively low biomass was indeed produced per milligram of P absorbed when a large P supply was provided highlighting a dilution effect (Best, Woltman & Jacobs 1996). This trend was much more mitigated in June and August as negative values were found for the intermediate P concentration. The suitability of NUE as indicator of plant plastic adjustments may be discussed especially when low growth is achieved. Indeed the selected definition of NUE is merely the inverse of biomass nutrient concentration. It will give very high values in nutrient deficient cultures with very low yields and therefore may not be a good indicator of efficient production at low growth and nutrient input (Gauley, Allan & Russelle 1994). The high variability noticed in June for the low P concentration reflected this bias. Regarding the period where maximum growth was achieved, our results supported Bridgham *et al.*'s model (1995) predicting that nutrient efficiency increased with decreasing nutrient availability along a Monod function. However the model predicts that beyond an optimum resource level, further nutrient deficiency causes a decrease in nutrient efficiency. Such optimum may therefore not have been passed over.

The lack of morphological functional changes in response to P enrichment may be explained by three hypothesis. Firstly, *Ranunculus peltatus* may be nutrient-saturated in growth even at the lowest concentration. Macrophytes are indeed nutrient saturated with low amounts of nutrients (Gerloff & Krombholz, 1966). Plastic adjustments may be however highlighted in saturated nutrient conditions (Van *et al.* 1999; Madsen & Cedergreen 2002). Another reason is that the selection of traits could have been inappropriate and weakly indicative of plant plastic adjustments according to nutrient stress. Indeed plasticity of a species in response to a change in environment strongly depends on which trait is measured (Navas & Garnier 2002). This difference in magnitude of plastic response to varying resources results in a hierarchy of plasticity among traits (White 1979) at the plant level. For example, in the freshwater plant, *Potamogeton pectinatus*, the number and length of branches are more sensitive than shoot length to sediment characteristics (Idestam-Almquist & Kautsky 1995). However, in the present study, variation recorded for $\Delta(L+Sec)$, $\Delta(LNODE)$ and $\Delta(ROOT)$ for the three P concentrations tended to correspond to random variation around an optimal trait value suggesting their independence to P concentration. Therefore, the last hypothesis is that *R. peltatus* morphology may not be responsive to P availability in the experimental conditions considered. This hypothesis is apparently contradictory to the high morphological plasticity demonstrated in *R. peltatus* in other findings (Cook 1966; Garbey *et al.* in press b). However, these studies investigated mainly the impact of physical parameters such as water depth, current velocity or shade (Boeger 1992; Garbey *et al.* in press b),

evaluating directly or indirectly *R. peltatus* light availability. This suggests that morphological adaptive plasticity may exist in *R. peltatus* in response to light but not to P availability. An exception is the trait B+F that was assumed in a first step to vary independently from P concentration. Thus, in contradiction with plant ecology strategy scheme which predicts that flowering is enhanced by disturbance (Grime, Hodgson & Hunt 1988; Westoby 1998), sexual reproduction in these experiments was indeed enhanced in low nutrient availability. Seed production would enable plant to regenerate when conditions become more favourable and would consist in a long term strategy.

Three main aspects of *R. peltatus* plasticity according to nutrient availability were therefore highlighted. (i): Plasticity in *R. peltatus* is closely dependent on its phenology. Two hypotheses can explain this aspect. The first hypothesis consists in the occurrence of a minimum metabolism activity to achieve plastic adjustments. Indeed, plants have to face the trade off between costs induced by plasticity and benefits for the plant. Costs induced by plasticity may thus be only worth investing when plants may support them and benefits most from the competitive advantage plasticity gives. The second hypothesis is that the plasticity capacity of a plant may change during ontogeny. Meristems produced at different stages may respond differently to the same environmental trigger. This phenomenon, referred to as ontogenetic contingency has been highlighted in some terrestrial plants (Diggle 1994; Watson, Geber & Jones 1995) and indirectly in some aquatic species (Barko, Hardin & Matthews 1982). At present we can offer no conclusion about which hypothesis may be the best interpretation of our results. (ii) According to nutrient availability physiological rather than morphological adjustments were recorded. This strategy already noticed in terrestrial situations is the result of the trade-off previously mentioned. Physiological plasticity is usually associated with a change in properties brought about by reversible subcellular rearrangements and represents lower costs and a rapid response to environmental stress whereas morphological plasticity involving replacement of existing tissues by new plant parts with different characteristics appears to represent a high-cost solution to a change in environment (Bradshaw 1965). Nevertheless, physiological adjustments may act as a primary signal that could lead to longer term responses in morphology. Physiological adjustments provide quick adaptive responses to low nutrient availability in the short term but may also enable plants to face environmental fluctuations in a longer term, which is a key competitive advantage for macrophytes. (iii): Morphological plasticity may be dependent on the resource. Comparing our results to literature findings has indeed shown that *R. peltatus* was highly responsive to light limitation even at short term but not to nutrient limitation. Though some

studies report the same findings in terrestrial plants (Navas & Garnier 2002), no information of that type was highlighted for macrophytes. In the case of freshwater plants, this is probably an evolutionary consequence of the adaptation to running waters. Indeed, as nutrients are continuously renewed, competition for light may constitute a greater environmental pressure than competition for nutrients, which may entail selection for characteristics allowing plants to be highly competitive for light through adaptive plasticity but less for nutrient absorption.

Implications for the evaluation of plasticity in freshwater plants

The evaluation of plasticity is therefore highly dependent on time and duration of experiment. Most studies carried out in aquatic situations focus on short and punctual experiments. However, plant traits are changing in a predictable way as a function of plant growth or development, which may influence plasticity evaluation. If our experiment had been restricted to the only June period, the plastic potential of *R. peltatus* would have been greatly under-evaluated. A solution would be as we opted for, to replicate these short experiments for each main stage in plant life-cycle in order to integrate plant biological and therefore extrapolate phenotypic expression through the entire vegetative phase of plant growth and development. The short duration of our experiments enabled to highlight plastic adjustments as *R. peltatus* was a fast-growing species with RGR comparable to highly competitive species (Eugelink 1998; Van et al. 1999). However, longer duration may be necessary to verify if morphological plasticity would occur at a longer term. It should also be recommended while studying less competitive species for obtaining a sufficient growth to underline significant plasticity or lack of plasticity. Finally, morphological traits are not sufficient for evaluating plasticity potential in aquatic plants, especially while using short experiments. Further research would be needed to develop physiological traits which are seldom taken into account for plasticity evaluation.

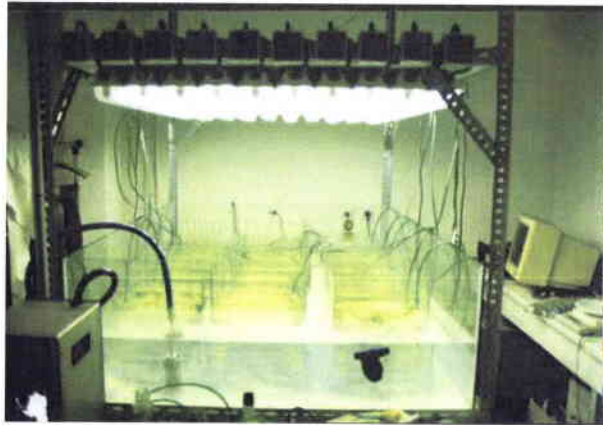


Figure 3 – Dispositif expérimental (p. 142)

Is P-content variation in plant tissues an efficient tool to determine aquatic plant strategies along a resource gradient ?

Garbey, C ¹, Murphy, K.J.², Thiébaud, G. ¹ & Muller S. ¹

En révision, Freshwater Biology

¹: LBFE, Université de Metz, 2 avenue du Gal Delestraint, 57070 Metz. France.

²: IBLS-DEEB, Graham kerr building, University of Glasgow, Glasgow G12 8QQ, Scotland.

Introduction

A plant strategy may be defined as a grouping of similar or analogous genetic characteristics which recurs widely among species or populations, such that they show similarities in ecology (Grime, 1979). The CSR theory of Grime (1977, 1979), recognises three primary strategies in the established phase, presumed to have been selected under extreme conditions of competition, disturbance or stress. This selection should have produced competitors (C), ruderals (R) and stress tolerators (S). The model distinguishes further intermediate secondary strategies (C-S, C-R, S-R, C-S-R), that may have evolved in habitats where no single factor predominated. For competitive, stress-tolerant or ruderal plants, the model defined characteristic traits related to their morphology, life-history and physiology (Grime *et al.*, 1988). Those authors who have tried to adapt this model to aquatic plants have generally identified a need to find new categories of traits more related to aquatic situations (Kautsky, 1988 ; *Murphy et al.*, 1990 ; *Abernethy*, 1994 ; *Hill et al.*, 1994 ; *Willby et al.*, 2000). Functional classification of aquatic plants furthermore often relies only on morphological and life-history traits (Kautsky, 1988 ; *Greulich & Bornette*, 1999 ; *Willby et al.*, 2001b). Species belonging to the same genus may have similar sets of these traits but still exhibit differences in strategy type (e.g. competitiveness: *Lambrinos*, 2002). In such case, these differences may be explained by differences in physiology (*Westlake*, 1973 ; *Jones et al.*, 2000) or palatability (*Van et al.*, 1998 ; *Elger et al.*, 2002). These latter traits are poorly known and their relationships with plant strategies need to be more thoroughly investigated in aquatic situations.

Tilman's theory attempts to predict competitive success as a function of the availability of limiting resources (Tilman, 1982, 1990). In aquatic situations, stressful

conditions may be brought about by low mineralisation or low nutrient concentrations (Abernethy, 1994). There is strong evidence for a dominant role of nutrient availability, primarily P and (when P is in excess), N in controlling the development and abundance of macrophytes (e.g. Carr & Chambers, 1998). A large number of studies contribute data on nutrient levels in plant tissues, and growth of a variety of aquatic macrophytes in relation to nutrient status, with respect to the management of aquatic weeds and the control of eutrophication (i.e. Carignan & Kalf, 1980 ; Rorslett *et al.*, 1985 ; Gouesse-Aidara, 1985 ; Best *et al.*, 1996). Nevertheless, plant growth and nutrient availability in water or in sediment are not always directly correlated (Kern Hansen & Dawson, 1978 ; Canfield & Hoyer, 1988 ; Feijoo *et al.*, 1996). Indeed, if the development of plants is the result of the mobilisation of reserves of energy and structural materials accumulated in different storage organs, nutrient-uptake is likely to exceed the rate of utilisation in growth, allowing reserves to accumulate (Grime, 1979 ; Chapin & Van Cleve, 1989). This luxury uptake may benefit the plant during subsequent periods of nutrient storage if nutrient concentrations diminish. Plants able to face fluctuations in nutrient content may successfully invade hydrosystems (Davis *et al.*, 2000). Therefore, competitiveness for nutrients has to integrate both the plant's ability to use phosphorus for growing rapidly and its ability to extract and retain nutrients under conditions of chronically low nutrient availability. The first component might be well described by morphology and life-history traits but the second component might rather be described by physiological traits such as nutrient storage in plant tissues.

In addition, functional classification in aquatic species has often been difficult because of the high morphological plasticity of some species (e.g. Milne *et al.*, 2002). For instance, Kautsky (1987) found that *Potamogeton pectinatus* may show either competitor or stress-tolerant phenological characteristics, depending on environmental conditions. *Ranunculus peltatus* also adopts differing strategies: exhibiting profiles of traits which may tend towards stress-tolerant in nutrient-poor undisturbed habitats, ruderal in disturbed habitats, or competitive in nutrient-rich habitats (Garbey *et al.*, in press a). In this case, the use of traits related to morphology or life-cycle may be limited. Few studies have investigated plasticity in physiological traits, especially in nutrient accumulation in relation to environmental conditions (Janauer, 1981).

The present study aimed at evaluating the use of physiological traits such as nutrient storage in plants to define plant strategies along a high-to-low stress gradient, in undisturbed sites of the Northern Vosges Biosphere Reserve. Phosphorus was taken as an example and its accumulation was studied in five species of the dominant aquatic plant community

(*Callitriche hamulata*, *C. obtusangula*, *C. platycarpa*, *Elodea nuttallii* and *R. peltatus*). Particular attention was paid to *R. peltatus* as it displays high morphological plasticity (Cook, 1966 ; Dawson, 1976 ; Webster, 1988 ; Dalhgren, 1993 ; Garbey *et al.*, 2002, in press a & b). This species was taken as a model to study phosphorus variability within the plant organs according to nutrient status. Three primary questions were addressed:

- (i): Is plant nutrient content linked with the intensity of site stress?
- (ii): Have different aquatic plants the same P storage ability along a high-to-low stress gradient?
- (iii): Does *R. peltatus* display plastic P-storage within its organs?

Study Area

The study was conducted in the Northern Vosges Biosphere Reserve (NE France) (49°1'N, 7°23'E) in streams flowing on a sandstone substratum. The climate is oceanic with a continental trend. Mean yearly temperature is about 8.6°C and mean precipitation is about 900mm/year. The main sources of pollution are fish farms and domestic sewage. This network has been monitored yearly since 1990 regarding community assemblages and their relationships with environmental variables (Muller, 1990 ; Thiébaud, 1997 ; Thiébaud & Muller, 1999). From these previous studies, nine sites with well-established populations of *R. peltatus* were selected along an increasing trophic and mineralisation gradient. These sites were located in small streams characterised by a low width (3-6m), depth (0.2-0.5m), low to moderate current velocity and with a stable hydrological regime. These sites were considered to be subject to similar low intensities of environmental disturbances (Thiébaud, 1997) .

Methods

Species selected

In the Northern Vosges Biosphere Reserve, aquatic vegetation mostly consists of multi-layered stands of *C. hamulata*, *C. platycarpa*, *C. obtusangula*, *E. nuttallii* and *R. peltatus*. All these species are submerged rooted hydrophytes. *Callitriche* species are native species widespread in shallow disturbed freshwater systems in Europe (Haslam, 1987 ; Murphy *et al.*,

1990 ; Sabbatini & Murphy, 1996a) and sometimes so abundant that they are considered as weeds. However these species are less abundant in the undisturbed sites of the Northern Vosges Biosphere Reserve (Thiébaud & Muller, 1999). *E. nuttallii* is an invasive species from North America recently introduced in the Northern Vosges (Engel et al., 1979), which has colonized a wide range of habitats because of its high competitiveness (Simpson, 1990 ; Thiébaud et al., 1997 ; Barrat-Segretain, 2001). The last studied species, *R. peltatus*, is a native spreading species which forms extensive stands in areas of open waters (Cook, 1966 ; Grasmück et al., 1993 ; Thiébaud & Muller 1999). It can develop both floating entire, and submerged dissected leaves. Some information is available on the ecological strategies of these species. *R. peltatus* was classified as a CSR species (Grime et al., 1988 ; Murphy et al., 1990), and *C. platycarpa* and *C. hamulata* as CR species (Murphy et al., 1990 ; Sabbatini & Murphy, 1996b). *C. obtusangula* is grouped in the same functional vegetation type as *C. platycarpa* and *C. hamulata* (Abernethy, 1994). *E. nuttallii* belongs to the same functional group as *E. canadensis* and both are characterised by a CR classification (Sabbatini & Murphy, 1996b ; Willby et al., 2000 ; Barrat-Segretain & Elger, 2002).

Water, Sediment and Plant

Water, sediment and plant samples were collected in an homogeneous hydrological zone in nine sites and on four sampling dates (October 2000, March, June and August 2001).

500 ml of water were collected midstream and 200 cm³ of sediment were sampled in the first 5cm corresponding to the root layer. Plants were collected in each site. Only above-ground tissues looking healthy and possessing no or very few amount of algae or macroinvertebrates were sampled. For *R. peltatus*, a second sample was collected to study P-content in the different organs (floating leaves, dissected leaves, stems and adventitious roots either rooted or unrooted in the sediment).

Chemical analyses

Water analyses were undertaken immediately upon returning to the laboratory (less than 24 hours after sample collection). We selected six chemical parameters that depicted the degree of stress constraint which was assumed to be linked with either nutrient availability (NH₄⁺-N; NO₃⁻-N; PO₄³⁻-P) or mineralisation (ANC, pH and conductivity). Acid Neutralising Capacity (ANC) was determined by Gran titration (NF T 90-035, AFNOR 1986). pH was measured

using a combined glass electrode. Soluble Reactive Phosphorus (SRP) and $\text{NH}_4^+\text{-N}$ were analysed using spectrophotometry (single reagent ascorbic acid technique for phosphorus, NF T 90-023, AFNOR 1986, and indophenol technique for ammonia, NF T 90-015, AFNOR 1986) and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ using chromatography.

Plant tissues were washed carefully within 48h upon returning to the laboratory. The second sample of *R. peltatus* was divided into four subsamples corresponding to floating leaves, dissected leaves, stems and adventitious roots. Sediment and plants were dried at 40°C during 5 days. Dried samples were afterwards ground and digested using perchloric acid plus nitric acid. Total Phosphorus (TP) was determined for plants and sediments using the molybdenum blue analytical technique (NF T 90-023, AFNOR 1986).

Statistical analyses

In order to identify a resource gradient between sites, we used a Principal Component Analysis (PCA) (Legendre & Legendre, 1984). PCA is a correspondence analysis carried out on a sites x environmental variables matrix. Homogeneous groups of sites were underlined with a Hierarchical Cluster Analysis (HCA) performed using the Ward method to aggregate data and the City-Block method to calculate distances (Sokal & Rohlf, 1995). The HCA was calculated on the sites ordinates on the first three axes of the PCA (more than 80% of the total variability explained). ADE-4 software was used for these multivariate analyses (Thioulouse et al., 1997).

Mean and standard error (S.E.) were calculated. In order to test the effect of site characteristics, site groups or organs on P-content in plants, one-way and two-way ANOVAs were performed. The assumptions of normality and variance homogeneity were tested for the dependent variables with Levenne and Hartlett tests, respectively. Samples were considered as independent experimental units. On significant tests, the Tukey method was applied in order to identify homogeneous statistical groups of sites (Winer, 1962). These analyses were performed using STATISTICA for Windows 5.1 (Statsoft Inc. 1997).

Results

Site chemical characteristics - identification of stress gradient

For the PCA of sites x environmental data, 77% of the total variability was explained by the two first axes. These major axes were therefore used to plot the ordination diagram. The first axis was defined by most variables (SRP, NO_3^- -N, conductivity, ANC, pH) and the second axis was defined by NH_4^+ -N (Fig.1a). Sediment TP did not significantly contribute to the PCA axes. Sites were mostly distributed along the first axis, sites located on the left being characterised by high-stress conditions, sites located on the right being in low-stress conditions (Fig.1b).

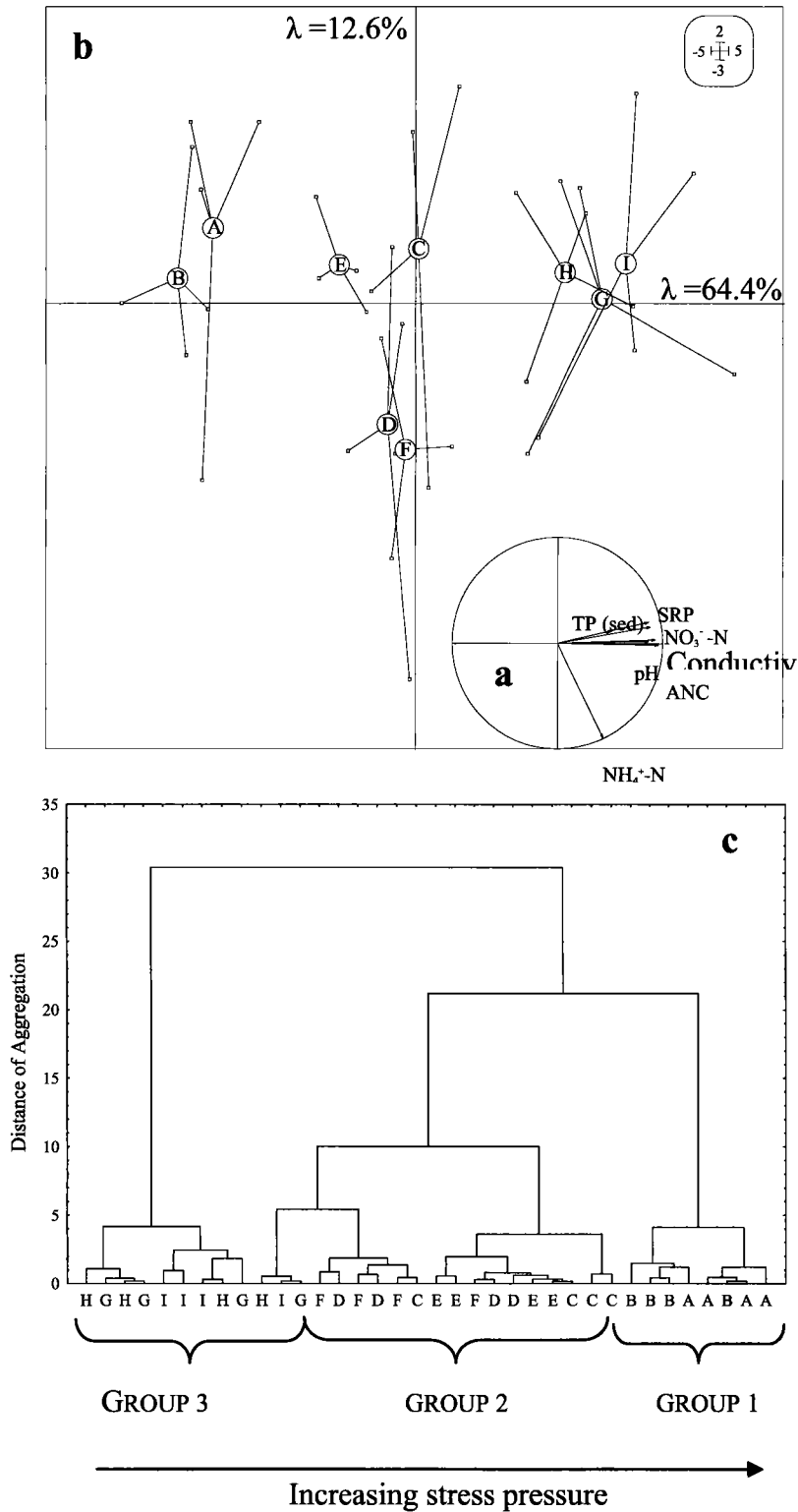


Figure 1. – Principal Component Analysis performed on sites chemical characteristics - (a): correlation circle. Variables highlighted in bold contribute significantly to F1 and F2 definition; (b): Factorial map F1*F2. Letters A to I correspond to the nine studied sites, (c): Dendrogram of the Hierarchical Cluster Classification performed on sites coordinates on F1, F2 and F3.

Table 1. – Mean and S.E. for the chemical variables for each site group defined with the PCA and HAC.

	GROUP 1	GROUP 2	GROUP 3
	(A, B)	(C, D, E, F)	(G, H, I)
Water			
PH	5.8 ± 0.4	6.7 ± 0.2	7.0 ± 0.2
Conductivity (mS/cm)	0.050 ± 0.008	0.079 ± 0.014	0.116 ± 0.020
ANC (meq/l)	0.089 ± 0.042	0.340 ± 0.058	0.562 ± 0.061
NO ₃ ⁻ -N (mg/l)	0.274 ± 0.111	0.504 ± 0.175	0.943 ± 0.102
NH ₄ ⁺ -N (mg/l)	0.029 ± 0.016	0.047 ± 0.020	0.052 ± 0.015
SRP (mg/l)	0.018 ± 0.011	0.033 ± 0.011	0.074 ± 0.029
Sediment			
TP (mg/l)	0.524 ± 0.487	0.834 ± 0.628	1.413 ± 0.723

Three homogeneous statistical groups were highlighted with a HCA performed on sites coordinates along the first three axes (Fig.1c). Group 1 (sites A & B) corresponded to stressful habitats with acidic, low mineralised and oligotrophic waters. Group 2 (C, D, E, F) was characterised by mesotrophic waters and group 3 (H, G, I) by eutrophic, well mineralised and neutral waters (Table 1).

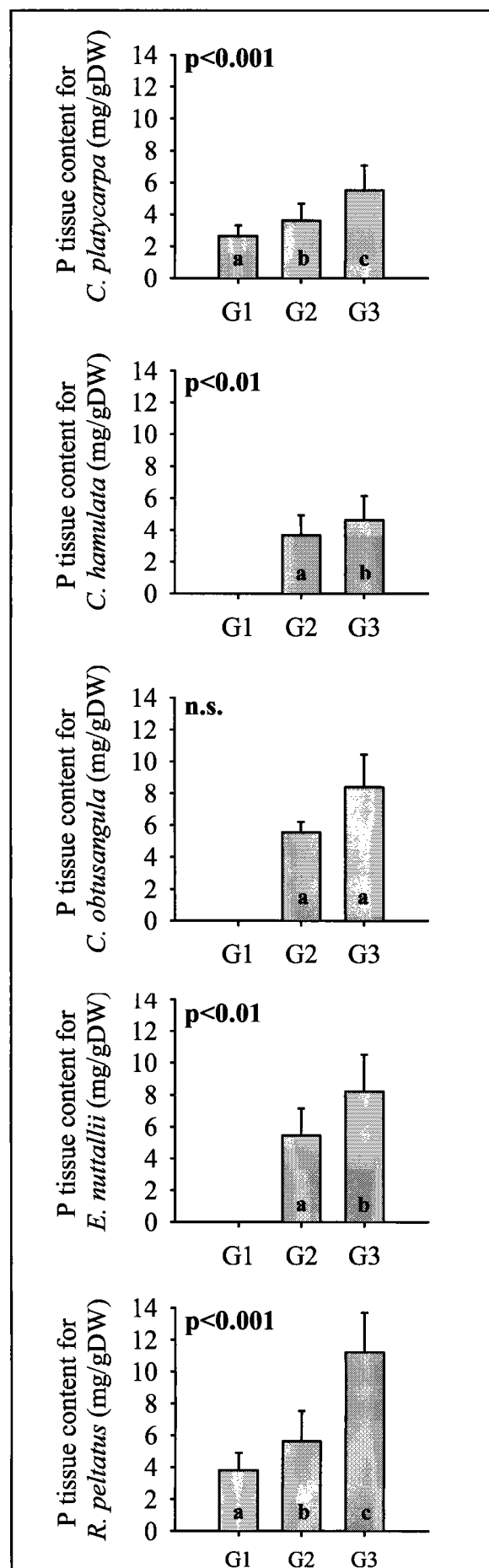
Plant occurrence

R. peltatus and *C. platycarpa* were present in all sites whereas *E. nuttallii* and *C. hamulata* occurred only in mesotrophic and eutrophic sites and *C. obtusangula* was mostly restricted to eutrophic sites (Table 2). Most species were sampled on all sampling dates. *C. hamulata* and *C. obtusangula* were however not collected from some locations in June and March.

Table 2. – Occurrence of *C. hamulata*, *C. platycarpa*, *C. obtusangula*, *E. nuttallii* and *R. peltatus* according to space (expressed as the percentage of sites where the plant was present on total sites in each group) and season (expressed as the percentage of sampling dates where the plant was sampled on the total number of sampling dates).

	<i>C. hamulata</i>	<i>C. platycarpa</i>	<i>C. obtusangula</i>	<i>E. nuttallii</i>	<i>R. peltatus</i>
Groups of sites					
Group 1	0%	100%	0%	0%	100%
Group 2	75%	100%	25%	75%	100%
Group 3	100%	100%	100%	100%	100%
Sampling dates					
March	50%	78%	0%	83%	100%
June	50%	100%	50%	100%	89%
August	83%	89%	100%	100%	100%
October	100%	78%	100%	100%	89%

Figure 2. – Mean and standard error bars for P-tissue contents for each species are given in mg per g dry plant weight in the nine studied sites classified into three different groups of sites (G1, G2 and G3). G1 corresponds to populations subject to high stress, G2 intermediate stress and G3 low stress. Values within the same graph sharing the same lowercase letter do not differ at the 5% level of significance determined using Tukey's test; others differ at the 5% level or less.



Tissue P-content in the selected species

P-content was studied in plant tissues of each species and related to the three levels of stress illustrated with the previous HCA. There was a significant increase in P-content in all species along the stress gradient except *C. obtusangula* (Fig. 2). The P-content of *C. platycarpa* and *R. peltatus* was low for populations from group 1, intermediate for populations from group 2 and high for populations from group 3. The P-contents of *C. hamulata* and *E. nuttallii* were higher for populations from group 3 than group 2. In addition, there was a significant interspecific variation for group 2 and 3 (Table 3). For group 2, P-content in *C. platycarpa* was lower than *R. peltatus*. For group 3, *C. hamulata* and *C. platycarpa* displayed low, *E. nuttallii* and *C. obtusangula* intermediate and *R. peltatus* high P-contents.

Table 3. – Results of the ANOVA test (F-ratios and p-values) performed on P-content of the different species in Group 1, Group 2 and Group 3. Significant F-test are highlighted in bold. Means (Standard Error) expressed in mg/gDW are also presented for each species in each group. Values within the same category sharing the same lower case do not differ at the 5% level of significance determined using Tukey's test: others differ at the 5% level or less. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

	GROUP 1	GROUP 2	GROUP 3
F-test	F(1;11)=4.70	F(4;39)=3.87 **	F(4;52)=21.49***
<i>C. platycarpa</i>	2.65 (0.66) ^a	3.60 (1.08) ^a	5.50 (1.56) ^a
<i>C. hamulata</i>	-	3.68 (1.25) ^{ab}	4.62 (1.52) ^a
<i>C. obtusangula</i>	-	5.55 (0.67) ^{ab}	8.38 (2.05) ^b
<i>E. nuttallii</i>	-	5.46 (1.69) ^{ab}	8.22 (2.30) ^b
<i>R. peltatus</i>	3.82 (1.08) ^a	5.62 (1.92) ^b	11.21 (2.47) ^c

Tissue P-content within R. peltatus organs

Floating leaves were mostly present in June. While there were significant site and organ effects on phosphorus nutrient concentrations, there was also significant interaction between these two factors (two-way ANOVA). P-content in *R. peltatus* organs did not significantly differ in sites of groups 1 and 2 but was higher in adventitious roots than stems and leaves in sites of group 3 (Fig. 3).

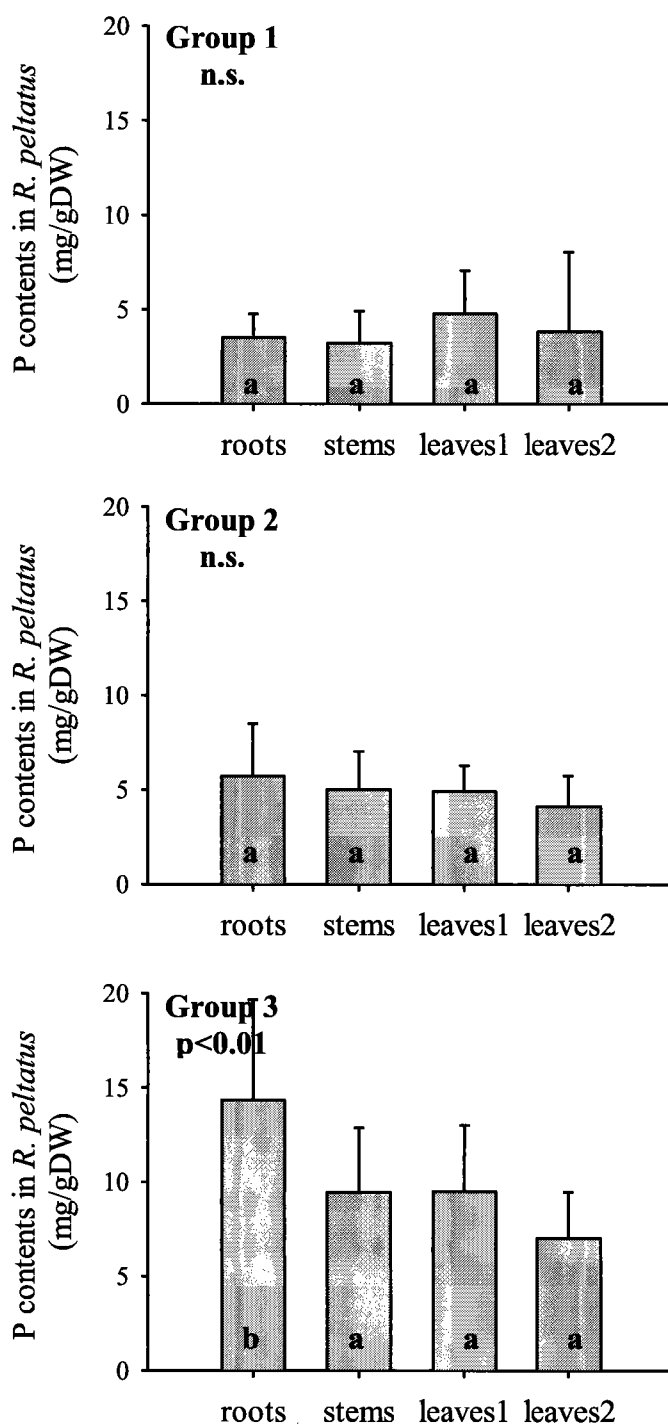


Figure 3. – Mean and standard error bars for P-tissue contents within *R. peltatus* organs (stems, roots, dissected and floating leaves). Values within the same category sharing the same lower case letter do not differ at the 5% level of significance determined using Tukey's test: others differ at the 5% level or less.

Discussion

Tissue P-content as influenced by environmental stress

The stress gradient found comprised three groups, ranked from high-stress conditions of low pH, mineralisation and nutrient availability, to low-stress conditions with neutral pH and high nutrient availability. Both low pH and low nutrient availability (whether due to mineralisation or low nutrient supply), may have affected plant development. Indeed, acidic pH favours heavy metal phytotoxicity which is particularly damaging for *E. nuttallii* development (Jones *et al.*, 2000). The absence of *C. hamulata* and *C. obtusangula* from group 1 may be explained more by the effect of acidic conditions than nutrient stress. This hypothesis is supported by works mentioning their occurrence in oligotrophic waters (Carbiener *et al.*, 1990 ; Oki *et al.*, 1989). *R. peltatus* and *C. platycarpa* were found in high-stress conditions and are not bicarbonate users (Maberly & Spence, 1983). Therefore, P-storage in plants was mainly determined by nutrient availability in intermediate and low-stress conditions, whereas acidic pH may have had an effect on *R. peltatus* and *C. platycarpa* growth and nutrient-storage in high-stress conditions. *R. peltatus*, *C. hamulata*, *C. platycarpa* and *C. obtusangula* took up and concentrated phosphorus in their tissues. Expressed as percentages of dry weight plant tissues, the P-content was much higher than the critical concentration of 0.13% quoted by Gerloff & Kromholz (1966). Plants were therefore exhibiting luxury consumption, and their ability to store nutrients was thus evaluated in our study. The accumulation of nutrients in plant tissues depended, for all species except *C. obtusangula*, upon nutrient concentration in water. Plants displayed a significantly higher P-content in nutrient-rich than nutrient-poor sites. These results were in agreement with findings in other macrophytes studies (Rattray, Howard-Williams & Brown, 1991 ; Best *et al.*, 1996). The lack of significance found for *C. obtusangula* was in disagreement with other studies performed on this species (Robach *et al.*, 1996 ; Thiébaud, 1997). This divergence may be linked to the low occurrence of this species in sites of intermediate stress and the resulting limited amount of data concerning this group.

Interspecific variations in P-storage

High interspecific variation was found between the five species. *R. peltatus* stored higher P quantities than other species and in particular *C. platycarpa*. In addition, ranges of P-content were relatively narrow for all species except *R. peltatus*. When possible, P-content of the

studied species were compared with other works (Fig. 4). Relatively similar P-content was found for *E. nuttallii* (Robach *et al.*, 1996 ; Best *et al.*, 1996), *C. obtusangula* (Robach *et al.*, 1996) and *R. peltatus* (Gouesse-Aidara, 1985 ; Spink, Murphy & Westlake, 1997) though means and ranges slightly differ. Interspecific variation exists also among species belonging to the same genus and the same family. For instance, our results showed that *C. obtusangula* had a higher P-content than *C. platycarpa* and *C. hamulata*. However, Robach *et al.* (1996) noticed a wider range of P-contents in *C. obtusangula* (Fig. 4). P-content in *R. peltatus* were quite similar to *R. fluitans* and *R. penicillatus*' whereas *R. pseudofluitans* displayed a lower P-content (Gouesse-Aidara, 1985 ; Spink *et al.*, 1997 ; Dufayt & Vassel, 1998 ; Clarke, 2000). Within the Hydrocharitaceae family, relatively similar values were found in *Elodea canadensis*, *Egeria densa* and *Hydrilla verticillata* (Barko & Smart, 1980 ; Best *et al.*, 1996 ; Feijoo *et al.*, 1996 ; Robach *et al.*, 1996). *Lagarosiphon major* tended to have a lower P-content (Rattray *et al.*, 1991).

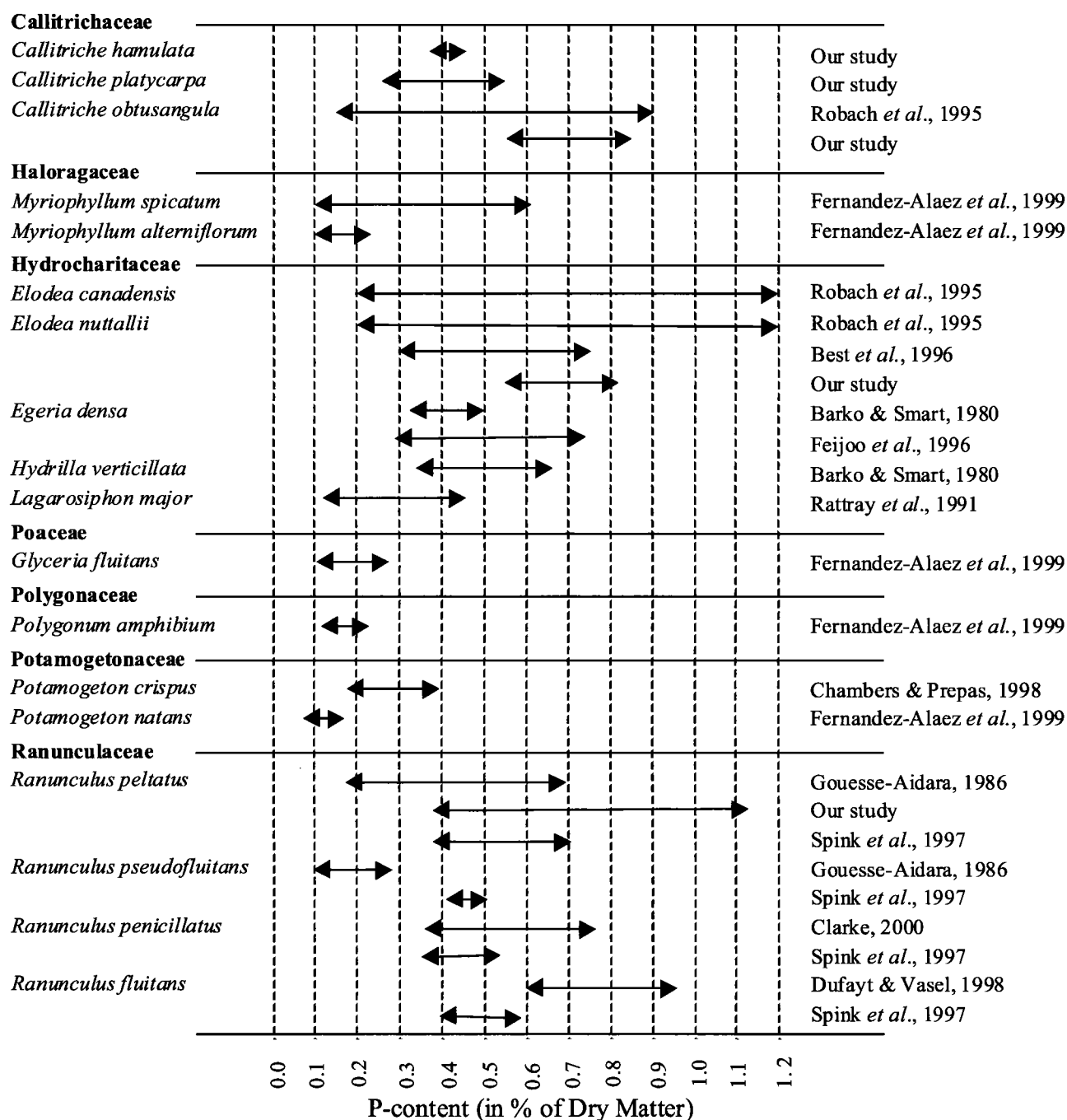


Figure 4. – P-content in macrophytes expressed as percentages of dry matter: a review.

Plant nutrient use efficiency

As the concentration of P increased in the external medium, different P-storage patterns occurred. The accumulation of P tended to be linear for *C. platycarpa* but exponential for *R. peltatus*. In addition, P-contents increased by more than 1.3, 1.5 and 1.5 times respectively in *C. hamulata*, *C. obtusangula* and *E. nuttallii* between populations from group 2 and group 3 compared to 2 times in *R. peltatus*. These differences may correspond to different nutrient use

efficiencies. Nutrient use efficiency depends either on plant physiological capacity for nutrient uptake and on their ability to integrate P in their vegetative structures. *E. nuttallii* and *Callitriche spp.* may show similar progressive accumulation but for different reasons. *E. nuttallii* displays a very intensive growth presenting short doubling-times (Kunii, 1984). It has therefore a high capacity to mobilise P accumulated in its tissue in order to grow. Thus, the intensity of its growth, and hence P-use, may be adapted according to the nutrient status of the habitat so that P-storage may be quite constant across a wide range of nutrient concentrations (Eugelink, 1998 ; Pelton *et al.*, 1998). On the contrary, *C. platycarpa*, *C. hamulata* and *C. obtusangula* are slower growing species than *E. nuttallii* and *R. peltatus* especially in the undisturbed habitats of the Northern Vosges Biosphere Reserve (Thiébaud, 1997). Compared to the other species, *C. platycarpa* and *C. hamulata* also displayed low storage capacities and therefore low nutrient use efficiencies. *R. peltatus*, as *E. nuttallii*, is able to show a marked growth rate (Dawson, 1976 ; Garbey *et al.*, 2002). However, the exponential accumulation of P in plant tissues may indicate a less efficient ability to integrate rapidly P in plant structures in eutrophic conditions.

Finally, P-storage perennality also defines plant nutrient use efficiency on an annual scale. Our results showed different patterns between species. *E. nuttallii* and *R. peltatus* were wintergreen and were therefore able to recycle and withdraw nutrient from senescing plant parts such that nutrients can be reused (Vitousek, 1982). In contrast, *Callitriche spp.*, especially *C. obtusangula*, were absent in vegetative form in winter and need therefore much higher resources to regrow in spring and less later.

Plasticity in P-storage

There was no apparent plasticity in P-storage within *R. peltatus* organs according to nutrient availability. Thus, the nutrient absorption sites or the translocation of phosphorus within plant organs was not depending on nutrient availability. Nevertheless, adventitious roots were of greater importance in P-storage compared to leaves and stems in low stress conditions. Such differences may be explained by the preferential uptake by adventitious roots either in sediment or in water (Eugelink, 1998 ; Pelton *et al.*, 1998). Indeed, the membranes of plant root cells contain transport proteins that can move ions across the membrane with great precision and at very high rates (Agami & Waisel, 1986). Therefore, a local storage in adventitious roots may occur. In addition, stems play a key role in *R. peltatus* architecture and are subject to intense growth either by lateral spread or by elongation of the main axis

(Garbey *et al.*, in press a). It is therefore likely that P-content in stems may be transitory and used rapidly for growth. The minor role of floating leaves in P-accumulation may be explained by the short life-period of these organs. Indeed, floating leaves develop generally during the flowering period which lasts for *R. peltatus* from May to the end of June (Cook, 1966 ; Garbey *et al.*, 2002) and senesce at the end of the flowering period. Therefore, *R. peltatus* may preferentially store phosphorus in long-lived organs so as to limit nutrient losses when tissues are shed. To be complete, this study might have also investigated the role of underground rhizomes in P-accumulation. Such rhizomes, developed to permit *R. peltatus* survival during unfavourable conditions, may also participate to the retention of nutrients (Sculthorpe, 1967).

Conclusion

A synthesis of changes in terrestrial species traits along nutrient gradients has shown that species from nutrient-rich habitats tend to be inherently fast-growing, with rapid resource capture, high tissue nutrient concentrations and low organ longevity, leading to poor internal conservation of resources, while the reverse is true for species from nutrient-poor habitats (Chapin, 1980 ; Grime, 1979). These characteristics correspond to competitive versus stress-tolerant species (Grime *et al.*, 1988). In wetland communities, Willby *et al.* (2001a) have also shown that ruderal species had higher P-content than the other primary strategists. According to these theories, *E. nuttallii* and *R. peltatus* might be characterised by a strong competitor strategy. In contrast, *C. platycarpa* and *C. hamulata* tend to display some stress-tolerant features in their nutrient use. However, *C. obtusangula* adopted a slightly different strategy, which may lead to different functional classifications. According to Willby *et al.*'s model (Willby *et al.*, 2001a), it might be linked with its ruderal character. Besides, perennial storage was considered to be an adaptation to stressful conditions (Chapin, 1980 ; Grime *et al.*, 1988 ; Hills *et al.*, 1994). However, we did not find a correlation between the perennality of P-storage and nutrient-poor situations. More investigations would be therefore needed on the significance of this trait applied to aquatic situations.

Studies on P-storage in plants provided valuable information on plant responses to stress. This biological trait presented also the advantage to get rid of plasticity often displayed by aquatic plants. For *R. peltatus*, it can be assumed that a definite organ will play the same role in P-storage in nutrient-poor or nutrient-rich habitats which makes comparison possible

but has to be verified in other plastic macrophytes. Physiological traits such as those related to nutrition strategy may thus complete and modulate the initial information brought by morphological and life-history traits already used and adapted for determining aquatic plant strategies (Kautsky, 1988 ; Murphy *et al.*, 1990 ; Abernethy, 1994 ; Greulich & Bornette, 1999). The synthesis of both types of information may result in an improved understanding of plant strategies.

Acknowledgements

We are grateful to A. Cartier for linguistic improvements of this manuscript. This study was part of a national research programme "Environnement, Vie et Société" funded by the French Ministry of Ecology and Sustainable Development.

Impact of manual spring harvesting on the regrowth of a spreading aquatic plant:***Ranunculus peltatus* Schrank**Garbey, C.¹, Thiébaud, G.¹ & Muller, S.¹*156: 271-286, Archiv für Hydrobiologia*¹: LBFE, Université de Metz, 2 avenue du Gal Delestraint, 57070 Metz. France.**Introduction**

Plant nomenclature used here is from Tutin et al. (1980).

Ranunculus peltatus Schrank is a macrophyte species fairly common in the whole of Europe except Scandinavia, and in North Africa (Haury et al., 1994 ; Cook, 1966). It is a native submerged rooted hydrophyte, which has been extensively studied in phytosociology. Very few studies have taken into account its spreading features, though it can dominate open sections of streams by the lateral expansion of its stems. Its distribution in France is variable: though rare and protected in certain areas, it can be locally very abundant in others (Haury, 1988 ; Grillas, 1990 ; Grasmück et al., 1993) and especially in the Vosges mountains, where it has become a weed in some streams (Thiebaut & Muller, 1999).

R. peltatus has all the features of a spreading plant : it occurs in water with a wide range of chemical characteristics (Spink *et al.*, 1997) and appears to be very plastic, like other *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (Cook, 1966 ; Webster, 1988 ; Dahlgren & Svensson, 1994). This plasticity enables a good morphological adaptation to a wide range of habitats (Garbey *et al.*, in press). Also, *R. peltatus* has a particular life-cycle which is similar to that shown by biomass studies on other *Ranunculus* species (Eichenberger & Weilenmann, 1982 ; Haury, 1988, Dawson, 1976). Its reproduction is efficient and achieved either by seeds (Cook, 1966 ; Dawson, 1980) or by fragmentation of the plant and transplantation downstream with adventive roots (Cook, 1966).

At the peak of their development some *Ranunculus* species are able to produce biomass from 200gDW/m² in *R. penicillatus* (Haury & Gouesse-Aidara, 1990), to 500gDW/m² in *R. fluitans* (Ska & Van Der Borght, 1986), with high local variability. This spreading has several negative consequences on the balance of the hydrosystem: for example large stands of *R. pseudofluitans* hinder the reproduction of salmon in Brittany (Western

France) (Haury & Baglinière, 1996). Further, the presence of high quantities of *R. calcareus* modifies water flow and often increases the risk of adjacent land flooding (Dawson, 1978). As a result, this spreading needs to be managed. Several solutions for controlling the spread of other *Ranunculus* subgenus *Batrachium* have been studied ; for instance herbicide (Fox & Murphy, 1986), cutting (Westlake & Dawson, 1986) in autumn or spring, grazing by macroinvertebrates (Eichenberger & Weilenmann, 1982), or indirect management techniques by using the shade effect of riparian vegetation (Dawson & Kern-Hansen, 1978, 1979). In France, no research has been done on the management of *Ranunculus* species. In running waters, vegetation harvesting could be an acceptable solution to manage the spread of *R. peltatus*. However, previous studies had shown very variable impacts of a cut on the spread of *R. calcareus* (Westlake & Dawson, 1982).

To evaluate the impact of a cut on *R. peltatus* control and precisely investigate the process of regrowth, an approach based on measurements of morphological traits was used. The present study focuses on the rooted part of the stand which is the key-zone for regrowth after a cut. In this paper, we aim to determine:

- (i) : the impact of the number and dates of harvests and the most appropriate date to proceed so as to reduce the regrowth of *R. peltatus* in terms of biomass,
- (ii) : which regrowth strategy *R. peltatus* adopts, through measurement of morphological traits,
- (iii) : if the limitation of *R. peltatus* favours other species.

Material and methods

Study area

The study was performed in the Vosges mountains (NE France), which have a network of small streams flowing on a sandstone substratum. The climate is oceanic with a continental trend. Mean yearly temperature is about 8.6°C and mean precipitation is about 900mm/year. The main sources of pollution are fish farms and domestic sewage. This network has been monitored since 1990 regarding community assemblages and their relationships with environmental variables. Several sites subject to the spread of *R. peltatus* were identified (Muller, 1990 ; Thiébaud & Muller, 1999). The experimental site was selected from these previous studies. It is located in the Falkensteinbach stream close to the German border (Man and Biosphere Reserve) and was selected for its particular abundance and dominance of *R.*

peltatus (mean cover percentage visually estimated between 60 and 70% in June by imagining a bird's eye view of the channel). A 100-m zone with homogeneous environmental parameters was identified. The width of this zone is between 3 and 4 m. Sand is the main substratum and water velocity was estimated through measurements of superficial current velocity at 0.3-0.5 m/s in a previous study (C. Garbey, unpubl. DEA Report).

Chemical survey of the water

In mid-stream, 500 ml of water were collected monthly from the end of April to the end of July 2001 (four dates). Analyses were performed immediately upon returning to the laboratory (less than 24 hours after sample collection). On filtered water, Acid Neutralising Capacity (ANC) was determined by Gran's titration (NF T 90-035, AFNOR, 1986). Conductivity and pH were measured using a combined glass electrode and corrected for temperature (25°C). Reactive soluble phosphorus and ammonia were analysed using spectrophotometry (single reagent ascorbic acid technique for phosphorus, NF T 90-023, AFNOR 1986, and indophenol technique for ammonia, NF T 90-015, AFNOR 1986).

Experimental protocol

The vegetation was removed in 1m x 1m plots located in the rooted part of the stand, each plot corresponding to a different stand. The vegetation was cut just above the substratum with shears and was removed from the river.

Two factors were tested:

- the number of harvests : one, two or three harvests,
- the date of harvests : these were carried out every four weeks from April to June (April 22, May 19, June 17) in 2001.

Ranunculus peltatus grows on a yearly cycle. Maximum development occurs in June and decline and fragmentation of the plant begin in July (Garbey *et al.*, in press). The experiment ended on July 15.

Eight modalities were noted: no harvest or control (h00), one harvest on April 22 (h04), one harvest on May 19 (h05), one harvest on June 17 (h06), two harvests on April 22 and May 19 (h0405), on April 22 and June 17 (h0406), on May 19 and June 17 (h0506), three harvests on April 22, May 19 and June 17 (h040506).

After a harvest, regrowth was surveyed each month until the end of the experiment (July 15). The monthly survey of regrowth consisted in harvesting it. Three replicates were

made per modality and per date of survey. The number of plots needed was 45 (Fig. 1), but nine plots were used to study two modalities in order to limit the number of stands needed. These nine plots corresponded to three plots testing both h04 surveyed in May and h0405, three plots testing both h04 surveyed in June and h0406, and three plots testing both h05 surveyed in June and h0506. Thus 36 plots were finally studied. Plots were located at least three metres from each other and were therefore considered as independent. These plots were considered homogeneous for depth, substratum and current velocity. At the beginning of the study, *R. peltatus* was the only species in the plots.

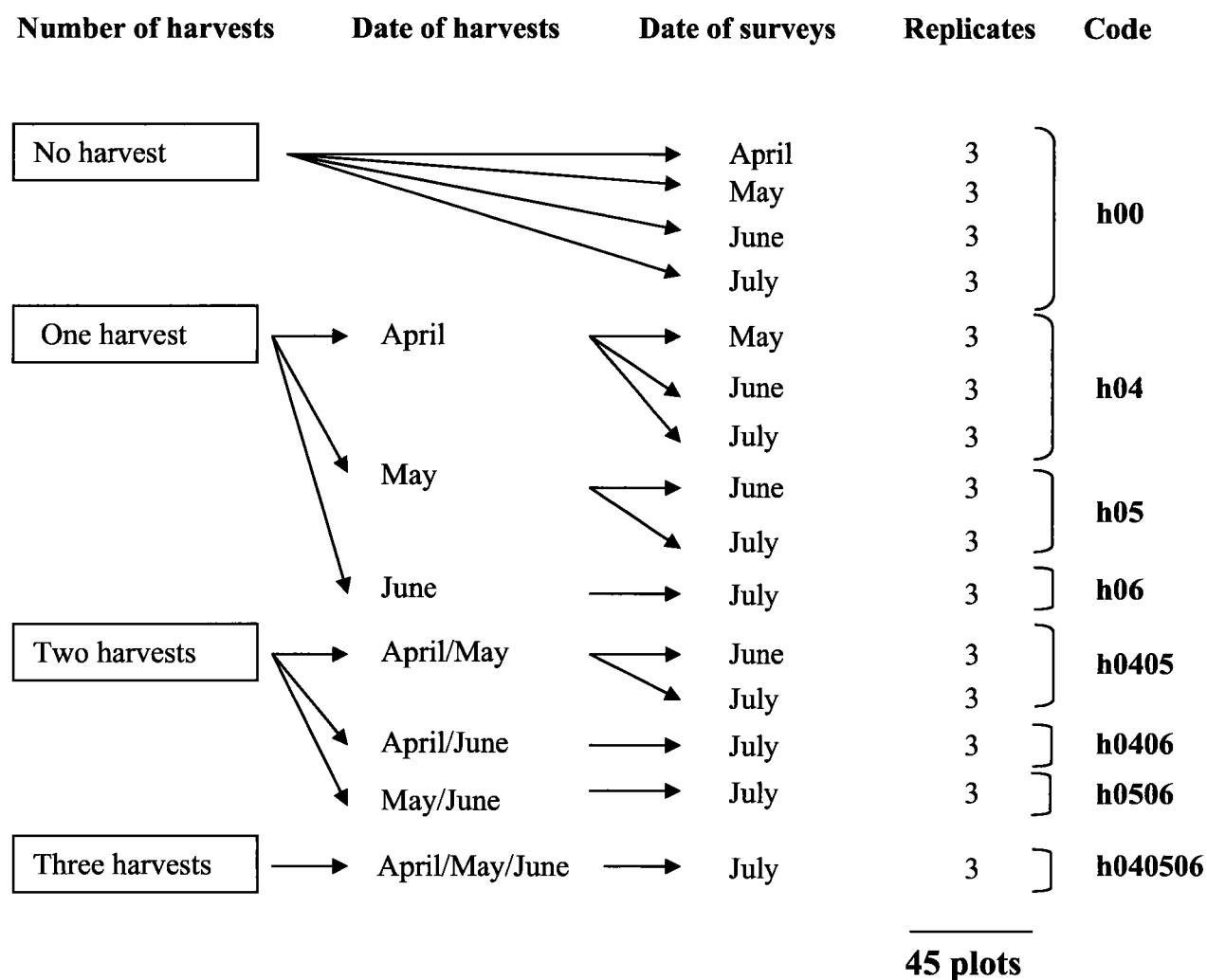


Figure 1. – Experimental protocol

For harvesting each plot at each date, the following steps were performed:

1. The vegetation was cut by species and the total number of species was counted.

2. All adventive roots of *R. peltatus* were cut off and their dry mass measured. Through this measure, we aimed at evaluating the rooting capacity of *R. peltatus* and its changes depending on the different modalities tested.
3. A sample of ten *R. peltatus* individuals was chosen so as to respect the proportions between the different forms composing the biomass collected. On each plant, two parameters were measured: the length of the regrown main stem and the degree of branching. On these ten plants, the numbers of cut main stems, secondary, and tertiary branches, were counted. Indeed, after a cut, the water flow carries away part of the sand that usually covers the basis of the main stem and the basis of some secondary branches. The bases of these shoots which were cut just above the substratum then appear at the surface of the substratum, which enabled to notice what type of shoots had been cut.
4. Each species was finally dried at 65°C for three days and its dry mass was measured.

Besides, some measurements of environmental parameters were performed for each plot at the end of the experiment (July 15) in order to evaluate the global homogeneity of the plots. The mean depth and the distance from the two banks were measured for each plot. Plots were also classified among shaded, moderately shaded or unshaded.

Statistical analysis

Non-parametric, in particular Kruskal-Wallis, tests were used, as the normal distribution of the parameters measured could not be assumed. Three categories of results were noted: significant results ($p < 0.05$), trends ($p < 0.1$) and non significant results ($p > 0.1$).

Results

Chemical characteristics of the water

The water was oligotrophic ($[\text{PO}_4^{3-}\text{-P}] = 26 \pm 12 \mu\text{g/l}$, $[\text{NH}_4^+\text{-N}] = 44 \pm 3 \mu\text{g/l}$), neutral ($\text{pH} = 6.8 \pm 0.2$), weakly mineralised (Conductivity = $76.8 \pm 5.4 \mu\text{S/cm}$) and poorly buffered (Alkalinity = $387 \pm 21 \mu\text{eq/l}$). During the experimental period, these chemical characteristics were stable and no change of trophic conditions appeared.

Plot physical characteristics

The plots were located at medium depth ($D = 28 \text{ cm} \pm 8$) and in the middle of the stream (distance from the right bank = $1.99 \pm 0.8 \text{ m}$; distance from the left bank = $1.56 \pm 0.7 \text{ m}$). The

plots were mainly shaded (23 plots) but 5 of them were considered moderately shaded and 8 unshaded. As these environmental parameters were measured only at one date (July 15) and therefore give only punctual information, the following analyses did not take them into account.

*Impact of harvesting on the regrowth of *R. peltatus**

Biomass production

The greatest biomass collected in control plots was measured in April (DW=204g/m²) and the lowest in July (DW=84g/m²) (Kruskal-Wallis tests, $p < 0.05$) (Fig. 2).

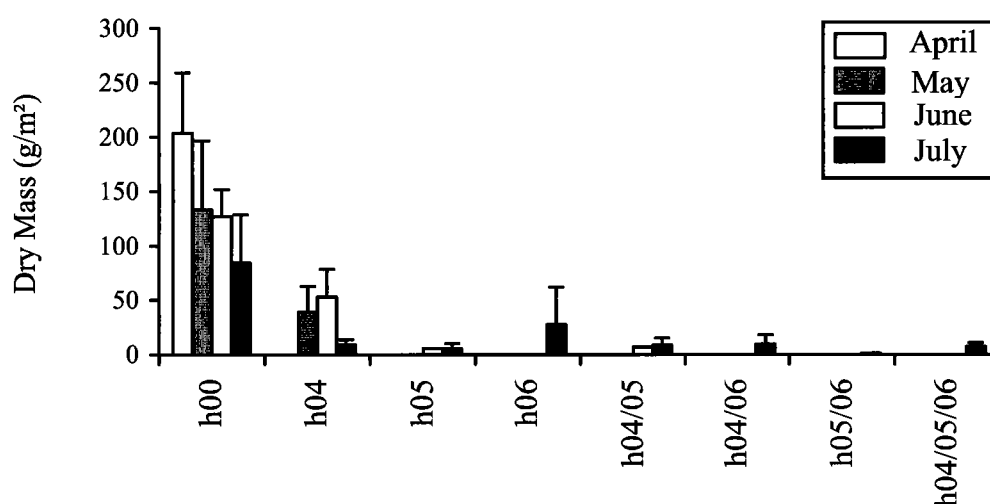


Figure 2. – Changes in dry biomass of *R. peltatus* after the eight treatments (See Fig.1 for x-axis abbreviations)

After each harvest, *R. peltatus* regrew except for two plots, one h05 surveyed in July and one h0406 surveyed in July. The level of regrowth differed between treatments. For h04, regrown biomass was smaller in May than in June, which is not similar to the temporal changes of the control plots.

The harvest had a significant impact on the subsequent production of biomass whatever the date of harvesting (Kruskal-Wallis tests, $p < 0.05$, for the regrowing plants surveyed in May, $p < 0.05$ in June, $p < 0.1$ in July). In June, h04 had a greater biomass than h05 and h0405 (Kruskal-Wallis tests, $p < 0.1$). Such differences among harvest treatments did not appear any more in July: there was no significant difference in the biomass produced among one harvest, two harvests and three harvests and within the dates of harvest. Thus, in July, the same level of production occurred for the last dates of harvest as for the earliest dates. During the whole vegetative period, two or three harvests gave similar results. One harvest in April decreased the biomass of *R. peltatus* to a mean level of 25gDW/m² for the rest of the vegetative season.

After the peak of biomass in April, one harvest in May reduced the biomass to less than 10gDW/m² for the rest of the season.

Regrowth strategy

- Vegetative growth

No significant differences in the degree of branching and in the length of the regrown plants appeared among the different treatments (Kruskal-Wallis tests, $p > 0.1$; Figs 3a and b).

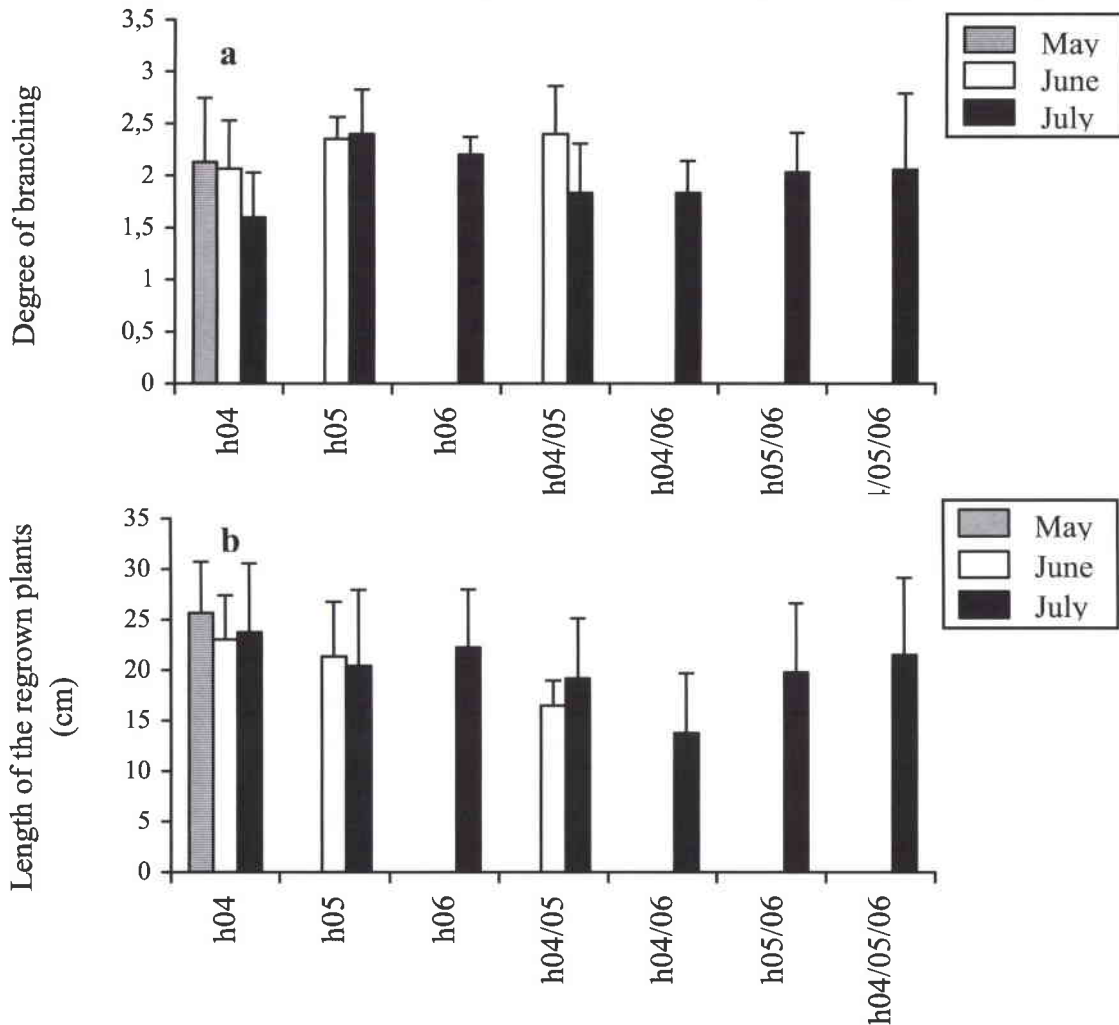


Figure 3. – Morphology of the regrown plants of *R. peltatus* after cutting. (a): degree of branching, (b): length of the regrown plants (See Fig.1 for x-axis abbreviations)

It was possible to distinguish three types of plant regrowth according to the number of cut main stems, secondary, and tertiary branches. Plants with cut main stems and branches were considered as not regrowing (noted “inert individuals”). Plants with cut main stems but uncut branches of highest degree were considered as plants regrowing by branching (noted

“branching individuals”). Finally, plants which appeared with no trace of cutting at all were considered as new plants growing from the bank of roots, from the seeds located in the sand, or by transplantation of fragments from upstream (noted “new individuals”).

In June samples, previously cut plants were mostly composed of inert and branching individuals for h05 and h04/05 (the latest dates of harvest) and of branching and new individuals for h04 (Fig.4). The proportion of branching individuals was similar for all treatments (Kruskal-Wallis tests, $p > 0.1$). The plants belonging to modality h04 were characterised by a very low proportion of inert individuals. The plants which were harvested both in April and in May (h0405) had an intermediate proportion of inert and new individuals compared to plants harvested either in April (h04) or in May (h05).

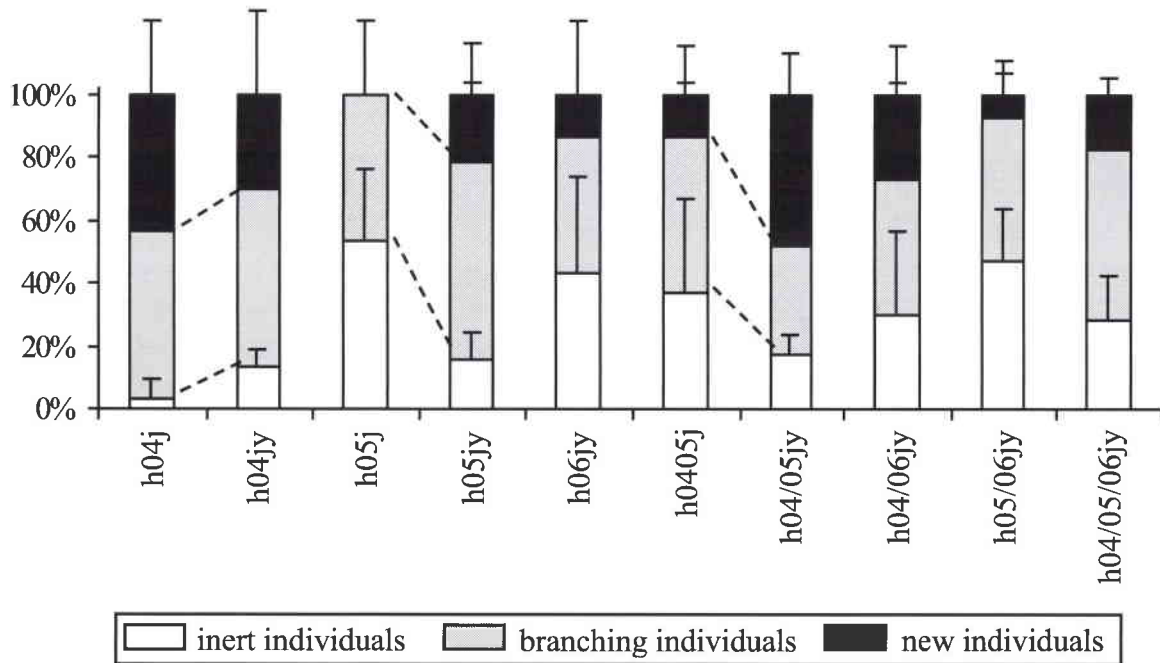


Figure 4. – Proportion of inert (not regrowing), branching (regrowing by branching) and new (growing from the bank of roots, from the seeds located in the substratum or from drifting fragments) plants of *R. peltatus* in each treatment in June (j) and July (jy) samples (See Fig.1 for x-axis abbreviations)

In July samples, the proportion of branching individuals was still predominant for every treatment except h04/05, whose biomass was mainly composed of new individuals. For the latest dates of harvests (h06 and h05/06), inert and branching individuals were most numerous, whereas for the earliest dates of harvests (h04, h05, h04/05), branching and new individuals represented more than 2/3 of the regrown plants. Two harvests at a two-month interval (h0406) seemed to favour the proportion of “new individuals” more than two harvests

with only a one-month interval (h0506). Plants harvested in April (h04, h0405, h0406) regrew with a particularly high proportion of new individuals. After a three harvest treatment, *R. peltatus* still regrew either by branching or the creation of new individuals. The proportion of inert individuals was similar to that of treatments h04/06 or h06.

- Rooting capacity

The total biomass of adventive roots changed over time in the control plots: it was highest in May and lowest in July (Kruskal-Wallis tests, $p < 0.05$) (Fig. 5). However, because of great variability, there were no significant differences between modalities tested in either May, June or July (Kruskal-Wallis tests, $p > 0.1$).

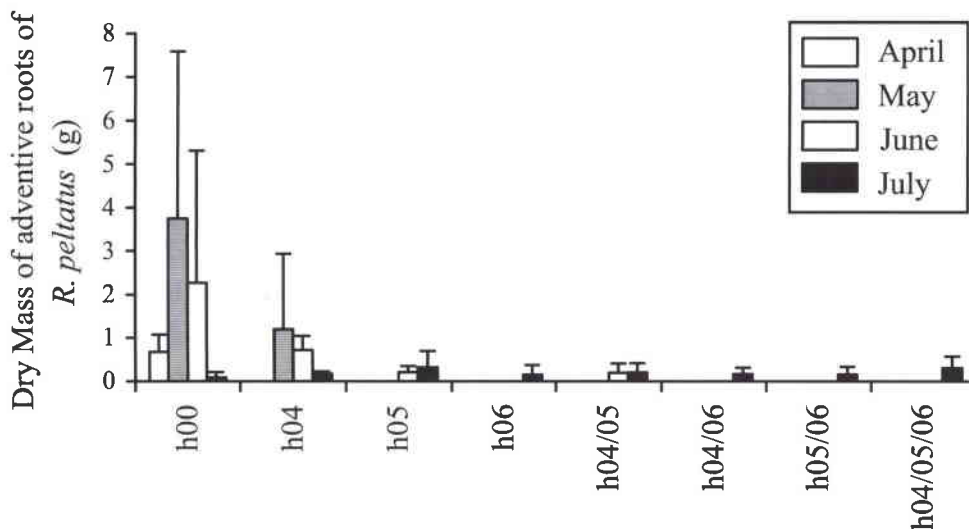


Figure 5. – Changes in total dry biomass of the adventive roots of *R. peltatus* according to the treatment and the month of monitoring (See Fig.1 for x-axis abbreviations)

- Flowering

The natural life-cycle of *R. peltatus* was analysed in control plots. Flowering lasted from early May to late June. After one, two or three harvests, flowering was totally inhibited and no sexual reproduction by seeds occurred.

Relationships between species after the regrowth

At the beginning of the study, *R. peltatus* was the only species present. Later, four other species were recorded and their frequency of occurrence calculated:

- *Glyceria fluitans* and *Berula erecta* were recorded in 2% of the plots. They were present in July mainly in plots located close to the river banks,
- *Callitriche platycarpa* was recorded in 6% of the plots but only in July,
- *Elodea nuttallii* was by far the most common species. It was recorded both in May (50% of the plots monitored), June (50%) and July (58%).

As statistical analyses need several observations, the results dealing with *E. nuttallii* are the only ones to be presented here because only this species occurred with significant frequency.

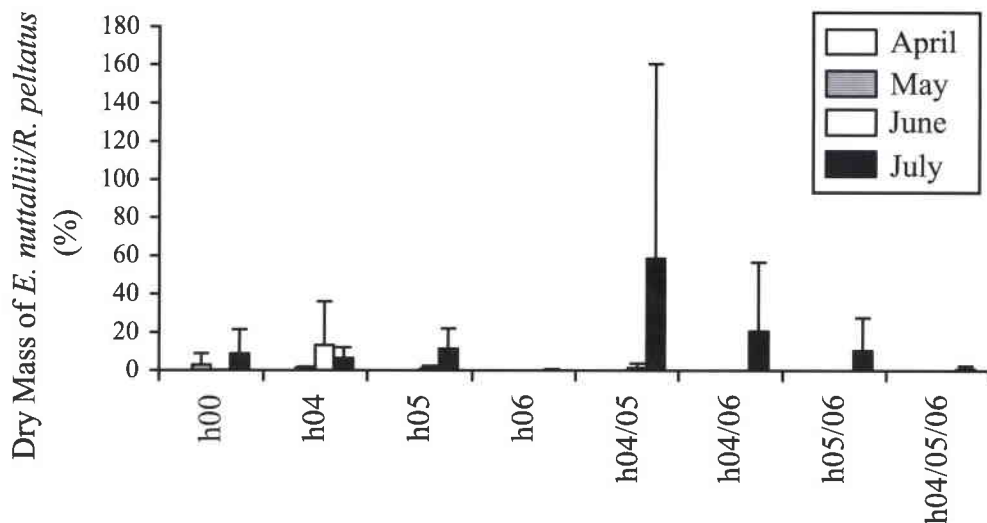


Figure 6. – Dry mass ratio of *E. nuttallii*/*R. peltatus* according to the treatment and the date of monitoring (See Fig.1 for x-axis abbreviations)

The dry mass ratio of *E. nuttallii*/*R. peltatus* tended to change over time in the control plots (Kruskal-Wallis tests, $p < 0.1$): in April there was no *E. nuttallii*, *E. nuttallii* was present in a low proportion compared to *R. peltatus* in May and June and reached its maximum in July (Fig. 6). One, two or three harvests did not significantly modify the *E. nuttallii* / *R. peltatus* ratio (Kruskal-Wallis tests $p > 0.1$ in June and July) except for h04/05. Indeed, a high proportion of *E. nuttallii* was recorded for this modality but it was not significant given the high variability in this modality for this date of monitoring. Two plots where *R. peltatus* had not regrown were also colonised by *E. nuttallii*.

Discussion

Our hypothesis of homogeneous plots was not totally verified. Small environmental differences occurred between plots which therefore cannot be considered as true replicates. These differences possibly influenced *R. peltatus* regrowth and explain the high variability

found in certain cases. Indeed, some physical factors such as water velocity, light and water depth influence the distribution and the growth of *Ranunculus species* (Dawson & Kern-Hansen, 1978, 1979 ; Van der Borgh et al., 1982 ; Boeger, 1992 ; Spink et al., 1997). True replicates are however difficult to find in the field.

Impact of harvesting on the local regrowth and dissemination of R. peltatus

In the control plots, the biomass of *R. peltatus* produced during the vegetative season was comparable to biomass produced by other *Ranunculus species* (Haury & Gouesse-Aidara, 1990 ; Ska & Van Der Borgh, 1986). However, our results represented the minimum biomass produced, as plots were located in the rooted part of the stand which, owing to its structure, does not represent the main production of the stand. In the control plots, the peak of biomass was reached in April and decreased later. In stands of *R. calcareus*, peak biomass appeared in June (Dawson, 1976). The difference between both results could also be explained by the location of the plots.

Harvesting decreased the biomass of *R. peltatus*. Our results contrast with those obtained in the literature for other *Ranunculus species*. Westlake & Dawson (1982) and Fox & Murphy (1986) found that a harvest promotes a rapid and synchronised regrowth of *R. calcareus* and that the biomass produced was finally equal and sometimes higher for the harvest-treatment than for the control, especially when the harvest was performed at the beginning of the growing season. Our diverging results may be explained by the low concentrations of phosphorus available in the water and in the sediment, which were probably not sufficient for a marked regrowth.

In the present study, one harvest in April or in May regulated the biomass, either to a medium level or to a low level with a high peak at the beginning of the season. A relatively great variability was noticed among the types of regrowth according to the date and number of harvests. Some of the biomass was composed of inert individuals. They were prostrate stems with short internodes lying in the substratum (Cook, 1966) which were dug out from the sand by water flow. We can thus assume that the regrowth was performed by free roots and the existing stems lying in the substratum that began branching. Regrowth by seeds or by transplantation of upstream fragments may be considered less important (Cook, 1966). A quick regrowth was possible in less than one month, but the dominating source of regrowth changed depending on the season: in May-June, fragments regrew in a large proportion from free roots, whereas the branching of existing stems predominated after harvests performed later in the season. Furthermore, a two-month interval between two harvests was more

efficient in favouring regrowth from free roots rather than from existing stems than a one-month interval. The interactions between the bank of roots in the substratum and the growth of *R. peltatus* could be made clear in controlled condition experiments.

A harvest had no impact on the production of adventive roots, which is therefore not immediately dependent on the frequency of harvesting. Indeed, the growth of roots of *Ranunculus* species is preferentially linked with the substratum, either by its texture, the amount of organic matter, or the heterogeneity of its surface (Boeger, 1992). The root production of *R. peltatus* might however be influenced by disturbance after several years of disturbed regimes as was shown for other species (Barrat-Segretain, 2001b).

Flowering was totally inhibited by harvesting since the stems must reach the water surface to be able to flower (Cook, 1966) and re-grown plants did not have enough time to do so. The initiation or development of flowering of *R. calcareus* is indeed controlled by an endogenous rhythm : for each individual site, flowering occurs at a fixed time (Dawson, 1980). The harvest deprived the plant of a means of disseminating, as seeds are an efficient way of surviving environmental stress and disseminating over long distances. They have a high and long germinative power and strong abilities to overcome extreme conditions such as drought or long spells in the water (Decamps, 1985 ; Volder *et al.*, 1997).

Did harvesting favour the spread of other species?

The harvest creates artificially bare substratum that is available for plant colonisation. Among all species belonging to the *Ranunculetum peltati* community, *E. nuttallii* took most advantage of harvest, especially at the end of the vegetative season when *R. peltatus* declined (Dawson, 1980). *E. nuttallii* was introduced into Europe in 1939 and into France in 1950 (Sell, 1959). Since then, it has been spreading and colonising new hydrosystems because of its high competitiveness (Simpson, 1984 ; Thiébaud *et al.*, 1997 ; Barrat-Segretain, 2001a). If present before, it can regrow very quickly (Abernethy *et al.*, 1996) and a cut has low efficiency against disturbance-tolerant species and may promote their dominance. However, the response of *E. nuttallii* to competition with regrown *R. peltatus* was very variable. *E. nuttallii* found in the different plots were probably fragments transplanted from upstream and this can explain part of the variability observed. The variability can also be explained by the strategies of development and ecology of *E. nuttallii* and *R. peltatus*. *E. nuttallii* has a very efficient photosynthetic mechanism: it is able to grow with very low light intensity, especially when some inorganic carbon is available (Madsen & Sand-Jensen 1994) and therefore it is

more competitive than *R. peltatus* in shaded areas. Furthermore, *E. nuttallii* is also well adapted for efficient dissemination (Simpson, 1984 ; Barrat-Segretain *et al.*, 1998) and is thus able to transplant easily. However, its tolerance to some desiccation gives *R. peltatus* an important competitive edge against *E. nuttallii* (Pigott *et al.*, 1995) in plots located in areas of shallow water in summer. Finally *E. nuttallii* prefers still water (Cook & Urmi-köning, 1985) whereas *R. peltatus* develops in flowing water.

Is a spring cut an efficient tool to manage R. peltatus ?

From these results, an attempt at extrapolation to the scale of the river and with the aim of a multi-year-management plan may be discussed.

During this study, *R. peltatus* was not eradicated by a harvest but simply regulated, as a smooth substratum (sand, gravel) has a key role in its growth and regrowth. Several studies on species whose disseminative organs remain in the substratum have shown the great difficulty of their management (Madsen & Smith, 1999 ; Hofstra *et al.*, 1999). A harvest is therefore a management tool that could regulate the biomass produced and prohibit *R. peltatus* dissemination by seeds in similar environmental conditions. However, the method used here needs to be improved as it can favour the dissemination of plant fragments downstream. A more sophisticated tool using nets located downstream of the cut area could be additionally used to collect all the fragments. These results do not enable us to draw conclusions about the impact of cutting on the relationships between *E. nuttallii* and *R. peltatus* at the scale of a river, with the danger of favouring a spread of *Elodea nuttallii*.

Further research is therefore needed to confirm the phenology of *R. peltatus*, to quantify the impact of environmental parameters on it and to test the competition between *E. nuttallii* and *R. peltatus* in controlled conditions.

Acknowledgements

We are sincerely grateful to C. Powell for providing useful linguistic comments on the manuscript and to P. Gierlinski and D. Kautzmann for technical assistance in the field. We also thank Pr. Pattee and one anonymous referee who greatly improved the manuscript. This study was funded by the Northern Vosges Biosphere Reserve.



Figure 7 – Mise en place du dispositif expérimental (p. 176)



Figure 8 – Fauche de chaque placette expérimentale (p. 176)

Résultats

3. Approche de la plasticité physiologique de R. peltatus par la modélisation

Approche de la plasticité physiologique de *R. peltatus* par la modélisation

L'approche expérimentale développée afin de mettre en évidence les paramètres explicatifs et les patrons plastiques adoptés a permis de démontrer que la disponibilité en nutriments, en lumière et la fauche induisent des ajustements plastiques chez *R. peltatus* mais que leur amplitude et leur nature dépendent de la ressource ou de la perturbation testée. Par ailleurs, la plasticité observée est similaire au comportement noté chez d'autres plantes aquatiques ; cependant elle dépend fortement du stade phénologique de la plante. Les traits biologiques mis en jeu dans la plasticité dépendent de la ressource ou de la perturbation testée : par exemple, *R. peltatus* développe plutôt une plasticité physiologique en réponse à un stress en nutriments qu'une plasticité morphologique. En réponse à une perturbation, les traits mis en jeu sont liés à la régénération de la plante. Ces résultats peuvent être expliqués par les coûts et bénéfices associés à la variation de ces différents traits, une plasticité fortement coûteuse étant mise en place uniquement en réponse à une contrainte environnementale forte.

Le but de cette dernière partie est de comprendre ces résultats en utilisant une approche mécanistique de la croissance de la plante. Une telle approche cherche à modéliser la production de biomasse de la plante à partir des différents processus physiologiques : photosynthèse, respiration, arrachage par le courant et vieillissement en relation avec des facteurs liés au climat, au cours d'eau ou encore à la plante. Ce modèle vise à simuler dans une deuxième étape une plasticité physiologique de la plante et donc constitue une première évaluation des coûts et bénéfices qui y sont associés. En particulier ce travail vise à répondre aux questions suivantes :

- (i). Quels sont les paramètres environnementaux correspondant aux plus fortes contraintes écologiques pour la croissance de *R. peltatus*?
- (ii). Quelle est la relative importance des paramètres physiologiques pour la croissance de la plante ? Est-elle variable en fonction de la phénologie de la plante ?
- (iii). Quels sont les coûts et bénéfices associés à cette plasticité ?

Pour y répondre nous avons élaboré un modèle dynamique adapté à la croissance de *R. peltatus* en milieu courant et simulé quelques exemples de plasticité phénotypiques chez *R. peltatus*

**Simulating and understanding plasticity in freshwater macrophytes using modelisation.
Application to the spreading plant, *R. peltatus***

Garbey, C.¹, Garbey, M.² & Muller S.¹

¹ : Lab. BFE, Université de Metz, France

² : Dept. of Computer Science. University of Houston, USA

Introduction

Models of plant growth are mathematical representations of the physiological process associated with plant metabolism (Van Dijk & Janse, 1993 ; Carr *et al.*, 1997). Most models use a mass-balance approach based on the carbon cycle (Carr *et al.*, 1997) and are applied for the simulation of homogeneous populations of freshwater plants. They have been developed to examine the effect of rooted macrophytes on aquatic ecosystems and simulate controlling management on macrophyte growth (Wright & McDonnell, 1986 ; Davis & McDonnell, 1997). Nevertheless, mathematical representation not only plays a critical role in the estimation of plant biomass production, but also provides access to exploring the photosynthetic response of plant to different conditions and understand complex processes difficult to study using classical experimental approaches.

The most important problem of using such approach is that some aggregation of pattern and process is essential. It is impossible to model all the complexities of physiological parameters even in an homogeneous population. We are therefore required to approximate, to seek features of plant behaviour which we can model. The rigour with which the model is verified and the ability of the model to provide good estimates of plant production under a range of environmental conditions will determine its strength in emulating the physiological processes involved in plant growth (Carr *et al.*, 1997). Hence it is quite important to know if the model used is robust and if it can be used to make useful predictions with acceptable risk. This validation process is all the more essential especially when the model is highly empirical or was not verified against datasets representing a wide range of environmental conditions. In addition, the simplification of complex processes leads to several mathematical relationships used for modelling the same process. These simplifications are poorly argued and should bring some error of estimation. However, only few comparative

studies between results obtained from different models have been realised (Frenette *et al.*, 1993). Finally, the level of preciseness needed for each physiological constant and environmental parameter is a key information for having a good model. That is why before validating a model, preliminary studies should be made to highlight on what measurement effort should be focused. This preliminary stage has been skipped in most models or has not been published. Nevertheless this stage is one of the most important step when elaborating a model.

The present study concerned this preliminary step. It is part of a general a general project on the description of a model used to assess plastic responses of plants at the individual level according to environmental conditions. The goal of this model consisted in elaborating an efficient and original tool to understand and explain plasticity patterns in aquatic macrophytes. The freshwater plant selected for the model is *Ranunculus peltatus* Schrank which is a submersed native hydrophyte species. Occurring in shallow streams, this rooted macrophyte develops a main shoot up to 3m long and from which several secondary ramets expand (Cook, 1966 ; Garbey *et al.*, in press a). Its plasticity either morphological and physiological has been shown experimentally (Cook, 1966 ; Garbey *et al.*, in press b). Modelling such hydrophyte needs therefore to adapt to shallow running waters models, that have been mostly realised in lacustrine ecosystems (Best, 1981 ; Collins & Wlosinsky, 1985 ; Hoostmans 1994 ; Best & Boyd, 1996, 2001 ; Best *et al.*, 2001). In addition, these classical approaches use fixed physiological parameters which, for species such as *R. peltatus* are usually extremely variable depending on the environmental conditions (Maberly, 1985 ; Santamaria & Van Vierssen, 1997). The present work aimed particularly at:

- (i) : making a synthesis of the different models existing on macrophyte growth and investigate the suitability of adapting one of them to the evaluation of growth at the individual basis
- (ii) : underlining key data to be measured with preciseness to improve the model selected
- (iii) : analysing which physiological constants are the most determinant in plant growth
- (iv) : evaluating variation obtained in results, calculated through the model, while simulating physiological plasticity

General Model formulation

Global framework

The framework of this macrophyte model is standard (Carr *et al.*, 1997). It follows a mass-balance approach based on the carbon cycle with:

$$\dot{B} = P - R - W - S \quad (1)$$

where B , P , R , W and S are scalar functions of time representing successively the Biomass, gross Photosynthesis, Respiration, plant Washout by river flow and Senescence.

Each term will be described along with several possible variations according to the literature. Three time scales were used t_0 , t , τ that are successively the hour, the day and the month. The time interval studied comprised 150 days and started on April 1st and ended on September 1st. This period corresponded roughly to *R. peltatus* active growing period (Garbey *et al.*, in press a). B corresponded to the above-ground biomass. Below ground biomass was neglected as it represents less than 1% of the plant total biomass (Garbey, unpublished data). B was split into vegetative (B_v) and reproductive biomass (B_r), which are correlated with B as:

$$B_r = \delta(\tau) B(t) \quad \text{and} \quad B_v = (1 - \delta(\tau)) B(t)$$

$\delta(\tau)$ is a function of the month and ranks between 0 to 5%. The value of 5% was calibrated by data obtained in the study of the reproductive allocation among 90 individuals sampled over a wide range of environmental conditions. This splitting entailed that B_v takes part in the photosynthesis, respiration, washout and senescence whereas B_r only takes part in respiration and washout.

Flowering was modelled as a function of accumulated heat following the degree-days hypothesis (Thornley & Johnson, 1990). The same approach was used for modelling *Hydrilla verticillata* and *Myriophyllum spicatum* developmental rate (Best & Boyd, 1996, 2001). In *R. peltatus*, the critical temperature of 5°C and an accumulation of 380°C temperature degrees above 5°C for the beginning of flowering were chosen (Dawson, 1980). Therefore $\delta(\tau)$ was modelled as an hyperbolica function centred on t^* when the necessary degree-days were reached. In *R. peltatus* as in other *Ranunculus* *Batrachium* species, flowering initiates a physiological change in shoots which entailed their buyoancy and senescence (Dawson, 1976).

Photosynthesis was modelled according to this three different options in biomass distribution whereas respiration, washout and senescence were modelled using total biomass.

Photosynthesis

Photosynthesis is the only term in the model responsible for the growth of the biomass:

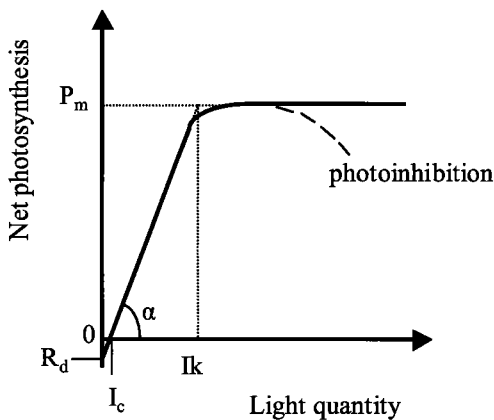
$$P = B_v(t) \int_0^{24} \rho(t_0, t, \tau) dt_0 \quad \text{where } \rho(t_0, t, \tau) \text{ is the rate of photosynthesis per hour} \quad (2)$$

Note Box 1 Aquatic plant photosynthesis

Photosynthesis corresponds to the chemical reactions conducted in the presence of light by plants using chlorophyll whereby carbon dioxide and water are converted into carbohydrates and O₂. We can distinguish gross photosynthesis and net photosynthesis. Gross photosynthesis consists in plant physiological mechanism converting light into energy. Net photosynthesis is calculated from gross photosynthesis as follows:

$$\text{Net photosynthesis} = \text{Gross photosynthesis} - \text{Respiration}$$

Gross photosynthesis is a function of irradiance. Parameters that characterise the Photosynthesis vs. Irradiance (P-I) curve correspond to physiological characteristics and are under the influence of environmental conditions. Plants respond to light quantity in the form of a saturation type, quasi-hyperbolic P-I curve. Photosynthetic rates increase linearly with light to a saturating level, beyond which photosynthesis is not enhanced (Cosby *et al.*, 1984). Photosynthesis may be inhibited at very high light intensities: photoinhibition. Photoinhibition is seldom considered as an important factor in limiting growth in freshwater angiosperms (Westlake, 1980).



- $I_k = P_m/\alpha =$ saturation light intensity
- $P_m =$ light saturated rate(usually set by enzymatic CO₂ fixation)
- $\alpha =$ light limited slope
- $R_d =$ dark mitochondrial respiration

- Temperature has a large effect on P_m and R_d , usually much less on α .
- Nutrient availability also may change P-I parameters.

Many plants, especially algae, have the ability to reversibly photoacclimate to prevailing light conditions by altering the amounts of photosynthetic pigments and enzymes to make the most efficient use of light: for example in low light, P_m will increase and R_d decrease in acclimation to high light quantity.

Photosynthetic rate was assumed to be limited in shallow running systems by environmental parameters such as temperature, light and nutrient availability. Photoinhibition was neglected. Thus $\rho(t_o, t, t)$ can be described as:

$$\rho(t_o, t, t) = Pm f(\theta) g(N) k(I) \quad (3)$$

with Pm : maximum photosynthetic rate of the plant at the optimum temperature and in the absence of light and nutrient limitations; θ , water temperature; N , concentration in nutrients; I , Intensity of light received on the plant surface (Tab. 1).

Table 1. – Control parameters for running the model

	Unity	Abbreviation
Temperature	°C	θ
Water SRP concentration	$\mu\text{g/l}$	N
Water turbidity	m^{-1}	O_t
Water depth	m	H
Percentage of bank vegetation shadow	%	O_s
Current velocity	m/s	v
Plant mean density	Nb individual/ m^2	ρ
Turbidity	m^{-1}	O_w

O_w was fixed at 0.43 and ρ at 15 individual/ m^2 .

Each environmental function was analysed and described separately:

- temperature module (3.1)

We assumed that river was shallow so that temperature could be considered as uniform. Two different expressions of the dependence of photosynthesis on temperature was found in the literature:

$g(\theta)$ can be modelled with a Lehman function that reaches its maximum at an optimal temperature denoted θ_p (Dufayt, 2000):

$$f(\theta) = \exp \left[- \left(\frac{(\theta(t) - \theta_p)^2}{c_1} \right) \right] \quad (3.1.1)$$

with c_1 : temperature range for which no significant change in optimal activity is found.

A derivated of the Q10 or Van't Hoff equation has also been used to model macrophyte production (Wright & McDonnell, 1986 ; Evervecq *et al.*, 2000 ; Scheffer *et al.*, 1993 ; Asaeda & Karunaratne, 2000).

$$f(\theta) = c_2^{[\theta(t) - \theta]} \quad (3.1.2)$$

where c_2 is the constant for which photosynthesis is multiplied when temperature is increasing of 1°C.

- nutrients module (3.2.)

The traditional approach to modelling growth with respect to nutrients has been to use the Michaelis-Menten formulation. The half saturation constant (Km) corresponds to the nutrient concentration (N) where productivity is one-half of maximum growth (Pm) (Carr & Chambers, 1998 ; Dufayt, 2000). This formulation assumes a single enzyme-limited process. The dependence of the photosynthesis rate on nutrient was expressed as:

$$g(N) = \left(\frac{N}{Km + N} \right) \quad (3.2)$$

The limiting nutrient selected was the water soluble reactive phosphorus as its dominant role in controlling the development and abundance of macrophytes was clearly demonstrated (Westlake, 1973 ; Carr & Chambers, 1998).

- light module (3.3)

Photosynthesis according to light was modelled as a function of available light (I(to,t)), biomass density (b(z)) and extinction coefficients linked to shadowing by riverine vegetation (Os), turbidity (Ot) and macrophyte beds (cs):

$$k(I) = \int_0^H b(z) h(z, t, Os, Ot) dz$$

We denoted $z \in (0, H)$ the vertical coordinates of the depth in the river. $z=0$ corresponds to the surface. Chalker (1980) showed that the rate of change of P vs. I is a function of P, which can be expanded as a power series:

$$\frac{\partial P}{\partial I} = a_0 + a_1 P + a_2 P^2 + a_3 P^3 + \dots$$

Three models for $h(z,t,O_s, O_t)$ were derived depending on the approximation made of this equation:

The quadratic approximation $\frac{\partial P}{\partial I} = a_0 + a_1 P + a_2 P^2$ gives the first model (Jassby & Platt, 1976 ; Zimmerman *et al.*, 1994):

$$h = \tanh (c_3 I(to,t)) \quad (3.3.1)$$

with c_3 : light use efficiency (slope from the function P/I)

A linear approximation of the same law should give the second model (Dufayt, 2000 ; Best & Boyd, 2001):

$$h = 1 - \exp(-c_3 I(to,t)) \quad (3.3.2)$$

A third model is the Michaelis-Menten law (McBride, 1992 ; Hootsmans & Vermaat, 1994 ; Calado & Duarte, 2000):

$$h = \frac{I(to,t)}{K_i + I(to,t)} \quad (3.3.3)$$

with K_i corresponding to the intensity of light nutrient where productivity is one-half of maximum growth (Pm).

$I(to,t)$ is computed from $I_o(to,t)$ which is the sun light arriving to the earth. Before reaching the plant, $I_o(to,t)$ is extincted via riverine vegetation and in water surface via turbidity and macrophyte beds. The impact of the shadow effect might be modelled in function of $I_o(to,t)$ by a weight function as follows:

$$I(to,t) = \left[1 - \frac{O_s}{100} (1 - c_4) \right] I_z(to,t)$$

with O_s : percentage of shadowing by riverine vegetation; c_4 : light extinction coefficient by riverine vegetation.

$I_z(to,t)$ attenuates exponentially in the water following a Beer-Lambert law in function of the extinction through mineral components and biomass (Best, 1981 ; Canale & Auer, 1982 ; Wright & McDonnell, 1986 ; Kirk, 1994):

$$I(to,t) = I_o (to,t) \left[1 - \frac{O_s}{100} (1 - c_4) \right] x \left[\exp \left(- (Ot + c_5 b(z)) z \right) \right] \quad 3.4$$

with O_t : water turbidity; c_5 : extinction coefficient for *R. peltatus*.

Light intensity ($I_o(to,t)$) was computed using a common routine calculating either photoperiod λ and light intensity according to latitude, longitude and time of the year. I_o was hence calculated in function of the hour. These calculations were derived from classical mechanic that gives the position of the sun as a function of the earth location and angles on its planar orbit running around the sun (Danloux-Dumesnils, 1985). The Lorraine mean latitude and longitude were selected to enter the model (48 N, 7 E). We made the assumptions that only 45% of the irradiance reaching the water surface is presumed photosynthetically active (PAR) and 10% of the remainder is reflected by the water surface (Van Dijk & Janse, 1993 ; Asaeda & Karumanratne, 2000).

Parameters used for entering the photosynthesis model were synthesized in table 2.

Table 2. – Physiological parameters entering the modelisation of photosynthesis

Physiological parameters	Ref. formula	Unit	Selected value	References
Maximum photosynthesis rate P_m	3.	h^{-1}	0.011	[1]; [4]; [7]
Optimal temperature for photosynthesis θ_p	3.1.1 & 3.1.2	$^{\circ}C$	19.7	[4]
Temperature sensibility for photosynthesis c_1	3.1.1	$^{\circ}C$	16	[1]; [4]
Ratio c_2	3.1.2		1.2	[7]
Half-phosphorus saturation constant	3.2	$\mu g/l$	4.7	[1]; [2]; [3] [4]; [5]; [6]
Light use efficiency c_3	3.3.1 & 3.3.2	$h^{-1}/\mu E.m^{-2}s^{-1}$	7.8×10^{-6}	[6]
Half- light saturation constant K_i	3.3.3	$\mu E.m^{-2}s^{-1}$	100	[8]
Above-ground vegetation extinction coefficient c_4	3.4		0.1	[6]
<i>R. peltatus</i> specific light extinction coefficient c_5	3.4	m^2/gC	0.04	[1]; [2]; [3] [6]; [10]

Each physiological parameter has been chosen as roughly the average values of these parameters in their bracket of variation obtained from the literature.

References quoted: [1] Agence de l'eau, 1999 ; [2] Best & Boyd, 1996 ; [3] Best & Boyd, 1999 ; [4] Best & Boyd, 2001 ; [5] Collins & Wlosinski, 1985 ; [6] Dufayt, 2000 ; [7] Van der Bijl *et al.*, 1989 ; [8] Van Dijk & Janse, 1993 ; [9] Wright & McDonnell, 1986.

Respiration

Respiration corresponds to the consumption of carbon used to maintain the cell activity. It has been modelled in a number of ways in the literature (McCree, 1970 ; Wright & McDonnell, 1986 ; Dufayt, 2000).

Note box 2 : Aquatic plant respiration

Respiration consists in carbon used for maintenance and construction costs of new biomass. It is constituted of dark, or basal respiration and photorespiration (Hough, 1979 ; Hirose *et al.*, 1989).

Dark respiration represents the energy used to synthesize new biomass (growth respiration) and that used to maintain metabolic activity (maintenance respiration) (Hirose *et al.*, 1989 ; Carr *et al.*, 1997). Growth respiration is the respiration required for the release of energy for biochemical conversion of assimilates into structural biomass. Maintenance respiration is the respiration required for the release of energy for optimal functioning of existing organs. Three main factors determine the magnitude of maintenance respiration: biomass composition, temperature and amount of biomass.

Photorespiration is stimulated when light intensity and dissolved oxygen concentrations are high, typical of mid to late afternoon conditions on bright days in dense weedbeds (Hough, 1979 ; Wetzel, 1983 ; Pokorny *et al.*, 1989). Photorespiration is related to C3 plants and is hardly observed in C4 plants. Indeed in C3 plants, the enzyme Rubisco is involved in the biochemical sub-process of CO₂ assimilation. Rubisco also reacts with oxygen. After which, the enzyme has to be recovered. The process of recovery requires energy and releases CO₂. Photorespiration reduces net CO₂ assimilation because carbohydrates produced during assimilation are used as energy source for recovery of Rubisco. Most models ignore this photorespiration as it represents less than 10-20% of net productivity.

In all the works referenced above, respiration is decomposed into a temperature dependent function and a function of biomass and photosynthesis:

$$R = g(\theta) m(P, B) \quad (4)$$

- module temperature

This $g(\theta)$ function is the analogue of $g(\theta)$ in photosynthesis. We have:

$$f(\theta) = \exp \left[- \left(\frac{(\theta(t) - \theta_r)^2}{c_6} \right) \right] \quad (4.1.1)$$

with c_6 corresponding to the temperature range for which no significant change in optimal activity is found; θ_r , optimum temperature for respiration.

or alternatively (Wright & McDonnell, 1986):

$$f(\theta) = c_7^{[\theta(t) - \theta_r]} \tag{4.1.2}$$

where c_7 is the constant for which respiration is multiplied when temperature is increasing of 1°C

- module m(P,B)

Respiration losses of carbon are split between maintenance respiration and growth respiration. However some models neglect the growth respiration, modelling respiration as a function of biomass:

$$m(P, B) = Rm B(t) \tag{4.2.1}$$

Models taking into account both respirations proposed a linear combination of biomass and photosynthesis as growth respiration is proportional to the gross photosynthetic rate P, and maintenance respiration is related to the dry weight of plant material, W (McCree, 1970).

$$m(P, B) = Rm B + Rp P \tag{4.2.2}$$

with Rm and Rp constants related to maintenance and growth respiration respectively.

These physiological parameters were not evaluated in *R. peltatus*. We tested therefore only variant 4.2.1, assuming that growth respiration is negligible.

Parameters used for entering the photosynthesis model were synthesized in table 3.

Table 3. – Physiological parameters entering the modelisation of respiration

Physiological parameter	Ref. formula	Unit	Selected value	References
Optimal respiration temperature θ_r	4.1.1 & 4.1.2	°C	19.7	[1]; [3]; [4]
Temperature sensibility for respiration c_6	4.1.1	°C	16	[3]
Ratio c_7	4.1.2		1.08	[1]; [5]
Maximum respiration rate Rm	4.2.1	d ⁻¹	0.04	[1]; [2]

References quoted: [1] Agence de l'eau, 1999 ; [2] Dawson *et al.*, 1981 ; [3] Dufayt, 2000 ; [4] Sand-Jensen & Madsen, 1991 ; [5] Wright & McDonnell, 1986.

Washout

Washout is solely taken into account in models though its ecological importance have been shown for several macrophytes (Dawson, 1978 ; Wright & McDonnell, 1986). Washout was modelled as a function of biomass and water velocity. The mechanical resistance of the plant to the friction with water was assumed to be time independent.

$$W = w(v(\tau, t)) B(t) \quad (5)$$

Washout depends essentially on shear force on the river bottom which is proportional to square velocity. It was therefore modelled as (Dufayt, 2000):

$$w(v) = (c_8 + c_9 v^2) \times c_{10} \times B^2 \quad (5.1)$$

Another expression found takes into account the fact that under a certain force, the washout may be null (Agence de l'eau, 1999). The above expression is hence precised as:

$$w(v, t) = 0 \quad \text{when } v < v_{\min} \quad (5.2)$$

$$w(v) = c_{11} \times \frac{(v - v_{\text{ref}})}{(v_{\text{ref}} - v_{\min})} \quad \text{when } v \geq v_{\min}$$

with v_{\min} as the minimum current velocity for the fragmentation of shoots, v_{ref} as a reference current velocity and c_{11} the associate washout rate.

This formula was calibrated using two sets of data from Dufayt (2000) and Agence de l'eau (1999) concerning respectively *Ranunculus fluitans* and *R. peltatus*.

The speed of the flow of the river $v(\tau, t)$ was decomposed into its average value per month $v_o(\tau)$ and random fluctuations $v_1(\tau, t)$ that has peak values during rain storms.

$$v(\tau, t) = v_o(t) (1 + v_1(t))$$

$$v_1 = 1 + c_{12} \left(w_2 - \frac{1}{2} \right) + F[c_{12} \times [p(t \in (1 \dots 30)) < w_3(\tau)] w_4]$$

In this expression w_2 and w_4 are white noise functions. The function $p: (1, \dots, 30) \rightarrow (0, 1)$ is an equiprobability, and w_3 is a barrier that reflects the frequencies of rain storms. F is a diffusion-convection operator that simulates the effect of relaxation on the flow speed in the river after

a storm followed by renormalization. Generally, washout should be a stochastic process and it may be not well modelled by simplified deterministic model as above.

Parameters used for entering the photosynthesis model were synthesized in table 4.

Table 4. - Physiological parameters entering the modelisation of washout

Physiological parameters	Ref. formula	Unit	Value chosen	References
c_8	5.1		0.685	Dufayt, 2000
c_9	5.1	$m^2.s^{-2}$	0.0015	Dufayt, 2000
c_{10}	5.1	d^{-1}	0.002	Dufayt, 2000
v_{ref} data set 1	5.2	m/s	0.31	Dufayt, 2000
v_{min} data set 1	5.2	m/s	0.1	Dufayt, 2000
c_{11} data set 1	5.2	d^{-1}	0.023	Dufayt, 2000
v_{ref} data set 2	5.2	m/s	1.2	Agence de l'eau, 1999
v_{min} data set 2	5.2	m/s	0.5	Agence de l'eau, 1999
c_{11} data set 2	5.2	d^{-1}	0.01	Agence de l'eau, 1999

Senescence

Senescence is modelled by setting the death rate at a certain fraction of plant biomass per day when the environmental conditions for growth deteriorate. The timing and values of relative death rates of plants have been derived from field observations on shoot biomass and literature data. We supposed that senescence was uniformly distributed among plants independently of the environment and was a function of biomass and/or photosynthesis, that is

$$S = s(P, B) \tag{6}$$

The most standard modelisation of senescence is a single function of biomass:

$$s(P, B) = a_0(t) B \tag{6.1}$$

We choose for $a_0(t)$ an hyperbolic tangent profile that reflects our field observations (Garbey *et al.*, in press b). In particular, we assume that this effect has its turning point at mid-flowering period. $a_0(t)$ writes :

$$a_0(t) = c_{13} \frac{\left(1 + \tanh\left(\frac{dt_f(t - t^*)}{T}\right)\right)}{\left(1 + \tanh\left(\frac{dt_f(T - t^*)}{T}\right)\right)}$$

with t^* as the day of flowering initiation, T : 150j and c_{13} as the maximum value of the daily decay rate. Values for c_{13} rank from 0.02 to 0.08 % d^{-1} of total biomass (Wright & McDonnell, 1986 ; Collins & Wlosinski, 1985 ; Hootsmans & Vermaat, 1994 ; Best & Boyd, 1996, 1999, 2001). The value 0.05 % d^{-1} was entered in the model.

Modelling R. peltatus architecture: from clumps to individual plants

Except the term on washout that has polynomial dependence on biomass and the auto-shadowing factor, the above models are linear with respect to the biomass. Indeed, if initial biomass is doubled; calculated biomass is also doubled. Consequently the models can be used to predict the biomass of an individual plant as well as the biomass per square meter. In other words, in the absence of non-linear B's term, the model is independent of the density of plants per square meter. We supposed to have relatively homogeneous population of *R. peltatus* individuals.

The model can be used on the individual basis. $B(t_0, t, \tau)$ corresponded to the biomass of an average individual plant and ρ the number of plants per square meters. The biomass per square meter is therefore the average ρB .

B_v is essentially dependent on the density of biomass in the water column ($b(z)$). $b(z)$ varies with respect to the plant architecture. We tested three different simplifications of *R. peltatus* architecture:

1. we assumed that *R. peltatus* was distributed uniformly over the water column (Van Dijk & Janse, 1993). Therefore the density of biomass:

$$b(z) = \frac{1}{H} B_v \tag{7.1}$$

2. Another architecture to assume is that *R. peltatus* is a canopee former. That is that most of its biomass is located in the canopee occupying a S water depth. S was fixed at 0.1cm. The density of biomass is therefore:

$$b(z) = \frac{1}{0.1} B_v \tag{7.2}$$

3. Finally, we considered that *R. peltatus* might have an intermediate architecture depending on the water flow and water depth. Consequently, plant biomass was split into biomass located in the canopee occupying a S water depth and biomass located deeper in the H-S water depth (H being the total water depth) (Fig. 1)

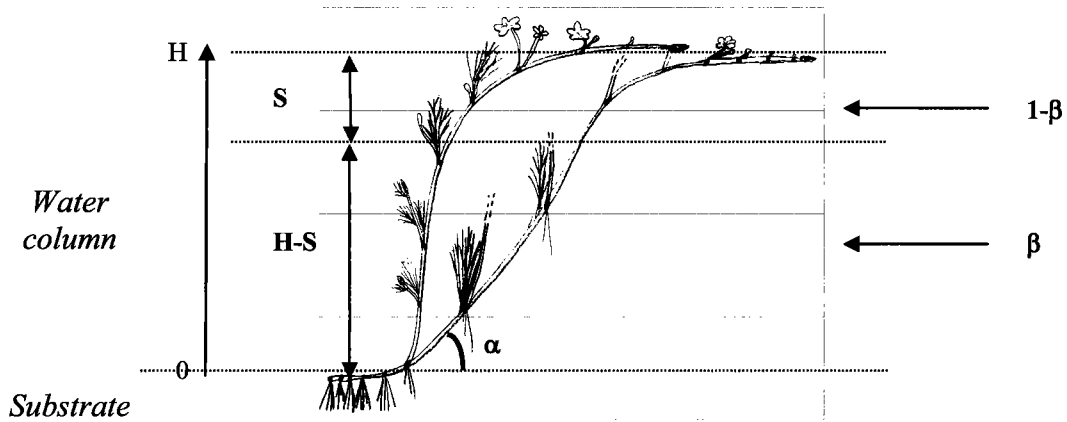


Figure 1. – Description of the structure of *R. peltatus*

The canopee is characterised by a very dense biomass whereas H-S comprises low biomass. The proportion of plant located in the canopee was assumed to be related to the average current velocity $v(\tau)$ and water depth. The angle between the plant main shoot and the horizontal river bottom was noted α and was modelled as follows:

$$\alpha = \frac{\pi}{2} (1 - \tanh(C_o v(\tau)))$$

C_o gives the rate of decay of the angle with the flow speed $v(\tau)$.

Plants with a L meters main shoot reached the water surface and began to form a canopee when $L \sin(\alpha)$ is larger than H. The proportion of plant which is not located in the canopee (β) is consequently given by:

$$\beta = \min \left(\frac{(H - S)}{\sin(\alpha) L}, 1 \right)$$

Thus the density of biomass is function of β as:

$$b(z) = \frac{\beta}{(H - S)} B_v \quad \text{into the zone below the canopee (} z \in [S;H] \text{)} \quad (7.3)$$

$$\text{and } b(z) = \frac{(1 - \beta)}{S} B_v \quad \text{in the canopee (} z \in [0;S] \text{)}$$

L was calculated thanks to an empirical relationships linking individual plant biomass to plant length:

$$L = 0.026 \times Bi$$

with Bi: individual plant weight (g Fresh Weight) and L: plant length (m).

This formula was obtained via regression analysis using a 140 individuals data set of measures. The conversion coefficient for dry weight to fresh weight was fixed at 0.04 (Garbey, unpublished data) and from carbon content to dry weight at 0.373 (Madsen & Maberly, 1991).

Synthesis of models alternatives

Therefore, from these model descriptions, 96 models can be tested (Tab. 5). Among those, we selected 48 of them with respect to the available ecophysiological data for *R. peltatus*.

Table 5. - *Synthesis of the alternatives described and tested for modelling R. peltatus growth*

	Number of possibilities described	Number of possibilities tested
<i>Temperature functions (*)</i>	2	2
<i>Photosynthesis function</i>		
- Nutrient	1	1
- Light	4	4
- Plant architecture	3	3
<i>Respiration function</i>	2	1
<i>Washout</i>	2	2
<i>Senescence</i>	1	1
Total of models	96	48

(*): implemented in photosynthesis and respiration functions

Model simulation

Description of the study sites

We used the model to simulate biomass produced in five study sites corresponding to extreme environmental conditions (Tab. 6).

Site A, B and C located in undisturbed areas whereas site D and E located on frequently flooded rivers.

Table 6. – *Description of the study sites*

	Site A	Site B	Site C	Site D	Site E
<i>Physical parameters</i>					
Width (m)	2.1	2.7	5	18.2	54
Mean water depth (m)	0.25	0.2	0.32	0.45	0.5
Shading by the river bank (%)	62.5	62.5	37.5	2.5	2.5
Mean current velocity (m/s)	0.26	0.32	0.85	0.58	0.48
Minimum temperature (°C)	9	9	11	10	9
Maximum temperature (°C)	15	15	19	16	15
<i>Chemical parameters</i>					
pH	5.8	6.4	7.1	6.9	6.8
N-NH ₄ ⁺ (µg/l)	26	40	101	43	51
P-PO ₄ ³⁻ (µg/l)	18	11	79	26	152
Conductivity (µS.cm)	50	51	28	74	77
ANC (µeq/l)	96	150	523	324	373
<i>Biological parameters</i>					
Date of flowering initiation (*)	58	58	37	47	56
Maximum B+F	5	2	15	14	6
<i>R. peltatus</i> cover percentage in June (%)	5	10	30	50	50

(*): the date of initiation of flowering was calculated as described in section “Global framework”

The characteristics of each site was studied through monthly chemical and physical surveys in 2000. Only one measure per month are available for flow speed and water temperature. In

order to extrapolate these data at the day time scale, we used a least square polynomial fitting added with a random noise of amplitude of what we can observed in the field. We chose a one degree for temperature and implemented crisis events in flow fluctuations simulating rain storms.

Some studies performed on some of these sites reports maximum biomass of *R. peltatus* ranking from 50 to 300 gDW/m² for site D and from 100 to 210 gDW/m² for site E in June (Agence de l'eau, 1999 ; Garbey, 2000).

Performance tests

A sensitivity analysis of a simulation model is required to assess the parameters likely to strongly affect model behaviour. Sensitivity with respect to the parameters of the model can be systematically computed via the weighted derivatives $C_i \frac{\partial_{ct} \theta}{\partial c_i}$ where C_i stands for a given parameter of the model. We used second order central finite differences with an operator that is one time step integration of the model. This derivative in the day time scale gives a good indicator of the impact of each parameters in the model. It is a good approximation of the change on biomass within a day if a parameter is changed by few percents. Differentiation method was used for the sensitivity analysis of 16 constants included in the models. We calculated the L2-norm which consist in the Euclidean norm of the sensitivity values calculated daily during the whole period of study (T=150 days).

Results

Comparison of the models

48 models were tested using combinations of 2 formula for temperature, three for dependence of photosynthesis on light, 3 for washout and 3 for simulating plant architecture. To illustrate the variability of results found, we selected only models with the third approximation of plant architecture which predicts that biomass is split between the canopy and the rest of the water column. The results of maximum biomass obtained for 18 models are presented into table 7. Very different maximum biomass were found. For instance, the second variant used for washout (models 7 to 12) entailed nearly the complete washout of plants resulting in very low biomass production in all sites. Maximum biomass produced was highly sensitive to temperature. Using the second formula (models 4, 5, 6, 10, 11, 12, 16, 17, 18) decreased

approximately three times the maximum biomass compared to using the first formula. Litterature data gives biomass range similar to results obtained with the first formula of plant photosynthesis dependence on temperature (Anonyme, 1999) (models 1, 2, 3, 12, 13, 14).

Table 7 – Maximum biomass produced (gPS/m²)

	T°C	Light	Washout	A	B	C	D	E
Model 1	1 ⁽¹⁾	1	1	26	46	61	78	140
Model 2	1	2	1	17	28	50	71	127
Model 3	1	3	1	95	158	77	88	168
Model 4	2	1	1	18	30	33	27	63
Model 5	2	2	1	14	21	24	26	58
Model 6	2	3	1	31	65	54	29	72
Model 7	1	1	2	6	10	5	5	10
Model 8	1	2	2	5	6	5	5	9
Model 9	1	3	2	16	42	5	5	11
Model 10	2	1	2	5	7	5	5	6
Model 11	2	2	2	5	5	5	5	6
Model 12	2	3	2	7	11	5	5	6
Model 13	1	1	3	24	45	92	110	223
Model 14	1	2	3	15	25	63	104	197
Model 15	1	3	3	140	394	449	223	564
Model 16	2	1	3	18	30	17	21	46
Model 17	2	2	3	14	21	15	22	47
Model 18	2	3	3	31	66	22	23	50

⁽¹⁾ : for temperature, formula 1 corresponded to formula noted 3.1.1 for photosynthesis and 4.1.1 for respiration; for light, formula 1 corresponded to formula noted 3.3.1; formula 2 to 3.3.2; formula 3 to 3.3.3; for washout, formula 1 corresponded to formula noted 5.1, formula 2 to formula 5.2 calibrated with data from Dufayt (2000), formula 3 to formula 5.3 calibrated with data from Agence de l'eau (1999).

A, B, C, D, E: the five study sites

The selected model is highlighted in bold.

Among these models, the differences stand in the formula used for light and between variants 1 and 3 for washout. These models corresponded to different site biomass signatures, the most aberrant being the highest biomass found for the oligotrophic and shaded site A compared to

biomass found for the eutrophic and moderately shaded site C (model 3). The use of the same variant for light resulted in an important overestimate of biomass compared to literature data (Agence de l'eau, 1999). The third formula for dependence of photosynthesis on light hence seemed to be not appropriate to be used in this case.

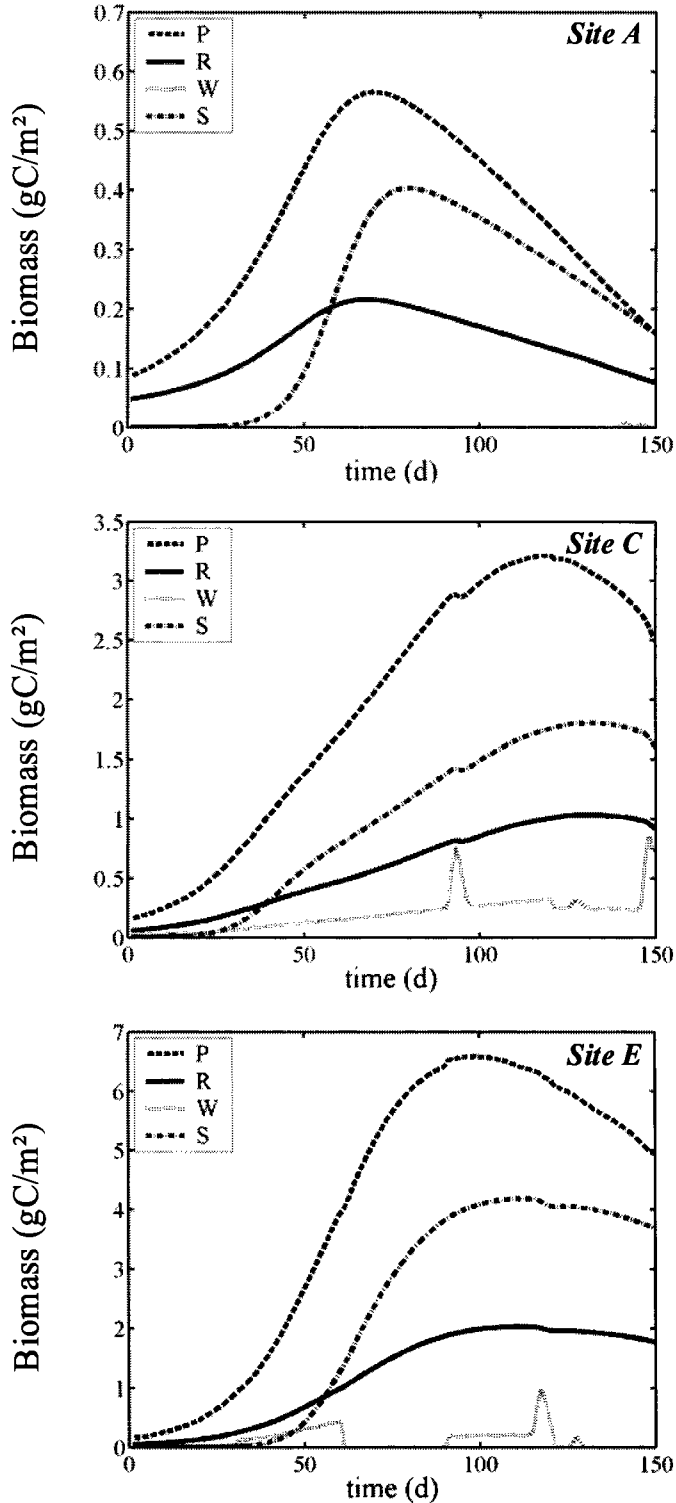


Figure 2. – Relative Importance of photosynthesis, respiration, washout and senescence in determining plant biomass

Among the 18 models tested, only 4 seemed to be pertinent (Model 1, 2, 13 and 14) though giving quite different results. The selection of the best model could be done with the calibration process for the five sites. In the following section of results, we selected model 13 as it seemed to fit at most to field observations and literature data on biomass found in some sites. However the same analysis could be performed with the other three models. In the determining of plant growth, photosynthesis and senescence were two major processes (Fig. 2). Further, loss of carbon by respiration corresponded to approximately 30 – 40% of carbon produced by photosynthesis. Respiration and photosynthesis evolved proportionally. Washout had a quite low importance in the carbon loss but was characterised by an irregular variation corresponding to storm events. Senescence decreased significantly biomass especially at the end of the season following the evolution of photosynthesis and respiration curves.

Impact of the simulation of plant architecture on the biomass production

We simulated results obtained with the three approximations of *R. peltatus* architecture (Tab. 8). If differences between biomass production were not significant in sites A and B, up to 18% of variation were found between the first and third approximation for site C. Approximating *R. peltatus* architecture as being homogeneously distributed in the water column gave the lowest biomass. The highest biomass was found by considering that biomass was split between the canopy and the water column. Assuming that plant biomass is concentrated in the canopy resulted in intermediate biomass.

Table 8. – Maximum biomass produced with respect to *R. peltatus* architecture simulation

Architecture simulation formula	A ⁽¹⁾	B	C	D	E
7.1	23	42	82	105	201
7.2	24	43	93	118	213
7.3	24	45	96	113	221

⁽¹⁾: A , B, C, D, E: the five study sites

Impact of each parameter on plant biomass production

The present analysis was based on the effect of a change in a parameter when all other parameters were kept the same. As reference level, the nominal parameter values were

chosen. The sensitivity of the model to nutrient availability was tested by calculating biomass production for an increase and a decrease in 10 μ g/l of the initial concentration of nutrient, all other parameters remaining fixed (Fig. 3). The sensitivity of the model to variation of nutrients is only significant for the most oligotrophic site (site A). When concentration of nutrients in the water was sufficient, the variation of nutrient availability had no significant impact on biomass. The same analysis was performed on water depth by increase and decrease of 10cm. No significant differences in the calculation of biomass was detected highlighting the low sensitivity of the model to variations in water depth. In contrast, shading and temperature influenced a lot biomass calculation. Only a 10% variation in the shading percentage of the site or a one-degree variation in mean temperature gave results with 50% of variation. This sensitivity was recorded in the three sites independently of their initial shading percentage (O_s) or temperature (θ).

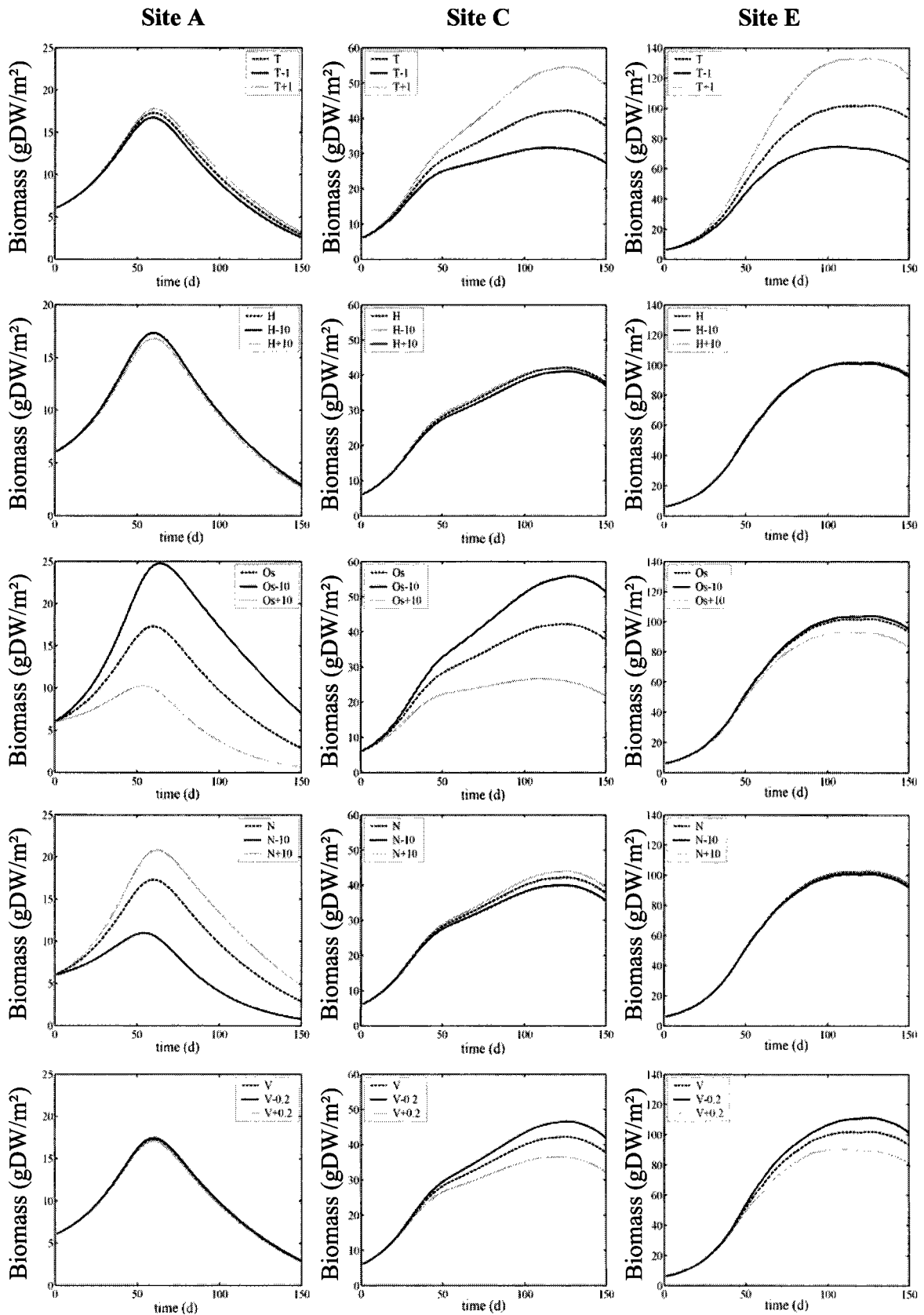


Figure 3. – Impact of variations in nutrient concentration, water depth, shading percentage and water temperature on biomass production for sites A, C and D

Impact of variation of the physiological parameters on biomass production: results of the sensitivity analysis

The calculation of the L2-norm on the sensitivity analysis showed that plant biomass was most sensitive to changes in optimal temperature for respiration and photosynthesis (θ_p , θ_r) and maximum photosynthetic and respiration activity (Pm, Rm) and rate of senescence (a_o) (Tab. 9).

Table 9. – Sensitivity of calculated biomass to deviation in parameter values from their nominal values

	A	C	D
θ_p	0.41	2.48	3.76
Pm	0.23	1.73	2.30
a_o	0.25	1.22	1.40
θ_r	0.26	1.02	1.21
c_1	0.12	0.57	0.98
Rm	0.15	0.71	0.75
v_{ref}	<0.01	0.42	0.47
Km	0.08	0.13	0.38
C_6	0.07	0.24	0.32
t_{ref}	<0.01	0.25	0.27
c_3	0.15	0.60	0.20
c_5	0.02	0.40	0.15
v_{min}	<0.01	0.07	0.13
dtf	0.04	0.06	0.09

In some sites, biomass was punctually sensitive to changes in θ_p and v_{ref} for sites C and D. Figure 4 illustrates the temporal evolution of biomass sensitivity for each variable. Most of the variables quoted above reached their maximum sensitivity around day 100 of simulation (Fig. 4).

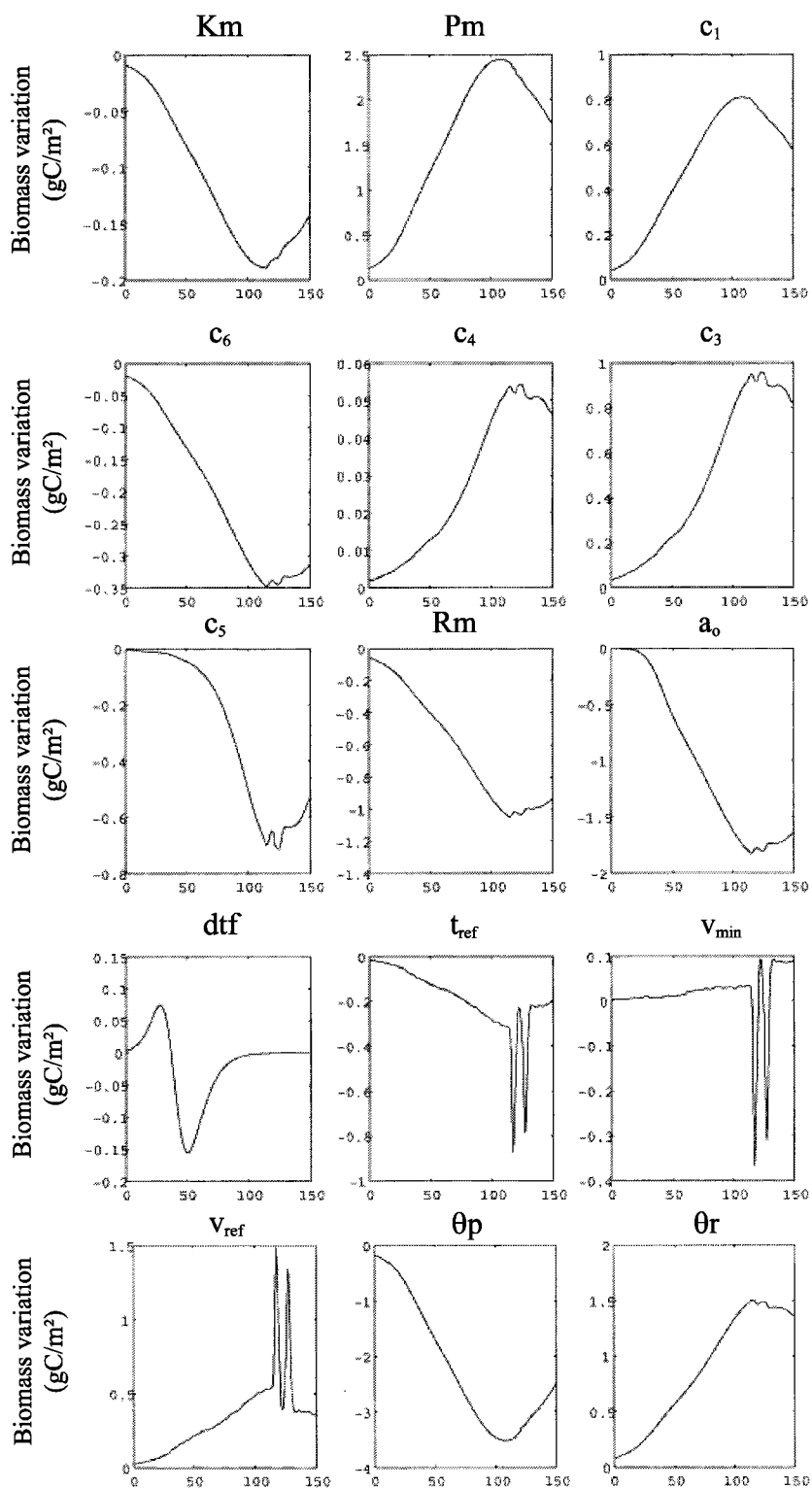


Figure 4. – Temporal evolution of biomass sensitivity to small variations in physiological parameters for populations of site C. These graphs were calculated by weighted derivatives for each parameter. They indicate variations of biomass induced by 2% increase in the physiological parameters.

A small variation of these constants can have either negative or positive impact on plant biomass. For instance, a 2% of increase of P_m implied an increase of more than 1.5gC/day from day 60. In contrast, a 2% of increase of a_0 decreased biomass produced of 1-2gC/day approximately from day 70.

Simulating *R. peltatus* physiological plasticity

Freshwater plants are highly plastic in their physiology. They can display for instance, a higher rate of irradiance saturated gross photosynthesis (P_m) at low irradiance (Van *et al.*, 1999 ; Pilon & Santamaria, 2002). Another acclimation consists in plant adaptation to seasonal variations in water temperature. Seasonal differences in the thermal regime result mainly in a shift in optimal temperature for net photosynthesis (Santamaria & Van Vierssen, 1997 ; Pilon & Santamaria, 2001). High environmental temperature generally led to higher optimal temperatures and vice versa. Classical physiological responses to low nutrient availability include slow growth rate, low nutrient requirement and high nutrient use efficiency (Raghothama, 1999 ; Lorenzen *et al.*, 2001).

We selected three main plastic behaviour that should be developed by *R. peltatus* to maximise its photosynthesis.

1. Seasonal change of optimum temperature for photosynthesis

θ_p was fixed to 17.7°C until the initiation of flowering which correspond *approximately* to May or beginning of June depending of the site. An hyperbolic tangent profile simulated the increase of θ_p from 17.7 to 19.7°C after t^* corresponding to the initiation of flowering. Then θ_p was fixed at 19.7°C for the end of the season. Fig. 5 shows the curves of biomass corresponding to plastic and non plastic behaviour.

Maximum biomass produced was highest for the plastic population compared to the non plastic population for all sites. Biomass at the end of simulation was highest for plastic populations than for non plastic plants.

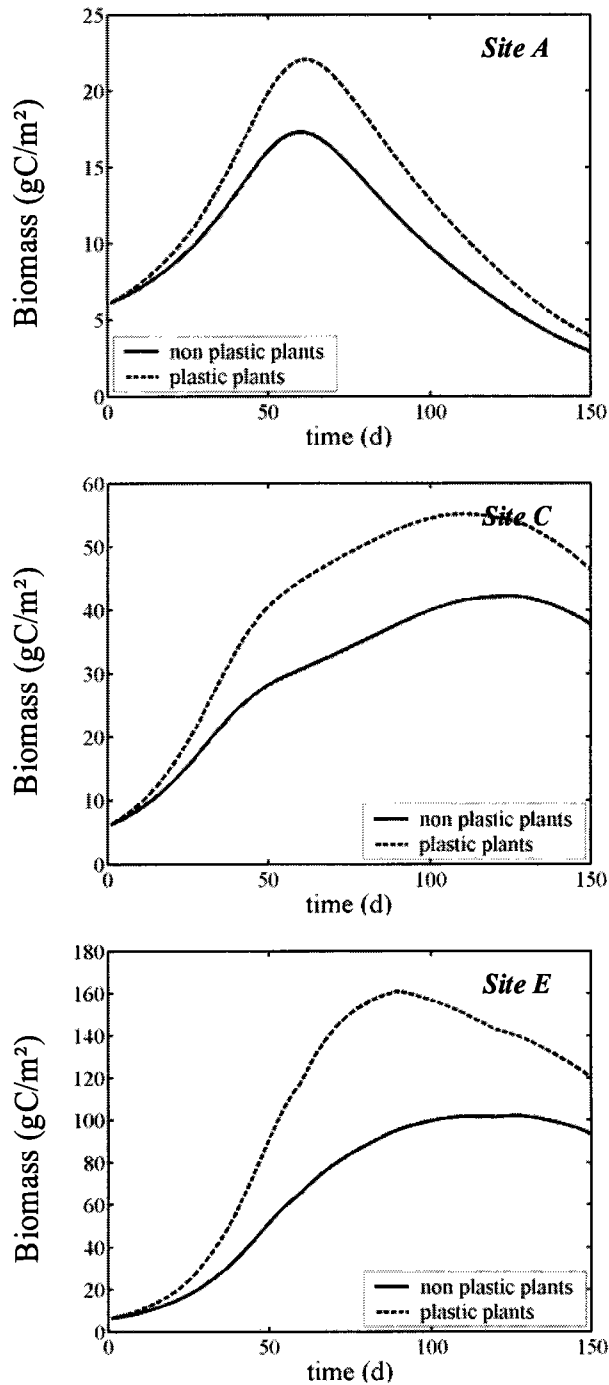


Figure 5. – Simulating plastic adjustments in θ_p for populations of *R. peltatus* in site A, C and D

2. Plastic adjustment of maximum photosynthetic rate and light use efficiency according to shading pressure

We simulated plant adaptation to low light availability by reducing maximum photosynthetic rate from 0.011 to 0.010 and increasing light use efficiency from 0.000078 to 0.0001. Site A was taken as an example.

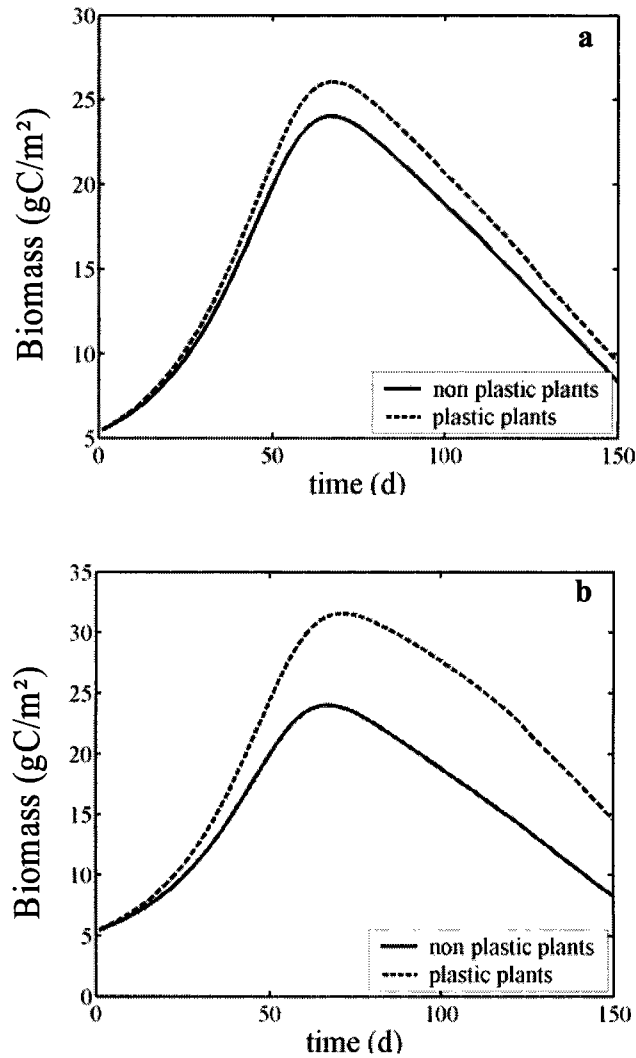


Figure 6. – Comparison of biomass produced for populations adapting their physiology to low light (a) or resource (b) availability (a: reduction of maximum photosynthetic rate P_m and increase in light use efficiency c_3 ; b: reduction of nutrient-saturation constant) and non plastic population in site A

Spring growth is slightly more rapid with the plastic adjustments (Fig. 6a). In addition an increase of 10% in the maximum biomass produced can be noticed. Finally the decline of the biomass is starting slightly later and with a higher slope of decrease. Biomass at the end of the simulation was greater of 12% in plastic population compared to non plastic populations.

3. Plastic adjustment of maximum saturation constant according to nutrient stress

We simulated plant adaptation to low nutrient availability by reducing the saturation constant for nutrients from 4.7 to $3\mu\text{g/l}$ which corresponded to a 36% reduction. We took populations

from site A as an example. This adjustment resulted in a higher maximum biomass produced (Fig. 6b). In addition, peak biomass was reached later. Decline was however less rapid and biomass obtained at the end of the simulation was much more greater for plastic populations. Variation of approximately 32% in the maximum biomass and 285% in final biomass were found.

Combination of the physiological adaptations for nutrient and light shortages for populations located in site A may even increase variations in biomass production found between plastic and non plastic populations.

General discussion

Synthesis and comparison of modelling approaches

This work enabled to draw a synthesis on modelling approach for freshwater macrophytes. Use of different simplification for photosynthesis dependence on light, temperature or for washout or respiration dependence on temperature lead to highly variable results in biomass produced. Compared to the data available on the biomass production of some sites, it was quite easy to select a few models that seemed pertinent in simulating *R. peltatus* growth. This work underlined in addition the importance of modelling plant growth for populations developing in sites ecologically different. Efficient model need not only to fit to field observations in a particular site but also to adequately represent the relative differences among sites. Most models are focused on one site and the predictive power of the model used may be not as efficient as possible in describing population in other ecological conditions.

Among the modelled physiological processes of plant loss and gain of carbon, photosynthesis and senescence are two key processes. Washout contributed less than previously thought in biomass determination. This may be explained by the lack of information on this biological process that enables to describe a mathematical relationships for it and calibrates it efficiently. The reason is that it is very difficult to study experimentally plant washout. Only few studies report experimental evaluation of plant fragmentation by current velocity and flooding (Wright & MacDonnell, 1986 ; Dufayt, 2000) but results obtained seem to be reliable only in specific environmental conditions. More effort should be directed on the acquisition of data on this process.

One of the major results found in the present study is the hierarchical model sensitivity to variations in environmental parameters. It shows that if a precise and regular survey is needed for determining light availability and temperature, less effort may be required for measurements of water depth and nutrients. The sensitivity of the model to the first two environmental parameters is even so high that only a daily survey could bring biomass prediction with an acceptable risk of error. The evaluation of precise frequency needed and of the range of approximation tolerated for each parameter should be performed when the model is calibrated.

Some improvements may be implemented in the model especially on the dependence of photosynthesis on environmental conditions. For instance, the dependence of photosynthesis on CO₂ concentration was not taken into account. CO₂ is the preferred form of carbon for photosynthesis in aquatic plants. However its concentration is generally low especially when the pH of water is above 6.5 (Sand-Jensen, 1983). Madsen & Maberly (1991) demonstrated that photosynthetic rates of *R. peltatus* in a stream could be strongly limited by inorganic carbon. In addition the dependence of photosynthesis on ammonium was assumed to be negligible compared to phosphorus. In some cases, *R. peltatus* growth is highly sensitive to shortages in ammonium (Maberly, Pers. Com.). A refinement in the modelisation process would also consist in distinguishing sun leaves (floating leaves) from shade leaves (submerged leaves) that displays different shade tolerance (Spence & Chrystal, 1970). Concerning respiration, the availability of dissolved oxygen may influence carbon loss. For instance, Dawson *et al.* (1981) observed that respiration in *Ranunculus calcareus* increased linearly with dissolved oxygen over the range 5-15mg/l. Few models have however attempted to take this parameter into account.

Taking into account plant architecture

When modelling biomass production of an homogeneous population, individual characters of plants are important to take into account (Best & Boyd, 2001). This is especially true while simulating plant architecture. As we have shown, very different results in biomass production occurred depending on the type of simulation chosen. This may be explained by the great importance of light in photosynthesis. The simulation of plant biomass density along water depth determines the availability of light reaching the plant. Light is quickly attenuated with water depth owing to extinction from macrophyte beds and through mineral components in the water (Westlake, 1973). Therefore, assuming that the major part of the biomass is in the

canopy results in a higher availability of light as nearly no attenuation of light intensity occurs. Some authors assume that only the canopy contributes to photosynthesis (corresponding to variant 2 tested in this study). Our results showed that this assumption gives a good approximation to those obtained taking into account either biomass in the canopy and in the rest of the water column.

Using modelisation to understand physiological plasticity in freshwater plants

As far as we know using modelisation in order to study plant physiological plasticity in aquatic systems has not been endeavoured until the present study. Our results show nevertheless that small variations in some physiological parameters resulted in modifying significantly biomass production. The sensitivity analysis have shown that some physiological parameters were strongly determining plant biomass. The most interesting thing is to compare these results with physiological plasticity highlighted experimentally in freshwater plants. The adaptation shown experimentally adequates to slight variations of physiological parameters highlighted by the model as determining plant biomass rather than variations of the other physiological parameters.

Such modelisation approach may indicate some useful information on plant physiological plasticity. This could be developed at the morphological level. A similar project was initiated in some understorey plant species by Percy & Yang (1996). It consisted in modelling trade-offs existing between resources allocated to nutrient uptake vs. Light harvesting. Therefore, plant architecture was precisely modelled and modelisation include morphological and physiological adaptation with their associate calculated costs and benefits. However, this would need a precise description of each module of the plant.

Conclusion et perspectives

Modelisation may have very interesting implications in the understanding of complex mechanisms of plasticity. It can highlight some possible feedback mechanisms that may not be apparent from laboratory studies. In addition, such approach may identify areas where research is needed (Titus *et al.*, 1975 ; Scheffer *et al.*, 93). In the present case, lots of work is lacking on establishing physiological parameters for *R. peltatus* photosynthesis and washout. Modelling at the individual scale would in addition bring useful information on the link between morphological, physiological plasticity and environmental conditions. Such approach is also essential to be performed before the validation process as it determines to which

preciseness and frequency of environmental monitoring should be proceeded for a successful matching between field observations and model calculations. This could in addition provide the error risk associated with the model prediction.

After the validation of the model in different ecological situations and adapting it to individual modelling, the last step of this project consists in using it to understand plasticity at the population level. Such simulation would require the coupling between individuals in order to take into account plant competition for light and nutrients and to take into account plant interactions with the environments. This would result in a non-linear model which is biologically more coherent.

Acknowledgements

The authors wish to thank P. Rousselle for his help in the modelling of the sun light routine and Dr. S. Maberly for his valuable comments on the modelisation of *R. peltatus* photosynthesis and respiration.

Synthèse et discussion

Synthèse et discussion

I. La plasticité chez *R. peltatus* : patrons et facteurs inducteurs.

I.1. Validité des hypothèses choisies en introduction

Avant d'aborder la discussion générale de nos différents résultats, il s'agit d'évaluer dans quelle mesure les hypothèses choisies comme base d'interprétation sont correctes. Nous avons en effet formulé quatre hypothèses dont la validité sera discutée à la lumière de nos résultats et de données bibliographiques.

- (i) : le potentiel de plasticité est similaire entre les géotypes lorrains potentiels de *R. peltatus*

Nos travaux ont été réalisés principalement en utilisant des individus de *R. peltatus* prélevés sur le même tronçon homogène d'un site localisé sur le Falkensteinbach (bassin versant de la Haute-Moder). Ainsi, les géotypes potentiels qui peuvent s'y développer auront évolué sous des contraintes environnementales similaires et présenteront ainsi majoritairement les mêmes capacités adaptatives. En revanche, l'étude des schémas généraux de plasticité ainsi que leur exploitation par la modélisation a négligé les différences génotypiques pouvant exister entre les populations.

La variation phénoplastique pouvant être liée à l'existence potentielle de différents géotypes lorrains peut cependant être non négligeable. Par exemple, Hootsmans *et al.* (1995) ont montré que parmi deux géotypes de *P. pectinatus* différents, l'un était capable d'adapter son activité photosynthétique en réponse à une réduction de lumière et l'autre pas. Certaines théories prédisent que des géotypes ayant évolué au sein de milieux hétérogènes auront une plasticité plus élevée (Grime & Mackey, 2002). Les milieux riches en ressources et peu perturbés constituent des habitats hétérogènes. Ils sont constitués en réalité d'une mosaïque de patches (*sensu* Levin & Payne, 1974) liés aux relations compétitives entre plantes et présenteraient des niveaux en ressources variables (Grime & Mackey, 2002). Les géotypes situés dans de tels milieux seront plus plastiques que les géotypes situés dans des habitats homogènes tels que les habitats limités en ressources. Une étude a été mise en place afin de tester cette hypothèse chez les populations de *R. peltatus* localisées sur le bassin versant de la Haute Moder. Huit populations réparties selon un gradient croissant d'intensité lumineuse et

de nutriment ont été étudiées. En 2002, 10 individus ont été prélevés dans chacune de ces 8 stations de manière à prendre en compte le maximum de plasticité exprimé. Les résultats sont en cours d'analyse.

Il nous est actuellement impossible, sans expériences complémentaires, de conclure si la différence de potentiel de plasticité exprimé par les différents génotypes éventuels de *R. peltatus* lorrains est significative ou non. Il serait nécessaire d'étudier s'il existe plusieurs génotypes de *R. peltatus* en Lorraine. En absence de ces informations, les schémas de plasticité de *R. peltatus* en fonction des ressources (lumière et nutriments) et des perturbations issus de nos travaux peuvent être biaisés par cette différence génotypique potentielle.

(ii) : *La saison de végétation constitue la période la plus appropriée pour étudier la plasticité d'un hydrophyte tel que R. peltatus.*

Nos travaux ont mis en évidence une forte phénoplasticité des traits fonctionnels (morphologiques et physiologiques) et des traits d'histoire de vie de *R. peltatus* lors de la saison de végétation. *R. peltatus* a un cycle pérenne en milieu aquatique, qui comprend, outre les trois à quatre stades de la saison de végétation, un cinquième stade de résistance de fin septembre à début mars (Dawson, 1976). L'étude de la phénoplasticité de *R. peltatus* pendant ce cinquième stade n'a pas été réalisée. Il manque donc une étape du cycle afin de pouvoir conclure de manière générale quant au potentiel plastique de cet hydrophyte. Cependant, pendant l'hiver, le métabolisme des plantes aquatiques est ralenti en raison de la faible température de l'eau. Dans ces conditions, les dépenses énergétiques sont réduites et par conséquent le développement de réponses adaptatives coûteuses est peu probable. Au contraire, la mise en place de telles adaptations est favorisée lorsque l'intensité de l'activité photosynthétique et donc de la croissance permet de compenser leur coût.

(iii) : *Les paramètres environnementaux testés occasionnent des adaptations indépendantes chez R. peltatus*

L'impact de la fauche et de la disponibilité en lumière sur la plasticité morphologique de *R. peltatus* a été testé dans un milieu oligotrophe. Les réponses morphologiques observées peuvent ainsi être la conséquence d'une interaction possible entre la perturbation ou la lumière (paramètre testé) avec la faible quantité de nutriments (oligotrophie du site). La

combinaison de deux stress différents ou d'un stress et d'une perturbation peuvent avoir un effet amplifié par rapport à l'action individuelle de chacun de ces stress et perturbation.

Il est difficile, dans l'état actuel de nos travaux de conclure sur cette possible synergie entre les facteurs. La mise en place d'études, utilisant les mêmes protocoles de combinaisons de facteurs que Barko & Smart (1981), permettrait d'apporter ces informations complémentaires.

(iv) : *Les approches utilisées (in situ, en laboratoire, semi-contrôlées, modélisation) pour étudier la plasticité de R. peltatus en fonction des ressources (nutriments et lumière) et des perturbations sont complémentaires et leurs résultats comparables.*

Les protocoles expérimentaux utilisés combinent des approches de terrain et des études au laboratoire ou en conditions semi-contrôlées. Les études en conditions semi-contrôlées nous ont permis d'être relativement proches des conditions naturelles. En particulier, le dispositif expérimental utilisé a permis de prendre en compte l'action du courant sur les plantes. Il a été cependant impossible d'utiliser un tel dispositif pour évaluer les adaptations de *R. peltatus* vis-à-vis de la quantité de nutriments présente dans le milieu. Néanmoins, les taux de croissance obtenus en laboratoire ont été relativement proches des taux de croissance observés en conditions optimales. Ces différents protocoles semblent ainsi avoir permis d'évaluer dans de bonnes conditions la plasticité de *R. peltatus*. Les résultats issus de ces trois types d'approches (*in situ*, semi-contrôlées, laboratoire) sont donc comparables.

L'utilisation de la modélisation a permis de comprendre certains mécanismes de la plasticité des plantes. Elle se situe à un niveau intermédiaire entre les conditions expérimentales de terrain, en simplifiant les diverses interactions existant entre l'environnement et la plante et les conditions de laboratoire car elle ne cherche pas à isoler l'effet d'un seul paramètre sur la croissance de la plante. Les premiers résultats présentés dans l'article 8 permettent de donner un aperçu de la puissance d'explication d'un tel outil. Une de ses principales limites est le manque de données écophysiologiques précises et adaptées à l'espèce étudiée. Il serait nécessaire d'avoir à disposition les variations de ces différentes constantes en fonction de conditions environnementales contrastées. La modélisation a été utilisée dans le cadre de nos travaux non dans un but prédictif mais comme outil d'aide à la compréhension du mécanisme de plasticité. Elle a cherché à expliquer dans une certaine mesure les résultats expérimentaux obtenus.

I.2. Les grands traits de la phénoplasticité et ses relations avec les facteurs environnementaux

I.2.1. Schémas d'allocations de ressources chez les individus adultes

Les variations morphologiques de *R. peltatus* ont été étudiées au sein de trois grands groupes de populations: des populations situées dans des sites perturbés par des crues, dans des sites non perturbés mais pauvres en ressources et dans des sites non perturbés et riches en ressources.

Pour les trois types d'habitats, *R. peltatus* a développé une reproduction sexuée lui permettant d'assurer sa survie. Une autre caractéristique de cette reproduction est sa précocité dans la saison de végétation par rapport aux autres espèces constitutives de la communauté. Cette stratégie, observée à la fois dans les milieux limités et non limités en ressources, peut avoir l'avantage de diminuer la probabilité de ne pas se reproduire (Gillespie, 1977). Elle limite cependant la compétitivité de la plante qui aurait pu investir cette énergie dans la croissance végétative puis fleurir en fin de saison après s'être bien implantée dans le site, comme c'est le cas de *Fallopia japonica* (Schnitzler & Muller, 1998).

Les allocations d'énergie entre la reproduction, le métabolisme basal et la croissance végétative sont variables (Fig. 1).

Dans les sites perturbés, les populations de *R. peltatus* minimisent l'investissement réalisé dans la croissance végétative. Leur appareil végétatif est peu développé et présente un aspect plus ramassé permettant de mieux résister aux variations de courant. Une structure végétative plus grande aurait été fragmentée par le courant. Dans les sites pauvres en ressources, *R. peltatus* alloue la majeure partie de son énergie à maintenir les structures existantes. La croissance et la reproduction des populations se développant dans de tels milieux sont relativement faibles. Enfin, dans les milieux riches en ressources et peu perturbés, *R. peltatus* adopte une forme végétative développée et présente une forte reproduction végétative (article 3). Ces différents patterns d'allocation sont en adéquation avec les principaux schémas évoqués en introduction et les théories de stratégie des plantes (Grime, 1977, 1979, Westoby *et al.*, 1998). En effet lorsque les ressources ne sont pas limitantes, la compétitivité de la plante est accrue par une allocation d'énergie élevée pour la croissance (Solbrig, 1981 ; Grime *et al.*, 1986). Au contraire, dans un milieu perturbé, la production de graines, organes de résistance, permettra à la plante de recoloniser l'habitat dès que les conditions seront de nouveau favorables.

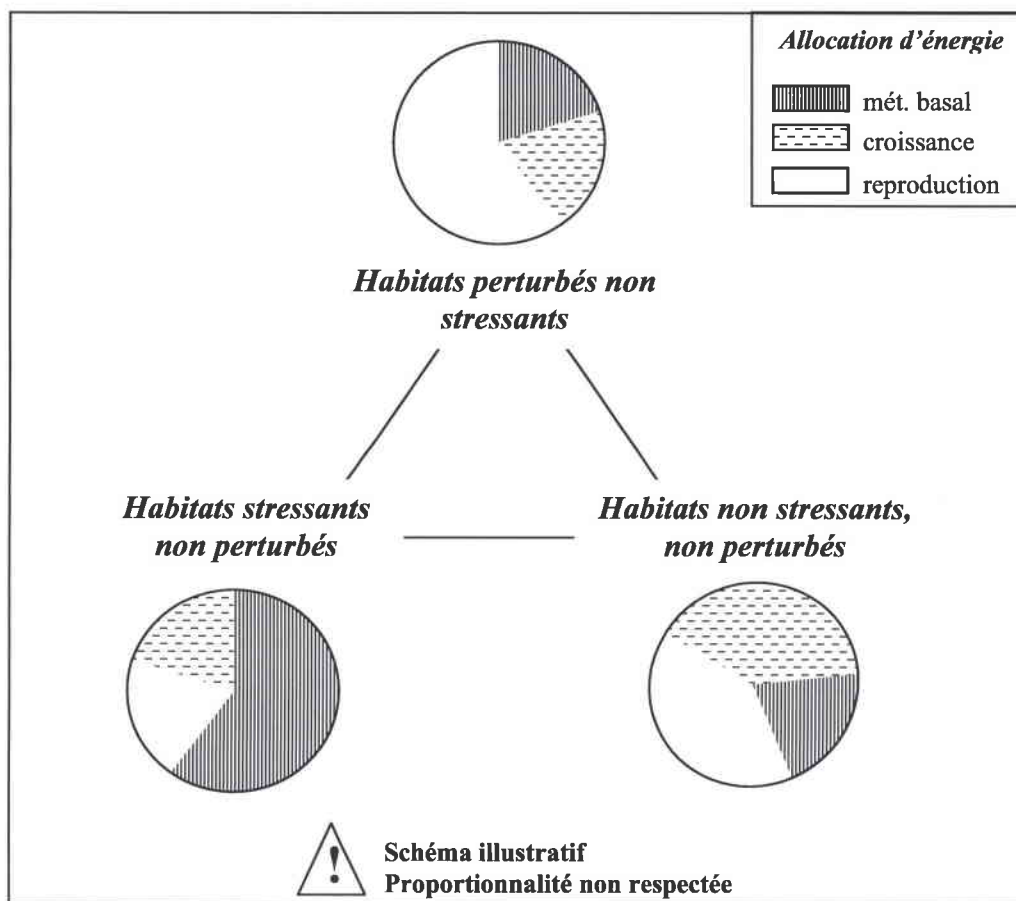


Figure 1. – Principaux schémas d'allocation d'énergie pour des individus adultes de *R. peltatus* par rapport aux intensités de perturbation et de stress (synthèse d'après article 3)

I.2.2. Intensité de la plasticité et phénologie

Le cycle de vie de *R. peltatus*, décrit au cours de plusieurs de nos expériences comporte 3 à 4 stades bien précis de mars à septembre et un stade de résistance de fin septembre à début mars (Fig. 2):

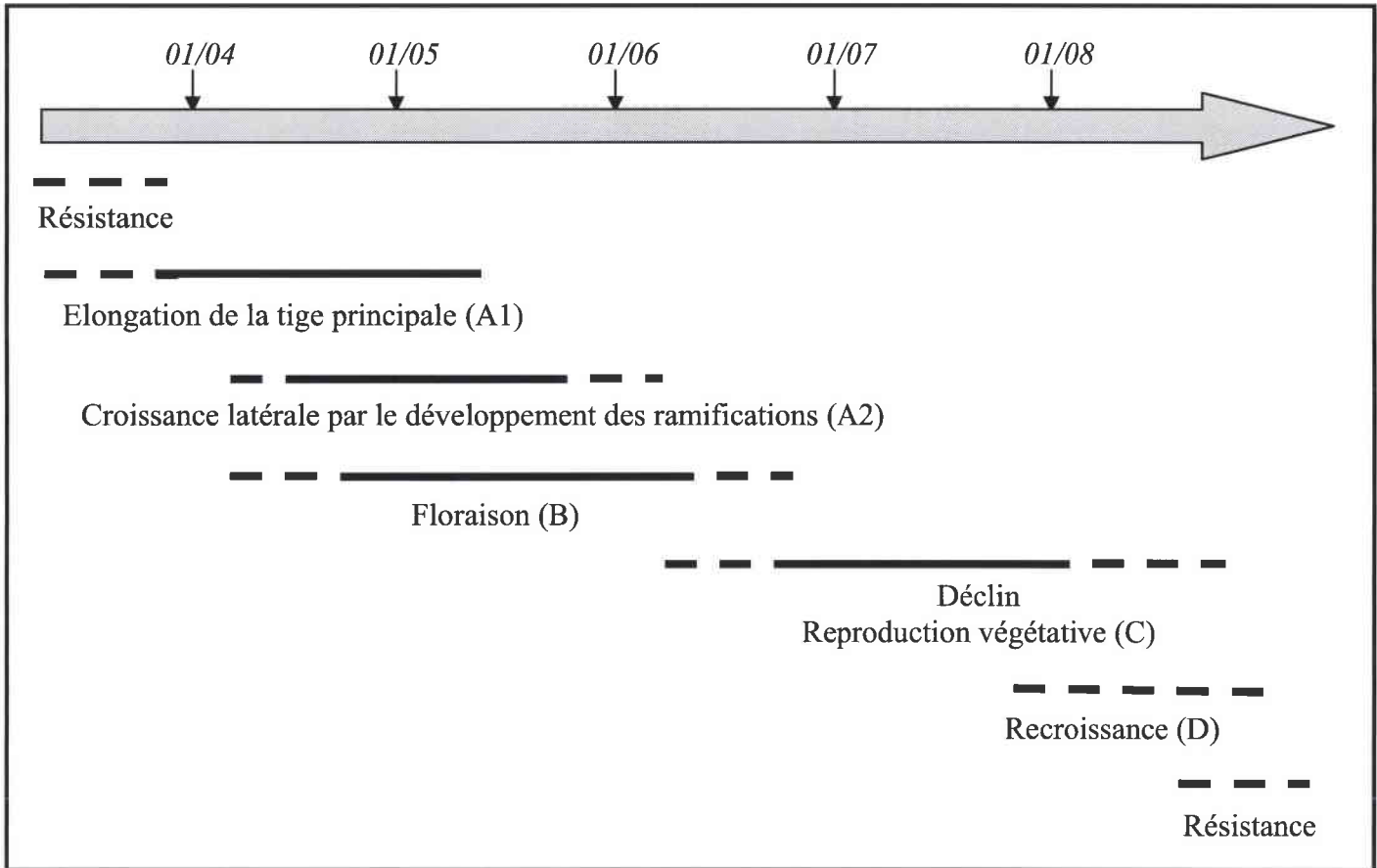


Figure 2. – Représentation schématique du cycle de vie de *R. peltatus* (synthèse d'après articles 3 et 4)

Au cours de la saison de végétation, nous avons pu décrire :

- un stade de croissance intense (stade A), qui est lui même divisé en un premier stade d'élongation de la tige principale (stade A1) et un second stade de ramification et d'élongation des tiges secondaires (Stade A2).
- un stade adulte où la plante fleurit (Stade B). Ce stade s'effectue en partie parallèlement au stade A.
- un stade de sénescence déclenché par le processus de floraison (Dawson, 1980). Ce stade permet la reproduction végétative de la plante par fragmentation (Stade C).
- un stade potentiel de recroissance (Stade D).

La phénoplasticité de *R. peltatus* en réponse aux conditions environnementales a été étudiée par rapport à ces stades. Les résultats ont montré que la phénoplasticité de *R. peltatus*

dépend largement de sa phénologie. En effet, les adaptations écophysiological et morphologiques observées suite aux gradients de ressources (nutriment et lumière) ont été les plus marquées pendant les stades de croissance (stade A) et de recroissance (stade D). Aucune plasticité vis-à-vis de la concentration en phosphore dans l'eau n'a été mise en évidence par exemple pendant le stade de floraison (stade B).

Deux hypothèses peuvent expliquer ces résultats :

- (i) : Pendant la période de floraison et de sénescence, l'énergie produite par l'activité photosynthétique permet tout au plus de compenser les coûts de maintenance des structures existantes et les pertes occasionnées par la fragmentation des tiges. Ainsi, l'établissement de nouvelles structures adaptatives ne serait pas possible car le bénéfice en terme de gain de carbone serait inférieur aux coûts énergétiques occasionnés par leur construction.
- (ii) : Le potentiel plastique des plantes est modifié selon une variation inscrite dans le programme développemental des plantes. Ce phénomène, illustré chez certaines espèces terrestres, est appelé contingence ontogénique (*ontogenic contingency*, Diggle, 1994 ; Watson *et al.*, 1995, 1997). Aucune étude ne montre directement ce phénomène en milieu aquatique, mais quelques auteurs le notent indirectement chez certains hydrophytes. Par exemple, Barko *et al.* (1982) montrent que certains Potamots perdent leur potentiel d'adaptation après la production des feuilles flottantes.

Peu d'éléments nous permettent à l'issue de cette thèse de trancher pour une hypothèse particulière. Il est cependant peu probable que la capacité phénoplastique puisse s'interrompre pendant le développement ontogénique, ce qui tendrait à rendre plus plausible la première hypothèse. Des études complémentaires seraient nécessaires afin de confirmer cette hypothèse.

Enfin la phénologie de *R. peltatus* est particulière aux conditions environnementales lorraines. En effet, elle varie en fonction de la localisation géographique des populations. Par exemple, dans le NO de la France, la floraison a lieu légèrement plus tôt (Haury, comm. pers.) qu'en Lorraine. Dans le Sud de la France, les stades ontogénétiques sont non seulement décalés mais également comprimés: les populations de *R. peltatus* fleurissent en février-mars et leur cycle se termine au début de l'été (Grillas, comm. pers.). Il est cependant difficile de savoir si ces variations de durées et de périodes des stades ontogéniques sont dues à la phénoplasticité de *R. peltatus* ou à des variations génotypiques. Plusieurs écotypes c'est à dire

des populations adaptées génétiquement à des conditions écologiques particulières (Ramade, 1987), peuvent en effet avoir été sélectionnés.

I.2.3. Facteurs inducteurs environnementaux de la plasticité pour *R. peltatus*

Nous avons étudié l'impact de deux ressources, (quantité de lumière et concentration en phosphore dans l'eau) sur la plasticité de *R. peltatus*. Par ailleurs, l'impact des crues a été indirectement évalué en testant l'effet d'une accélération du courant sur la morphologie de *R. peltatus*. La régénération à court terme de populations soumises à un gradient de fauches a été de plus analysée. Une synthèse des principaux résultats est présentée ci-dessous:

- Réponses phénoplastiques vis-à-vis de la disponibilité en nutriments
 - (i) une réponse adaptative physiologique est rapidement mise en place (moins de 9 jours) (article 5). Elle consiste majoritairement à modifier les paramètres cinétiques (vitesse de prélèvement, constante de saturation) du prélèvement du phosphore en fonction de sa disponibilité. Par ailleurs, l'efficacité d'utilisation des nutriments prélevés est accrue en cas de stress.
 - (ii) *R. peltatus* a un fort pouvoir de prélèvement et d'accumulation du phosphore. Le taux de phosphore accumulé augmente en fonction de la quantité de nutriments disponible dans l'environnement. La conversion de ce phosphore en carbohydrates est plus rapide et plus efficace lorsque le milieu est pauvre en nutriments (article 6). Il est difficile de déterminer si ce comportement est le résultat d'une plasticité passive ou active. En effet, l'absorption du phosphore dans l'eau se fait par diffusion au travers des cuticules (Denny, 1972 ; Marschner, 1995 ; Best *et al.*, 1996). Ainsi, plus la différence de concentrations en phosphore sera grande entre le milieu environnant et les tissus de la plante, plus la diffusion sera rapide (plasticité passive). Il est cependant possible que la plante puisse accélérer ou ralentir ce phénomène de diffusion par des modifications de sa pression osmotique interne (plasticité active). Enfin, le phosphore accumulé dans la plante permettra de maintenir la croissance en cas de fluctuations de cette ressource dans le milieu environnant. Cette stratégie constitue dans ce cas un avantage compétitif majeur (Davis *et al.*, 2000).
 - (iii) Le stockage du phosphore se fait essentiellement dans les racines lorsque le milieu est pauvre en nutriments (article 6). Deux hypothèses peuvent expliquer ce résultat. La

première envisage une stratégie de stockage des nutriments dans les organes dont la durée de vie est la plus longue (Grime *et al.*, 1988) afin de constituer une réserve disponible en cas de conditions environnementales défavorables. La deuxième hypothèse considère que la faible concentration en phosphore notée dans les tiges et les feuilles est liée à leur métabolisme actif, utilisant de grandes quantités de phosphore. Là encore, il est difficile de savoir quelle hypothèse est la plus plausible et s'il s'agit d'une plasticité active ou passive.

- (iv) En conditions contrôlées de laboratoire, aucune adaptation morphologique significative n'a été développée dans la gamme de concentrations en phosphore étudiée (article 5).

- Réponses phénoplastiques vis-à-vis de la disponibilité en lumière

La profondeur d'eau joue indirectement sur la disponibilité en lumière. Nous avons supposé que les modalités de profondeur d'eau et d'ombrage testées pouvaient constituer un gradient de disponibilité en lumière. Ce gradient est composé dans un ordre de décroissance en lumière des modalités suivantes : sans ombrage-prof.17cm (93% de la lumière arrivant à la surface de l'eau ⁽¹⁾); prof. 32cm (87%); prof. 48cm (82%), 50% d'ombrage et 100% d'ombrage. Une synthèse plus complète des adaptations morphologiques de *R. peltatus* vis-à-vis de la disponibilité en lumière a donc été réalisée sur la base de ce gradient. Nos résultats ont permis d'aboutir aux conclusions suivantes:

- (i) *R. peltatus* adapte sa morphologie à une réduction d'éclairement jusqu'à un ombrage seuil. Ce degré d'ombrage est situé entre 18 et 50%. Pour une réduction de 50% de la luminosité, une réponse adaptative semble avoir lieu, mais qui ne compense pas la réduction de croissance causée par une plus faible intensité lumineuse. Ce seuil peut être fonction de la trophie du milieu (Claridge & Franklin, 2002). Dans notre étude, le dispositif expérimental était situé dans un milieu oligotrophe. On peut donc supposer que ce seuil pourrait être inférieur dans un milieu eutrophe, les nutriments en quantité abondante permettant de mieux compenser les pertes occasionnées par la réduction de lumière.
- (ii) les stades ontogéniques sont modifiés : en effet, une phase de recroissance a lieu si la lumière n'est pas limitante. Cependant la comparaison de nos résultats obtenus sur les trois années de suivis montrent également des variations dans la durée et l'initiation des stades ontogéniques. Par exemple, le stade de sénescence a débuté plus

⁽¹⁾ : cette valeur a été calculée par l'intermédiaire de la formule : $I=I_0 \cdot \exp^{-az}$ avec a: turbidité de l'eau et z: profondeur (Cf. article. 8). Nous avons pris comme valeur de a, $0,43 \text{ m}^{-1}$

tardivement en 2002 par rapport à 2001 et 2003. En 2003, l'initiation du stade de recroissance, si elle a eu lieu, a également été retardée dans la saison. Ces variations sont sans doute à relier à des facteurs climatiques (pluviosité, température).

- Réponses phénoplastiques vis-à-vis de la perturbation

La simulation d'un gradient de perturbations par l'intermédiaire des expériences de fauches et l'étude expérimentale de l'impact d'une accélération de courant sur la morphologie de *R. peltatus* montrent les faits suivants:

- (i) : une régénération rapide a lieu quelque soit la pression de fauche (en moins de 1 mois). Il n'y a cependant pas d'adaptation de la longueur ou du degré de ramification des nouvelles tiges en fonction de ce gradient (article 7). La courte durée de suivi ne permet pas de conclure quant à l'impact des perturbations de type fauche sur les adaptations plastique de *R. peltatus* à long terme.
- (ii) : Trois sources de régénération sont utilisées après une perturbation: croissance de méristèmes axillaires situés sur les tiges coupées restantes, développement de tiges à partir du rhizome, ou encore germination de graines. Nous n'avons pas fait la distinction entre ces deux derniers types. La régénération à court terme après une perturbation se fait essentiellement par l'élongation du bourgeon axillaire situé près de la coupe et non par la germination d'une graine ou l'élongation de nouvelles tiges partant du rhizome. Cette tendance tend à s'inverser par la suite.
- (iii) : L'accélération de la vitesse du courant ne semble pas provoquer des adaptations morphologiques particulières pour *R. peltatus* dans la gamme testée. Il est cependant difficile d'extrapoler ces résultats à l'impact d'une crue qui parfois entraîne des accélérations de courant allant jusqu'à 10 fois la vitesse initiale.

- Synthèse

Les adaptations mises en place dépendent fortement de la ressource ou de la perturbation. Un phénomène similaire a été également démontré chez certaines espèces terrestres. Par exemple, l'espèce arbustive *Rubus peregrina* développe des adaptations morphologiques à un stress en lumière ou en nutriments mais aucune plasticité n'est observée en réponse à un stress hydrique (Navas & Garnier, 2002). Dans le cas de *R. peltatus*, une plasticité est observée à la fois pour un stress en lumière ou un stress en nutriments, mais une plasticité physiologique

sera développée en réponse à un stress en nutriments tandis qu'une plasticité morphologique (et peut-être physiologique) s'observe en réponse à un stress en lumière. Cette répartition plasticité physiologique vis-à-vis des nutriments et plasticité morphologique vis-à-vis de la lumière peut être la conséquence de l'évolution des hydrophytes sous les contraintes spécifiques du milieu aquatique. A l'exception de sites très oligotrophes, la disponibilité en nutriments est peu limitante et plus particulièrement en milieu courant. Le courant permet en effet le renouvellement constant des nutriments présents dans l'eau. Par ailleurs, la constante de saturation en nutriments chez les hydrophytes est relativement faible (Gerloff & Krombholz, 1966). Certains auteurs considèrent même que, dans la plupart des cours d'eau, les nutriments ne sont pas limitants pour la photosynthèse (Dawson & Kern-Hansen, 1978). Au contraire, la disponibilité en lumière est une des contraintes majeures du milieu aquatique (Spence, 1982). Cette hiérarchie dans les contraintes du milieu aquatique et son impact sur la croissance des plantes a été clairement mise en évidence par la modélisation. Le type de plasticité, son intensité et son amplitude dépendraient ainsi de la contrainte environnementale correspondant au stress mis en jeu.

Une difficulté majeure rencontrée lors de l'interprétation de nos résultats consiste en la distinction entre plasticité active et plasticité passive. Si les changements morphologiques observés lors d'un stress en lumière correspondent clairement à une plasticité active, certaines variations physiologiques en réponse à un stress en nutriment ou morphologique en réponse à une perturbation sont difficiles à interpréter en terme de plasticité active ou passive. Enfin, les adaptations observées chez *R. peltatus* en réponse à des variations en lumière ne sont pas tout à fait conformes aux compromis écologiques mis en évidence pour certaines espèces terrestres ou hydrophytes de milieu stagnant. Par exemple, l'élongation de la tige principale en réponse à une réduction de la lumière se fait chez certains espèces terrestres au détriment de la longueur des ramifications. Ce comportement souligne un compromis écologique entre la quantité d'énergie allouée au développement de la tige principale et la quantité d'énergie allouée à la croissance latérale (Donohue & Schmitt, 1999). *R. peltatus* s'adapte à un stress en lumière par l'élongation à la fois des ramifications et de la tige principale (article 4). Cette adaptation est probablement la résultante de l'effet du courant sur les tiges. Par ailleurs, aucune réelle adaptation de l'architecture de *R. peltatus* n'a pu être observée en fonction de la disponibilité en lumière. Le schéma adaptatif observé chez la majeure partie des hydrophytes de milieu stagnant consiste en une architecture en canopée en milieu ombragé par rapport à une architecture plus diffuse en milieu bien éclairé (Titus & Adams, 1979 ; Barko *et al.*, 1982 ; Madsen *et al.*, 1991 ; Maberly, 1993). Dans le cas de *R. peltatus*, la relative faible

profondeur des milieux où elle se développe permet aux tiges même petites d'atteindre rapidement la surface de l'eau (article 3).

II. Conséquences de la plasticité dans la compétitivité et l'évolution de *R. peltatus*. Implications en terme de conservation de son habitat

*II.1. Plasticité et compétitivité de *R. peltatus**

La plasticité de *R. peltatus* lui permet d'optimiser l'acquisition et l'utilisation des ressources (Grime *et al.*, 1986 ; Robinson & Rorison, 1988) et en particulier des nutriments et de la lumière. Dans le cas des nutriments, la rapidité de ces adaptations lui permet de faire face à des fluctuations temporelles de leur disponibilité. Dans le cas de la lumière, les adaptations morphologiques observées sont également très rapides (moins de 28 jours) et permettent à la plante de s'adapter aux changements saisonniers d'ombrage par des feuillus. La plasticité améliore la compétitivité de *R. peltatus* en augmentant sa capacité à coloniser rapidement l'espace disponible d'un milieu tout en lui permettant de se reproduire malgré un stress ou une perturbation.

La plasticité lui permet également de s'adapter à des habitats très différents. Cette capacité est soulignée au travers de sa gamme écologique très large (Spink *et al.*, 1997 ; Thiébaud & Muller, 1999 ; article 1). Ainsi elle favorise l'aptitude de *R. peltatus* à coloniser de nouveaux habitats. Elle lui assure une dominance rapide, sans attendre que la sélection naturelle isole un génotype adapté et performant à ces conditions (Williams *et al.*, 1995). Clairement démontré pour certaines espèces invasives, cet avantage dû à la plasticité leur a permis de coloniser rapidement les hydrosystèmes sans temps de latence.

II.2. Conséquences évolutives au niveau de l'espèce

La forte plasticité de *R. peltatus*, tout en lui permettant de s'adapter à une gamme très large d'habitats, a néanmoins des implications évolutives au niveau de la diversité génétique de l'espèce. En effet, il n'est plus nécessaire d'avoir des génotypes distincts si un génotype est suffisamment plastique pour produire des phénotypes adaptés à différentes conditions environnementales. Sultan (1987, 1995) considère que la sélection naturelle favorisera les génotypes plastiques aux écotypes génétiquement distincts et localement spécialisés aux conditions du milieu. Une trop forte plasticité conduit ainsi selon cet auteur à un appauvrissement de la diversité génétique à l'échelle de la population. Ce processus a été

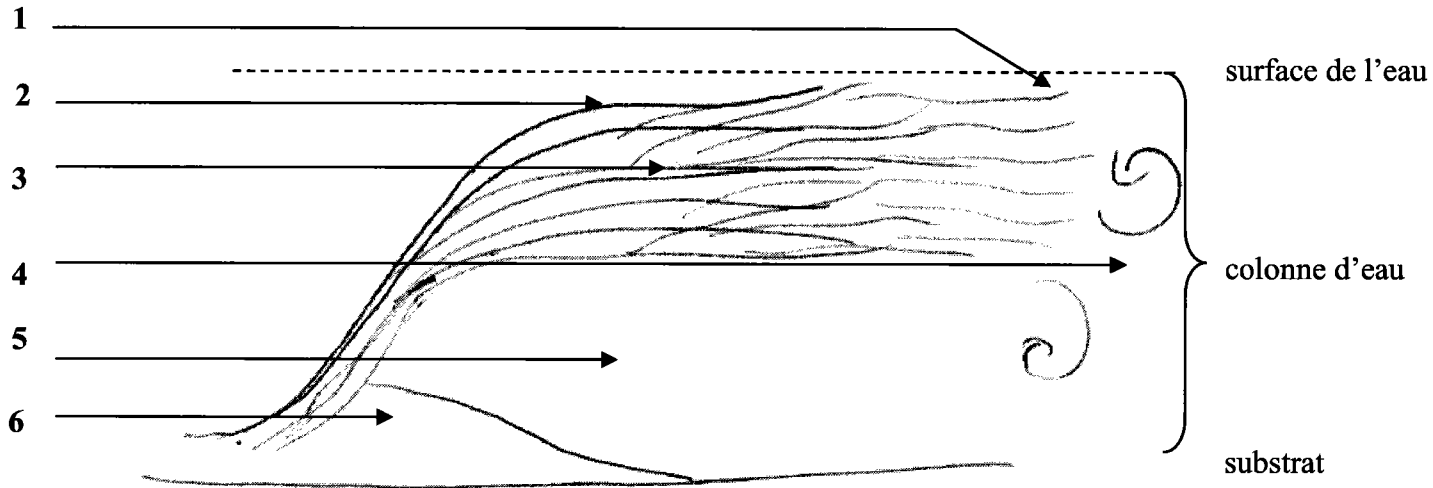
illustré récemment chez certaines espèces exotiques dont l'invasion sur de larges surfaces géographiques s'est réalisée grâce à quelques génotypes fortement plastiques (Williams *et al.*, 1995 ; Hermanutz & Weaver, 1996). Il est cependant difficile d'extrapoler directement ces résultats aux cas d'espèces natives en raison du biais que représente la faible taille du pool génétique initial de ces espèces introduites.

II.3. Importance de la prise en compte de la plasticité dans la gestion des habitats à *R. peltatus*

II.3.1. Plasticité et évaluation de l'état de conservation

Une des problématiques de la conservation des habitats est l'évaluation de leur état de conservation qui permet la mise en place ultérieure d'une politique de conservation ou de restauration éventuelle afin d'atteindre l'état jugé optimal. Pour les habitats aquatiques, la plupart des écologues et gestionnaires s'accordent à définir l'état de conservation optimal comme celui qui assure la fonctionnalité de l'habitat. Dans le cas des habitats à *R. peltatus*, l'état de conservation dépend essentiellement de l'impact structurant et écologique des herbiers de *R. peltatus*. Cet impact varie en fonction des conditions environnementales et des adaptations morphologiques de *R. peltatus* qui en découlent.

Par exemple, la présence d'individus de petite taille dans des milieux à courant fort permet la création d'une diversité de microhabitats selon un gradient de vitesse de courant décroissant entre le milieu extérieur jusqu'à l'intérieur de l'herbier (Marshall & Westlake, 1990) (Fig. 3). Au contraire, dans le cas d'habitats peu perturbés et riches en ressources, le développement de plantes de taille importante aura un impact fort sur l'ombrage des espèces avoisinantes. La compétition pour la lumière et les nutriments sera trop rude pour certaines espèces qui disparaîtront. Par ailleurs, une trop grande densité en *R. peltatus* peut entraîner des risques d'inondation (Dawson, 1978 ; Murphy *et al.*, 1990) et des déséquilibres chimiques et physiques de l'hydrosystème (Ska & van der Borght, 1986). Ces déséquilibres peuvent dans certains cas affecter profondément les autres compartiments biologiques (Van der Borght, 1986 ; Haury & Baglinière, 1996 ; Roussel *et al.*, 1998).



1. Zone relativement stagnante. Développement d'épiphytes et de petites hydrophytes flottantes de type *Lemna*.
2. Zone de bordure de l'herbier. Zone de nourrissage d'invertébrés filtreurs (*Simmulidae...*)
3. Zone interne de l'herbier. Peu de courant. Zone d'abri pour certains macroinvertébrés (Larves de libellules, invertébrés prédateurs...)
4. Zone de turbulence
5. Zone calme permettant l'abri de certains poissons
6. Sédimentation de particules fines. Habitat dans certains cours d'eau de la Lamproie de Planner

Figure. 3 – Diversité des micro-habitats créés grâce à la présence d'un herbier à *R. peltatus* (réalisé d'après observations de terrain).

De la morphologie, de la phénologie et de la densité en *R. peltatus*, dépendent l'implantation d'espèces végétales et la création de microhabitats pour la faune. Les conditions écologiques créées localement par ces herbiers sont d'autant plus intéressantes d'un point de vue de conservation qu'elles sont peu représentées dans le milieu considéré. L'état de conservation d'un habitat dépend ainsi énormément des caractéristiques de l'habitat étudié. De ces conditions écologiques vont en effet résultés le cortège floristique du site ainsi que la morphologie et la structure des herbiers de *R. peltatus*. L'intérêt de *R. peltatus* dans cet habitat ne se limite donc pas à sa simple présence mais également aux adaptations qu'elle développe en réponse aux conditions du milieu. Cet aspect devrait être pris en compte dans l'évaluation de l'état de conservation de cet habitat.

II.3.2. Mise en place de mesures de restauration

Quand l'état de conservation diffère de celui jugé optimal, la directive Habitats prévoit la mise en place de mesures de restauration afin d'atteindre cet objectif. Dans le cas de l'habitat à Renoncules, ces mesures de restauration consisteront essentiellement en des mesures de gestion des populations de Renoncules, soit en les limitant soit au contraire en les restaurant.

Nos résultats montrent que la limitation des herbiers à Renoncules par la fauche semble être efficace à court terme. Les fortes capacités de croissance *R. peltatus* lui permettent de régénérer rapidement, mais en plus faible densité. Cependant, la fauche réduit momentanément la compétitivité de l'espèce, ce qui peut entraîner son remplacement par d'autres taxons lorsque les conditions écologiques leur sont favorables. Aux Pays-Bas, la gestion des populations de *R. peltatus* par l'intermédiaire de fauches bi-annuelles a entraîné dans les années 1950 une réduction significative des peuplements. Le développement de *E. nuttallii* a accéléré sa disparition. L'ensemble des canaux a été rapidement colonisé et plus de six fauches par année sont maintenant nécessaires pour limiter la biomasse d'*E. nuttallii* produite (Grieve & Newman, 1999). L'utilisation de moyens de gestion indirects comme la modification des caractéristiques physiques ou chimiques de l'habitat doit tenir compte de la plasticité de *R. peltatus*. Nos travaux montrent que la plasticité de *R. peltatus* lui permet de compenser une réduction d'au moins 20% de la lumière. En dessous de ce seuil, des techniques de réduction artificielle d'ombrage ou le rétablissement d'une ripisylve fortement ombrageante peuvent permettre une réduction des peuplements (Dawson & Kern-Hansen, 1978, 1979). Au contraire, la réduction de la quantité de nutriment semble avoir peu d'impact sur la croissance de *R. peltatus* grâce aux adaptations physiologiques qu'elle développe et à la faible contrainte écologique que les nutriments représentent en milieu courant.

La plasticité est également un atout clé du succès de restauration de nouvelles populations de *R. peltatus*. La plasticité permet en effet à *R. peltatus* de s'adapter à des conditions variables d'habitats. La gamme écologique pour lesquelles la plante développe des adaptations et se reproduit peut être synthétisée à partir de nos travaux. Il serait ainsi relativement facile d'identifier les habitats potentiellement recolonisables par *R. peltatus*. Il semblerait néanmoins que la dissémination de *R. peltatus* ne soit pas très efficace. En 10 ans, un seul site a été colonisé sur les 20 potentiellement favorables à son implantation, inventoriés dans le bassin versant de la Haute-Moder (article 2). Des actions complémentaires seraient ainsi à envisager afin de favoriser l'apport et l'installation d'individus dans les sites à restaurer.

Dans le cadre d'une politique de restauration d'habitats, le développement de modèles permet de tester les mesures de gestion possibles et d'évaluer les conséquences sur les peuplements de Renoncules. Nous avons montré que ce type d'outil donnait des résultats très différents selon que la plasticité de la plante était prise en compte ou non (article 8). Le projet de modélisation développé lors de cette thèse pourrait, une fois validé avec un ensemble de données récoltées dans des habitats contrastés, accomplir cette fonction prédictive et d'outil d'aide à la décision.

III. Perspectives de recherche

A l'issue de ces travaux, de nombreuses questions quant à la plasticité et son intérêt compétitif restent en suspens et nécessiteraient de plus amples développements. Il serait nécessaire de :

- **analyser les différences de résultats liés aux variations génotypiques potentielles existant en Lorraine.** Pour ce faire, il serait nécessaire d'étudier s'il existe plusieurs génotypes de *R. peltatus* en Lorraine. Cette hypothèse est hautement probable car *R. peltatus*, bien que se disséminant majoritairement par transplantation de fragments végétatifs, possède une reproduction sexuée produisant des graines viables et à fort pouvoir de germination (Décamps, 1985). Jusqu'à maintenant, aucune étude génotypique n'a cependant été réalisée sur une zone géographique donnée pour cette espèce ou pour d'autres espèces du genre *Batrachium*. Si l'existence de plusieurs génotypes est confirmée dans le Massif vosgien, l'étude de la plasticité de plusieurs d'entre eux en réponse à une variation d'une même ressource permettra d'identifier si leur intensité de réponse reste semblable.
- **quantifier réellement les patterns d'allocation de ressources chez les individus adultes de *R. peltatus*.** Cet objectif nécessite une réflexion quant à l'évaluation de l'énergie allouée au métabolisme basal des plantes. La quantification de cette énergie est relativement difficile et ne peut être analysée que par la mesure précise de l'activité respiratoire des plantes. Le rapport d'allocation de ressources entre la reproduction sexuée et asexuée mériterait également d'être analysé en fonction des conditions environnementales. S'il est relativement facile d'évaluer la biomasse allouée aux organes

de reproduction sexuée, il est assez compliqué d'évaluer la reproduction végétative de *R. peltatus*. Il s'agirait de plus de quantifier différents paramètres influant sur le succès de la reproduction sexuée (qualité, pouvoir de germination des graines) et de la reproduction asexuée (établissement des fragments, viabilité des boutures).

- **compléter l'analyse de la plasticité chez *R. peltatus* pour d'autres types de perturbations ou de stress.** En effet, Madsen & Sand-Jensen (1994) ont montré que cette espèce pouvait être, dans certaines conditions, beaucoup plus sensible à un stress en CO₂ qu'à un stress en lumière. Il serait nécessaire d'étudier plus précisément les adaptations développées en réponse à ce type de stress. Par ailleurs, les herbiers de Renoncules comportent une large quantité de macro-invertébrés (Wright *et al.*, 2002). Parmi ceux-ci, les macroinvertébrés phytophages pourraient constituer également une perturbation (au sens large). Nos observations de terrain montrent des indices d'herbivorie sur les tiges et les feuilles flottantes, bien visibles en fin de saison. L'étude plus précise de l'intensité d'une telle perturbation serait à développer afin de mettre en évidence de possibles réponses adaptatives de *R. peltatus*. La plasticité observée chez les macrophytes aquatiques en réponse à l'herbivorie met en jeu des mécanismes de défense qui peuvent comprendre la production de substances phagodéterrantes, des modifications morpho-anatomiques ou encore des changements au niveau des constituants cellulaires (rapport C/N, incrustation de calcaire...) (Elger, 2002). Ces différents travaux de recherche demanderaient au préalable une réflexion plus globale sur les traits biologiques à évaluer. Certains processus de plasticité physiologique ou anatomique sont encore très mal décrits et quantifiés. Dans ce cadre, la **définition de traits biologiques plus pertinents** serait nécessaire.

- **évaluer les coûts et bénéfices de chaque adaptation** afin de distinguer adaptations actives et passives. Cela nécessite de mettre en place des protocoles expérimentaux similaires à ceux développés pour des plantes terrestres (Schmitt *et al.*, 1995 ; Schmitt *et al.*, 1999). Ce type de protocole compare pour un stress particulier la valeur sélective de génotypes plastiques par rapport à celle de génotypes mutants ne possédant plus cette capacité d'adaptation. Si la valeur sélective du génotype plastique est supérieure à celle du génotype mutant, la plasticité observée est adaptative. Dans le cas contraire, elle est soit passive, soit non adaptative. Une voie indirecte de mesure peut consister en l'utilisation de la modélisation. Dans le cadre de cette thèse, le développement de l'approche de

modélisation a permis d'évaluer de manière assez simpliste les coûts et bénéfices associés à chaque adaptation physiologique. Cette approche pourrait être largement plus développée et la structure de la plante pourrait être plus détaillée, incluant les compromis écologiques existant entre la biomasse investie dans le prélèvement des nutriments et celle visant à maximiser l'acquisition de la lumière. Un tel projet, initié en 1996 par Pearcy & Yang pour des espèces herbacées, incorpore les schémas d'interception de la lumière répercutée sur les entrenœuds, les pétioles et les feuilles, et sur la physiologie des feuilles de manière à estimer à la fois les coûts de formation de la canopée et les bénéfices en terme de production de carbone qui en résultent. Cet outil permet de révéler les conséquences pratiques des compromis écologiques tels que la biomasse allouée aux feuilles afin d'augmenter la surface de la canopée par rapport à la biomasse allouée aux pétioles pour réduire l'auto-ombrage (Valladares & Pearcy, 1999). Cependant, un tel outil d'étude de la plasticité nécessite une connaissance approfondie de la plante modélisée et de sa plasticité. Il est également important de connaître précisément les variations écophysiologiques de la plante en fonction du milieu. Ainsi, de nombreux travaux de recherche restent à développer sur la connaissance de l'écophysiologie de *R. peltatus* et le développement d'un modèle plus sophistiqué permettant de traduire les compromis écologiques déterminants les schémas de plasticité observés.

- Dans le cadre de la conservation des habitats à Renoncules, **préciser les relations entre les adaptations morphologiques de *R. peltatus* et les autres compartiments biologiques.** A l'échelle de la rivière, une réflexion plus globale sur l'impact des herbiers qui selon leur structure et leur architecture induisent des discontinuités écologiques plus ou moins importantes par rapport aux conditions du milieu. En particulier, il s'agirait d'analyser comment les caractéristiques des herbiers influent les conditions physiques du milieu et par conséquent les conditions biotiques. Nous pourrions ainsi définir une structure d'herbier permettant d'assurer sa viabilité et sa stabilité tout en hébergeant une forte biodiversité. Cette structure pourrait dépendre des conditions de l'habitat considéré. Un mode d'étude pourrait résulter de l'utilisation et de l'adaptation des concepts d'écologie du paysage appliqués au paysage rivière.

**Evaluation et Signification
écologique de la plasticité chez les
Hydrophytes**

Evaluation et Signification écologique de la plasticité chez les hydrophytes

La phénoplasticité est un caractère pris en compte dans la plupart des théories de stratégies des plantes (Grime, 1979 ; Grime *et al.*, 1988 ; Kautsky, 1988 ; Westoby, 1998). Son évaluation en milieu aquatique nécessite cependant tenir compte d'un certain nombre de difficultés et de caractères intrinsèques aux macrophytes aquatiques.

I. L'évaluation de la phénoplasticité chez les hydrophytes en milieu courant

Nos travaux ont permis de mettre en évidence plusieurs aspects qu'il faut prendre en compte dans l'évaluation expérimentale de la plasticité des hydrophytes. Il est en effet important de choisir avec prudence :

- la saison et la durée de l'expérience

En effet, comme nous l'avons vu, la plasticité phénotypique dépend fortement de l'ontogénèse. Par exemple, la phase adulte de *R. peltatus*, correspondant à son stade de consolidation et de floraison, ne permet pas l'expression de réponses plastiques adaptatives. Or, la plupart des expériences réalisées en milieu aquatique étudient la plasticité des plantes pendant de courtes périodes. Dans ces conditions, il est alors difficile de conclure sur la plasticité de l'hydrophyte considéré. Par exemple, une étude des variations morphologiques de *R. peltatus* réalisée uniquement pendant le stade de floraison nous aurait mené à sous-estimer grandement le potentiel plastique de cette espèce. Une des solutions envisageables est de sélectionner des expériences de **durées en rapport avec la dynamique de la plasticité, tout en prenant en compte les stades phénologiques de l'espèce**. Par exemple, des expérimentations de 15 jours à 1 mois pour chaque stade de croissance défini au préalable peuvent être suffisantes pour analyser la plasticité d'hydrophytes en réponse à un stress en nutriments ou en lumière. Pour les facteurs de stress provoquant des adaptations essentiellement physiologiques, cette durée pourrait être réduite. En revanche, les perturbations de type fauche ou crue engendrent des adaptations à plus long terme et leur évaluation nécessite ainsi un suivi pluri-annuel après la perturbation simulée expérimentalement. Par ailleurs, ces durées, suffisantes pour un hydrophyte comme *R.*

peltatus dont la croissance est rapide et comparable aux espèces les plus proliférantes, peuvent être **plus longues pour les espèces à croissance plus lente**.

- la ressource ou la perturbation testée

Le **type d'adaptation** mis en jeu dépend de la ressource testée. Par exemple, *R. peltatus* a développé des adaptations morphologiques suite à une réduction de lumière mais seulement des adaptations physiologiques suite à une réduction en nutriments. Ce rapport plasticité morphologique vs. physiologique peut également varier en fonction du type de perturbation. Par ailleurs, nos travaux ont confirmé l'existence d'une valeur **seuil** en dessous duquel la plasticité active de la plante ne sera plus compensée par la réduction de carbone provoquée par le stress (article 4). Ce seuil existe également dans le cas de perturbations et correspond à l'intensité de perturbation pour laquelle les adaptations plastiques des plantes compensent la perte de biomasse. L'évaluation de la plasticité d'un hydrophyte doit donc s'effectuer pour des valeurs supérieures à ce seuil. Il est donc nécessaire de **tester une gamme de plusieurs niveaux de disponibilités en ressources ou perturbations** afin d'identifier ce seuil et de le prendre en compte dans l'interprétation des résultats.

- les traits pris en compte

L'intensité de la plasticité observée en réponse à un stress va dépendre du trait étudié. Certains traits seront en effet plus plastiques que d'autres. Cette différence de plasticité sera liée à:

- *la relation entre le trait et la ressource étudiée*

Plus le trait sera lié au prélèvement ou à l'utilisation de la ressource étudiée, plus sa sensibilité sera grande, car ses variations seront certainement adaptatives (Schlichting, 1989). Une attention particulière devra être accordée au rôle fonctionnel de chaque trait dans l'acquisition de la ressource testée. Certains traits peuvent en effet avoir une signification écologique différente selon qu'ils appartiennent à des espèces terrestres ou aquatiques. Il est ainsi nécessaire de réfléchir à la transposition de traits utilisés en milieu terrestre à des espèces aquatiques.

- *des relations entre traits*

Par exemple, la longueur des ramifications secondaires est moins sensible aux variations de lumière que la longueur de la tige principale chez *R. peltatus* (article 4). Le résultat inverse a

été trouvé chez *P. pectinatus* en fonction des caractéristiques du sédiment (Idestam-Almquist & Kautsky, 1995). Certains traits liés à la reproduction sont également plus plastiques que d'autres. Par exemple, le nombre de propagules produit par une plante varie beaucoup plus en fonction des conditions environnementales que leur taille (Harper, 1977). Les relations entre traits sont spécifiques et il est difficile d'établir des généralités vraies pour l'ensemble des hydrophytes.

- *du coût induit par les modifications des traits*

Les traits morphologiques seront probablement moins sensibles aux changements de disponibilité de ressources car leur variation est coûteuse (Bradshaw, 1965). Au contraire, la sensibilité des traits physiologiques dont l'adaptation est peu coûteuse semble plus élevée. Des variations de ces traits physiologiques à l'échelle de l'heure ou de la journée peuvent s'observer chez certaines espèces terrestres (Baldwin, 1999 ; Pearcy, 1999).

Cette différence dans l'amplitude de la réponse phénoplastique et des ressources résulte en une **hiérarchie de la plasticité entre les traits à l'échelle de la plante** (White, 1979).

II. Quelle signification écologique de la plasticité chez les hydrophytes ?

Une synthèse bibliographique des études traitant de la plasticité des hydrophytes a été réalisée. Etant donné la disparité de ces différents travaux en terme de protocoles, facteurs testés, espèces..., nous avons considéré comme étant plastique tout hydrophyte présentant des adaptations morphologiques et/ou physiologiques vis-à-vis d'un stress ou d'une perturbation.

Afin d'appréhender la signification écologique de la plasticité chez les hydrophytes, nous avons pris comme base de réflexion les données issues de cette synthèse. Nous avons en particulier cherché à analyser les types d'hydrophytes étant plastiques. Par ailleurs, plusieurs théories considèrent la plasticité comme un caractère prédictif de l'aptitude invasive d'une plante (Poorter & Lambers, 1986 ; Rejmanek & Richardson, 1996 ; Aerts, 1999 ; Sultan, 2000, 2001). Enfin, la plasticité influe sur la niche écologique de l'espèce (Bradshaw, 1965 ; Sultan & Bazzaz, 1993 ; Sultan, 1995 ; Sultan *et al.*, 1998). En effet, des réponses adaptatives aux variations de l'environnement peuvent permettre aux organismes d'exprimer des phénotypes compétitifs dans une large amplitude d'habitats (Donohue *et al.*, 2001). Les taxons plastiques sont donc supposés correspondre à des espèces ubiquistes.

Ces théories, élaborées pour des plantes terrestres vont être discutées à la lumière de la synthèse effectuée.

- Plasticité et types d'hydrophytes

La plasticité est une capacité largement répandue chez les hydrophytes quelque soit leur degré d'évolution.

Des études ont mis en évidence cette capacité chez des algues. Par exemple, *Chara sp.* modifie la morphologie du thalle en fonction de la lumière (Chambers, 1987).

Certains bryophytes peuvent également être plastique. Par exemple, *Rynchosstegium riparioides* développe plusieurs phénotypes en fonction des caractéristiques physico-chimiques du milieu. Les individus deviennent plus robustes et présentent des feuilles plus grandes lorsque le milieu est stressant en nutriments (Wehr & Whitton, 1986).

Certaines ptéridophytes flottantes adaptent également leur morphologie ou leur physiologie en fonction du milieu. *Azolla filiculoides* modifie la concentration en certains pigments ainsi que la morphologie de ses frondes en fonction de la quantité de lumière. Ces adaptations lui permettent d'éviter le phénomène de photoinhibition déclenché par des intensités lumineuses trop fortes (Lumpkin & Plucknett, 1980). *Salvinia molesta* développe des phénotypes très différents en fonction des conditions du milieu (Ashton & Mitchell, 1989).

La plupart des études menées sur la plasticité ont pris des phanérogames comme modèles d'étude. Leur appareil végétatif, bien différencié, permet en effet d'identifier des traits biologiques pertinents dont les variations serviront à évaluer la plasticité de ces plantes. Parmi les études portant sur les phanérogames, la plasticité semble n'être pas liée à un type biologique particulier. Par exemple certains hydrophytes en rosettes sont plastiques. C'est le cas de *Luronium natans*, qui présente deux phénotypes distincts en fonction des conditions de stress et de perturbation. Il se limite à une forme immergée en rosette au sein d'habitats perturbés et pauvres en nutriments tandis qu'il développe des feuilles flottantes dans des milieux peu perturbés et riches en nutriment (Greulich & Bornette, 1999). Chez *Vallisneria americana*, les feuilles deviennent plus fines et plus longue en milieu peu éclairé (Blanch *et al.*, 1998). La majeure partie des études de plasticité concerne les hydrophytes submergées. En réponse à une réduction en lumière, l'adaptation consistant à modifier la surface photosynthétique des feuilles (SLA : *Specific Leaf Area*) est commune à *Myriophyllum spicatum* (Spence & Chrystal, 1970 ; Spence *et al.*, 1973), *P. pectinatus* (Hootsmans *et al.*, 1995) et *P. ochreatus* (Cenzato & Ganf, 2001), à *Elodea nuttallii* et *E. canadensis* (Simpson, 1988) et à *Ruppia drepanensis* (Hootsmans *et al.*, 1995). L'élongation des tiges peut

également s'observer chez *P. pectinatus* (Hootsmans *et al.*, 1995 ; Pilon & Santamaria, 2002), *M. spicatum* (Barko & Smart, 1981) et *Hydrilla verticillata* (Barko & Smart, 1981). Pour un même stress, les mêmes schémas adaptatifs sont donc observés chez des espèces de genre différents ou non. Plusieurs études portent également sur des hydrophytes flottants. *Eichhornia crassipes* développe des phénotypes très distincts en fonction de la densité en plantes (Ashton *et al.*, 1979). Certains schémas adaptatifs sont communs aux autres phanérogames (e.g., réduction de la SLA, ...) mais parfois spécifiques à ce type biologique. Par exemple, la longueur de la ou des racines augmentent avec le stress en phosphore pour *L. minor*, *L. trisulca* et *S. polyrhiza* (Huebert & Shay, 1991 ; Elster *et al.*, 1995). Enfin, certaines espèces amphibies montrent également une forte plasticité morphologique. C'est le cas de *Ludwigia peploides* (Rejmankova, 1992), *Meyanthes trifoliata* (Haraguchi, 1993), *Berula erecta* (Barrat-Segretain, 2001) ou encore *Myriophyllum aquaticum* (Systma & Anderson, 1993)

- Plasticité et caractère invasif

La plasticité est un caractère assez répandu chez les hydrophytes invasives. Certaines espèces développent même plusieurs formes de croissance totalement différentes afin de coloniser plus efficacement les hydrosystèmes. Par exemple, *Eichhornia crassipes* produit deux phénotypes distincts caractéristiques de différents habitats (Ashton *et al.*, 1979). Le premier phénotype, de petite taille (5-8cm) est une forme de colonisation se trouvant en eaux libres où l'espace n'est pas limitant et qui permet une rapide multiplication par la production de stolons. Le deuxième, beaucoup plus grand (jusqu'à 1,5m de haut), se trouve au sein d'herbiers denses. Si l'on transplante l'une de ces formes dans un habitat de caractéristiques opposées, la morphologie de la plante se modifie en 10 à 20 jours afin de se conformer au nouvel habitat (Gopal, 1987). Le même type de plasticité s'observe également chez *Salvinia molesta* (Ashton & Mitchell, 1989). D'autres espèces, fortement invasives, appartenant aux *Hydrocharitaceae* ont également une morphologie et une physiologie très plastiques (Barko & Smart, 1980, 1981 ; Van *et al.*, 1999). Par exemple, chez *Hydrilla verticillata*, une des hydrophytes les plus invasives dans le monde, trois mécanismes photosynthétiques d'absorption des gaz ont été mis en évidence: un mécanisme classique de prélèvement du CO₂, la capacité de prélever activement les ions bicarbonates dans l'eau lorsque le CO₂ est limitant et enfin un mécanisme CAM caractéristique de certaines espèces tropicales (Reinskind *et al.*, 1997).

Si la plasticité est un caractère commun à plusieurs hydrophytes exotiques, il est également répertorié chez de nombreuses espèces natives européennes (plus de 20 espèces parmi les 35 recensées) dont les plus étudiées sont *M. spicatum* (Titus & Adams, 1979 ; Strand & Weisner, 2002) et *P. pectinatus* (Kautsky, 1987 ; Barko *et al.*, 19825 ; Pilon & Santamaria, 2002). Certaines de ces hydrophytes sont invasives hors Europe (*M. spicatum*) mais la plupart sont cantonnées à leur aire de répartition d'origine (ex: *Meyanthes trifoliata*, *Potamogeton filiformis*, *Lemna trisulca*...). Elles peuvent néanmoins être relativement proliférantes (ex: *Ranunculus fluitans*, *R. peltatus*, *L. minor*...).

Afin d'investiguer plus précisément la pertinence de la plasticité comme indicateur du caractère invasif des hydrophytes, nous avons donc cherché à savoir si la plasticité était une capacité davantage développée au sein des espèces invasives par rapport aux espèces natives proliférantes. 10 hydrophytes appartenant au même type biologique ont été sélectionnées parmi lesquelles 4 réputées pour être invasives ou potentiellement invasives en France (*E. densa*, *H. verticillata*, *E. canadensis* & *E. nuttallii*) et 6 classées dans les espèces natives proliférantes en France (*C. platycarpa*, *R. peltatus*, *R. fluitans*, *M. spicatum*, *P. nodosus* & *P. perfoliatus*) (Agence de l'eau, 1997). Leur plasticité a été étudiée sur une période de trois semaines en fonction de la quantité de lumière disponible. Les premiers résultats montrent une plasticité d'amplitude différente entre les espèces. Ces différences ne semblent cependant pas être liées au caractère invasif ou natif des espèces. Par ailleurs, des espèces appartenant au même genre peuvent avoir des réponses d'intensité variable. Une analyse plus complète est en cours.

- Plasticité et gamme écologique chez les hydrophytes

Parmi plus de 30 espèces recensées comme étant plastiques, de nombreux hydrophytes sont ubiquistes. C'est le cas par exemple de *P. pectinatus*, *M. spicatum*, *E. nuttallii*, *E. canadensis*.... Plusieurs espèces plastiques telles que *P. perfoliatus* ou *P. crispus* présentent une amplitude écologique moyenne. Nous avons également recensé des hydrophytes rares, à gamme écologique restreinte, tels que *L. natans* (Greulich & Bornette, 1999) ou encore *V. americana* (Blanch *et al.*, 1998 ; Van *et al.*, 1999 ; Doyle, 2001). Ces observations montrent que si la plasticité favorise l'ubiquité écologique des espèces, c'est un caractère que peuvent développer des espèces rares à gamme écologique restreinte.

Conclusion générale

Conclusion générale

La plasticité semble avoir un rôle important dans la compétitivité des plantes et leur aptitude à coloniser et à s'adapter à de nouveaux habitats. Néanmoins, cette aptitude semble largement plus répandue chez les hydrophytes que chez les plantes terrestres. Cette différence peut être liée à des différences de coûts associés à la plasticité. La plasticité morphologique peut par exemple être moins coûteuse chez les hydrophytes dont l'appareil végétatif plus simple que celui des plantes terrestres. L'amplitude et la dynamique de la réponse ainsi que le type de plasticité mis en jeu détermineront le succès compétitif d'un hydrophyte plutôt que la capacité en elle-même. L'intérêt compétitif de la plasticité chez les hydrophytes sera également dépendant de la combinaison de traits biologiques de la plante.

La signification écologique de la plasticité chez les hydrophytes semble différer de celle observée chez les plantes terrestres. Nos connaissances sur la plasticité des hydrophytes restent encore trop fragmentaires pour avoir un recul suffisant. Trop peu d'espèces ont été étudiées jusqu'à maintenant et plus particulièrement trop peu d'espèces « banales ». Par ailleurs, le développement de traits physiologiques et anatomiques pertinents pour évaluer la plasticité des plantes est un enjeu de recherche majeur.

Dans le cadre de l'évaluation de la plasticité chez les hydrophytes, nos travaux ainsi que les réflexions qui en découlent peuvent contribuer à la mise en place d'un protocole général d'évaluation de la plasticité chez les hydrophytes. Cette méthode permettrait d'évaluer de manière homogène et comparable la plasticité de nombreux hydrophytes en réponse à plusieurs types de stress ou de perturbation tout en tenant compte de leur phénologie.

Bibliographie

Bibliographie

A

- Abernethy, V.J. (1994) *Functional ecology of euhydrophyte communities of European riverine wetland ecosystems*. PhD dissertation, University of Glasgow, Glasgow.
- Abernethy, V.J., Sabbatini, M.R. & Murphy, K.J., (1996) Response of *Elodea canadensis* Michx. and *Myriophyllum spicatum* L. to shade, cutting and competition in experimental culture. *Hydrobiol.*, **340**, 219-224.
- Abernethy, V. J. & Willby, N.J. (1999) Changes along a disturbance gradient in the density and composition of propagule banks in floodplain aquatic habitats. *Plant Ecol.*, **140(2)**, 177-190.
- Ackerly, D.D., Coleman, J.S., Morse, S.R. & Bazzaz, F.A., (1992) CO₂ and temperature effects on leaf area production in two annual plant species. *Ecology*, **73**, 1260-1269.
- Adamec, L. & Ondok, J.P. (1992) Water alkalization due to photosynthesis of aquatic plants: the dependence on total alkalinity. *Aquat. Bot.*, **43**, 93-98.
- Aerts, R. (1999) Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *J. Exp. Bot.*, **50**, 29-37.
- AFNOR 1986. *Eaux. Méthodes d'essai*. Ed. AFNOR, Paris.
- Agami, M. & Waisel, Y. (1986) The ecophysiology of roots of submerged vascular plants. *Physiol. Veg.*, **24**, 607-624.
- Agence de l'eau (1997) *Biologie et écologie des espèces végétales proliférant en France*. 199p.
- Agence de l'eau (1999) *Etude et modélisation du phytobenthos dans les différents types de rivières du bassin Rhin-Meuse*. 73p.
- Anderson, L.W.J. (1978) Abscisic acid induces formation of floating leaves in the heterophyllous aquatic angiosperm *Potamogeton nodosus*. *Science*, **201**, 1135-1138.
- Arber, A. (1920) *Water plants: a study of aquatic angiosperms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Arteca, R.N. (1997) Flooding. In Prasad, M.N.V. (Ed.). *Plant Ecophysiology*. John Wiley, New York, pp. 151-171.

- Arts, G.H.P., Roelofs, J.G.M., De Lyon, M.J.H. (1990) Differential tolerances among soft-water macrophyte species to acidification. *Can. J. Bot.*, **68**, 2127-2134.
- Asaeda, T. & Karunaratne, S. (2000) Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis* : model description. *Aquat. Bot.*, **67**, 301-318.
- Ashton, P.J. (1977) Factors affecting the growth and development of *Azolla filiculoides* Lam. *J. proc. Natl. Weeds conf. S. Africa*, 249-268.
- Ashton, P.J. & Mitchell, D.S. (1989) Aquatic plants: Patterns and Modes of invasion, Attributes of Invading Species and Assessment of Control Programmes. In Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds), *Biological invasions, a global perspective*. John Wiley & Sons, Chichester. pp. 111-154.
- Ashton, P.J., Scott, W.E., Steyn, D.J., and Wells, R.J. (1979) The chemical control programme against the water hyacinth *Echornia crassipes* (Mart.) Solms on Hartbeespoort Dam: historical and practical aspects. *South Afr. J. Sci.*, **75**, 303-6.

B

- Baker, H.G. (1972) Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, **53**, 997-1010.
- Baldwin, I.T., (1999) Inducible nicotine production in native *Nicotiana* as an example of adaptive phenotypic plasticity. *J. Chem. Ecol.*, **25**, 3-30.
- Barko, J.W. (1982) Influence of potassium source (sediment vs. open water) and sediment composition on the growth and nutrition of a submersed aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle. *Aquat. Bot.*, **15**, 91-103.
- Barko, J.W., Hardin, D.G. & Matthews, M.S. (1982) Growth and morphology of submerged macrophytes in relation to light and temperature. *Can. J. Bot.*, **60**, 877-887.
- Barko, J.W. & Smart, R.M. (1980) Mobilization of sediment phosphorus by submersed freshwater macrophytes. *Freshwat. Biol.*, **10**, 229-238.
- Barko, J.W. & Smart, R.M. (1981) Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecological Monographs*, **5(12)**, 219-235.

- Barko, J.W., Smart, R.M., McFarland, D.G. & Chen R.L. (1988) Interrelationships between the growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and sediment nutrient availability. *Aquat. Bot.*, **32**, 205-216.
- Barrat-Segretain, M.-H. (1994) *Patch Dynamic Concept et végétation aquatique: stratégies de recolonisation de zones perturbées dans des anciens chenaux fluviaux*. Thèse de Doctorat. Université de Lyon 1, Lyon.
- Barrat-Segretain, M.-H. (1996) Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: a review. *Vegetatio*, **123**, 13-37.
- Barrat-Segretain, M.-H. (2001a) Invasive species in the Rhône River floodplain (France): replacement of *Elodea canadensis* Michaux by *E. nuttallii* St John in two former river channels. *Archiv für Hydrobiol.*, **152** (2), 237-251.
- Barrat-Segretain, M.-H. (2001b) Biomass allocation in three macrophyte species in relation to the disturbance level of their habitat. *Freshwat. Biol.*, **46** (7), 935-945.
- Barrat-Segretain, M.-H., Bornette, G. & Hering-Vilas-Bôas, A. (1998) Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquat. Bot.*, **60**, 201-211.
- Barrat-Segretain, M.-H. & Elger, A. (2002) *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii*: distribution and colonisation dynamics in the Rhône River (France) floodplain and comparison of three life-history traits (vegetative fragment establishments, palatability and resistance to water current). *In Proceedings EWRS 11th Symposium on Aquatic Weeds*. pp. 3-6.
- Barrat-Segretain, M.-H., & Elger, A. (sous presse) Competitive interactions between invasive macrophyte species, *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii*, in experimental tanks. *J. Veg. Sci.*
- Bassirirad, H., (2000) Kinetics of nutrient uptake by roots: responses to global change. *New phytol.*, **147**, 155-169.
- Bates, T.R. & Lynch, J.P. (1996) Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability. *Plant, Cell Envir.*, **19**, 529-538.
- Bazzaz, F.A. (1991) Habitat selection in plants. *Am. Nat.*, **137**, S116-S130.
- Bazzaz, F.A. & Harper, J.L. (1977) Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum*. *New Phytol.*, **78**, 193-208.
- Bell, A.D., (1984) Dynamic morphology: A contribution to plant population biology. *In* Dirzo, R. & Sarukhan, J. (Eds), *Perspectives on Plant Population Biology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland. Pp. 48-65.

- Bell, D.L. & Sultan, S.E. (1999) Dynamic phenotypic plasticity for root growth in *Polygonum* : a comparative study. *Am. J. Bot.*, **86**, 807-819.
- Bernard, C. & Fabre, G. (1990) *Ranunculus peltatus* Scrank dans les gorges du Tarn. *Le monde des plantes*. **437**, 21-22.
- Best, E.P.H. (1981) A preliminary model for growth of *Ceratophyllum demersum* L. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, **21**, 1484-1491.
- Best, E.P.H. & Boyd, W.A. (1996) A simulation model for growth of the submersed aquatic macrophyte hydrilla (*Hydrilla verticillata* L.F. Royle). Technical Report A-96-8, US Army Engineer Waterways Experiment Station, Vicksburg, MS.
- Best, E.P.H. & Boyd, W.A. (1999) A simulation model for growth of the submersed aquatic macrophyte Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.). Technical report E-99-3, US Army Engineer Research and Development Center, Vicksburg, MS
- Best, E.P.H. & Boyd, W.A. (2001) A simulation model for growth of the submersed aquatic macrophyte american wildcelery (*Vallisneria americana* Michx.). Technical Report ERD/EL TR-01-5, US Army Enginneer Research And Development Center, Vicksburg, MS.
- Best, E.P.H., Buzzelli, C.P., Bartell, S.M., Wetzel, R.L., Boyd, W.A., Doyle, R.D. & Campbell, K.R. (2001) Modeling submersed macrophyte growth in relation to underwater light climate : modeling approaches and application potential. *Hydrobiol.*, **444**, 43-70.
- Best, E.P.H., Woltman, H. & Jacobs, F.H.H. (1996) Sediment-related growth limitation of *Elodea nuttallii* as indicated by a fertilization experiment. *Freshwat. Biol.*, **36**, 33-44.
- Bilby, R. (1977) Effects of a spate on the macrophyte vegetation of a stream pool. *Hydrobiol.*, **56**, 109-112.
- Blanch, S.J., Ganf, G.C. & Walker, K.F. (1998) Growth and recruitment in *Vallisneria americana* as related to average irradiance in the water column. *Aquat. bot.*, **61**, 181-205.
- Blandin, P & Lamotte, M (1985) *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*. Ed. Masson, Paris.
- Blom, C.W.P.M., & Voeselek, L.A.C.J. (1996) Flooding: the survival strategies of plants. *Trends Ecol. Evol.*, **11**, 290-295.
- Boeger, R. (1992) The influence of substrate and water velocity on growth of *Ranunculus aquatilis* L. *Aquat. Bot.*, **42**, 351-359.
- Bornette, G. & Amoros, C. (1991) Aquatic vegetation and hydrology of a braided river floodplain. *J. Veg. Sci.*, **2**, 497-512.

- Bornette, G. & Amoros, C. (1996) Disturbance regimes and vegetation dynamics: Role of floods in riverine wetlands. *J. Veg. Sci.*, **7**, 615-622.
- Bornette, G., Henry, C., Barrat, M.H. & Amoros, C. (1994) Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: aquatic macrophytes in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwat. Biol.*, **31**, 487-505.
- Boullard, B. (1988) *Dictionnaire de botanique*. Ed. Ellipses.
- Bowes, G., A. S. Holaday, & W. T. Haller (1979) Seasonal variation in the biomass, tuber density, and photosynthetic metabolism of *Hydrilla* in three Florida lakes. *J. Aquat. Plant Manage.*, **17**, 61-65.
- Bradshaw, A.D. (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv Genet.*, **13**, 115-155.
- Bradshaw, A.D., Chadwick, M.J., Jowett, D. & Snaydon, R.W. (1964) Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. *J. Ecol.*, **13**, 665-676.
- Braendle, R. & Crawford, R.M.M. (1999) Plants as amphibians. Perspectives in Plant Ecology. *Evol. Syst.*, **2**, 56-78.
- Braun-Blanquet, J. (1932) *Plant sociology: the study of plant communities*. Transl. Fuller, G.D. & Conard, H.S. McGraw Hill Book Co., New York.
- Brewer, C.A. & Parker, M. (1990) Adaptations of macrophytes to life in moving water : upslope limits and mechanical properties of stems. *Hydrobiol.*, **194**, 133-142.
- Bridgham, S.D., Pastor, J., McClaugherty, C.A. & Richardson, C.J. (1995) Nutrient-use efficiency: a litterfall index, a model, and a test along a nutrient-availability gradient in North Carolina peatlands. *Am. Nat.*, **145**, 1-21.

C

- Calado, G. & Duarte, P. (2000) Modelling growth of *Ruppia cirrhosa*. *Aquat. bot.*, **68**, 29-44.
- Canale, R.P. & Auer, M.T. (1982) Ecological studies and mathematical modelling of *Cladophora* in Lake Huron: V. Model development and calibration. *J. Great Lakes Res.*, **8**, 112-125.
- Canfield, D.E.J. & Hoyer, M.V. (1988) Influence of nutrient enrichment and light availability on the abundance of aquatic macrophytes in Florida streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**, 1467-1472.

- Carbiener, R., Tremolières, M., Mercier, J.L. & Ortscheit, A. (1990) Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace). *Vegetatio*, **86**, 71-88.
- Carignan, R. (1982) An empirical model to estimate the relative importance of roots in phosphorus uptake by aquatic macrophytes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39**, 243-247.
- Carignan, R. & Kalff, J. (1980) Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments ? *Science*, **207**, 987-989.
- Carlsson, B.A. & Callaghan, T.V. (1990) Programmed tiller differentiation, intraclonal density regulation and nutrient dynamics in *Carex bigelowii*. *Oikos*, **28**, 219-230.
- Carr, G.M. & Chambers, P.A. (1998) Macrophyte growth and sediment phosphorus and nitrogen in a Canadian prairie river. *Freshwat. Biol.*, **39**, 525-536.
- Carr, G.M., Duthie, H.C. & Taylor, W.D. (1997) Models of aquatic plant productivity: a review of the factors that influence growth. *Aquat. Bot.*, **59**, 195-215
- Cenzato, D. & Ganf, G. (2001) A comparison of growth responses between two species of *Potamogeton* with contrasting canopy architecture. *Aquat. Bot.*, **70(1)**, 53-66.
- Chalker, B.E. (1980) Modelling light saturation curves for photosynthesis: An exponential function. *J. Theor. Biol.*, **84**, 205-215.
- Chambers, P.A. (1987) Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. I. In situ observations. *J. Ecol.*, **75**, 621-628.
- Chapin, F.S. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**, 233-260.
- Chapin, F.S., Autumn, K. & Pugnaire, F. (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *Am. Nat.*, **142 (supp.)**, 78-93.
- Chapin, F.S. & Chapin, M.C. (1981) Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal and local gradients. *Ecology*, **62**, 1000-1009
- Chapin, F.S. & Van Cleve, K. (1989) Approaches to studying nutrient uptake, use and loss in plants. *In* Pearcy, R.W., Mooney, H.A., Ehleringer, J.R. & Rundel, P.W. (eds) *Physiological Ecology*. Chapman & Hall, New York. pp. 185-207.
- Chapin, F.S., Vitousek, P.M. & Van Cleve, K. (1986) The nature of nutrient limitation in plant communities. *Am. Nat.*, **127**, 48-58.
- Chessel, D. & Mercier, P. (1993) Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. *In* Lebreton, J.D. & Asselain, B. (Eds). *Biométrie et Environnement*. Masson, Paris. Pp.15-44.

- Clack, T., Mathews, S. & Sharrock, R.A. (1994) The phytochrome apoprotein family in *Arabidopsis* is encoded by five genes: the sequences and expression of PHYD and PHYE. *Plant Mol Biol.*, **25**(3), 413-27.
- Claridge, K. & Franklin, S.B. (2002) Compensation and plasticity in an invasive plant species. *Biological invasions*, **4**, 339-347.
- Clarke, S.J. (2000) *Sediment-macrophyte relationships in lowland English rivers: using macrophytes for biological assessment*. PhD dissertation, University of London, London.
- Clausen, J., Keck, D. D. & Hiesey, W. M. (1940) Experimental studies on the nature of species. I. Effects of varied environments on western North American plants. *Carnegie Inst. Washington Publ.* 520. 1-452.
- Cole, J.J., Caraco, N.F., Kling, G.W. & Kratz, T.K. (1994) Carbon dioxide supersaturation in the surface waters of lakes. *Science*, **265**, 1568-1570.
- Coleman, J.S. & McDonnaughay, K.D.M. (1995) A non-functional interpretation of a classical optimal-partitioning example. *Func. Ecol.*, **9**, 951-954.
- Collas, M. (1995) Distribution de deux espèces d'écrevisses dans la partie mosellane de la Réserve de la biosphère des Vosges du Nord. *Ann. Scient. de la Rés. de la Biosphère des Vosges du Nord*, **4**, 55-67.
- Collins, C.D. & Wlosinski, J.H. (1985) A macrophyte submodel for aquatic ecosystems, *Aquat. bot.*, **33**, 191-206.
- Combroux, I. (2002) *Influence de la nature et de la fréquence des perturbations sur les banques de diaspora dans les communautés végétales aquatiques*. Thèse de Doctorat, Université de Lyon, Lyon.
- Combroux, I., Bornette, G., Willby, N.J. & Amoros, C. (2002) Regenerative strategies of aquatic plants in disturbed habitats: the role of propagule banks. *Archiv für Hydrobiol.*, **152**, 215-235.
- Cook, C.D.K. (1962) Studies of *Ranunculus* L. subgenus *Batrachium* (D.C.) A. Gray I. Chromosome numbers. *Watsonia*, **5** (3), 123-126.
- Cook, C. D. K. (1966) A monographic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (D. C.) A. Gray. *Mitt. Bot. Staat. Inst. Syst. Bot. der Universität München*, **6**, 47-237.
- Cook, C.D.K. & Urmi-köning, K. (1985) A revision of the genus *Elodea* (*Hydrocharitaceae*). *Aquat. Bot.*, **21**, 111-156.
- Cosby, B.J., Hornberger, G.M. & Kelly, M.G., 1984. Identification of photosynthesis-light models for aquatic systems: II. Application to a macrophyte dominated stream. *Ecol. Model.*, **23**, 25-51.

- Crick, J. C. & Grime, J. P. (1987) Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytol.*, **107**, 403-414.
- Cronin, G. K., Wissing, D. & Lodge, D. M. (1998) Comparative feeding selectivity of herbivorous insects on water lilies: Aquatic vs. semi-terrestrial insects and submersed vs. floating leaves. *Freshwat. Biol.*, **39**, 243-257

D

- Dahlgren, G., (1991) Karyological investigations in *Ranunculus* subg. *Batrachium* (*Ranunculaceae*) on the Aegean islands. *Pl. Syst. Evol.*, **177**, 193-211.
- Dahlgren, G. (1992) *Ranunculus* subgenus *Batrachium* on the Aegean islands and adjacent areas: nectary types and breeding system. *Nord J. Bot.*, **12**, 299-310.
- Dahlgren G. (1993) *Ranunculus penicillatus* in Nordern. *Nord J. Bot.*, **2**, 51-73.
- Dahlgren, G., & Cronberg, N. (1996) Species differentiation and relationships in *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (*Ranunculaceae*) elucidated by isozyme electrophoresis. *Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups.*, **31**, 3,91-104.
- Dahlgren, G. & Svensson, L. (1994). Variation in leaves and petals of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* on the Aegan Islands, analysed by multivariate analysis. *Bot. J. Linnean Soc.*, **14**, 253-270.
- Dale, H.M. (1986) Temperature and light: the determining factors in maximum depth distribution of aquatic macrophytes in Ontario, Canada. *Hydrobiol.*, **133**, 73-77.
- Danloux-Dumesnils, M. (1985) *Elements d'astronomie fondamentale*. Ed. Albert Blanchart.
- Davis, J.F. & McDonnell, A.J. (1997) Development of a partitioned-biomass model for rooted macrophyte growth. *Aquat. bot.*, **56**, 265-276.
- Davis, M.A., Grime, J.P. & Thompson, K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J. Ecol.*, **88**, 528-534.
- Dawson, F.H. (1976) The annual production of the aquatic macrophyte *Ranunculus penicillatus* var. *calcareus* (R.W. Butcher) C.D.K. Cook. *Aquat. Bot.*, **2**, 51-73.
- Dawson, F.H. (1978) Seasonal effects of aquatic plant growth on the flow of water in a small stream. In *Proceedings of the European Weed Research Society's 5th Symposium on Aquatic Weeds*, pp.71-78.

- Dawson, F. H. (1980) Flowering of *Ranunculus penicillatus* (Dum.) Bab. var. *calcareus* (R. W. Butcher) C. D. K. Cook in the Piddle river (Dorset, England). *Aquat. Bot.*, **9**, 145-157.
- Dawson, F.H. & Kern-Hansen, U. (1978) Aquatic weed management in natural streams: the effect of shade by marginal vegetation. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **20**, 1451-1456.
- Dawson, F.H. and Kern-Hansen, U. (1979) The effect of natural and artificial shade on the macrophytes of lowland streams and the use of shade as a management technique. *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.*, **64**, 437-455.
- Dawson, F.H., & Robinson, W.N. (1984) Submerged macrophytes and the hydraulic roughness of a lowland chalkstream. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **22**, 1944-1948.
- Dawson, F.H., Westlake, D.F. & Williams, G.I. (1981) An automatic system to study the responses of respiration and photosynthesis by submerged macrophytes to environmental variables. *Hydrobiol.*, **77**, 277-285.
- Dawson, F.H. & Szoszkiewicz, K. (1999) Relationships of some ecological factors with the associations of vegetation in British rivers. *Hydrobiol.*, **415**, 117-122.
- Debat, V. & David, P. (2001) Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends Ecol. Evol.*, **16**, 555-561.
- Décamps, O. (1985) Germination et croissance de deux Renoncules aquatiques. *Annal. Limnol.*, **21**, 13-18.
- De Kroon, H., Stuefer, J.F., Dong, M. & During, H.J. (1994) On plastic and non-plastic variation in clonal plant morphology and its ecological significance. *Folia Geobot. Phytotax.*, **29**, 123-138.
- De la Haye, M. A. A. (1992) Les fluctuations du niveau des eaux ont-elles de l'effet sur la croissance, la survie et la germination de la Renoncule flottante (*Ranunculus fluitans* Lamarck) dans les eaux de la Meuse ? Rapport du projet « Ecological Rehabilitation of the River Meuse », **8**, 13-50.
- Delvosalle, L., Duvigneaud, J. & Lawalree, A. (1970) A propos de la détermination des Renoncules aquatiques et de leur distribution en Belgique. *Natura Mosana*, **23** (1-2), 5-22.
- Denny, P. (1972) Sites of nutrient absorption in macrophytes. *J. Ecol.*, **60**, 819-829.
- Déthioux, M. (1982) Données sur l'écologie de *Ranunculus penicillatus* (Dum.) Bab. et *R. fluitans* Lam. en Belgique. In Symoens, J.J., Hooper, S.S. & Compère, P. (Eds) Studies on aquatic vascular plants. Royal botanical society of Belgium, Brussels. Pp. 187-191.
- Déthioux, M. & Noirfalise, A. (1985) Les groupements rhéophiles à Renoncules aquatiques en moyenne et haute Belgique. *Tüexenia*, **5**, 31-39.

- DeWitt, T.J. (1998) Costs and limits of phenotypic plasticity : tests with predator-induced morphology and life history in a freshwater snail. *J. Evol. Biol.*, **11**, 465-480.
- DeWitt, T.J., Sih, A. & Wilson, D.S. (1998) Costs and limits of phenotypic plasticity. *trends Ecol. Evol.*, **13**, 77-81.
- Diggle, P.K. (1994) The expression of andromonoecy in *Solanum hirtum* (Solanaceae) : phenotypic plasticity and ontogenetic contingency. *Am. J. Bot.*, **81**, 1354-1365.
- Doledec, S. & Chessel, D. (1994) Co-inertia analysis - an alternative method for studying species environment relationships. *Freshwat. Biol.*, **31**, 277-294.
- Donohue, K. (1999) Seed dispersal as a maternally-influenced character: mechanistic basis of maternal effects and selection on maternal characters in an annual plant. *Am. Nat.*, **154**(6), 674-689.
- Donohue, K., Messiqua, D., Pyle, E.H., Heschel, M.S., Schmitt, J. (2000) Evidence of adaptive plasticity: density and site-dependent selection on shade-avoidance responses in *Impatiens capensis*, *Evolution*, **54**(6), 1956-1968.
- Donohue, K., Pyle, E.H., Messiqua, D., Heschel, M.S. & Schmitt, J. (2001) Adaptive divergence in plasticity in natural populations of *Impatiens capensis* and its consequences for performance in novel habitats. *Evolution*, **55**, 692-702.
- Donohue, K. & Schmitt, J. (1999) Genetic architecture of plastic responses to density in *Impatiens capensis*. *Evolution*, **53**, 1377-1386.
- Doyle, R.D. (2001) Effects of waves on the early growth of *Vallisneria americana*, *Freshwat. Biol.*, **46** (3), 389-397.
- Drew, MC & Saker, L.R. (1978) Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley III. Compensatory increases in growth of lateral root and in rates of phosphate uptake in response to a localized supply of phosphate. *J. Exp. Bot.*, **29**, 435-451.
- Dubé, M. & Morisset, P. (1996) La plasticité phénotypique des caractères anatomiques foliaires chez le *Festuca rubra* L. (Poaceae). *Can. J. Bot.*, **74**, 1708-1718.
- Dudley, S.A. (1996) Differing selection on plant physiological traits in response to environmental water availability: a test of adaptive hypotheses. *Evolution*, **50**, 96-102.
- Dudley, S.A. & Schmitt, J. (1996) Testing the adaptive plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *Am. Nat.*, **147**, 445-465.
- Dufayt, O. (2000) *Aspects biologiques et modélisation du cours d'eau: Etude expérimentale et modélisation du développement de la Renoncule flottante (Ranunculus fluitans) dans la Semois*. Thèse de Doctorat, Fondation Universitaire Luxembourgeoise, Arlon.

Dufayt, O. & Vassel, J.L. (1998). *Ranunculus fluitans* biomass estimation in the Semois. In *Proceedings of the European Weed Research Society's 10th Symposium on Aquatic Weeds*. pp.85-87.

E

- Eichenberger, E. (1983) The effect of seasons on the growth of *Ranunculus fluitans* Lam. In *International Symposium on aquatic Macrophytes*. Nijmegen, The Netherlands. pp 63-66.
- Eichenberger, E. & Weilenmann, H.U. (1982) The growth of *Ranunculus fluitans* Lam. in artificial canals. In: Symoens, J.J., Hooper, S.S. & Compère, P. (Eds), *Studies on aquatic vascular plants*. Royal Botanical Society of Belgium, Brussels. pp. 324-332.
- Elger, A. (2002) *Herbivorie et stratégies adaptatives des végétaux: étude expérimentale de la palatabilité des macrophytes aquatiques des zones humides fluviales*. Thèse de Doctorat, Université de Lyon, Lyon.
- 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.* **47**, 931-940.
- Elster, J., Kvet, J. & Hauser, V. (1995) Root length of duckweeds (Lemnaceae) as an indicator of water trophic status. *Ekologia*, **14**, 43-59.
- Engel, R., Muller, S. & Wolff, P. (1979). Contribution à l'étude de la flore des Vosges du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle*, **42**, 105-111.
- Eugelink, A.H. (1998) Phosphorus uptake and active growth of *Elodea canadensis* Michx and *Elodea nuttallii* St John. *Wat. Sci. Tech.*, **37**,59-65.
- Evans, G.C. (1972) *The quantitative analysis of plant growth*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Everbecg, E., Gosselain, V., Viroux, L. & Descy, J.-P. (2000) Potamon : a dynamic model for predicting phytoplankton composition and biomass in lowland rivers. *Wat. Res.*, **35**(4), 901-912.

F

- Fair, P. & Meeke, L. (1983) Seasonal variations in the pattern of photosynthesis and possible adaptive response to varying light flux regimes in *Ceratophyllum demersum* L. *Aquat. bot.*, **15**, 81-90.
- Feijoo, C.S., Momo, F.R., Bonetto, C.A., Tur, N.M. (1996) Factors influencing biomass and nutrient content of the submersed macrophyte *Egeria densa* Planch. in a pampasic stream. *Hydrobiol.*, **341**, 21-26.
- Fernandez-Lopez, M., Goormachtig, S., Gao, M., D'Haese, W., Van Montagu, M., Holsters, M. (1998). Ethylene-mediated phenotypic plasticity in root nodule development on *Sesbania rostrata*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **95**, 12724-12728
- Fox, A. & Murphy, K.J. (1986): Effects of diquat alginate and cutting on the submerged macrophyte community of a *Ranunculus* stream in Northern England. *Proceedings of the European Weed Research Society's 7th Symposium on Aquatic Weeds*, 105-112.
- Frenette, J.J., Demers, S., Legendre, L. & Dodson, J. (1993) Lack of agreement among models for estimating the photosynthetic parameters. *Limnol. Oceanogr.*, **38(3)**, 679-687.

G

- Gadgil, M. & Bossert, W.H. (1970) Life historical consequences of natural selection. *Am. Nat.*, **104**, 1-24.
- Garbey, C. (2000). *Les proliférations de Renoncule peltée dans le Massif vosgien : répartition, biomasse et traits biologiques de l'espèce*. Rapport de DEA, Université de Metz, Metz.
- Garbey, C., Thiébaud, G. & Muller, S. (2002) Study in semi-controlled conditions of the impact of four environmental parameters on the growth of *Ranunculus peltatus*: first results. In *Proceedings EWRS 11th Symposium on Aquatic Weeds*. pp. 135-138.
- Garbey, C., Thiébaud, G. & Muller, S. (2003) Impact of manual spring harvesting on the regrowth of a spreading aquatic plant: *Ranunculus peltatus* Schrank. *Archiv für Hydrobiol.*, **156**, 271-286.
- Garbey, C., Thiébaud, G. & Muller, S. (in press, a) Morphological plasticity of a spreading aquatic macrophyte, *Ranunculus peltatus*, in response to environment variables. *Plant Ecol.*

- Garbey, C., Thiébaud, G. & Muller, S. (in press, b) Experimental study of *Ranunculus peltatus* plastic responses to four environmental parameters. *Hydrobiol.*
- Garbey, C., Thiébaud, G. & Muller, S. (in press, c) Protection et prolifération: deux notions antagonistes ? Exemple de la Renoncule peltée (*Ranunculus peltatus*) dans la réserve de biosphère Vosges du Nord- Pfälzerwald. *Rev. Ecol.Terre & Vie.*
- Gauley, C.J.P., Allan, D.L., Russelle, M.P. (1994) Plant nutrient efficiency: A comparison of definition and suggested improvement. *Plant and Soil*, **158**, 29-37.
- Geber, M. A. (1989). Interplay of morphology and development on size inequality: A *Polygonum* greenhouse study. *Ecological Monographs*, **59(3)**, 267-288.
- Gedroc, J.J., McConnaughay, K.D.M. & Coleman, J.S. (1996) Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both? *Func. Ecol.* **10**, 44-50.
- Géhu, J.-M. & Mériaux, J.-L. (1981) Distribution et caractères phytosociologiques des Renoncules du sous-genre *Batrachium* dans le Nord de la France. *Bull. Soc. Bot. Fr. Lettres bot.*, **130 (1)**, 57-67.
- Gerloff, G.C. & Krombholz, P.H. (1966) Tissue analysis as a measure of nutrient availability for growth of an angiosperm aquatic plants. *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 529-537.
- Goldberg, D.E. (1990) Components of resource competition in plant communities. In Grace, J.B. & Tilman, D. (Eds). *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, pp. 26-49.
- Gopal, B. (1987). *Water Hyacinth. Aquatic Plant Studies –1*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Gopfert., D. 1974. Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus L.* and related genera. *Bot. Notiser*, **127**, 464–489.
- Gouesse-Aidara, L. (1985) Biomasse, production, phérométrie et composition minérale de quelques macrophytes des cours d'eau bretons. Thèse de Doctorat. Université de Rennes, Rennes.
- Grace, J.B. (1988) The effects of plant age on the ability to predict mixture performance from monoculture growth. *J. Ecol.*, **76**, 152-156.
- Grasmuck, N. (1994) *La végétation aquatique des cours d'eau de Lorraine: typologie floristique et écologique. Contribution à l'étude de l'autoécologie des espèces de la flore aquatique lorraine*. Thèse de Doctorat, Université de Metz, France.
- Grasmück, N., Haury, J., Légize, L. & Muller, S. (1993) Analyse de la végétation aquatique fixée des cours d'eau lorrains en relation avec les paramètres d'environnement. *Annal. Limnol.*, **29**, 223-237.

- Greulich, S. & Bornette, G. (1999) Competitive abilities and related strategies in four aquatic plant species from an intermediately disturbed habitat. *Freshwat. Biol.*, **41**, 493-506.
- Grieve, N. & Newman, J. (1999) Ecological requirements of *Ranunculus* communities in UK rivers. English Nature. 62p.
- Grillas, P. (1990) Distribution of submerged macrophytes in the Camargue in relation to environmental factors. *J. Veg. Sci.*, **1**, 393-402.
- Grime, J.P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, **250**, 26-31
- Grime, J. P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, **111**, 1169-1194.
- Grime, J.P. (1979) Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester.
- Grime, J.P., Crick, J.C. & Rincon, J.E., (1986) The ecological significance of plasticity. In Jennings, D.H. & trewavas, A.J. (Eds) *Plasticity in plants*. Cambridge University Press, Cambridge. pp.4-29.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. (1988) *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London.
- Grime, J.P. & Mackey, J.M.L. (2002) The role of plasticity in resource foraging by plants. *Evol. Ecol.*, **16**, 299-307.

H

- Haller, W.T., Miller, J.L. & Garrard., L.A. (1976) Seasonal production and germination of *Hydrilla* vegetive propagules. *J. Aquat. Plant Manag.*, **14**, 26-29.
- Ham, S.F., Wright, J.F., & Berrie, A.D. (1982) The effect of cutting on the growth and recession of the freshwater macrophyte *Ranunculus penicillatus* (Dumort). Bab. var. *calcareus* (R.W. Butcher) C.D.K. Cook. *J. Aquat. Plant Manag.*, **15**, 263 - 271.
- Haraguchi, A. (1993) Phenotypic and phenological palsticity of an aquatic macrophyte *Menyanthes trifoliata* L., *J. Plant Res.*, **106**: 31-35.
- Harper, J.L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, London, UK.
- Harper, J.L. (1981) The concept of populations in modular organisms. In May, R.M. (Ed.) *Theoretical ecology: principles and applications. 2nd edition*. Blackwell Scientific, Oxford, U.K. pp. 53-77.
- Harris, G.P. (1998). Predictive models in spatially and temporally variable freshwater systems. *Aust. J. Ecol.*, **23**, 80-94.

- Haslam, S.M. (1978) *River plants. The Macrophytic Vegetation of Watercourses*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Haslam, S.M. (1987) *River plants of Western Europe*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Haury, J. (1985) *Etude écologique des macrophytes du Scorff (Bretagne Sud)*. Thèse de Doctorat. Université de Rennes 1, Rennes.
- Haury, J. (1988) Macrophytes du Trieux (Bretagne-Nord): les ensembles floristiques. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest de la France, Nouvelle Série*, **10**, 135-150.
- Haury, J. & Baglinière, J.L. (1996): Les macrophytes, facteurs structurant de l'habitat piscicole en rivière à salmonidae. Etude de microrépartition sur un secteur végétalisé du Scorff (Bretagne-Sud). *Cybium*, **20 Suppl.**, 111-127.
- Haury, J. & Gouesse-Aidara, L. (1990) Etude méthodologique préliminaire de la biomasse des macrophytes en rivières. *14ème Conférence internationale COLUMA. Versailles. Ann. ANPP*, **1**, 247-255.
- Haury, J. & Muller, S. (1991) Variations écologiques et chorologiques de la végétation macrophytique des rivières acides du Massif armoricain et des Vosges du Nord (France). *Revue des Sciences de l'eau*, **4**, 463-482.
- Haury, J., Thiebaut, G. & Muller, S. (1994) Les associations rhéophiles des rivières acides du massif armoricain, de Lozère et des Vosges du Nord, dans un contexte ouest-européen. 23ième Colloque Phytosociologique, Large Area Vegetation Surveys, Bailleul, pp.145-168.
- Henry, C.P., Amoros, C. & Bornette, G. (1996) Species traits and recolonization processes after flood disturbance in riverine macrophytes. *Vegetatio*, **122**, 13-27.
- Hermanutz, L.A. & Weaver, S.E. (1996) Agroecotypes or phenotypic plasticity? Comparison of agrestal and ruderal populations of the weed *Solanum ptycanthum*. *Oecologia*, **105**, 271-280.
- Hills, J.M., Murphy, K.J., Pulford, I.D. & Flowers, T.H. (1994) A method for classifying European riverine wetland ecosystems using functional vegetation groups. *Func. Ecol.*, **8**, 242-252.
- Hirose, T., Lambers, H., Kronings, H., van der Werf, A. (1989) Modelling respiration: effect of variation in respiration on plant growth in two *Carex* species. *Func. Ecol.*, **3**, 655-665.
- Hofstra, D.E., Clayton, J., Green, J.D. & Auger, M. (1999) Competitive performance of *Hydrilla verticillata* in New Zealand. *Aquat. Bot.*, **63**, 305-324.

- Holmes, N.T.H. (1980) *Ranunculus penicillatus* (Dumort.) Bab. in the British Isles. *Watsonia*, **13**, 57 - 9
- Hong, D-Y. (1991) A biosystematic study of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* in S. Sweden. *Nord. J. Bot.*, **11**, 41-59.
- Hootsmans, M.J.M. (1994) A growth analysis model for *Potamogeton pectinatus* L. In Van Vierssen, W., Hootsmans, M. & Vermaat, J.E. (Eds). Lake Veluwe. A macrophyte-dominated system under eutrophication stress. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands. Dordrecht, pp. 250-286.
- Hootsmans, M.J.M., Santamaria, L. & Vermaat, J.E. (1995) How to survive darkness? Photosynthetic and other solutions provided by three submerged aquatic macrophytes (*Potamogeton pectinatus* L., *Ruppia Drepanensis* Tineo and *Zostera noltii* Hornem.). *Wat. Sci. Tech.*, **32** (4), 49-51.
- Hootsmans, M.J.M. & Vermaat, J.E. (1994) Light-response curves of *Potamogeton pectinatus* L. as a function of plant age and irradiance level during growth. In Van Vierssen, W., Hootsmans, M.J.M. & Vermaat, J.E. (Eds). *Lake Veluwe, a Macrophyte-dominated System under Eutrophication Stress*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 62-117.
- Hossell, J.C. & Baker, J.H. (1979). Epiphytic bacteria of the freshwater plant *Ranunculus penicillatus*: enumeration, distribution and identification. *Arch. Hydrobiol.*, **86**, 322 – 337.
- Hough, R.A. (1979) Photosynthesis, respiration and organic carbon release in *Elodea canadensis* Michaux. *Aquat. Bot.*, **7**, 1-11.
- Huber, H., Fijan, A. & During, H.J., (1998) A comparative study of spacer plasticity in erect and stoloniferous herbs. *Oikos*, **81**, 576-586.
- Huber, H., Lukacs, S. & Watson, M.A., (1999) Spatial structure of stoloniferous herbs : an interplay between structural blue-print, ontogeny and phenotypic plasticity. *Plant Ecol.*, **141**, 107-115.
- Huber, H. & Stuefer, J.F. (1997) Shade-induced changes in the branching pattern of a stoloniferous herb: functional response or allometric effect? *Oecologia*, 478-486.
- Hueber, D.B. & Shay, J.M. (1991) The effect of external phosphorus, nitrogen and calcium on growth of *Lemna trisulca*. *Aquat. bot.*, **40**, 175-183.
- Humphrey, L.D. & Pyke, D.A. (1998) Demographic and growth responses of a guerrilla and a phalanx perennial grass in competitive mixtures. *J. Ecol.*, **86**, 854-865.
- Hunt, R. (1990). *Basic growth analysis*. Unwin Hyman Ltd, London.
- Hutchings, M.J. & De Kroon, H. (1994) Foraging in plants : the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Adv. Ecol. Res.*, **25**, 159-238.

Hutchings, M. J. & Slade, A. J. (1988) Morphological plasticity, foraging and integration in clonal perennial herbs. *In* Davy, A. J., Hutchings, M. J. & Watkinson, A. R. (Eds), *Plant Population Biology*. Blackwell Science, Oxford. pp. 83-109.

I

Idestam-Almquist, J. & Kautsky, L. (1995) Plastic responses in morphology of *Potamogeton pectinatus* L. to sediment and above-sediment conditions at two sites in the northern Baltic proper. *Aquat. bot.*, **52**, 205-216.

Ikusima, I. (1965) Ecological studies on the productivity of aquatic plant communities. I. Measurement of photosynthetic activity. *Bot. Mag. Tokyo*, **78**, 202-211.

J

Jacobsen, D. & Sand-Jensen, K. (1992) Herbivory of invertebrates on submerged macrophytes from Danish freshwaters. *Freshwat. Biol.*, **28**, 301-308.

Jacquemin, G. & Boudot, J.-P. (1991) *Ophiogomphus cecilia* (Fourcroy, 1785) dans les Vosges du Nord (Odonata: Gomphidae). *Martinia*, **7** (4), 71-77.

Jager, C., Thiébaud, G. & Muller, S. (2000) Expertise et cartographie des drains principaux des deux sites NATURA 2000 "cours d'eau (Moder et Sauer)" du Parc naturel régional des Vosges du Nord. Rapport DIREN Alsace et Parc naturel régional des Vosges du Nord. 43p.

Jalas, J. & Suominen, J. (Eds.) (1989) *Atlas Florae Europaeae. 8 – Nymphaeaceae to Ranunculaceae*. The committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki.

Jamadagni, B. M., Patil, R. B. & Birari, S. P. (1995) Plastochron index in relation to water stress in cowpea. *Biol. Plant.*, **37**, 139-142.

Janauer, G.A. (1981) The distribution of organic and mineral components in leaves and stems of *Ranunculus fluitans* Lam. *Hydrobiol.*, **80**, 93-204.

Jassby, A.D. & Platt, T. (1976) Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 540-547.

- Jones, J.I., Eaton, J.W. & Hardwick, K. (2000) The effect of changing environmental variables in the surrounding water on the physiology of *Elodea nuttallii*. *Aquat. Bot.*, **66**, 115-129.
- Jupp, B.P. & Spence, D.H.N. (1977). Limitations of macrophytes in a eutrophic lake, Loch Leven. II. Wave action, sediments and waterfowl grazing. *J. Ecol.*, **65**, 431-446.

K

- Kautsky, L. (1987) Life-cycle of three populations of *Potamogeton pectinatus* L. at different degrees of wave exposure in the Askö area, northern Baltic proper. *Aquat. Bot.*, **27**, 177-186.
- Kautsky, L. (1988) Life-strategies of aquatic soft bottom macrophytes. *Oikos*, **53**, 126-135.
- Keddy, P.A. (1990) Competitive Hierarchies and Centrifugal Organisation in Plant Communities. In: Grace, J.B. & Tilman, D.A. (Eds), *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, London. pp. 265-290.
- Keerthisinghe, G., Hocking, P.J., Ryan, P.R. & Delhaize, E. (1998) Effect of phosphorus supply on the formation and function of proteoid roots of white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant Cell. Environ.*, **21**, 467-478.
- Kirk, J. T. O. (1994) *Light and photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Kornijow, R. (1996) Cumulative consumption of the lake macrophyte *Elodea* by abundant generalist invertebrate herbivores. *Hydrobiol.*, **319**, 185-190.
- Kunii, H. (1984) Seasonal growth and profile structure development of *Elodea nuttallii* (Planch.) St John in Pond Ojaga-Ike, Japan. *Aquat. Bot.*, **18**, 239-247.

L

- Lacey, E. (1991) Parental effects on life-history traits in plants. In Dudley, E.C. (Ed.) *The unity of evolutionary biology. Volume II*. International Congress of Systematic and Evolutionary Biology IV. Dioscorides, Portland, Oregon, USA. pp. 735-744.
- Lacey, E.P., Smith, S. & Case, A.L. (1997) Parental effects on seed mass : seed coat but not embryo/endosperm effects. *Am. J. Bot.*, **84**, 1617-1620.

- Ladle, M. & Bass, J.A.B. (1981) The ecology of a small chalk stream and its response to drying drought conditions. *Archiv für Hydrobiol.*, **90**, 448-466.
- Ladle, M. & Casey, H. (1971) Growth and nutrient relationships of *Ranunculus penicillatus* var *calcareus* in a small chalk stream. In *Proceedings of the EWRS 3rd Symposium on Aquatic Weeds*, 53-63
- Lambrinos, J.G. (2002) The variable invasive success of *Cortaderia* species in a complex landscape. *Ecology*, **83**, 518-529.
- Larcher, W. (1975) *Physiological Plant Ecology*. Springer Verlag. Berlin.
- Lee, R.B. & Rudge, K.A. (1986) Effects of nitrogen deficiency on the absorption of nitrate and ammonium by barley plants. *Annal. Bot.*, **57**, 471-486.
- Levin, S.A., & Paine, R.T. (1974) Disturbance, patch formation and community structure. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, **71**, 2744 – 2747.
- Levins, R. (1963). Theory of fitness in a heterogeneous environment II. Developmental flexibility and niche selection. *Am. Nat.*, **97**, 75-90.
- Lodge, D.M., Kershner, M.W., Aloï, J.E. & Covich, A.P. (1994) Effects of an Omnivorous Crayfish (*Orconectes rusticus*) on a Freshwater Littoral Food Web, *Ecology* (1994) **75(5)**, 1265-1281
- Lodge, D. M. & Lorman, J. G. (1987) Reductions in submersed macrophyte biomass and species richness by the crayfish. *O. rusticus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 591-597.
- Loneragan & Asher (1967) Response of plants to phosphate concentration in the solution culture. II. Rate of phosphate absorption and its relation to growth. *Soil Sci.*, **103**, 311-318.
- Lorenzen, B., Brix, H., Mendelssohn, I.A., McKee, K.L. & Miao, S.L. (2001) Growth, biomass allocation and nutrient use efficiency in *Cladium jamaicense* and *Typha domingensis* as affected by phosphorus and oxygen availability. *Aquat. bot.*, **70**, 117-133.
- Lumpkin, T.A. & Plucknett, D.L. (1980) *Azolla*: botany, physiology, and use as a green manure. *Econ. Bot.*, **34**, 111-153, f. 1-20.

M

- Maberly, S.C. (1985) Photosynthesis by *Fontinalis antipyretica* I. Interaction between photon irradiance, concentration of carbon dioxide and temperature. *New phytol.*, **100**, 127-140.

- Maberly, S. C. (1993) Morphological and Photosynthetic Characteristics of *Potamogeton obtusifolius* From Different Depths. *J. Aquat. Plant Manage.*, **31**, 34-39.
- Maberly, S.C. (1996) Diel, episodic and seasonal changes in pH and concentrations of inorganic carbon in a productive lake. *Freshwat. Biol.*, **35**, 579-598.
- Maberly, S.C. & Spence, D.N.N. (1983) Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants. *J. Ecol.*, **71**, 705-724
- Mabry, C., Ackerly, D. & Gerhardt, F. (2000) Landscape and species-level distribution of morphological and life history traits in a temperate woodland flora. *J. Veg. Sci.*, **11**, 213-224.
- MacArthur, R.H. & Wilson, R.D. (1967) *A Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MacBride, G.B. (1992) Simple calculation of daily photosynthesis by means of five photosynthesis-light equations. *Limnol. Oceanogr.*, **37**, 1796-1808.
- Mac Connaughay, K.D.M. & Coleman, J.S. (1999) Biomass allocation in plants : ontogeny or optimality ? A test along three resource gradients. *Ecology*, **80(8)**, 2581-2593.
- MacCree, K.J. (1970) An equation for the respiration of white clover plants grown under controlled conditions. *In* Stelik, I. (Ed.). *Prediction and measurement of photosynthetic productivity*. Pudoc, Wageningen, pp. 221-229.
- Madsen, J.D. & Sand-Jensen, K. (1994) The interactive effects of light and inorganic carbon on aquatic plant growth. *Plant Cell. Environ.*, **17**, 955-962.
- Madsen, J. D., Sutherland, J.W., Bloomfield, J.A., Eichler, L.W. & Boylen, C.W. (1991) The decline of native vegetation under dense Eurasian watermilfoil canopies. *J. Aquat. Plant Manage.*, **29**, 94-99.
- Madsen, T.V. (1984) Resistance to CO₂ fixation in the submerged aquatic macrophyte *Callitriche stagnalis* Scop. *J. Exp. Bot.*, **35**, 338-347.
- Madsen, T.V. (1993) Growth and photosynthetic acclimation by *Ranunculus aquatilis* in response to inorganic carbon availability. *New Phytol.*, **125**, 707-715.
- Madsen, T.V. & Breinholt, M. (1995) Effects of air contact on growth, inorganic sources and nitrogen uptake by an amphibious freshwater macrophyte. *Plant physiol.*, **107**, 149-154.
- Madsen, T.V. & Brix, H. (1997) Growth, photosynthesis and acclimation by two submerged macrophytes in relation to temperature, *Oecologia*, 110-230.
- Madsen, T.V. & Cedergreen, N. (2002) Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich stream. *Freshwat. Biol.*, **47 (2)**, 283-291.

- Madsen, T.V. & Maberly, S.C. (1991) Diurnal variation in light and carbon limitation of photosynthesis by two species of submerged freshwater macrophyte with a differential ability to use bicarbonate. *Freshwat. Biol.*, **26**, 175-187.
- Marschner, H. (1995) Mineral nutrition of higher plants. Second Edition, Academic press.
- Marshall, E.J.P., Westlake, D.F. (1990) Water velocities around water plants in chalk streams. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, **25**, 279-289
- Mazer, S.J. & Gorchov, D.L. (1996) Parental effect on progeny phenotype in plants : distinguishing genetic and environmental causes. *Evolution*, **50**, 44-53.
- Milne, J.M., Murphy, K.J. & Thomaz, S.M. (2002) Morphological variation in *Eichhornia azurea* (Kunth) and *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. in relation to vegetation type and environmental factors in the floodplain of the Rio Paraná, Brazil. *In Proc. 11th EWRS International Symposium on Aquatic Weeds*. pp. 171-174.
- Moller, A.P. (1997) Developmental stability and fitness : a review. *Am. Nat.*, **149**, 916-932.
- Montégut, J. (1987) *Les plantes aquatiques. 1. Milieu aquatique et flore. 2. Clé de détermination. 3. Planches – index; 4. Entretien – désherbage*. ACTA, Paris.
- Mulhauser, B & Monnier, G. (1995) *Guide de la faune et de la flore des lacs et des étangs d'Europe*. Delachaux et Niestlé.
- Mulkey, S S, Smith A P and Wright S J 1991 Comparative life history and physiology of two understory neotropical herbs. *Oecologia*, **88**, 263–273.
- Muller, S. (1990) Une séquence de groupements végétaux bioindicateurs d'eutrophisation croissante des cours d'eau faiblement minéralisés des Basses Vosges gréseuses du Nord. *CR Acad. Sci. Paris*, **310**, 509-514.
- Muller, S. (1995) Les espèces végétales légalement protégées dans la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord. *Ann. Scient. de la Rés. de la Biosphère des Vosges du Nord*, **4**, 33-43.
- Muller, Y. (1995) Le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) dans la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord: répartition et dénombrement. *Ann. Scient. de la Rés. de la Biosphère des Vosges du Nord*, **4**, 87-93.
- Murphy, K.J., Rorslett, B. & Springel, I. (1990) Strategy analysis of submerged lake macrophyte communities: an international example. *Aquat. Bot.*, **36**, 303-323.

N

- Navas, M.-L. & Garnier, E. (2002) Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia peregrina* in response to light, nutrient and water availability. *Acta Oecol.*, **23**, 375-383.

- Newbold, C. & Palmer, M. (1979) *Trophic adaptations of aquatic plants*. CST Note N°18. Nature Conservancy Council, London.
- Newman, J.R. & Raven, J.A. (1993) Carbonic anhydrase in *Ranunculus penicillatus* spp. *pseudofluitans*: activity, location and impetus for carbon assimilation. *Plant, Cell and Envir.*, **16**, 491-500.
- Novoplansky, A., Cohen, D. & Sachs, T. (1994) Responses of an annual plant to temporal changes in light environment: an interplay between plasticity and determination. *Oikos*, **69**, 437-446.

O

- Oberdorfer, E. (1977) *Süddeutsche Pflanzengesellschaften, I.* (2^{ème} éd.), Fisher, Stuttgart.
- Oberdorfer, E. (1990) *Planzensociologische Exkursions Flora*. Edition Ulmer, Stuttgart, 1050p.
- Oki, Y., Imanishi, K. & Nakagawa, K. (1989) Studies on habitats and morphological variation of three submerged aquatic weeds, *Egeria*, *Hydrilla* and *Elodea*. *Nogaku Kenkyu*, **62**, 31-48.

P

- Pearcy, R.W., (1999) Response of plants to heterogeneous light environments. In Pugnaire, F.I., Valladares, F. (Eds.). *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, New York. pp. 269-314.
- Pearcy, R.W. & Yang, W. (1996) A three-dimensional crown architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. *Oecologia*, **108**, 1-12.
- Pelton, D.K., Levine, S.N. & Braner, M. (1998) Measurements of phosphorus uptake by macrophytes and epiphytes from the LaPlatte River (VT) using ³²P in stream microcosms. *Freshwat.Biol.*, **39**, 285-299.
- Penning de Vries, F.W.T., Jansen, D.M., Ten Berge, H.F.M. & Bakema, A. (1989) *Simulation of Ecophysiological Processes of Growth in Several Annual Crops*. Simulation Monograph 29. PUDOC, Wageningen, Netherlands, and IRRI, Los Baños, Philippines.

- Pickett, S.T.A., White, P.S. (1985) Patch-Dynamics - A synthesis. I Pickett, S.T.A., White, P.S. (Es) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Inc., San Diego. pp 371-384.
- Pieczynska, E. (2002) Effect of damage by the snail *Lymnaea (lymnaea) stagnalis* (L.) on the growth of *Elodea canadensis* Michx., *Aquat. bot.*, **1619**, 1-9.
- Pièlou, E.C. (1966) Species diversity and patten diversity in study of ecological succession. *J. theor. Biol.*, **10**, 370-383.
- Pieterse, A.H., Staphorst, H.P.M. & Verkliej, J.A.C. (1894) Some effects of nitrogen and phosphorus concentration on the phenology of *Hydrilla verticillata* (L.F.) Royle. *J. Aquat. Plant Manage.*, **22**, 62-63.
- Pigliucci, M. (1996) How organisms respond to environmental changes : from phenotypes to molecules (and vice versa). *TREE*, **11(4)**, 168-173.
- Pigliucci, M. (2001) *Phenotypic plasticity : beyond nature and nurture*. John Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Pigliucci, M. & Schlichting, C.D. (1995) Ontogenetic reaction norms in *Lobelia siphilitica* (*Lobeliaceae*) : response to shading. *Ecology*, **76**, 2134-2144.
- Pigliucci, M., Schlichting, C.D., Jones, C.S. & Schwenk, K. (1996) Developmental reaction norms: Interactions among allometry, ontogeny and plasticity. *Plant Spec. Biol.*, **11**, 69-85.
- Pigott, C.D., Ratcliffe, D.A., Malloch, A.J.C., Birks, H.J.B., Proctor, M.C.F., Shimwell, D.W., Huntley, J.P., Radford, E., Wigginton, M.J. & Wilkins P. (1995) Aquatic communities, swamps and tall-herbs fens. In Rodwell, J.S. (Ed.), *British Plant Communities*, Vol.4, Cambridge University Press. 283pp.
- Pilon, J. & Santamaria, L. (2001) Seasonal acclimation in the photosynthetic and respiratory temperature responses of three submerged freshwater macrophyte species. *New phytol.*, **151**, 659-670.
- Pilon, J. & Santamaria, L. (2002) Clonal variation in morphological and physiological responses to irradiance and photoperiod for the aquatic angiosperm *Potamogeton pectinatus*. *J. Ecol.*, **90**, 859-870.
- Pokorny, J., Orr, P.T., Ondok, J.P. & Denny, P. (1989) Photosynthetic quotients of some aquatic macrophyte species. *Photosynthetica*, **23**, 494-506.
- Poorter, H. & Lambers, H. (1986). Growth and competitive ability of a highly plastic and a marginally plastic genotype of *Plantago major* in a fluctuating environment. *Physiol. Plant.*, **67**, 217-222.

R

- Raghothama, K.G. (1999) Phosphate acquisition. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **50**, 665-693.
- Ramade, F. (1987) *Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement (2^{ème} éd.)*. Ed Dunod.
- Ratray, M.R., Howard-Williams, C. & Brown, J.M.A. (1991) Sediment and water as sources of nitrogen and phosphorus for submerged rooted aquatic macrophytes. *Aquat. bot.*, **40**, 225-237.
- Raven, J.A. & Geider, R.J. (1988) Temperature and algal growth. *New phytol.*, **110**, 441-461.
- Raynal-Roques, A. (1994) *La botanique redécouverte*. INRA & Belin, Paris.
- Redsdorf, A., Thyssen, N. & Erlandsen, M. (1991) Regional and temporal variations in pH alkalinity and carbon dioxide in Danish streams in relation to land use. *Freshwat. Biol.*, **25**, 419-435.
- Reiskind, J.B., Madsen, T.V., Van Ginkel, L.C. & Bowes, G. (1997) Evidence that inducible C4-Type Photosynthesis is a Chloroplastic CO₂ Concentrating Mechanism in *Hydrilla*, a submersed monocot. *Plant, Cell & Environ.*, **20**, 211-220.
- Rejmanek, M. & Richardson, D.M. (1996). What attributes make some plant species more invasive ? *Ecology*, **77**, 1655-1661.
- Rejmankova, E. (1992) Ecology of creeping macrophytes with special reference to *Ludwigia peploides* (H.B.K.) Raven. *Aquat. Bot.*, **43**, 283.
- Resh, V. H., Brown, A. V., Covich, A. P., Gurtz, M. E., Li, H. W., Minshall, G. W., Reice, S. R., Sheldon, A. L., Wallace, J. B., Wissmar, R. (1988). The Role of Disturbance in Stream Ecology. *J. North Am. Benth. Soc.*, **7**, 433-455.
- Rhazi, L., Rhazi, M. & Grillas, P. (2002) Impact of human activities on plant species richness and conservation of temporary pools of Western Morocco. *In 11st EWRS International Symposium on aquatic weeds*. 311-314.
- Rich, T.G.C. & Rich, M.D.B. (Eds) (1988) *Plant crib*. British Museum, London.
- Riis, T., Sand-Jensen, K. & Vestergaard, O. (2000) Plant communities in lowland streams: species composition and environmental factors. *Aquat. Bot.*, **66**, 255-272.
- Robach, F. & Eglin, I. (1992) *Typologie et végétation de l'hydrosystème rhénan dans le secteur central de la plaine d'Alsace: interprétation et fonctionnement écologique*. Thèse de Doctorat, Université de Strasbourg 1, Strasbourg.

- Robach, F., Merlin, S., Rolland, T. & Trémolières, M. (1996) Assimilation et stockage du phosphore par des macrophytes aquatiques bioindicateurs du niveau trophique de l'eau. *Ecologie*, **27**, 203-214.
- Robinson, D. & Robinson, I.H. (1988) Plasticity in grass species in relation to nitrogen supply. *Func. Ecol.*, **2**, 249-257.
- Roelofs, J.G.M. (1983) Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters in The Netherlands: I. Field observation. *Aquat. Bot.*, **17**, 139-155.
- Roff, D.A. (1992) *The evolution of life histories, theory and analysis*. Chapman and Hall, New York.
- Rogers, K. H. & C. M., Breen. (1980) Growth and reproduction of *Potamogeton crispus* in a South African lake. *J. Ecol.*, **68**, 561-571.
- Rolland, T., Robach, F., Trémolières, M. & Dester, S. (1996) L'activité nitrate réductase chez les plantes aquatiques: un outil biologique du suivi de la contamination ammoniacale. *Ecologie*, **27(4)**, 215-222.
- Rørslett, B., Berge, D. & Johansen, S.W. (1985) Mass invasion of *Elodea canadensis* in a mesotrophic, South Norwegian lake – impact on water quality. *Limnol.*, **22**, 2926-2929.
- Roussel, J.M., Bardonnnet, A., Hauray, 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.*, **350-351**, 693-709.

S

- Sabbatini, M.R. & Murphy, K.J. (1996a) Response of *Callitriche stagnalis* Scop. and *Potamogeton crispus* L. to cutting, dredging and shade in English drainage channels. *J. Aquat. Plant Manage.*, **33**, 8-12.
- Sabbatini, M.R. & Murphy, K.J. (1996b) Submerged plant survival strategy in relation to management and environmental pressures in drainage channel habitats. *Hydrobiol.*, **340**, 191-195.
- Salisbury, E.J (1942) *The reproductive capacity of plants*. G. Bell and Sons, London.
- Sand-Jensen, K. (1983) Photosynthetic carbon sources of stream macrophytes. *J. Exp. Bot.*, **34**, 198-210.

- Sand-Jensen, K. & Madsen, T.J. (1991) Minimum light requirements of submerged freshwater macrophytes in laboratory experiments. *J. Ecol.*, **79**, 749-764.
- Santamaria, L. & Van Vierssen, W. (1997) Photosynthetic temperature responses of fresh- and brackish-water macrophytes : a review. *Aquat. bot.*, **58**, 135-150.
- Sastroutomo, S.S. (1981) Turion formation, dormancy and germination of curly pondweed, *Potamogeton crispus* L. *Aquat. Bot.*, **10**, 161-173.
- Schamhausen, I.I. (1949) *Factors in Evolution*, University of Chicago Press.
- Scheffer, M., Bakema, A.H. & Wortelboer, F.G. (1993) MEGAPLANT: a simulation model of the dynamics of submerged plants. *Aquat. Bot.*, **45**, 341-356.
- Schlichting, C.D. (1986) The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **17**, 667-693.
- Schlichting, C.D. (1989) Phenotypic integration and environmental change. *Bioscience*, **39**, 460-464.
- Schlichting, C.D. & Pigliucci, M. (1993) Evolution of phenotypic plasticity via regularity genes. *Am. Nat.*, **142**, 366-370.
- Schlichting, C.D. & Pigliucci, M. (1995) Gene regulation quantitative genetics and the evolution of reaction norms, *Evol. Ecol.*, **9**, 154-168.
- Schlichting, C.D. & Pigliucci, M. (1998) Phenotypic evolution : a reaction norm perspective. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, M.A.
- Schmid, B. (1990) Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. *Evol. Trend. Plant.*, **4**, 25-34.
- Schmitt, J. (1993) Reaction norms of morphological and life-history traits to light availability in *Impatiens capensis*. *Evolution*, **47**, 1654-1668.
- Schmitt, J., Ehrhardt, D.W., & Cheo, M. (1986) Light-dependent dominance and suppression in experimental radish populations. *Ecology*, **67**, 1502-1507.
- Schmitt, J., Niles, J. & Wulff, R.D. (1992) Norms of reaction of seed traits to maternal environments in *Plantago lanceolata*. *Am. Nat.*, **139**, 451-466.
- Schmitt, J. & Wulff, R.D. (1993) Light spectral quality, phytochrome and plant competition. *Trends Ecol. Evol.*, **8**, 47-50.
- Schnitzler, A. & Muller, S. (1998) Ecologie et biogéographie des plantes hautement invasives en Europe : les renouées géantes du Japon (*Fallopia japonica* et *F. sachalinensis*). *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, **53**, 3- 38.
- Sculthorpe, C.D. (1967) *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold, London.

- 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.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1963) *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana/Chicago.
- Shipley, B. & Keddy, P.A. (1988) The relationship between relative growth rate and sensitivity to nutrient stress in twenty-eight species of emergent macrophytes. *J. Ecol.*, **76**, 1101-1110.
- Shipley, B., Keddy, P.A., Moore, D.R.J. & Lemky, K. (1989) Regeneration and establishment strategies of emergent macrophytes. *J. Ecol.*, **77**, 1093-1110.
- Silk, W.K. (1980) Plastochron indices in cantaloupe grown on an irrigation line source. *Bot. Gaz.*, **141**, 73-78.
- Simpson, D.A. (1984) A short history of the introduction and spread of *Elodea* Michx in the British Isles. *Watsonia*, **15**, 1-9.
- Simpson, D.A. (1988) Phenotypic plasticity of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John and *Elodea canadensis* Michx in the British Isles. *Watsonia*, **17**, 121-132.
- Simpson, D.A. (1990) Displacement of *Elodea canadensis* Michx by *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John in the British Isles. *Watsonia*, **18**, 173-177.
- Ska, B. & Van der Borgh, P. (1986) The problem of Ranunculus development in the river Semois. *In Proceedings of the European Weed Research Society's 7th Symposium on Aquatic Weeds*. pp.307-314.
- Slade, A. J. & Hutchings, M. J. (1987) An analysis of the costs and benefits of physiological integration between ramets in clonal perennial herb *Glechoma hederacea*. *Oecologia*, **73**, 425-431.
- Smith-Gill, S. (1983) Development Plasticity: Developmental Conversions versus Phenotypic Modulation. *Am. Zool.*, **23**, 47-55.
- Smith, H. (1982) Light quality, photoreception, and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **33**, 481-518.
- Sokal, R. & Rohlf, J. (1995) *Biometry: the principle and practice of statistics in biological research*. Freeman & Company. New York.
- Solbrig, O.T. (1981) Studies on the population biology of the genus *Viola*. II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. *Evolution*, **12**, 1080-1093.
- Soszka, G.J. (1975) Ecological relations between invertebrates and submerged macrophytes in the lake littoral. *Ekol. Polska*, **23**, 393-415.

- Southwood, T.R.E. (1988) Tactics, strategies and templets. *Oikos*, **52**, 3-18.
- Spence, D.H.N. (1967) Factors controlling the distribution of freshwater macrophytes with particular reference to the lochs of Scotland. *J. Ecol.*, **55**, 147-170.
- Spence, D.H.N. (1982) The zonation of plants in freshwater lakes. *Adv. Ecol. Res.*, **12**, 37-125.
- Spence, D.H.N. & Chrystal, J. (1970) Photosynthesis and zonation of freshwater macrophytes. I. Depth distribution and shade tolerance. *New phytol.*, **69**, 205-215.
- Spencer, D.F. & Anderson, L.W.J. (1986) Photoperiod responses in monoecious and dioecious *Hydrilla verticillata*. *Weed Sci.*, **34**, 551-557.
- Spencer, D.F. & Anderson, L.W.J. (1987) Influence of photoperiod on growth, pigment composition and vegetative propagule formation for *Potamogeton nodosus* Poir. and *Potamogeton pectinatus* L. *Aquat. bot.*, **28**, 103-112.
- Spencer, D.F. & Ksander, G.G. (1995) Influence of propagule size, soil fertility, and photoperiod on growth and propagule production by three species of submersed macrophytes. *Wetlands.*, **15(2)**, 134-140.
- Spink, A.J. (1992) *The Ecological Strategies of Aquatic Ranunculus Species*. Ph.D. dissertation, University of Glasgow, Glasgow.
- Spink A.J., Murphy K.J., Smith S.M. & Westlake D.F. 1993 Effects of eutrophication on *Ranunculus* and *Potamogeton*. *J. Aquat. Plant Manag.*, **31**, 113-117.
- Spink, A.J., Murphy, K.J. & Westlake, D.F. (1997) Distribution and environmental regulation of species of *Ranunculus* subgenus *Batrachium* in British rivers. *Archiv fur hydrobiol.*, **139**, 509-525.
- Stace, C. (1991) *New Flora of the British Isles*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stearns, S.C. (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Func. Ecol.*, **3**, 259-268.
- Steinger, T., Roy, B.A. & Stanton, M.L. (2003) Evolution in stressful environments. II: adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapis arvensis*. *J. evol. Biol.*, **16**, 313-323.
- Strand, J.A. & Weisner, S.E.B. (2001) Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*). *J. Ecol.*, **89 (2)**, 166-175.
- Sultan, S.E. (1987) Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evol. Biol.*, **21**, 127-176.
- Sultan, S.E. (1995) Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Bot. Neerl.*, **44**, 363-383.
- Sultan, S.E. (1996) Phenotypic plasticity for offspring traits in *Polygonum persicaria*. *Ecology*, **77**, 1791-1807.

- Sultan, S.E. (2001) Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*, **82**(2), 328-343.
- Sultan, S.E. & Bazzaz, F.A. (1993) Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution*, **47**, 1009-1031.
- Sultan, S.E., Wilczek, A.M., Hann, S.D. & Brosi, B.J. (1998) Contrasting ecological breadth of co-occurring annual polygonum species. *J. Ecol.*, **86**, 363-383.
- Suzuki, D.T., Griffiths, J.F., Miller, J.H. & Lewontin, R.C. (1989) *An introduction to genetic analysis*, 4th ed. W.H. Freeman and Company, New York.
- Systema, M. & Aderson, L.W.J. (1993) Nutrient limitation in *Myriophyllum aquaticum*. *J. Freshw. Ecol.*, **8**(2), 165-176.

T

- Tenenhaus, M. & Young, F.W. (1985) An analysis and synthesis of multiple correspondence analysis, optimal scaling, dual scaling, homogeneity analysis and other methods for quantifying categorical multivariate data. *Psychometrika*, **50**, 91-119.
- Thakore, J.N., Haller, W.T. & Shilling D.G. (1997) Short-day exposure period for subterranean turion formation in dioecious *Hydrilla*. *J. Aquat. Plant Manag.*, **35**, 60-63.
- Thiébaud, G. (1997) *Effets des perturbations liées à l'eutrophisation et l'acidification des cours d'eau des Vosges du Nord sur les phytocénoses aquatiques. Approche spatio-temporelle et expérimentale*. Thèse de Doctorat, University of Metz, Metz.
- Thiébaud, G. & Muller, S. (1998) Les communautés de macrophytes aquatiques comme descripteurs de la qualité de l'eau: exemple de la rivière Moder. *Annal. Limnol.*, **34**, 141-153.
- Thiébaud, G. & Muller, S. (1999) A macrophyte communities sequence as an indicator of eutrophication and acidification levels in weakly mineralised streams in northern-eastern France. *Hydrobiol.*, **410**, 17-24.
- Thiébaud, G., Rolland, T., Robach, F., Tremolieres, M. & Muller, S. (1997) 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). *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, **344/345**, 441-452.

- Thiebaut-Goerge, F. & Lonjaret, E. (2001) *Etude du phénomène d'ensablement sur la Moder dans les Vosges du Nord*. Rapport ONF, 93p.
- Thiede, D.A. (1998) Maternal inheritance and its effect on adaptive evolution : a quantitative genetic analysis of maternal effects in a natural plant population. *Evolution*, **52**, 998-1015.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. & Olivier, J.M. (1997) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, **7**, 75-83.
- Thomas, S.C. & Bazzaz, F.A. (1993) The genetic component in plant size hierarchies: norms of reaction to density in a *Polygonum* species. *Ecol. Monogr.*, **63**, 231-249.
- Thornley, J.H.M. & Johnson, I.R. (1990) *Temperature effects on plant and crop processes. Plant and crop modelling, A mathematical approach to plant and crop physiology*. Oxford: Oxford University Press.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Tilman, D. (1987) Further thoughts on competition for essential resources. *Theoretical Popul. Biol.*, **32(3)**, 442-446.
- Tilman, D. (1988) *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. (1990) Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. *In* Grace, J.B. & Tilman, D. (Eds.) *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, London. pp.117-142.
- Titus, J. E. (1977) *The comparative physiological ecology of three submersed macrophytes*. Ph.D. thesis, University of Wisconsin, Madison.
- Titus, J.E. & Adams, M.S. (1979) Coexistence and comparative light relations of the submersed macrophytes *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria americana* Michx. *Oecologia*, **40**, 273-286.
- Titus, J.E., Golstein, R.A., Adams, M.S., Mankin, J.B., O'Neill, R.V., Weiler, P.R., Shugart, H.H. & Booth, R.S. (1975) A production model for *Myriophyllum spicatum* L. *Ecology*, **56**, 1129-1138.
- Tjoelker, M.G. & Luxmoore, R.J. (1991) Soil nitrogen and chronic ozone stress influence physiology, growth and nutrient status of *Pinus taeda* L. and *Liriodendron tulipifera* L. seedlings. *New Phytol.*, **119**: 69-82.
- Tomlinson, P.B. (1982) Change and design in the construction of plants. *Acta Biotheoretica*, **31**, 162-183.

- Townsend, C.R. (1989) The patch dynamics concept of stream community ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **8**, 36-50.
- Trémolières, M., Carbiener, R., Ortscheidt, A. & Klein, J.-P. (1994) Changes in aquatic vegetation in Rhine floodplain in Alsace in relation to disturbance. *J. Veg. Sci.*, **5**, 129-178.
- Tutin, E.D., Heywood, V.H., Burges, N.A., Valentine, D.H., Walters, S.M. & Webb, D.A. (eds.) (1980) *Flora Europaea*. 5 vol. – Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Troll, W. (1935) *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Verlag von gebrüder Borntraeger, Berlin.

U

- Urbas, P. & Zobel, K., (2000) Adaptive and inevitable morphological plasticity of three herbaceous species in a multi-species community: Field experiment with manipulated nutrients and light. *Acta Oecol.*, **21**, 139-147.
- Uriarte, M., Canham, C. & Root, R.B. (2002) A simulation model of the simultaneous evolution of competitive ability and herbivore resistance in a perennial plant population. *Ecology*, **83**, 2649- 2663.

V

- Valane, N., Aro, E.-M., & Rintama, Ki E. (1982) Leaf and chloroplast structure of two aquatic *Ranunculus* species. *Aquat. Bot.*, **12**, 13-22.
- Valladares, F. & Pearcy, R. W. (1999) The geometry of light interception by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: morphological and physiological consequences for individual leaves. *Oecologia*, **121**, 171-182.
- Van, T. K., Haller, W. & Bowes G. (1976) Comparison of the photosynthetic characteristics of three submerged aquatic plants. *Plant physiol.*, **58**, 761-768.
- Van, T. K., Haller, W.T. & Garrard, L.A. (1978) The effect of daylength and temperature on hydrilla growth and tuber production. *J. Aquat. Plant Manage*, **16**, 57-9.
- Van, T.K., Wheeler, G.S. & Center, T.D. (1998) Competitive interactions between Hydrilla (*Hydrilla verticillata*) and Vallisneria (*Vallisneria americana*) as influenced by insect herbivory. *Biol. Control*, **11**, 185-192.

- Van, T.K., Wheeler, G.S. & Center, T.D. (1999) Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquat. bot.*, **62**, 225-233.
- Van der Borgh, P., Ska, B., Schmitz, A. et R., Wollast (1982) Eutrophisation de la rivière Semois : Le développement de *Ranunculus* et ses conséquences sur l'écosystème aquatique. In Symoens, J. J., Hooper S. S. & Compère, P. (Eds.) *Studies on Aquatic Vascular Plants*. Royal Botanical Society of Belgium, Brussels. pp. 340-345.
- Van der Maarel, E. (1993) Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. *J. Veg. Sci.*, **4**, 733-736.
- Van der Velde, G., Van der Heijden, L.A., Van Grunsven, P.A.J. & Bexkns, P.M.M. (1982) Initial decomposition of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (*Menyanthaceae*), as studied by leaf-marking method. *Hydrobiol. Bull.*, **16**, 51-60.
- Van Dijk, G.M. & Janse, J.H. (1993) Modeling resource allocation in *Potamogeton pectinatus* L. *J. Aquat. Plant Manage.*, **31**, 128-134.
- Van Dijk, G.M. & Van Vierssen, W. (1991) Survival of a *Potamogeton pectinatus* L. population under various light conditions in a shallow eutrophic lake (Lake Veluwe) in The Netherlands. *Aquat. Bot.*, **39**, 121-129.
- Van Kleunen, M., Fischer, M. & Schmid, B. (2000) Costs of plasticity in foraging characteristics of the clonal plant *Ranunculus reptans*. *Evolution*, **54**(6), 1947-1955.
- Vermaat, J.E. & de Bruyne, R. J. (1993) Factors limiting the distribution of submerged waterplants in the lowland river Vecht (The Netherlands). *Freshwat. Biol.*, **30**, 147-157.
- Vermaat, J.E. & Hootsmans, M.J.M. (1994) Light responses curves of *Potamogeton pectinatus* L. in a temperature-light gradient. In Van Vierssen, W., Hootsmans, M. & Vermaat, J (Eds.) *Lake Veluwe, a macrophyte-dominated system under eutrophication stress*. Kluwer academic publishers, London. Pp. 62-117.
- Van Via, S., (1994) The evolution of phenotypic plasticity: what do we really know ? In Real, L.A. (Ed.) *Ecological genetics*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. pp. 355-357
- Vitousek, P.M. (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Nat.*, **119**, 553-572.
- Volder, V., Bonis, A. & Grillas, P. (1997) Effects of drought and flooding on the reproduction of an amphibious plant, *Ranunculus peltatus*. *Aquat. Bot.*, **58**, 113-120.
- Vollenweider, R.A. (1968) The Scientific Basis of Lake and Stream Eutrophication, With Particular Reference to Phosphorus and Nitrogen As Eutrophication Factors', *Tech. Rep. OECD. Paris DAS/CSI/68*, **27**, 1-182.

Vretare, V., Weisner, S.E.B., Strand, J.A. & Granéli, W. (2001) Phenotypic plasticity in *Phragmites australis* as a functional response to water depth., *Aquat. Bot.*, **69**, 127-145.

W

- Watson, M.A., Geber, M.A. & Jones, C.S. (1995) Ontogenetic contingency and the expression of plant plasticity. *TREE*, **10**, 474-475.
- Watson, M.A., Hay, M.J.M. & Newton, P.C.D. (1997) Developmental phenology and the timing of determination of shoot bud fates: ways in which the developmental programs modulates fitness in clonal plants. In de Kroon, H. & Van Groenendael, J. (Eds), *The Ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden. Pp. 31-53.
- Wayne, P. & Bazzaz, F.A. (1993) Birch seedling responses to daily time courses of light in experimental forest gaps and shadehouses. *Ecology*, **74**, 1500-1515.
- Weber, J.A. & Nooden, L.D. (1974) Turion formation and germination in *Myriophyllum verticillatum*: Phenology and its interpretation. *Mich. Bot.*, **13**, 151-158.
- Weber, J. A. & Nooden, L. D. (1976) Environmental and hormonal control of turion formation in *Myriophyllum verticillatum*. *Plant Cell Physiol.*, **17**, 721-731.
- Webb, W.L., Newton, M. & Starr, D. (1974) Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: a mathematical model. *Oecologia*, **17**, 281-291.
- Webster, S.D. (1986) Two natural hybrids in *Ranunculus* subgenus *Batrachium* (DC.) A. Gray. *Watsonia*, **16**, 25-30.
- Webster, S. D. (1988) *Ranunculus penicillatus* (Dumort.) Bab. in Great Britain and Ireland. *Watsonia*, **17**, 1-22.
- Wehr, J.D. & Whitton, B.A. (1986) Ecological factors relating to morphological variation in the aquatic moss *Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) C. Jens. *J. Bryol.*, **14**, 269-280.
- Weiner, J. & Thomas, S. C. (1992) Competition and allometry in three species of annual plants. *Ecology*, **73**, 648-656.
- Werner, P. A., & Platt, W.J. (1976) Ecological relationships of co-occurring goldenrods *Solidago*: *Compositae*. *Am. Nat.*, **110**, 959-971.
- Westlake, D. F. (1973) Aquatic macrophytes in rivers. A review. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **20**, 31-40.

- Westlake, D.F. (1980) Primary production. In: Le Cren, E.D., Lowe-McConnell, R.H. (Eds). *The functioning of freshwater ecosystems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 141-246.
- Westlake, D.F. & Dawson, F.H. (1982) Thirty years of weed cutting on a chalk stream. In *Proceedings of the European Weed Research Society's 6th Symposium on Aquatic Weeds*. pp.132-140.
- Westlake, D.F. & Dawson, F.H. (1986) The management of *Ranunculus calcareus* by pre-emptive cutting in Southern England. In *Proceedings of the European Weed Research Society's 7th Symposium on Aquatic Weeds*. pp.395-400.
- Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199**, 213-227.
- Westoby, M., Warton, D. & Reich, P.B. (2000) The time value of leaf area. *Am. Nat.*, **155**, 649-656.
- Wetzel, R.G. (1983) *Limnology*. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- White, J. (1979). The Plant as a Metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **10**, 109-145.
- Wiegleb, G. & Brux, H. (1991) Comparison of life history characters of broad-leaved species of the genus *Potamogeton* L. I. General characterisation of morphology and reproductive strategies. *Aquat. Bot.*, **39**, 131-146.
- Wiegleb, G. & Herr, W. (1983) Taxonomie und Verbreitung von *Ranunculus* Subgenus *Batrachium* in niedersächsischen Fließgewässern unter besonderer Berücksichtigung des *Ranunculus penicillatus*-Komplexes. *Gött. Flor. Rundbr.*, **17**, 101-175.
- Wiegleb, G. & Herr, W. (1984) The occurrence of communities with *Ranunculus* sub-genus *Batrachium* ssp. in central Europe – a preliminary report. *Vegetatio*.
- Willby, N.J., Abernethy, V.J. & Demars, B.O.L. (2000) An attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilisation. *Freshwat. Biol.*, **43**, 43-74.
- Willby, N.J., Cranston, L.E. & Darby, E.J. (1998) Factors governing macrophyte status in Hampshire chalk streams: implications for catchment management. *J. Chart. Inst. Wat. Env. Manage.*, **12**, 179-187.
- Willby, N.J., Pulford, I.D. & Flowers, T.H. (2001a) Tissue nutrient signatures predict herbaceous-wetland community responses to nutrient availability. *New Phytol.*, **152**, 463-481.
- Willby, N.J., Pygott, J.R. & Eaton, J.W. (2001b) Inter-relationships between standing crop, biodiversity and trait attributes of hydrophytic vegetation in artificial waterways. *Freshwat. Biol.*, **46**, 883-902.

- Williams, D.G., Mack, R.N. & Black, R.A. (1995) Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity. *Ecology*, **76**, 1569-1580.
- Williams, K., Field, C.B. & Mooney, H.A. (1989) Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper*. *Am. Nat.*, **133**, 198-211.
- Wilson, S.D. & Keddy, P.A. (1985) The shoreline distribution of *Juncus pelocarpus* along a gradient of exposure to waves: an experimental study. *Aquat. Bot.*, **21**, 277-284.
- Wilson, S.D. & Keddy, P.A. (1986) Measuring diffuse competition along an environmental gradient: results from a shoreline plant community. *Am. Nat.*, **127**, 862-869.
- Winer, B. J. (1962) *Statistical Principles in Experimental Design*. McGraw-Hill, New York.
- Winn, A.A. (1996) The contributions of programmed developmental change and phenotypic plasticity to within-individual variation in leaf traits in *Dicerandra linearifolia*. *J. Evol. Biol.*, **9**, 737-752.
- Winn, A.A., & Gross, K. L. (1993) Latitudinal variation in seed weight and flower number in *Prunella vulgaris*. *Oecologia*, **93**, 55-62.
- Winn, A.A. & Evans, A.S. (1991) Variation among populations of *Prunella vulgaris* L. in plastic responses to light. *Func. Ecol.*, **5**, 562-571.
- Worley, A.C., Houle, D. & Barrett, S.C.H. (2003) Consequences of hierarchical allocation for the evolution of life-history traits, *Am. Nat.*, **161**, 153-167.
- Wright, J.F., Cameron, A.C., Hiley, P.D. & Berrie, A.D. (1982) Seasonal changes in the biomass on shaded and unshaded sections of the River Lambourn, England. *Freshwat. Biol.*, **12**, 271-283.
- Wright, J.F., Gunn, R.J.M., Winder, J.M., Wiggers, R., Vowles, K., Clarke, R.T. & Harris, I. (2002) A comparison of the macrophyte cover and macroinvertebrate fauna at three sites on the River Kennet in the mid 1970s and late 1990s. *Sci. Total Env.*, **282-283**, 121-142.
- Wright, R.M. & McDonnell, A.J. (1986) Macrophyte growth in shallow streams : biomass model. *J. Env. Eng.*, **112**, 967-982.
- Wulff, R.D. & Bazzaz, F.A. (1992) Effect of the parental nutrient regime on growth of the progeny in *Abutilon theophrasti* (Malvaceae). *Am. J. Bot.*, **79**, 1102-1107.

Z

- Zimmerman, R.C., Cabello-Pasini, A., Alberte, R.S. (1994) Modelling daily production of aquatic macrophytes from irradiance measurements: a comparative analysis. *Mar. Ecol. Progress Series*, **114**, 185-196.

Résumé

La phénoplasticité est un élément important du métabolisme, du développement et de l'évolution des plantes au sein de leur environnement. L'objectif de cette thèse a consisté à mieux comprendre sa signification écologique et son rôle dans la compétitivité des hydrophytes et en particulier de *Ranunculus peltatus*, espèce localement proliférante. Ses adaptations morphologiques et écophysiologicals ont été étudiées en fonction de stress en nutriments, en lumière et de perturbations par le biais d'études *in situ*, en laboratoire et le développement d'une approche de modélisation.

Nous avons montré que:

- *R. peltatus* adapte ses traits biologiques selon des gradients de stress et de perturbation. Ainsi, différents patrons d'allocation de ressources entre reproduction, maintenance et croissance, puis entre reproduction sexuée et asexuée, s'observent afin de maximiser sa compétitivité dans le milieu considéré.
- Une étude plus précise des facteurs environnementaux influant cette plasticité a montré que *R. peltatus* s'adapte rapidement à des variations d'ombrage et de profondeur d'eau par des modifications morphologiques classiques. Des adaptations essentiellement physiologiques sont mises en place face à la réduction de la quantité de nutriments. Vis-à-vis d'une perturbation (coupe), des ajustements plastiques s'observent au niveau des types de régénération. L'ensemble de ces expériences a permis de montrer que certains traits biologiques sont plus plastiques que d'autres chez *R. peltatus* et que l'intensité de la plasticité dépend fortement de sa phénologie.
- L'approche de modélisation a permis d'expliquer de manière mécanistique certains schémas adaptatifs écophysiologicals observés expérimentalement. Elle constitue également une première étape dans l'évaluation des coûts et bénéfices de chaque adaptation physiologique vis-à-vis d'un stress environnemental.

La plasticité adaptative accroît ainsi la compétitivité de *R. peltatus* et sa capacité à coloniser et à s'adapter à de nouveaux sites. L'intérêt compétitif de la plasticité est d'autant plus important qu'elle est liée à une combinaison de traits biologiques adaptée et que son amplitude et son dynamisme sont élevés.

Summary

Phenotypic plasticity is an important aspect of how plants develop, function and evolve in their environments. This thesis aimed at investigating the ecological significance of plasticity in hydrophytes and analysing its influence on plant competitiveness. We selected, as a study model, *Ranunculus peltatus* Schrank, well-known for its high plasticity. Its morphological and ecophysiological adaptations to nutrient or light stress and to disturbances were analysed through *in situ*, laboratory and semi-controlled experiments. The simulation of plant physiological plasticity was also undertaken with a modelling approach.

The following results were highlighted:

- *R. peltatus* adapted its biological traits according to stress and disturbance. Its resource allocation patterns to maintenance, growth and reproduction differed according to these gradients in order to optimise its competitiveness.
- A more precise analysis of the environmental factors inducing this plasticity underlined that *R. peltatus* rapidly adjusted its morphology in response to variations in shade and water depth following classical adaptive patterns. Adaptations developed in response to nutrient stress were essentially physiological and consisted mainly in the increase of nutrient uptake and nutrient-use efficiency in stressful conditions. With respect to disturbance, *R. peltatus* regeneration types were plastic. In contrast, the morphology of the regrowing plants did not differ according to the disturbance level. These experiments underlined that some biological traits were more plastic than others and that plasticity amplitude depended strongly on *R. peltatus* phenology.
- Mechanistic modelisation was used to simulate and improve the understanding of adaptive patterns highlighted experimentally. This approach constituted a first step in the evaluation of costs and benefits of a physiological adaptation in response to environmental stress.

Hence, adaptive plasticity favours *R. peltatus* competitiveness and its ability to colonise and adapt to new sites. A large number of hydrophytes possesses this capacity. Its competitive interests is therefore essentially dependent on the plant combination of traits and on the amplitude and dynamic of their plastic adjustments.
