



LES MACROPHYTES SUBMERGÉS DE LA BAIE DE VIDY — 21 JUILLET 2007

Roland KELLER

Le temps est un peu gris, le rendez-vous a été fixé à 10 heures du matin à la location des pédalos devant le restaurant «La Vaudaire». Nous nous retrouvons un petit groupe (six personnes en tout) et cette excursion n'a pas été tout à fait ordinaire par le fait que le nombre d'espèces rencontrées est très modeste, qu'on ne peut pas photographier ces plantes facilement et que leurs racines sont difficilement accessibles, voir inexistantes !

Situation

La baie de Vidy, située devant le parc Bourget (commune de Lausanne) et les Pierrettes (commune de St-Sulpice) s'étend sur environ deux kilomètres et reçoit en son milieu l'embouchure de la Chamberonne. La baie est située sur des hauts fonds, les eaux y sont passablement eutrophes à cause des dépôts de sédiments provenant de la rivière, sédiments qui ont formé un delta miniature. L'accumulation de nutriments dans la baie s'explique surtout par les très faibles vitesses des courants en cet endroit, ce qui favorise les dépôts de particules très fines de limon et d'argile et l'accumulation de nutriments provenant des déjections des cygnes, foulques et canards. La STEP, située à trois cent mètres à l'est de l'embouchure de la Chamberonne, qui envoie depuis quelques années ses eaux résiduelles 700 m au large et par 30 m de fond, ne peut plus être considérée comme directement responsable de l'eutrophisation de la baie.

Compte-rendu de l'excursion, espèces rencontrées

La partie botanique de l'excursion peut se résumer très brièvement: après la présentation d'un petit «topo», les six participants se sont embarqués à bord d'un dériveur (série 485) et de deux pédalos loués sur place. Ils ont certainement plus donné l'impression d'une sortie du genre «la croisière s'amuse» que d'une excursion traditionnelle du CVB avec loupe de poche et Nouveau Binz à la main. Afin de pallier cette situation, du matériel didactique a été fourni sous forme d'illustrations plastifiées des plantes observables. L'espèce rencontrée la plus fréquente a été *Potamogeton pectinatus* (avec *Myriophyllum spicatum*, c'est l'espèce existant le plus près des rives) puis, dans l'ordre d'abondance décroissant, viennent *P. perfoliatus*, *P. lucens* et *Myriophyllum spicatum*. *Elodea nuttallii* et *Ceratophyllum demersum* ont été récoltés à l'état de fragments par les pédalistes, ils proviennent très probablement du petit port du club d'aviron et du voisinage de petites digues. Ces deux dernières espèces se rencontrent surtout dans des bassins fermés où les courants sont quasiment nuls. Quant à *Myriophyllum spicatum*, il n'a pas été retrouvé sur pied pendant

l'excursion, mais il en existe quelques exemplaires imposants dans la baie de Vidy, à proximité de l'embouchure de la Chamberonne.

Terminologie

Le terme macrophyte, littéralement «grande plante» est tout relatif, car on prend comme point de comparaison les organismes photosynthétiques les plus communs vivant en eau libre, soit les algues filamenteuses, fixées sur les rochers, et les algues planctoniques. Les macrophytes conservent, surtout en épaisseur, des dimensions modestes comparées à celles des arbres. Toutefois *Potamogeton perfoliatus* peut atteindre une longueur de 6 m et chez les organismes marins fixés il existe des macroalgues (*Fucus* ?) de 50 m de long.

Les macrophytes comptent relativement peu d'espèces, ce sont en général des Monocotylédones (Potamots, Elodées, Najas), assez rarement des Dicotylédones (Myriophylles) ou des algues de la famille des Characées. Les macrophytes peuvent être submergés (toutes les espèces présentées dans cet article) ou à feuilles flottantes (exemples: Nymphaeaceae, *Trapa natans*, *Potamogeton natans*). Cette dernière catégorie ne sera pas abordée ici, car ses espèces évitent de croître dans des baies ouvertes aux vagues et aux courants.

Les macrophytes angiospermes sont souvent confondus avec les algues par le «grand public». On les appelait autrefois «favas» et rares sont les pêcheurs du Léman qui les connaissent encore sous ce nom (Jean-Louis Moret, comm. pers.).

L'environnement des macrophytes

A première vue le milieu aquatique offre tous les avantages pour la croissance végétale: il y a de la lumière, il n'y fait jamais trop froid, le gaz carbonique se dissout bien dans l'eau, les ions calcium et potassium sont immédiatement assimilables, etc. On peut se demander pourquoi il existe si peu d'espèces de macrophytes ? Il est donc utile de rappeler brièvement les caractéristiques de l'environnement aquatique d'eau douce.

Lumière

Le fait que le rayonnement lumineux devienne inefficace pour la photosynthèse en dessous de quelques mètres a entraîné, chez les plantes aquatiques, des caractères qu'on retrouve chez les plantes de sous-bois. Ainsi, de par l'absence de risque de dessiccation, la cuticule des feuilles est fine et l'atténuation du rayonnement lumineux fait que les chloroplastes sont relativement abondants (FAHN 1982). Sous l'eau il n'y a pas de lumière directe, mais que de la lumière diffuse, cette situation influence profondément la géométrie des surfaces photosynthétiques. L'orientation des surfaces n'a aucune importance puisque le rayonnement lumineux devient, à peu de choses près, isotrope sous l'eau. On comprend alors qu'il y ait perte de la dorsiventralité des organes, autrement dit, photosynthétiquement parlant, les feuilles n'ont ni dessus ni dessous (les feuilles submergées sont privées de stomates).

Gaz carbonique et oxygène

Bien que le gaz carbonique existe à une concentration 30 fois plus grande que celle de l'oxygène au voisinage de la surface d'une nappe d'eau, le gaz carbonique peut facilement manquer au dessous de quelques millimètres de tissus cellulaires (SCHMIDT-NIELSEN 1998). Ceci explique pourquoi une plantule de frêne ou d'érable, si vigoureuse dans une friche, a peu de chance de pousser sous l'eau. En fait la vie immergée exige des organes fins ou creux ce qui est parfaitement contradictoire avec l'état ligneux. Ceci pourrait être aussi valable pour la diffusion de l'oxygène nécessaire à la respiration des organes pendant la nuit.

On comprend donc pourquoi les plantes aquatiques possèdent un important parenchyme lacunaire (FAHN 1982), mais pas de parenchyme palissadique. En revanche, quand la feuille présente une face exposée à l'air, on y trouve du parenchyme palissadique, alors que de l'autre côté, sous la face en contact avec l'eau, on trouve du parenchyme lacunaire. De même, on trouvera des stomates fonctionnels sur la face en contact avec l'air.

Ions

Le système racinaire des macrophytes est principalement limité à la fonction d'ancrage. Il existe tout un débat à propos des capacités respectives des feuilles et des racines à absorber les ions de l'eau ou du substrat; on ne s'étendra pas plus sur ce sujet.

Gravitation et graines

Tous les macrophytes sont caractérisés par une multiplication végétative prépondérante (GRACE 1993), le recours aux graines pour la multiplication n'est pas du tout fréquent dans ce groupe.

De plus, sachant qu'au delà d'environ 10 mètres de profondeur l'intensité lumineuse vaut moins de 1% de celle arrivant à la surface, on en déduit qu'une graine germant au delà de cette profondeur n'a aucune chance de se développer.

On peut se demander s'il existe de «vraies» plantes annuelles chez les macrophytes, c'est-à-dire des plantes passant la mauvaise saison sous forme de graines (thérophytes). Constatons premièrement que de nombreux macrophytes immergés adoptent une stratégie de plante annuelle géophyte puisqu'ils «disparaissent» au-dessus des fonds, mais que leur pérennité est assurée, non plus par les graines, mais par des cormes (*Potamogeton pectinatus*), des turions, nommés aussi hibernacles (certains Potamots à feuilles larges) ou des rhizomes (*P. lucens*, *P. perfoliatus*, *Myriophyllum* spp.).

Les milieux aquatiques peuvent être plus ou moins «aquatiques», soit parce que la profondeur de l'eau n'est pas très importante, soit parce qu'ils s'assèchent de manière temporaire. Si l'on se tourne vers les plantes aquatiques flottantes comme la Jacinthe d'eau, *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae, Liliales), celle-ci a besoin de conditions spécifiques pour germer, soit dans un sol argileux riche en matière organique, sous une épaisseur d'eau inférieure à 3 cm et en présence d'une bonne luminosité (OBEID et TAG EL SEED 1976). Des conditions assez semblables doivent exister pour la Châtaigne d'eau, *Trapa natans* (Trapaceae, Myrtales) qui est encore une plante poussant dans de petits bassins fermés et est aussi un macrophyte flottant, non submergé. Finalement, l'hypothèse que la graine est un organe essentiellement adapté à la vie terrestre est appuyée par le fait que, chez les plantes aquatiques, le recours à la multiplication par les graines a souvent lieu dans des milieux soumis à des assèchements temporaires. Certaines espèces de *Ranunculus*, *Ruppia* et *Zanichellia* peuvent produire d'importants stocks de graines capables d'une bonne germination dès que le sol a été inondé (BONIS *et al.* 1995), ceci est probablement dû à la période d'assèchement qui a permis la levée de dormance de la graine et, peut-être, à l'augmentation passagère du rayonnement lumineux.

Pour faire un peu de fiction, on pourrait imaginer une plante dont les graines germeraient entre deux eaux, ce qui aboutirait à engendrer des plantules «pélagiques». La nature n'a semble-t-il pas encore produit de telles plantes ! Peut-être parce que la graine est un produit de l'évolution trop intimement liée à la proximité d'un substrat solide. Là où il n'y a rien de solide, comme dans la vase d'une mangrove, les palétuviers du genre *Rhizophora* produisent des plantules à partir de leurs fruits encore accrochés aux branches, la plantule finit par tomber et s'enfonce dans la vase comme une épée, puis s'enracine rapidement (BELL 1993).

Gravitation et bois

Les tissus cellulaires ayant une densité voisine de celle de l'eau, leur poids apparent ne peut exercer sur le fond qu'une force très faible. Cela peut paraître une banalité de le dire, mais un arbre se doit d'être large parce qu'il doit résister aux forces gravitationnelles. Etant donné que les masses ont peu d'importance à cause de la poussée d'Archimède, on comprend pourquoi les rapports surface/volume peuvent être maximisés, ce qui conduit à élaborer des organes allongés et étroits plutôt que courts et épais.

Le tronc des arbres est le siège de forces de compression (dues au poids) et de tension (dues à l'inclinaison). Ces forces sont justement les signaux déclencheurs de la formation du bois (FOURNIER *et al.* 1990). Bien entendu de tels processus n'ont aucune raison d'exister chez une plante vivante «en apesanteur» telle qu'un Potamogeton ou un Myriophyllum puisque le redressement peut se faire simplement sous l'action de la poussée d'Archimède sans impliquer les processus extrêmement spécialisés mis en place chez les arbres.

Gravitation et orientation des axes (gravitropisme)

Si la gravité n'a que très peu d'effets sur les tiges et les feuilles des macrophytes submergés (il n'existe apparemment pas de processus conduisant à l'établissement d'axes horizontaux, nommés aussi «plagiotropiques», comme par exemple chez les branches du sapin blanc), il en irait tout autrement pour les organes enfouis dans le substrat. Des observations à ce sujet seront présentées par la suite.

Conclusion

Il apparaît donc que l'adaptation la plus importante des macrophytes submergés soit la fabrication de tissus lacunaires permettant la flottaison et la diffusion rapide des gaz.

Les plantes vasculaires, en conquérant le milieu terrestre il y a près de 400 millions d'années, ont dû construire des faisceaux libéro-ligneux, élaborer des procédés efficaces de pompes des ions du sol, fabriquer un épiderme sophistiqué avec cuticule épaisse et stomates pour absorber le gaz carbonique tout en ne perdant pas trop d'eau, et produire des antioxydants capables de neutraliser les effets ionisants des UV. Retourner à la vie aquatique pour «devenir un *Myriophyllum*» à partir d'un ancêtre appartenant aux Myrtales, ordre composé presque entièrement d'espèces ligneuses, a dû impliquer de se débarrasser de structures encombrantes et probablement contre-performantes, alors on peut comprendre qu'il y ait eu si peu de candidats ...

Description des espèces, considérations taxonomiques

La classification suit celle adoptée par le Nouveau Binz (AESCHIMANN et BURDET 1994), sauf pour les Ceratophyllaceae.

Les Monocotylédones ont en général un développement stéréotypé, où les axes s'organisent selon un plan précis, parfois presque immuable. C'est spécialement le cas pour *Potamogeton pectinatus* (KELLER 1997).

La suite de cet article sera centrée sur les modalités de croissance et de ramification des espèces rencontrées, modalités qui concourent à exprimer autant de solutions originales en réponse à un même problème: «comment occuper un maximum d'espace avec un minimum de masse?»

Définitions (consulter par exemple BELL 1993)

Axe: tout type de tige ou rameau. L'axe principal est noté A1, les axes latéraux portés par A1 sont notés A2, etc.

Croissance intercalaire: élongation des entre-nœuds, typique chez de nombreuses Monocotylédones herbacées, due à l'allongement relativement tardif de cellules caulinaires. L'allongement se produit souvent encore après que les feuilles de la zone concernée se soient développées. Un exemple courant est donné par le chaume des Graminées.

Module: la plus grande unité répétitive d'une plante élaborée par un même méristème apical. Typiquement l'axe portant les cataphylles a, b, c, d, e et les feuilles qui suivent d'un potamot (voir Pl. 3, fig. E).

Ramification immédiate: élongation d'un rameau latéral, voire d'une racine, se produisant pendant la phase d'allongement de l'axe porteur.

Développement monopodial: développement conduisant à la formation d'un axe principal issu d'un même méristème apical, axe pouvant être ramifié ou non. Typiquement, le système dressé et chlorophyllien du Potamot pectiné (Pl. 3, fig. B).

Développement sympodial: développement conduisant à la formation d'un axe principal élaboré à partir de différents méristèmes apicaux. Typiquement, le rhizome d'un potamot.

Cataphylle: feuille de petite dimension, usuellement placée à la base d'un rameau latéral. Le terme «écaille» n'est pas employé ici, car il possède une trop forte connotation de rôle protecteur (comme pour les écailles des bourgeons de saules ou des bulbes de tulipes). D'autre part, «écaille» est un terme qui devrait être réservé au règne animal.

Préfeuille: les préfeuilles sont les premières feuilles formées par un rameau latéral. On distingue usuellement une seule préfeuille (notée α) chez les Monocotylédones et deux préfeuilles (α, β) chez les Dicotylédones, mais il existe des exceptions, par exemple chez *Elodea nuttallii* (Pl. 1, fig. E, F), Monocotylédone à deux préfeuilles.

Adossée: une préfeuille est adossée quand sa face abaxiale (face inférieure) est disposée entre le rameau latéral et l'axe principal (Pl. 3, fig. C). La présence d'une préfeuille abaxiale est un caractère typiquement monocotylédonien.

Ligule: saillie tissulaire à la jonction du limbe et de la gaine chez les Poaceae et les Potamogetonaceae (Pl. 3, fig. A).

Corme: rhizome relativement court, prenant la forme d'un petit bulbe (Pl. 2, fig. C).

Turion: extrémité de tige, relativement peu modifiée, persistant pendant la mauvaise saison.

Myriophyllum spicatum

(Halagaraceae, Halogarales, Dicotylédone)

L'espèce n'a pas été trouvée sur pied, seuls des fragments de tiges ont pu être récoltés. Les Myriophylles apprécient les situations abritées, des fonds vaseux à limoneux-sableux et une richesse en ions élevée. Leur forme globale est celle d'un arbuste très ramifié (il n'y a pas de rhizomes et la ramification des tiges est immédiate), leurs tiges se cassent facilement, ils produisent des racines adventives en abondance (obs. personnelles; NICHOLS et SHAW 1986) et se propagent par bouture de fragments de tiges (HEGI 1975). Les plantes sont en général abondamment couvertes d'épiphytes (algues, bactéries), ce qui les rend peu attractives aux botanistes habitués à la tenue correcte des herbes terrestres.

Ceratophyllum demersum

(Ceratophyllaceae, Ceratophyllales, Dicotylédone), fig. 1, 2 et 3

La position systématique de cette plante est encore quelque peu mystérieuse. On la place actuellement parmi les Angiospermes les plus primitives. Les *Ceratophyllum* ont traditionnellement été

placés dans les Nymphaeales, à proximité du genre *Cabomba* (Nymphaeaceae-Cabombaceae) avec lequel ils partagent des feuilles étroitement divisées. Toutefois l'éloignement des Ceratophyllaceae, la découverte de fragments fossilisés et l'étude de son ADN montrent qu'on aurait affaire au plus ancien genre existant des Angiospermes (LES *et al.* 1991), ces résultats justifient l'établissement d'un ordre à part, les Ceratophyllales, ordre monogénérique.

Les individus de l'espèce ne possèdent pas de racines (aussi absentes chez la plantule ?). Les longues tiges s'étalent à la surface de l'eau, mais leur base se positionne verticalement (Pl. 1, fig. A). La multiplication se fait par fragmentation des tiges. La ramification est relativement peu abondante (Pl. 1, fig. A). Les feuilles sont verticillées (caractère dicotylédonien) et plusieurs fois divisées en lanières étroites (Pl. 1, fig. B et C). Les rameaux latéraux apparaissent à l'aisselle d'une feuille, un bourgeon latéral montre un entre-nœud développé à sa base (Pl. 1, fig. B).

Les fragments récoltés proviennent probablement du petit bassin du club d'aviron, quelque cinq cent mètres plus loin, ou alors, éventuellement, du pied d'une des petites digues construites perpendiculairement au rivage et destinées à freiner la houle.

Elodea nuttallii

(Hydrocharitaceae, Hydrocharitales, Monocotylédone)

Les fragments récoltés ont vraisemblablement la même origine que ceux des *Ceratophyllum*. Les individus de l'espèce sont faiblement enracinés, leurs longues tiges gagnent la surface et se fragmentent facilement. La multiplication se fait par fragmentation des tiges. La ramification est relativement peu abondante, quelques rameaux et racines adventives apparaissent de çà en là le long de l'axe principal (Pl. 1, fig. D). Les feuilles sont verticillées et simples. La tige principale possède quelques longues racines adventives naissant au niveau d'un nœud et entre deux feuilles. Sur le rameau latéral (r.l.) qui apparaît à l'aisselle d'une feuille (Pl. 1 fig. E, F), les premier et deuxième entre-nœuds sont très réduits, de sorte que les deux premières feuilles α et β sont opposées. Le rameau latéral est tronqué car il a avorté, sa racine adventive (rac) est aussi restée très courte. Un détail important: la première préfeuille α_1 n'axile pas de bourgeon, c'est la deuxième préfeuille β qui le fait (elle axile b, le bourgeon qui se développe parfois en rameau), cette particularité se retrouve chez *Potamogeton*. On constate encore que les deux préfeuilles sont parfaitement opposées et situées dans un plan perpendiculaire à l'axe formé par la tige principale (A1) et le rameau latéral (Pl. 1 fig. F). Cette disposition est typique des Dicotylédones. *Elodea nuttallii* est donc une Monocotylédone à caractère dicotylédonien.

Potamogeton pectinatus

(Potamogetonaceae, Najadales, Monocotylédone)

P. pectinatus pousse un peu partout le long des rives, dans des eaux mésotrophes à eutrophes (LACHAVANNE 1985), pourvu qu'il y ait au moins 120 cm d'eau et que le fond ne soit pas constitué uniquement de galets ou d'une dalle rocheuse. Ce potamot possède des feuilles linéaires à longue gaine entourant la tige; une ligule (homologue à celle des Graminées) existe à la jonction de la gaine et du limbe (Pl. 3, fig. A). L'élongation de ses entre-nœuds se poursuit après que les feuilles aient terminé leur croissance. Il s'agit là du phénomène typique de croissance intercalaire propre à de nombreuses Monocotylédones. La fig. B de la Pl. 3 montre (en trait noir épais) les gaines a, b, c, ... h des feuilles successives et l'on remarque que les entre-nœuds continuent à s'allonger alors que les gaines (et les limbes les prolongeant) ont cessé de croître. Cette croissance intercalaire est très modulable selon le milieu: en eau peu profonde les entre-nœuds ont une croissance plus limitée, ce qui aboutit à une plante ramassée (de moins de 50 cm), alors qu'en eau profonde et dans de bonnes conditions la tige peut s'allonger jusqu'à mesurer plus de deux mètres (Pl. 2, fig. A et B).

Développement végétatif

Les premières feuilles d'une tige «aquatique» (pour ne pas dire «aérienne» !) sont nommées dans l'ordre de leur apparition: **PF** (la préfeuille α), **C** (cataphylle), **F** (feuille développée), les feuilles suivantes sont toutes développées.

Les premières feuilles d'un module de rhizome sont nommées **a** (cataphylle ou préfeuille α), **b** (cataphylle), **c** (cataphylle), **d** (grande cataphylle), les feuilles suivantes sont toutes développées.

Alors que la croissance en hauteur d'une tige «aquatique» se poursuit toujours avec le même méristème apical (croissance monopodiale), la croissance horizontale du rhizome ne se fait par le même méristème que sur les deux premiers entre-nœuds d'un module. En effet, dès la formation de la deuxième feuille (**b**), le relais est pris par le bourgeon axillaire de **b** (Pl. 3, fig. E). Le développement des rhizomes est donc sympodial et le module se prolonge par une tige dressée qui se développe monopodialement. Une particularité des rhizomes est que les 3^e feuilles de leurs modules, soit les cataphylles **c** (qui sont situées très près des cataphylles **b**) axilent en général un autre module perpendiculaire au premier (Pl. 3, fig. E). On a ainsi une ramification «en carré» réalisée sur des lignes se coupant à angle droit. (Pl. 2, fig. D).

Pour revenir à la ramification des tiges «aquatiques», rappelons que le rameau latéral apparaît à l'aisselle de la deuxième feuille (la cataphylle **C**) et que la première feuille (la préfeuille **PF**) est, conformément à la situation habituelle chez les Monocotylédones, adossée à la tige (Pl. 3, fig. C). En conséquence, le rameau latéral de 3^e ordre se trouve situé en dessous du rameau de 2^e ordre et s'il existe encore un rameau de 4^e ordre, celui-ci se trouvera en dessous du rameau de 3^e ordre, d'où le terme «ramification en éventail». Un détail: le rameau de 4^e ordre reste très court, il est dépassé par sa cataphylle axillante C_{A4} , curieusement plus longue que PF_{A3} et C_{A2} .

Les rhizomes de *P. pectinatus* forment très facilement des cormes, organes de réserves, et ceci même en début de saison. Un corne est une tige modifiée qui porte des cataphylles reconnaissables (**a**, **b** et **c**), les cormes successifs sont aussi disposés en sympodes: où chaque corne est un élément latéral naissant à partir d'une cataphylle **b** (Pl. 2, fig. C).

A remarquer qu'il existe un point commun entre la ramification des tiges et des rhizomes: les deux catégories d'axes n'émettent des rameaux latéraux qu'à partir de la deuxième cataphylle, la première (la préfeuille) ayant toujours une aisselle vide.

Un phénomène particulier s'observe sur les rhizomes dégagés du substrat: l'axe ondule de manière régulière (Pl. 2, fig. C), surtout juste avant de produire des cormes. On pourrait penser qu'un tel comportement est dû à l'effort mécanique qu'exerce la tige pour pénétrer dans le substrat, puis que les ondulations s'adoucirait suite à la phase de croissance intercalaire habituelle chez les Potamots. Sans en apporter la preuve ici, nous pensons qu'il s'agit plutôt d'une modalité du plagiotropisme (capacité pour un axe à pousser horizontalement), modalité par laquelle, selon un système de rétroaction, la tige pousse un peu vers le bas, puis se redresse suite à un signal, puis se courbe à nouveau vers le bas à la suite d'un autre signal, et ainsi de suite. Ce serait ainsi que le rhizome peut rester enfoui dans le substrat à une profondeur relativement constante tout en s'étendant horizontalement.

Floraison

Il existe chez cette espèce un marqueur morphologique signalant une floraison possible. Ce marqueur est matérialisé par une paire de feuilles subopposées. En dessus de ces deux feuilles l'axe produit généralement un épi de petites fleurs à 4 tépales (Pl. 3, fig. D). Un relais qui se terminera aussi en inflorescence (ri) apparaît souvent, et ceci toujours à l'aisselle de la feuille inférieure (F_i) de la paire. Le nombre d'entre-nœud produit entre la cataphylle **c** et la feuille basale de la paire subopposée est assez constant: 18.5, écart-type = 2.6 sur 25 individus choisis entre Vidy et

le Haut Lac (KELLER 1997). La floraison est aquatique (MUENSCHER 1936). Il est très surprenant de constater que les tiges de cette espèce fleurissent automatiquement après avoir produit une vingtaine d'entre-nœuds (la tige finit toujours par donner une paire de feuilles subopposées et, si la floraison n'a pas lieu, c'est parce que les conditions du milieu sont trop limitantes (par exemple dans un gazon dense sur un fond pollué et vaseux). Les cas de floraisons automatiques sont nombreux chez les Monocotylédones, mais c'est en général un petit nombre d'entre-nœuds qui est concerné (exactement quatre chez le bulbe d'*Hippeastrum* de culture, par exemple). Comment fait alors ce potamot pour compter jusqu'à 20 ?!

Fructification

P. pectinatus fructifie facilement, mais la germination de ses graines ne s'observe que rarement in situ. Le recours à la multiplication par voie sexuée est plutôt une alternative après un assèchement du bassin (VAN WIJK 1989).

Conclusion

Le Potamot pectiné possède une très vaste distribution et une grande amplitude écologique (VAN WIJK 1989), ce qui contraste avec son développement extrêmement stéréotypé. La plasticité de l'espèce est à mettre au compte de la variabilité de sa croissance intercalaire (contribuant à donner une plante trapue ou élancée) et à l'allocation de biomasse pour la production de cornes et/ou de fleurs. L'espèce s'est rapidement répandue le long des rives du Léman après la construction du barrage du Pont de la Machine à Genève, vers 1888 (FOREL 1901-1904).

Potamogeton perfoliatus, *Potamogeton lucens*

Potamogeton perfoliatus est l'espèce qui s'installe aux plus grandes profondeurs (entre 2 m 50 et 5 m). *P. perfoliatus* et *P. lucens* cohabitent très souvent, ils poussent toujours sur des fonds plutôt sableux (KELLER 1999) alors que *P. pectinatus* tolère la présence de cailloux. Il peut sembler inconcevable que des potamots puissent se trouver «au sec», mais il ne faut pas oublier qu'avant que le Léman ne soit maîtrisé par le barrage du Pont de la Machine, il lui arrivait de s'abaisser à plus de 2 m de son niveau moyen (FOREL 1901-1904). *P. perfoliatus* est moins tolérante au stress que *P. pectinatus* et ce dernier encore moins tolérant que *P. lucens* (leurs tiges se cassent facilement). Dans des situations exposées, *P. pectinatus* peut allouer plus de biomasse à ses parties souterraines plutôt qu'à ses tiges et ses feuilles, en d'autres termes, l'espèce peut adopter une stratégie de croissance «compétitive» ou «tolérante au stress» selon le milieu (KAUTSKY 1988). Le fait que *P. perfoliatus* et *P. lucens* ne produisent que de petites racines adventives et point de cornes rend l'allocation de leur biomasse nettement moins modulable que chez *P. pectinatus*.

Ces deux espèces sont à feuilles larges et ligulées (Pl. 2, fig. G), contrairement à *P. pectinatus*, les feuilles sont réduites à leur limbe et ne possèdent pas de gaine. Les rhizomes de ces deux espèces se ramifient de la même manière que *P. pectinatus*, mais ils ne produisent pas de cornes. La ramification des rhizomes se réalise «en ligne» pour *P. perfoliatus* et «en carré» pour *P. lucens* (comme chez *P. pectinatus*). Les tiges «aquatiques» sont beaucoup moins ramifiées (Pl. 2, fig. D, E, F), seuls des relais inflorescentiels apparaissent aux aisselles des feuilles inférieures des paires de feuilles subopposées. Le nombre d'entre-nœuds entre la base de la tige et la paire de feuilles subopposées est plus élevé et beaucoup plus variable que chez *P. pectinatus*. L'hibernation des rhizomes se fait par enfouissement de l'apex et ce phénomène est très marqué chez *P. lucens*: vers la fin août, la tige souterraine plonge brusquement dans le substrat. Le dégagement manuel des rhizomes, à environ 3 m de profondeur dans la baie de Moratel (Cully) a permis d'observer une tige poussant verticalement, du haut vers le bas, sur une dizaine de cm après une courbure très prononcée de la base de l'entre-nœud. Il serait intéressant d'examiner plus en détail les modalités

d'enfouissement de *P. lucens* et *P. perfoliatus*, mais cela nécessiterait de travailler avec un équipement de plongée. Une hypothèse séduisante est que le système de rétroaction, évoqué plus haut pour expliquer les ondulations du rhizome de *P. pectinatus*, se mettrait à diverger suite à la perte du signal induisant le redressement. Le rhizome se comporterait alors comme une «vulgaire racine» dont la fonction première est de pousser vers le bas.

Conclusions sur les formes de croissance

On distingue deux groupes: le premier dont la multiplication se réalise surtout par fragmentation des tiges (*Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Elodea*), le deuxième groupe (*Potamogeton*) se caractérise par une multiplication provenant de la ramification des rhizomes

Une caractéristique commune aux espèces des deux groupes, et qui apparaît comme fondamentalement liée à la constance du milieu pendant la période estivale, est la capacité de ramification immédiate, donc sans périodes de repos. Cette ramification concerne tous les types d'axes, elle est peu abondante chez *Ceratophyllum-Elodea* (Pl. 1, fig. A, D, E) et poussée à son degré maximal chez *P. pectinatus* (Pl. 3, fig. B, C).

Macrophytes et épiphytes

Les macrophytes rencontrées dans le Léman sont recouvertes à des degrés divers par des épiphytes (algues, etc.) qui leur donnent une allure plutôt négligée ! Certaines espèces sont particulièrement colonisées: *Myriophyllum spicatum* et *Potamogeton pectinatus*, par exemple et d'autres très peu, comme *Elodea nuttalli* et *Ceratophyllum demersum*, espèces qui poussent pourtant dans des bassins fermés, donc susceptibles d'être particulièrement eutrophisés.

Les organismes épiphytes sont broutés par de petits mollusques qui sont mangés par des poissons molluscivores qui sont à leur tour capturés par des piscivores. Augmenter les poissons piscivores entraîne donc une augmentation des mollusques, ce qui rend les macrophytes relativement vierges d'épiphytes (BRONMARK et VERMAAT 1995). Ces auteurs insistent sur le fait qu'il faut que le milieu comporte des poissons piscivores pour que les effets en cascade aient une conséquence sur les épiphytes. Mais ceci n'explique pas encore pourquoi les plantes d'*Elodea nuttalli* qui poussent dans le bassin de la SAGRAVE à Ouchy brillent comme des sous neufs ...

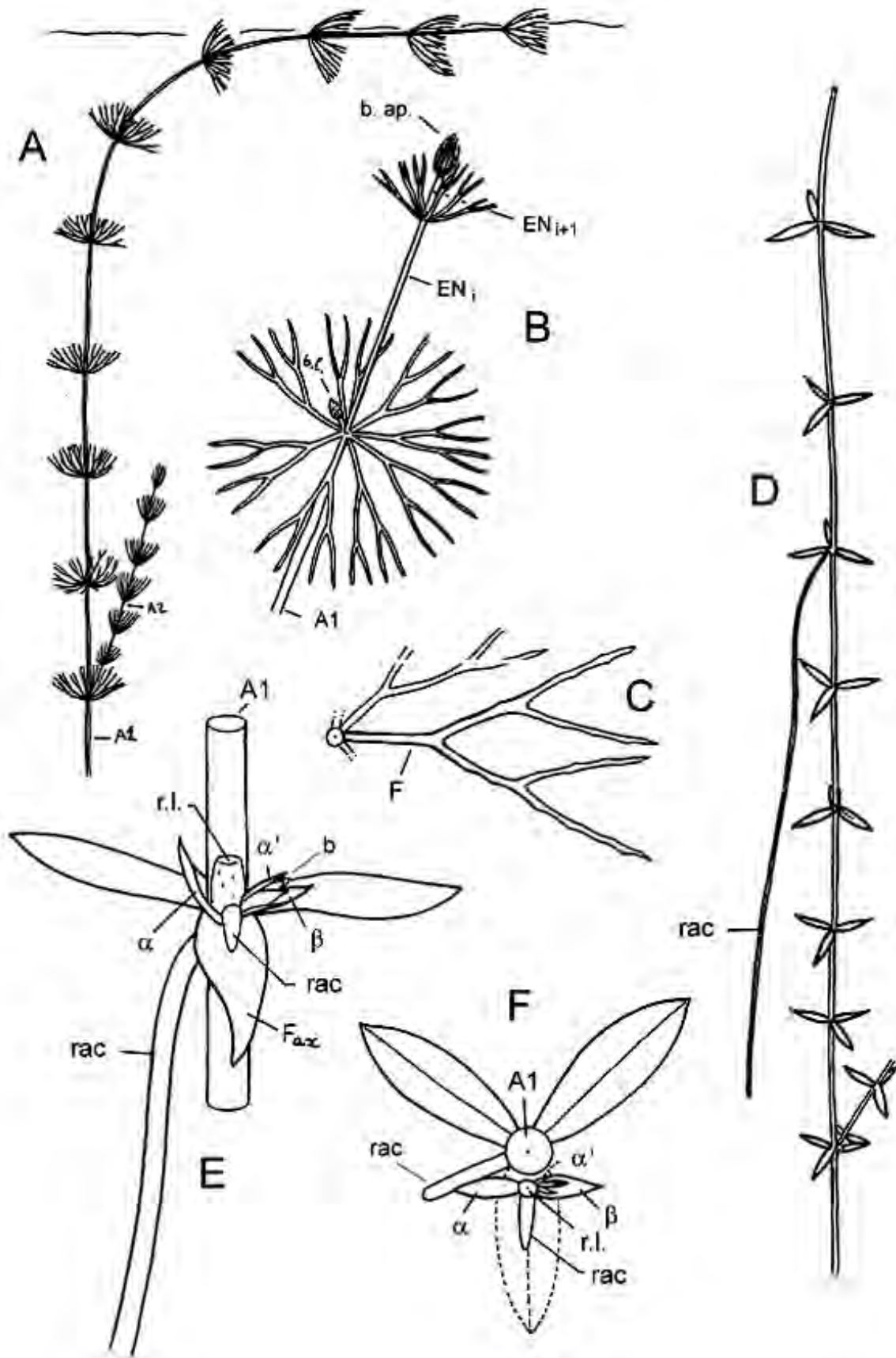


Planche 1

A, B, C. *Ceratophyllum demersum*. **D, E, F.** *Elodea nuttallii*. A1: axe principal; F: feuille composée; $EN_{i/i+1}$ entre-nœuds d'ordre $i / i+1$; b.l.: bourgeon latéral; b.ap.: bourgeon apical; rac: racine adventive; α , β : préfeuilles; α' : pré-feuille du bourgeon b.

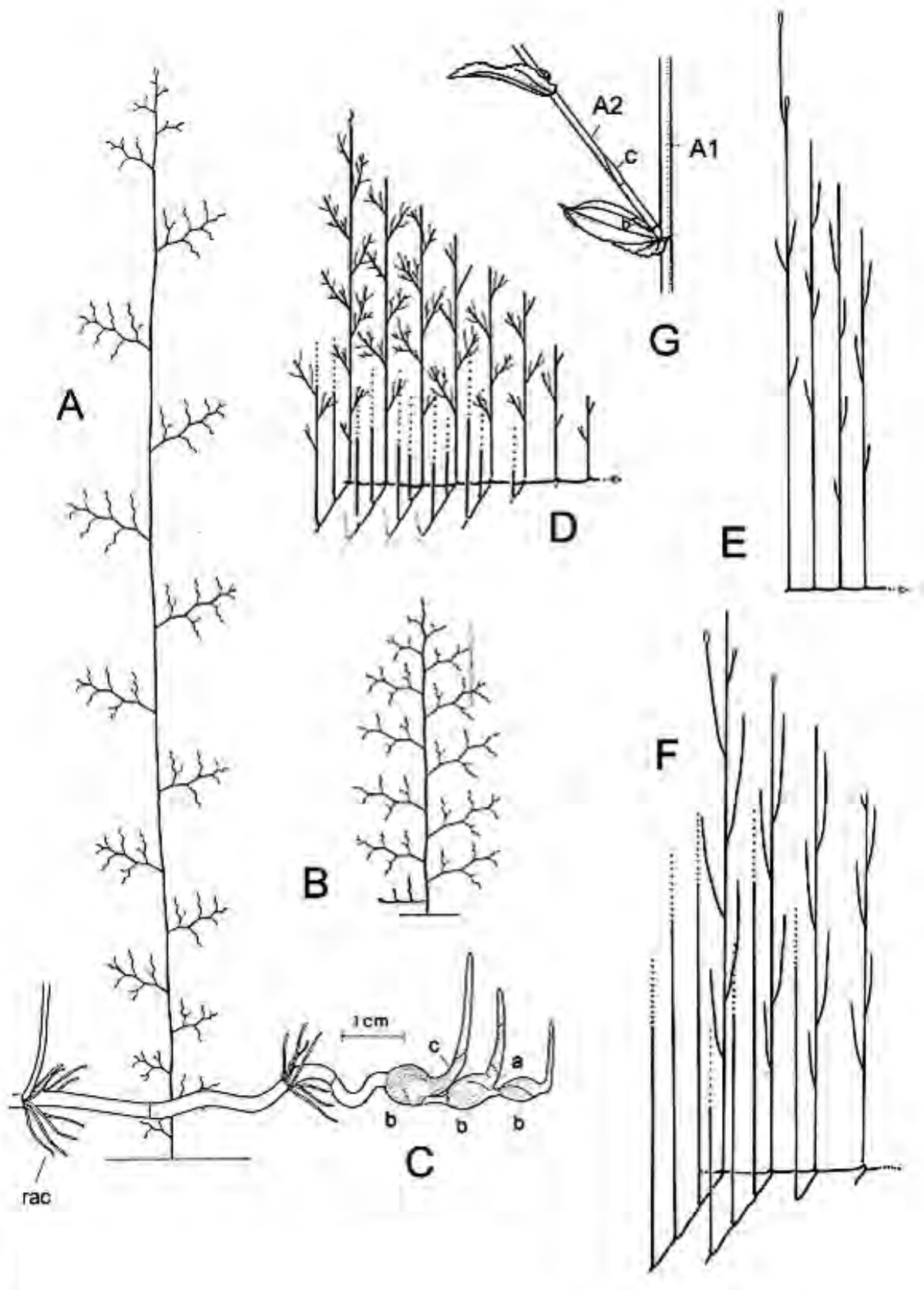
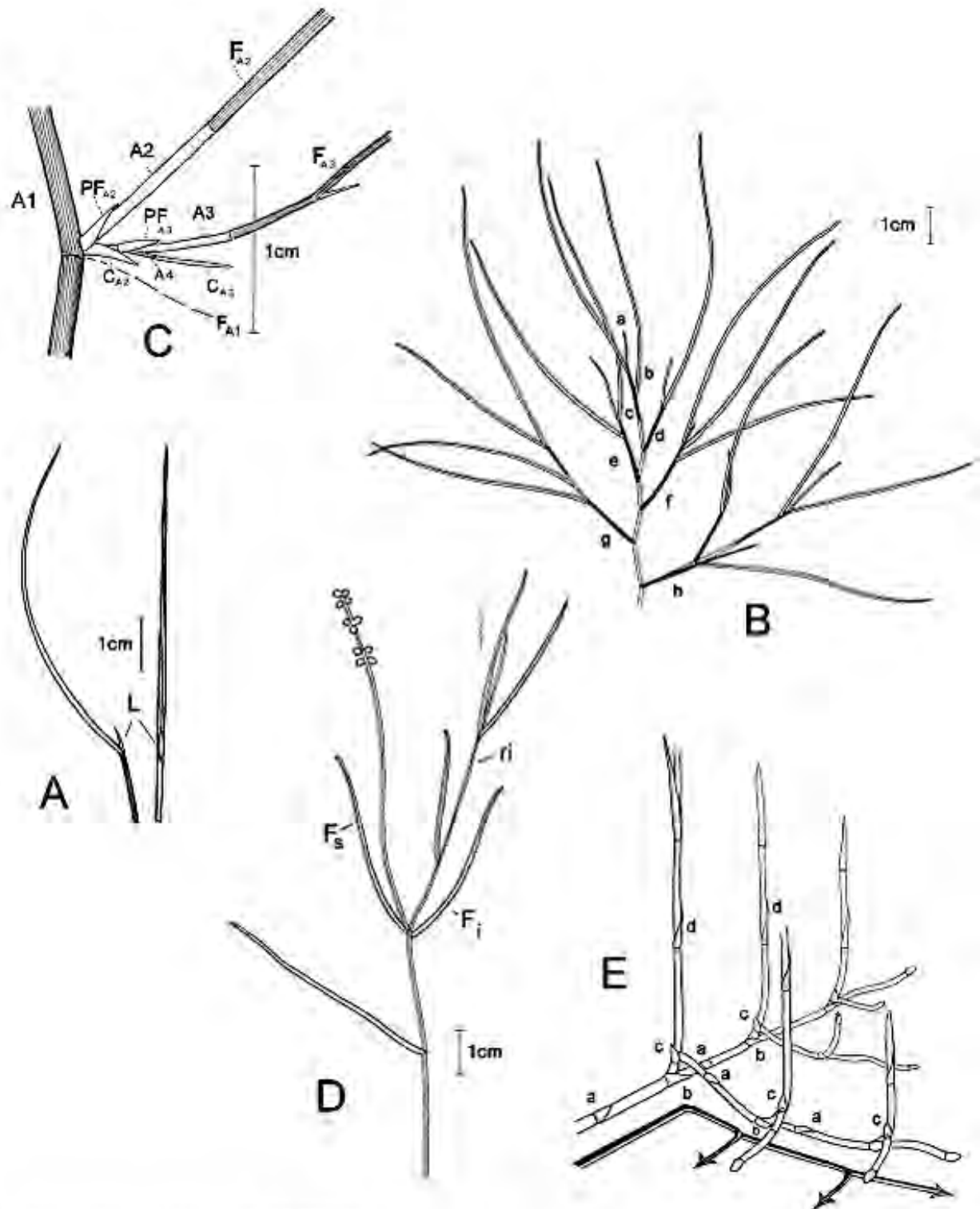


Planche 2

A, B. formes élancée et ramassée de *P. pectinatus*. **C.** rhizome avec cornes de *P. pectinatus*; a: préfeuille; b: cataphylle enveloppant le corne; c: cataphylles entourant la prolongation de l'axe du corne. **D.** *P. pectinatus*. **E.** *P. perfoliatus*. **F.** *P. lucens*. **G.** *P. perfoliatus*; A1: axe principal; A2: axe latéral, c: cataphylle; b: bourgeon naissant à l'aiselle d'une cataphylle non représentée, la préfeuille de A2, situé tout à la base de A2. [Fig. A, B, C © Publications Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle. KELLER R. 1997. *Adansonia sér.* 3, 19: 117-134]



© Publications Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle
 KELLER R. 1997, *Adansonia*, sér. 3, 19: 117-134.

Planche 3

Potamogeton pectinatus. **A.** L: ligule. **B.** a, b, c, d, e, f, g, h: gaines des feuilles se succédant sur la tige. **C.** PF: pré-feuille; C: cataphylle; F_{A1} : limbe de la feuille axillant A1 ; F_{A2} , F_{A3} gaines des feuilles axillant A2, A3; CA2, cataphylle portée par A2. **D.** F_i : feuille inférieure de la paire; F_s : feuille supérieure; ri: relais axillé par F_i . **E.** a, b, c, d, e: cataphylles; relais de 1^{er} ordre apparaissant aux aisselles des b, relais de 2^{ème} ordre apparaissant aux aisselles de c. [© Publications Scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle. KELLER R. 1997. *Adansonia* sér. 3, 19: 117-134]

Bibliographie

- AESCHIMANN D. et BURDET H., 1994. Flore de la Suisse «le Nouveau Binz». Ed du Griffon, Neuchâtel, 603 p.
- BELL A., 1993. Les plantes à fleurs – Guide morphologique illustré. Masson, Paris. 341 p.
- BONIS A., LEPART J. et GRILLAS P., 1995. Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos* 7: 81-92.
- BRÖNMARK C. et VERMAAT J.E., 1995. Complex Fish-Snail-Epiphyton interactions and their effects on submerged freshwater macrophytes, pp. 47-68. In *Ecol. Studies* 131, Erik Jeppesen et al. Eds. Springer, Berlin.
- CLAIR B. et FOURNIER M., 2002. Etude des stratégies de croissance et d'interception de la lumière mises en place par certaines espèces de la forêt tropicale. INRA, ENGREF, CIRAD.
- FAHN A., 1982. Plant Anatomy. 3rd ed. Pergamon Press, Oxford. 544 pp.
- FOREL F.-A., 1901-1904. Le Léman, monographie limnologique. Tome 3. F. Rouge et Cie, Lausanne.
- FOURNIER M., LANGBOUR P. et GUITARD D., 1990. Mécanique de l'arbre sur pied: les relevés dendrométriques classiques pour quantifier les efforts gravitationnels supportés par un tronc - leurs limites. *Annales des sciences forestières* 47: 565-577.
- GRACE J.B., 1993. The adaptative significance of clonal reproduction in Angiosperms: An aquatic perspective. *Aquat. Bot.* 44: 159-180.
- HEGI G., 1975. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Vol 5 (2). Berlin & Hamburg, Paul Parey.
- KAUTSKY L., 1988. Life strategies of aquatic soft bottom macrophytes. *Oikos* 53: 126-135.
- KELLER R., 1997. Les divers modes de ramification de *Potamogeton pectinatus* L. (Potamogetonaceae) dans le Léman. *Adansonia, sér. 3, 19*: 117-134.
- KELLER R., 1999. *Potamogeton pectinatus* L., une plante envahissante. *Actes du Colloque 100 ans après Forel*. Musée du Léman, Nyon.
- LACHAVANNE J.-B., 1985. The influence of accelerated eutrophication on the macrophytes of Swiss lakes: abundance and distribution. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 2950-2955.
- LES D.H., GARVIN D.K. et WIMPEE C.F., 1991. Molecular evolutionary history of ancient aquatic angiosperms. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 88: 10119-10123.
- MUENSCHER W., 1936. The germination of seeds of Potamogeton. *Ann. Bot.* 5: 805-821.C.
- NICHOLS S.A. et SHAW B.H., 1986. Ecological life histories of the three aquatic nuisance plants, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus* and *Elodea canadensis*. *Hydrobiologia* 131: 3-21.
- OBEID M. et TAG EL SEED M., 1976. Factors affecting dormancy and germination of seeds of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms from the Nile. *Weed Research* 16 (2): 71-80.
- SCHMIDT-NIELSEN K., 1998. Physiologie animale. Dunod, Paris. 612 pp.
- VAN WIJK D., 1989. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions. *Aquat Bot.* 31: 211-258.

