



**UNIVERSITÉ
DE LORRAINE**

**BIBLIOTHÈQUES
UNIVERSITAIRES**

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 bibliothèque : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr
(Cette adresse ne permet pas de contacter les auteurs)

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>

THÈSE

présentée et soutenue publiquement pour l'obtention du titre de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE LORRAINE

Mention : ÉCOTOXICOLOGIE, BIODIVERSITÉ, ÉCOSYSTÈMES

Par Hélène GROFFIER

Sous la direction de Mme Elisabeth M. Gross & M. Simon Devin

Une espèce aquatique exotique envahissante
préoccupante dans les voies navigables :
aspects de gestion, prévention et valorisation du
myriophylle hétérophylle

2 décembre 2024

Directeurs de thèse :

- Mme Elisabeth M. Gross, Professeur, UMR 7360 LIEC, Université de Lorraine
- M. Simon Devin, Professeur, UMR 7360 LIEC, Université de Lorraine

Présidente de jury :

- Mme Sara Puijalon, Directrice de recherche HDR, UMR CNRS 5023 LEHNA,
Université Claude Bernard Lyon I

Rapporteurs :

- Mme Maria Teresa Ferreira, Professeur, Université de Lisbonne (Portugal)
- Mme Sara Puijalon, Directrice de recherche HDR, UMR CNRS 5023 LEHNA,
Université Claude Bernard Lyon I

Examineurs :

- M. Christian Chauvin, Ingénieur de recherche, INRAE Nouvelle-Aquitaine Bordeaux
- M. Michael Danger, Professeur, UMR 7360 LIEC, Université de Lorraine

Membres invités :

- Mme Isabelle COMBROUX, Professeur, UMR 7362 LIVE, Université de Strasbourg
- M. Alain DUTARTRE, consultant pour le Centre de Ressources
Espèces Exotiques Envahissantes



SiReNa



Remerciements

Je tiens à remercier

Mes encadrants,

Elisabeth Gross et Simon Devin, pour leur accueil, leur soutien et toute l'aide apportée

Les membres de mon CSI

Isabelle Combroux, Guillaume Fried, pour tous leurs conseils

Les membres du jury

Teresa Ferreira, Sara Puijalon, Christian Chauvin, Michael Danger, d'avoir bien voulu évaluer ce travail

Au LIEC

Les « permanents »

Amandine Zahm, Christophe Gautier pour toute leur aide (et patience) sur le terrain
Sylvie Magginpinto, pour son efficacité redoutable au labo

Jean-François Poinssaint, Etienne Morhain pour leurs réalisations fort pratiques

Valérie Goncalves, Hervé Marmier, Maximilien Beuret, Clément Bojic, Marie Zaffino, Bénédicte Sohm, Claire Caillard

Manuel Pelletier, Vincent Dutreuil, Pascal Poupin, Florence Maunoury-Danger, pour les analyses, les conseils, ma formation
Catherine Pierson, Catherine Drui, Christine Aussenac, pour le démêlage administratif

Les doctorants, post-docs et stagiaires

Sarah, Vinita, Rafaël, JB, Elsa, Nicolas D, Ludovic, Samantha, Clara, Manon, Lorenzo, Jérémy, Aliénor, Nicolas L, Philippe, Thibault, Vincent, ..., pour les

techniques de survie et la survie tout court
David, Amine, Théo, pour avoir supporté le froid sur le terrain ou passé
« quelques » heures derrière une paillasse

Ailleurs qu'au LIEC

Les chercheurs Alain Dutartre, Johan van Valkenburg, Andreas Hussner, Eric Tabacchi

A VNF

Aude Martin, Cécile Pestelard, pour avoir initié et suivi de près cette thèse

Claire Mangeant, Erine Devaux pour les réponses à mes multiples questions

Emmanuel Jungmann, Bernard Mulot pour tous leurs précieux enseignements sur les canaux,

Thierry Matuchet, Philippe Brunier-Coulin, Jérôme Rose, Sylviane Ludwig, Yves Bacher, Nicolas Buzzi, Martin Manigold, Jamal Roudani et les agents des différentes UTI rencontrés au bord de l'eau, pour le partage de leurs connaissances et leur aide dans la bonne humeur

Au Conseil Départemental de la Somme

Gautier Desenclos, Clément Carpentier, Stéphane Woznica, Frank Berton, pour leur aide, leur réactivité, leur accueil et toutes les informations fournies

Les financeurs

Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Voies Navigables de France, Conseil Départemental de la Somme, Zone-Atelier Moselle

Mes proches pour leur aide et leur soutien (absolument) essentiels

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES FIGURES.....	8
TABLE DES TABLEAUX	11

CHAPITRE 1

Proliférations végétales et milieux artificiels : état des connaissances et modèle d'étude	13
1.1 Les facteurs influençant les proliférations végétales dans les milieux aquatiques continentaux ...	15
1.1.1 Rôle et distribution des macrophytes dans les écosystèmes d'eau douce	15
1.1.2 Les proliférations végétales.....	20
1.2 Le cas des espèces exotiques envahissantes	24
1.2.1 Définitions et processus d'invasion	24
1.2.2 Sensibilité des milieux aquatiques	32
1.2.3 Activités anthropiques et espèces exotiques envahissantes.....	33
1.3 Gestion des proliférations végétales	34
1.3.1 Cadre légal.....	34
1.3.2 Méthodes physiques	36
1.3.3 Contrôle chimique.....	38
1.3.4 Contrôle biologique	39
1.3.5 Prévention.....	40
1.3.6 Approche globalisée	41
1.3.7 Valorisation de la biomasse.....	43
1.4 Milieux artificiels, proliférations végétales et gestion : le cas des voies navigables.....	44
1.4.1 Caractéristiques des voies navigables.....	44
1.4.2 Canaux et biodiversité : antinomie ?	45
1.4.3 Avenir de la voie d'eau et proliférations végétales	47
1.5 <i>Myriophyllum heterophyllum</i>, EEE superstar des voies navigables françaises	48
1.5.1 Taxonomie et position phylogénétique	48
1.5.2 Autoécologie et synécologie	49
1.5.3 Historique d'introduction et répartition actuelle	52
1.5.4 Conséquences de l'invasion.....	53
1.6 Objectifs de la thèse	56

CHAPITRE 2

Définition de la niche écologique de <i>Myriophyllum heterophyllum</i>	59
2.1 Introduction	61
2.2 Matériel et méthodes	62
2.2.1 Choix des sites d'échantillonnage	62
2.2.2 Collecte des échantillons	63
2.2.3 Analyse des échantillons d'eau	63
2.2.4 Analyse des échantillons de sédiment	64
2.2.5 Analyse des plantes	64

2.2.6	Analyse des données	65
2.3	Résultats	67
2.3.1	Conditions environnementales des sites envahis par <i>M. heterophyllum</i>	67
2.3.2	Variation interannuelles des plantes et des facteurs environnementaux.....	72
2.3.3	Cycle de croissance de la plante et interactions plantes – milieux	85
2.4	Discussion.....	91
2.5	Conclusion.....	96

CHAPITRE 3

	Analyse des effets de la gestion sur <i>Myriophyllum heterophyllum</i>	99
3.1	Introduction	99
3.2	Effet d'un stress sur la densité de plantes – cas de la coloration de l'eau	101
3.2.1	Introduction	101
3.2.2	Matériel et Méthodes	103
3.2.3	Résultats.....	106
3.2.4	Discussion	110
3.2.5	Conclusion	114
3.3	Etudes de cas.....	115
3.3.1	Faucardage	115
3.3.2	Utilisation des « bateaux-râteaux ».....	118
3.3.3	Début d'invasion et arrachage manuel	119
3.4	Mise en œuvre d'un protocole de gestion	120
3.4.1	Etude de la faisabilité	120
3.4.2	Suivi des effets de la gestion	121
3.4.3	Retour d'expérience	123
3.5	Conclusion	123

CHAPITRE 4

	Réponse de <i>Myriophyllum heterophyllum</i> à différents stress.....	127
4.1	Introduction	129
4.2	Alkalinity and nitrogen: drivers of <i>Myriophyllum heterophyllum</i> invasion success?.....	130
4.2.1	Introduction	132
4.2.2	Material and Methods.....	136
4.2.3	Results	150
4.2.4	Discussion	153
4.2.5	Conclusion	154
4.2.6	Supplementary data	
4.3	Impact of dye treatment as management strategy on available light may favour a highly invasive alien aquatic plant	158
4.4	Effet de l'herbivorie sur <i>Myriophyllum heterophyllum</i>	182

4.4.1	Introduction	183
4.4.2	Etude préliminaire sur l'appétence de macroinvertébrés pour <i>Myriophyllum heterophyllum</i>	184
4.4.3	Matériel et méthodes	185
4.4.4	Résultats.....	190
4.4.5	Discussion	192
4.5	Quelles indications pour la gestion ?	
CHAPITRE 5		
	Plantes envahissantes, milieux artificiels et services écosystémiques.....	195
5.1	Les services écosystémiques, au-delà du phénomène de mode.....	197
5.1.1	Les « Services Ecosystémiques », juste mesure ou greenwashing ?	197
5.1.2	Services écosystémiques des milieux aquatiques continentaux	204
5.1.3	Evaluer l'impact des invasions biologiques sur les services écosystémiques.....	206
5.1.4	Hypothèses de travail	208
5.2	Cartographie des services écosystémiques concernés par la plante	209
5.2.1	Services support.....	209
5.2.2	Services de régulation.....	213
5.2.3	Services d'approvisionnement.....	214
5.2.4	Services culturels	214
5.3	Conclusion	216
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES		
6.1	Bilan.....	221
6.2	Perspectives.....	226
BIBLIOGRAPHIE.....		230
ANNEXES		
	Annexe A – Evolution de la présence de <i>M. heterophyllum</i> (2017-2024).....	251
	Annexe B – Sites d'échantillonnage - suivi scientifique de <i>Myriophyllum heterophyllum</i>	252
	Annexe C – Chimie des eaux et sédiments des différents canaux échantillonnés.....	255
	Annexe D – Configuration des sites concernés par la gestion par épandage de colorant	258
	Annexe E – Synthèse des données écotoxicologiques relatives aux colorants alimentaires employés dans les expérimentations de gestion	259
	Annexe F – Données supplémentaires – Effets de l'herbivorie	260
	Annexe G – Biodiversité des macrophytes sur les sites échantillonnés	261
	Annexe H – Flyer reconnaissance des EEE à destination des plaisanciers	262
RÉSUMÉ / ABSTRACT.....		264

TABLE DES FIGURES

CHAPITRE 1

1.1. L'organisation de certains macrophytes.	14
1.2. Changement de dominance des producteurs primaires selon le degré d'eutrophisation.	21
1.3. Aperçu de la modification des assemblages des communautés macrophytiques avec l'eutrophisation des milieux	22
1.4. Dynamique d'invasion et efficacité de gestion selon les étapes de l'invasion.	28
1.5. Les 5 types d'hypothèses émises pour expliquer le succès des invasions biologiques.....	30
1.6. Les 6 principales pressions pesant sur les milieux aquatiques d'eau douce	32
1.7. Méthode de contrôle physique de <i>M. heterophyllum</i> en France.....	37
1.8. Options de gestion selon la densité de macrophytes exotiques présents	42
1.9. Profil en travers type d'un canal de gabarit Freycinet	46
1.10. <i>M. heterophyllum</i>	49
1.11. Détail des tétramères de <i>M. heterophyllum</i>	50
1.12. Tapis immergé de <i>M. heterophyllum</i>	51
1.13. Canal de Bourgogne	54
1.14. Coloration du port de Saint-Jean-de-Losne (21)	55

CHAPITRE 2

2.1. Minéralisation des eaux de surface et des eaux interstitielles, comparaison par canal.....	67
2.2. Comparaison des différents paramètres des eaux de surface entre les canaux étudiés et les données de la littérature pour les milieux où <i>M. heterophyllum</i> est présent	69
2.3. Variabilité de l'azote (N) et du phosphore (P) présents dans les eaux de surface (ES), eaux interstitielles (EI) et les sédiments par canal pour l'ensemble des données disponibles (2019-2023) ...	72
2.4. ACP réalisée avec les différents traits mesurés pour les plantes échantillonnées durant les étés 2022 et 2023	77
2.5. Représentation graphique de différents traits physiologiques de <i>M. heterophyllum</i> mesurés dans les canaux échantillonnés pendant les étés 2022 et 2023	80
2.6. Variation interannuelle des traits des plantes par canal	82
2.7. Variabilité interannuelle des contenus en carbone (C), azote (N) et phosphore (P) des plantes et ratios stoechiométriques associés par canal	84
2.9. Variabilité des données météorologiques pour 2022 et 2023 : hauteurs mensuelles de précipitations et durées mensuelles d'ensoleillement	84
2.8. Exemple de variabilité des traits physiologiques de <i>M. heterophyllum</i> au sein de chaque canal.....	85
2.10. ACP réalisée avec les différents traits mesurés pour les plantes échantillonnées sites SJL en 2022 et 2023	86
2.11. Variation saisonnière des traits morphologiques et physiologiques des plantes échantillonnées sur les sites SJL pour 2022 et 2023.....	87
2.12. Variations saisonnières des contenus en carbone (C), azote (N) et phosphore (P) des plantes et ratios stoechiométriques associés pour les sites SJL pour 2022 et 2023.....	88

2.13. Relations entre teneurs en azote (N) et en phosphore (P) des plantes échantillonnées sur l'ensemble des données disponibles entre 2019 et 2023	90
--	----

CHAPITRE 3

3.1. Localisation des sites de prélèvement (SOM8, SOM9, SOM10 et SOM11) et des diffuseurs de colorant pour 2022 et 2023.	104
3.2. Evolution de la biomasse de <i>M. heterophyllum</i> pour les sites concernés par l'épandage de colorant avant, pendant et après les épandages pour 2022 et 2023	106
3.3. Variation par site des teneurs en chlorophylle b (chl b) et caroténoïdes (car) et des plantes échantillonnées sur la période d'expérimentation par coloration de l'eau	107
3.4. Spectres normalisés d'absorbance du colorant utilisé dans l'expérimentation à la concentration théorique et des pigments des plantes avant, pendant et après les phases d'épandage du colorant pour 2022 et 2023	109
3.5. Transmittance (fraction du flux lumineux incident qui est transmise), à une profondeur d'un mètre, des eaux colorées pour les sites concernés par les expérimentations	110
3.6. Effort de gestion calculé en nombre d'heures de faucardage ou arrachage pour 100 m de bief pour une portion du Canal entre Champagne et Bourgogne (biefs 46 à 51 versant Marne)	116
3.7. Détail de l'alimentation du Canal entre Champagne et Bourgogne	117
3.8. Moyennes et écart-types des biomasses mesurées à l'été 2022 sur le bief de contrôle et le bief traité par la méthode « Harkboot »	119
3.9. Premières étapes de mise en place d'un protocole de gestion.	125
3.10. Etapes de réalisation d'un protocole de gestion avec suivi des actions.	126

CHAPITRE 4

4.1. Alkalinity and pH measures after each week during the experiment	137
4.2. PCA ordination on morphological and physiological traits for <i>M. heterophyllum</i> (a) and <i>M. spicatum</i> (b) grouped by condition	138
4.3. Morphological traits measured under two alkalinity and two nitrate levels for <i>M. heterophyllum</i> and <i>M. spicatum</i> grown alone or in competition	144
4.4. Relative Interaction Index based on length	145
4.5. Physiological traits measured under two alkalinity and two nitrate levels for <i>M. heterophyllum</i> and <i>M. spicatum</i>	147
4.6. Nutrient content measured under two alkalinity and two nitrate levels for <i>M. heterophyllum</i> and <i>M. spicatum</i>	149
4.7. Comparison of normalised absorbance spectra of dyed water and plant pigments for the different treatments	165
4.8. PCA ordination of the morphological traits of <i>M. heterophyllum</i> grouped by treatment and corresponding correlation circles for the first 4 axes	166
4.9. Boxplots of physiological traits under the two light levels in absence or presence of dye	168
4.10. PCA ordination of the physiological traits of <i>M. heterophyllum</i> grouped by treatment and corresponding correlation circles for the first 2 axes	170

4.11. Boxplots of physiological traits: Contents of chlorophyll, carotenoids and anthocyanins, chlorophyll a to b ratio (chl (a:b)) and Maximum Quantum Yield (Fv/Fm), in the four treatments.....	171
4.12. Variation of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) content provided as [%] based on dm, and stoichiometry expressed as molar ratios for each treatment	172
4.13. Traces d'herbivorie sur tiges et feuilles de <i>M. heterophyllum</i>	182
4.14. Evolution des tiges de <i>M. heterophyllum</i> en présence de chenilles de <i>P. stratiotata</i>	183
4.15. Evolution des tiges de <i>M. heterophyllum</i> en présence de <i>L. stagnalis</i>	184
4.16. Résultats de l'ACP réalisée à partir des traits morphologiques et physiologiques de <i>M. heterophyllum</i>	186
4.17. Boîtes à moustaches représentant les traits morphologiques à deux intensités de lumière différentes en présence / absence de colorant et de chenilles	188
4.18. Boîtes à moustache représentant les traits physiologiques à deux intensités de lumière différentes en présence / absence de colorant et de chenilles	189
4.19. Boîtes à moustaches représentant les nutriments et les ratios stœchiométriques à deux intensités de lumière différentes en présence / absence de colorant et de chenilles	198

CHAPITRE 5

5.1. Exemple de typologie des services écosystémiques fondée sur l'Evaluation du Millénaire	198
5.2. Définition et exemples de disservices.....	199
5.3. Cascade des services écosystémiques	201
5.4. Caractéristiques écologiques des canaux, fossés et collecteurs d'eaux pluviales d'après la typologie globale des écosystèmes définies par l'IUCN	205
5.5. Cartographie des services écosystémiques liés à la présence de <i>Myriophyllum heterophyllum</i> dans les voies navigables.	210
5.6. Odonate et hampe florale de <i>M. heterophyllum</i> . CCB.....	211

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

6.1. Canal de la Marne au Rhin Ouest, Bief 17 versant Moselle	222
6.2. <i>Myriophyllum heterophyllum</i> , tiges et racines. Petite Saône, janvier 2022.	228

TABLE DES TABLEAUX

CHAPITRE 1

1.1. Principales voies d'introduction d'espèces	26
---	----

CHAPITRE 2

2.1. Gamme de valeurs des eaux de surface pour les sites dans lesquels <i>M. heterophyllum</i> s'est installé (sites « MH ») et valeurs pour les sites considérés comme « témoins » dans cette étude, où la plante n'a pas encore été observée	68
2.2. Gammes de valeurs des facteurs mesurés pour les eaux interstitielles pour les sites dans lesquels <i>M. heterophyllum</i> s'est installé (sites « MH ») et pour les sites « témoins »	70
2.3. Gamme de valeurs des paramètres mesurés pour les sédiments pour les sites dans lesquels <i>M. heterophyllum</i> s'est installé (sites « MH ») et pour les sites « témoins »	71
2.4. Inertie des ACP réalisées sur les les eaux et sédiment échantillonnés à l'été 2022 et 2023	74
2.5. Comparaison des canaux sur les 3 premiers axes des ACP sur les données eaux de surface (ES), eaux interstitielles (EI) et sédiments	75
2.6. Différence entre les conditions physico-chimiques des eaux de surface, eaux interstitielles et sédiment entre l'été 2022 et l'été 2023	76
2.7. Inertie de l'ACP réalisée sur les traits morphologiques et physiologiques des plantes échantillonnées à l'été 2022 et 2023	78
2.8. Comparaison des canaux échantillonnés où <i>M. heterophyllum</i> est présent	78
2.9. Caractéristiques physiologiques mesurées pour les plantes échantillonnées dans les différents canaux pendant les étés 2022 et 2023	79
2.10. Variation des traits de <i>M. heterophyllum</i> entre l'été 2022 et l'été 2023 par canal	82
2.11. Variation interannuelle des traits morphologiques et physiologiques des plantes entre 2022 et 2023 pour les sites SJL par saison	88
2.12. Modèles linéaires montrant les relations entre les teneurs en azote (N) et phosphore (P) dans les plantes et dans les 3 compartiments étudiés	90

CHAPITRE 3

3.1. Comparaison des teneurs en pigments des plantes entre 2022 et 2023	108
3.2. Données relatives à la gestion mécanique pratiquée sur les biefs 8 à 11 du Canal de la Somme concernés par l'expérimentation colorant.	108

CHAPITRE 4

4.1. Results from MANOVA performed on the first 3 axes of PCAs	139
4.2. Results from 2-way ANOVAs performed on <i>M. heterophyllum</i> 's traits	140
4.3. Results from 2-way ANOVAs performed for <i>M. spicatum</i> 's traits	141
4.4. Comparison of traits between condition for <i>M. spicatum</i> grown alone (MS)	142
4.5. Results on morphological and physiological traits for <i>M. heterophyllum</i> and <i>M. spicatum</i> grown alone or in competition	143
4.6. Comparison of traits between species according to condition and competition status.	144
4.7. Comparison of traits according to condition for acy (anthocyanin) content	146

4.8 Comparison of traits between species according to condition and competition status	148
4.9. Comparison of traits between species according to condition and competition status.	149
4.10. Results for morphological and physiological traits measured for plants grown under each treatment.....	169
4.11. Résultats des traits morphologiques et physiologiques mesurés pour les plantes cultivées pour chaque traitement.....	187
4.12. Moyennes et écarts-types pour chaque trait morphologique et physiologique mesuré pour les plantes cultivées pour chaque traitement	188
 CHAPITRE 5	
5.1. Aperçu des effets des milieux artificiels sur la biodiversité.	250

CHAPITRE 1



Proliférations végétales
et milieux artificiels :
état des connaissances
et modèle d'étude

2.1 Les facteurs influençant les proliférations végétales dans les milieux aquatiques continentaux

2.1.1 Rôle et distribution des macrophytes dans les écosystèmes d'eau douce

2.1.1.1 *Des espèces ingénieurs*

Les macrophytes sont définis comme les organismes aquatiques photosynthétiques, suffisamment grands pour être vus à l'œil nu, qui se développent sous la surface de l'eau, flottent à sa surface ou la traversent, de manière permanente ou non (Murphy et al., 2019). Cela inclut généralement les spermaphytes, bryophytes, ptéridophytes et macroalgues (Jeppesen et al., 1998). Parmi les spermaphytes, on distingue plusieurs grands groupes de plantes vasculaires selon que les feuilles sont immergées, émergées ou flottantes. Leur mode de reproduction est souvent végétatif, soit par fragmentation, soit par le développement de rhizomes. Certains d'entre eux sont capables d'utiliser les bicarbonates comme source de carbone pour la photosynthèse, en plus du CO₂. On les trouve dans tous les types de milieux, des zones humides aux cours d'eau et aux lacs. Les macrophytes jouent à la fois un rôle physique et un rôle chimique dans les milieux aquatiques.

Les macrophytes sont qualifiés d'espèces ingénieurs car ils participent aux flux de matière et d'énergie d'un écosystème, à la modification des habitats, au contrôle des ressources disponibles ou à la physico-chimie des eaux et des sédiments qui contrôlent ces ressources (Jones et al., 1997). De fait, dans les cours d'eau, les macrophytes agissent sur les caractéristiques de l'écoulement, en ralentissant ou accélérant les vitesses de courant ou en modifiant le niveau d'eau, sans en changer le débit, notamment lorsque la biomasse est importante (Haury et al., 2008 ; Paraskevi et al., 2022). Les macrophytes interviennent également sur le cycle d'érosion-sédimentation en protégeant les berges de l'érosion ou du batillage, en favorisant le dépôt des sédiments ou en limitant leur reprise lors des crues (Haury et al., 2008). L'impact des macrophytes est également mesurable sur la température ainsi que sur la quantité et la qualité de la lumière disponible. Ces trois facteurs modifient la photosynthèse et donc la productivité du milieu, notamment lorsque les plantes créent une canopée à la surface de l'eau (Dutartre et al., 2008). Dans les lacs peu profonds, les plantes aquatiques jouent un rôle crucial dans le maintien de la clarté de l'eau dans la mesure où elles peuvent réduire les blooms algaux grâce à leurs effets sur la remise en suspension des sédiments, l'ombrage ou la compétition pour la ressource.

Le rôle des macrophytes dans la réduction des blooms algaux se fait aussi grâce à la diffusion de composés allélopathiques : polyphénols, composés azotés, esters d'acides gras et terpènes (Hilt et al., 2006a ; Zhu et al., 2021). A titre d'exemple, la masse sèche du *Myriophyllum* à épis

(*M. spicatum* L., 1753) contient 10% de polyphénols, dont la Tellimagrandin II (1,5 %) qui a un effet inhibiteur sur les proliférations algales (de 10 à 83 % selon sa concentration) (Gross et al., 1996). Ces composés peuvent avoir des effets sur les mécanismes de la photosynthèse et les structures cellulaires des microalgues dont les cyanobactéries (absorption des nutriments, synthèse des protéines, respiration des cellules) (Zhu et al., 2021). Les macrophytes ont un impact aussi sur la physico-chimie de l'eau et des sédiments en agissant en particulier sur l'O₂, le CO₂, et les nutriments. Les effets des macrophytes sur la disponibilité en oxygène sont principalement de deux ordres. Une biomasse importante peut d'abord créer des périodes de sursaturation en oxygène en journée ou au contraire des anoxies, notamment en fin de nuit. Par ailleurs, la décomposition bactérienne des macrophytes est un processus qui demande de l'oxygène et entraîne donc une réduction de l'oxygène dissous à l'interface eau-sédiment et la croissance des communautés bactériennes anaérobies (Battle et Mihuc, 2000 ; Xie et al., 2023). Dans les milieux à faible courant, une forte densité de plantes peut altérer le pH du milieu du fait de l'utilisation du CO₂ et des bicarbonates par les plantes pour assurer leur photosynthèse. S'ajoute à cela qu'en stockant des éléments nutritifs pendant leur phase de croissance, les macrophytes participent à l'autoépuration du milieu mais à l'inverse, leur décomposition peut entraîner une pollution du milieu par la libération des nutriments et des éléments (métaux) qu'elles contiennent et par la libération des sédiments (Haury et al., 2008). Les plantes aquatiques agissent également sur la disponibilité en CO₂ ainsi que sur la régénération des nutriments par la production de matière organique qui stimule les boucles microbiennes : des peuplements même limités en termes de surface peuvent alors avoir un effet sur l'ensemble de l'écosystème (Ribaud et al., 2018).

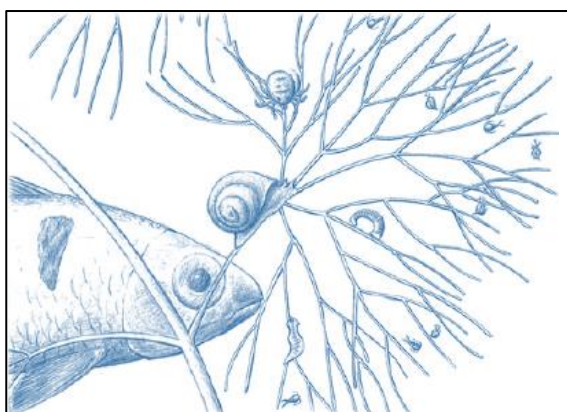


Figure 2.1. L'organisation de certains macrophytes crée de nombreux petits espaces et explique la présence d'un plus grand nombre d'espèces et d'individus.
Source : Thomaz et Cunha (2010).

Organismes autotrophes à la base des réseaux trophiques, les macrophytes ont aussi un effet sur la structuration du milieu et des communautés (Figure 2.1). Le taux de recouvrement des plantes aquatiques influencerait positivement la composition du phytoplancton, permettant une diversification des groupes fonctionnels, notamment parce qu'elles réduisent les nutriments disponibles et empêchent ainsi les espèces les plus compétitives de phytoplancton d'évincer les autres espèces du système (Jiang et al., 2024).

Enfin, ces multiples fonctions font que les macrophytes jouent un rôle dans l'évaluation de l'état de santé des milieux aquatiques, au même titre que les macroinvertébrés, les poissons ou les diatomées. L'étude de la composition des phytocénoses en eau douce est en effet utilisée pour le calcul de l'IBMR (Indice Biologique Macrophytique en Rivière), défini en 2006 et dans celui de l'Indice Biologique Macrophytique en Lacs (IBML), défini en 2013, dans le cadre de la mise en œuvre de la Directive européenne Cadre sur l'Eau (DCE). Cette Directive 2000/60/CE vise à l'amélioration de la qualité de la ressource en eau et la préservation des écosystèmes aquatiques. Au travers de ces indices, il s'agit de déterminer le niveau de pollution organique et d'eutrophisation de ces milieux. Cette surveillance est d'autant plus cruciale que l'on observe dans les cours d'eau des modifications non négligeables des phytocénoses, se traduisant par une progression des espèces indicatrices de pollution ou d'eutrophisation et une régression des espèces oligotrophes (Haury et Muller, 2008).

2.1.1.2 Distribution des macrophytes

Plusieurs autres facteurs abiotiques et biotiques, président à la présence et à la diversité des macrophytes.

Parmi les facteurs abiotiques, la latitude confère aux régions tropicales (Amérique Centrale et du Sud, Afrique subsaharienne et Sud asiatique) les plus grandes diversités d'espèces de macrophytes (Chambers et al., 2008). L'altitude est, elle, négativement corrélée à la diversité des espèces de plantes aquatiques (Chambers et al., 2008). Elle influence la température mais aussi un certain nombre de variables physico-chimiques des milieux, par exemple les apports en eau. Ainsi, les lacs de faible altitude sont majoritairement alimentés par la nappe souterraine riche en ions, quand les lacs de haute altitude sont principalement alimentés par les précipitations pauvres en ions (Thum et Lennon, 2010). La géologie, la géochimie du bassin versant et la morphologie des milieux aquatiques peuvent également avoir une influence sur l'hydrologie (vitesse du courant, profondeur), la chimie de l'eau, la température, la lumière disponible et la nature des sédiments (granulométrie, géochimie) et ainsi peser sur la répartition des macrophytes dans les cours d'eau ou dans les lacs (Alahuhta et al., 2021 ; Barko et Smart, 1986 ; Dutartre et al., 2008). Les milieux aquatiques sont également soumis à des perturbations plus ou moins fortes. Pour les cours d'eau par exemple, cela peut être des crues qui vont, sinon arracher la totalité des populations de macrophytes présents, du moins les contraindre à développer des stratégies pour résister et s'adapter à ces épisodes (Puijalon et al., 2011 ; Trémolières et al., 2008).

Dans les milieux aquatiques, des différences existent aussi sur la disponibilité et les formes du carbone inorganique nécessaires à la photosynthèse des plantes, beaucoup plus variables

dans l'eau que dans l'atmosphère. Une forte disponibilité du carbone inorganique dans le milieu favorise la croissance des plantes car elle réduit la quantité de lumière minimum requise pour maintenir la biomasse (Madsen et Sand-Jensen, 1994). Par ailleurs, le coefficient de diffusion du CO_2 dans l'eau est très faible et cela peut limiter sa disponibilité et donc la croissance des macrophytes car c'est la forme de carbone qu'ils utilisent préférentiellement. De plus, une productivité primaire élevée du phytoplancton peut épuiser le carbone inorganique et en premier lieu le CO_2 , qui n'est alors plus disponible pour les macrophytes (Maberly et Spence, 1983). Cependant, en plus du CO_2 , de nombreuses espèces de macrophytes sont capables d'utiliser les bicarbonates (HCO_3^-) comme source de carbone pour réaliser leur photosynthèse. Bien que plus coûteuse sur le plan énergétique, cette utilisation leur permet d'augmenter leur capacité photosynthétique et améliore l'assimilation du carbone, ce qui permet une exploitation plus efficace des ressources (Cavalli et al., 2012 ; Hussner et al., 2016). La disponibilité des deux formes de carbone va donc influencer la distribution des macrophytes : les communautés seront composées d'espèces utilisatrices de CO_2 lorsque celui-ci sera disponible en quantité ou à l'opposé, d'espèces sachant utiliser les deux formes de carbone dans les milieux où le CO_2 sera moins disponible et l'alcalinité plus élevée (Maberly et al., 2015 ; Vadstrup et Madsen, 1995). La modification des concentrations en CO_2 et en HCO_3^- dans les milieux aquatiques du fait des changements globaux remet(tra) vraisemblablement en question la répartition existante entre les espèces capables d'utiliser les bicarbonates pour leur photosynthèse et les autres (Sleith et al., 2018). L'augmentation du CO_2 atmosphérique pourrait favoriser les espèces de macrophytes qui ne savent utiliser que le CO_2 comme source de carbone, ce qui modifierait la compétition dans ces milieux et serait également préjudiciable aux espèces des milieux pauvres en carbone inorganique, telles que les isoètes (Bornette et Puijalon, 2011).

La présence de l'homme et la pression exercée par ses activités sur les milieux aquatiques modifient également la répartition des espèces et leur occurrence ainsi que la composition (quantitative et qualitative) des communautés macrophytiques. Les milieux aquatiques sont en effet plus vulnérables aux activités humaines que les milieux terrestres par leur position dans le paysage, comme récepteur des effluents, et par la multiplicité des acteurs prenant part à leur gestion (Dudgeon et al., 2006). Ils sont soumis à des pollutions par des contaminants (éléments trace métallique, pesticides, herbicides) ou par des nutriments (azote, phosphore). En particulier, les milieux riches en nutriments – eutrophes – comportent une plus faible diversité que celle des milieux oligotrophes et rassemblent les taxons les moins polluosensibles (Grzybowski et al., 2022 ; Robson et al., 2023 ; Trémolières et al., 2008). Les activités anthropiques ont un effet sur le cycle des nutriments mais aussi sur d'autres ions comme le calcium, dont certains lacs peu profonds sont carencés du fait des pluies acides ou encore des

pratiques forestières, l'exportation du bois hors d'un écosystème provoquant une exportation nette de calcium (Reid et al., 2005). L'accroissement de la salinité des eaux douces (salage des routes, agriculture, mine) qui induit une inhibition de la croissance des macrophytes à plus ou moins long-terme et plus ou moins marquée selon les espèces, en est un autre exemple (Coldsnow et al., 2023 ; Goodman et al., 2010). En dehors de cela, les modifications du milieu par le détournement de cours d'eau, la création de réservoirs, canaux et barrages modifient l'écoulement, les niveaux d'eau, la sédimentation et l'impact des crues, ce qui va avoir des effets positifs ou négatifs sur les communautés selon les espèces présentes (Trémolières et al., 2008). Ces différents stress peuvent s'additionner, interagir en synergie ou avec des effets antagonistes et ces interactions sont encore peu étudiées aujourd'hui, ce qui peut mener à des sous- ou surestimations des menaces qui pèsent sur la biodiversité (Simmons et al., 2021).

La présence et la distribution des macrophytes dans les milieux repose également sur des facteurs liés à la plasticité des espèces et à leur capacité d'adaptation ou d'acclimatation à leur environnement local (Santamaría et al., 2003 ; Wang et al., 2022). En plus de changements morphologiques, organiques ou biochimiques qui permettent leur adaptation à un habitat donné, les espèces sont favorisées par la reproduction clonale qui permet la dispersion des propagules sur de longues distances. La compétition interspécifique pour la lumière, l'espace ou les nutriments peut amener à la réduction locale des effectifs ou au déplacement de certaines espèces de macrophytes. Une plus grande performance photosynthétique pour une plante va engendrer une rapide augmentation de pH, d'O₂ et la diminution du CO₂ qui peuvent contraindre la photosynthèse et accentuer le stress respiratoire d'une autre espèce végétale (Barrat-Segretain, 2001 ; James et al., 1999).

La présence des communautés animales peut aussi agir sur la distribution des macrophytes. La bioturbation provoquée par l'avifaune, les crustacés ou les poissons peut réduire la lumière disponible pour la photosynthèse. L'herbivorie par les poissons, les crustacés ou les macroinvertébrés peut également influencer la diversité et la répartition des plantes aquatiques. Par exemple, la consommation des macrophytes par les macroinvertébrés, principalement les omnivores et détritivores, participe à la régulation de certaines populations, selon leur appétence pour l'une ou l'autre espèce de plante (Newman, 1991). En s'attaquant systématiquement à son méristème, les larves du lépidoptère *Acentria ephemerella* peuvent ainsi réduire la biomasse de *M. spicatum* de 17% et la longueur des tiges de 30% en moyenne en trois semaines (Gross et al., 2001).

La distribution et les assemblages de macrophytes sont régis par un équilibre très complexe, résultat d'une interaction de facteurs environnementaux et anthropiques. La difficulté tient en particulier à ce que l'action de l'homme augmente les sources de pressions directes mais

modifie également les interactions biotiques. En perturbant un seul de ces éléments, les pressions locales ou globales peuvent engendrer des fluctuations importantes des effectifs au sein de la communauté. La prolifération des macrophytes en est un exemple.

2.1.2 Les proliférations végétales

2.1.2.1 *La conjonction d'une multitude de facteurs*

La multitude d'interactions qui existent entre l'environnement, les caractéristiques d'une espèce végétale et sa niche écologique peut occasionner des conditions particulièrement favorables pour sa croissance qui l'amène à proliférer (Peltre et al., 2008). Une espèce peut bénéficier, à un moment donné, d'un fort éclaircissement, souvent lié à une faible profondeur et à un échauffement des eaux, de conditions hydrologiques stables, d'une minéralisation moyenne à forte ou encore d'un niveau trophique élevé qui seront favorables à son développement (Peltre et al., 2002a). La structure des communautés, leur histoire évolutive (avantage sélectif, taxons tolérants) ainsi que les perturbations auxquelles elles sont soumises fournissent aussi les conditions propices à cette prolifération (Alpert et al., 2000 ; Santamaría, 2002).

A cela s'ajoutent les changements globaux, susceptibles d'exacerber les perturbations auxquelles les milieux aquatiques continentaux sont déjà soumis (Lobato-de Magalhães et al., 2023 et références incluses). Par exemple, la modification des communautés végétales terrestres, due au réchauffement climatique (changement des communautés) ou aux activités anthropiques (ex : coupe à blanc), pourra affecter la quantité et la qualité de l'eau, des nutriments ou de la matière organique des cours d'eau (Ball et al., 2010) et donc le développement végétal dans ces milieux. L'altération des régimes hydrologiques, provoquée par les pressions anthropiques sur la ressource en eau, accentuera encore leur potentiel de prolifération en facilitant leur dispersion (Schnitzler et al., 2007). L'étude des traits biologiques des plantes aquatiques, que sont par exemple, la vitesse de croissance, l'allocation de la biomasse, la ramification des tiges ou la profondeur d'enracinement, permet dans ce cas d'analyser les interactions entre les différents paramètres pour comprendre les raisons de leur prolifération (Peltre et al., 2008).

Afin de mieux appréhender l'origine et la complexité des proliférations des macrophytes dans les milieux d'eau douce, on peut s'intéresser à l'un des facteurs cités précédemment, l'eutrophisation.

2.1.2.2 Le rôle de l'eutrophisation des milieux dans les proliférations végétales

Les proliférations végétales sont reconnues comme un des symptômes les plus visibles de l'eutrophisation anthropique, résultat d'apports excessifs de phosphore et d'azote dans les milieux aquatiques par les activités humaines et qui conduit à la surproduction de matière organique et au comblement des milieux en l'espace de quelques années ou dizaines d'années au lieu de temps géologiques dans le cas d'une eutrophisation naturelle (Pinay et al., 2017). L'eutrophisation implique que la matière organique est produite dans un système à un rythme supérieur à ce qui peut être oxydé par la respiration, la prédation et la décomposition bactérienne (Weiss, 1969). C'est un phénomène complexe qui entraîne des changements dans le fonctionnement des cycles biogéochimiques et dans la structure et les fonctionnalités des communautés et des réseaux trophiques et de cette façon conduit à une perte de biodiversité. Le terme d'« eutrophisation anthropique » permet de cerner les sources des apports en nutriments. Il met en lumière la croissance démographique, qui implique une augmentation du traitement des déchets et des eaux usées, la production de déchets industriels et le rôle prépondérant de l'agriculture (Némery et Garnier, 2016).

Les mécanismes générant l'eutrophisation sont multiples et encore méconnus. La production primaire dans les milieux aquatiques d'eau douce est liée à la disponibilité lumineuse, au temps de résidence de l'eau, à la température et aux nutriments disponibles (Radbourne et al., 2020). Dans les systèmes eutrophes, la richesse en nutriments permet au phytoplancton d'optimiser sa capacité photosynthétique et de développer une forte biomasse. Si les conditions environnementales sont optimales, l'eutrophisation est limitée par le premier nutriment qui vient à manquer, en particulier le phosphore ou l'azote car ces deux éléments inter-

viennent dans les mécanismes énergétiques, la synthèse des protéines ou des membranes phospholipidiques du phytoplancton (Hilt et al., 2011 ; Ibáñez et al., 2022).

Dans le cas des lacs peu profonds, l'enrichissement en nutriments conduit d'une dominance des macrophytes, avec une eau claire, à une dominance du phytoplancton, où l'eau est turbide et la disponibilité lumineuse trop faible pour permettre la photosynthèse des macrophytes. Mal-

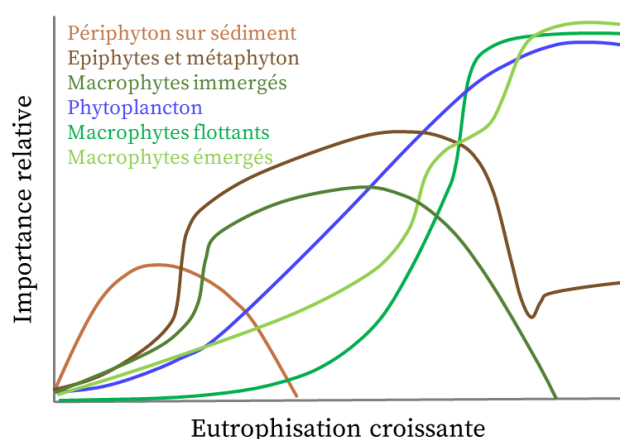


Figure 2.2. Changement de dominance des producteurs primaires selon le degré d'eutrophisation.
Source : Pinay et al., 2017.

gré cela, à cause d'un phénomène d'hystérèse, entre un système pauvre en nutriments et un système où les nutriments sont en excès, il existe une gamme de valeurs intermédiaires où l'on peut avoir l'un ou l'autre état stable, c'est-à-dire soit une dominance du phytoplancton soit une dominance des macrophytes (Scheffer et al., 1993). En particulier, le maintien d'une eau claire, surtout dans les lacs peu profonds, tient à la présence des macrophytes submergés qui peuvent tempérer les effets des apports en nutriments et ainsi améliorer la qualité de l'eau. Cependant, ces formes submergées sont plus sensibles au degré d'eutrophisation que les formes émergées (Akasaka et al., 2010 ; Pinay et al., 2017) (Figure 2.2). Il en résulte une corrélation négative entre la quantité de nutriments et la richesse spécifique des macrophytes (O'Hare et al., 2018) (Figure 2.3). Cette diminution de la diversité des plantes aquatiques dans les milieux eutrophes modifie d'une part, les cycles biogéochimiques, notamment du fait de l'accumulation de matière organique dans le sédiment lors de leur décomposition et d'autre part, les habitats disponibles et donc la composition des communautés faunistiques (Greaver et al., 2016).

Pour lutter contre la dégradation des milieux, à partir des années 1970 dans les pays occidentaux, les efforts se sont concentrés sur une réduction des apports en phosphore (collecte des eaux usées domestiques, réduction des polyphosphates dans les lessives, traitement du phosphore en station d'épuration). A l'inverse, les plans de réduction des nitrates lancés en France et en Europe dans les années 1990 n'ont pas permis de diminuer significativement la dispersion de l'azote dans l'environnement. Cette situation a créé une augmentation du ratio N:P dans les milieux aquatiques qui semble entraîner des effets semblables à une augmentation des nutriments. Il est cependant complexe sinon impossible d'attribuer les changements observés dans les cycles biogéochimiques, la productivité, la composition des communautés ou des réseaux trophiques, à la diminution du phosphore ou à l'augmentation du ratio N:P (Hilt et al., 2017 ; Ibáñez et al., 2022). Ces circonstances sont aggravées par le changement clima-

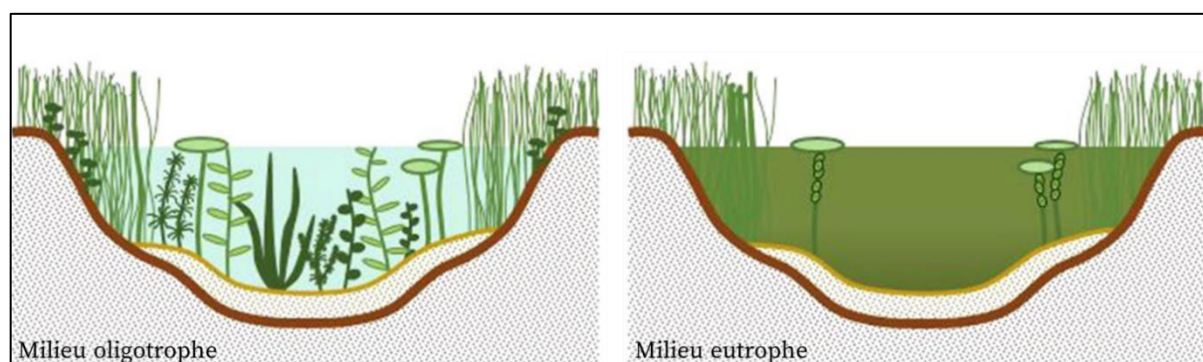


Figure 2.3. Aperçu de la modification des assemblages des communautés macrophytiques avec l'eutrophisation des milieux. En milieu eutrophe (à droite), on observe une perte de diversité et d'abondance des macrophytes et l'augmentation du phytoplancton par rapport à un milieu oligotrophe (à gauche). Extrait de O'Hare et al., 2018.

tique qui altère la disponibilité, le transport et le temps de résidence de l'azote dans les systèmes et agira donc sur la productivité et la biodiversité des écosystèmes aquatiques (Greaver et al., 2016).

L'absence de corrélation entre les apports en nutriments et leur effet sur le statut trophique (Hilt et al., 2017 ; Weiss, 1969) font que les mécanismes à l'œuvre dans les phénomènes d'eutrophisation sont encore mal compris. Malgré tout, réduire les apports en nutriments dans les milieux pour diminuer les proliférations végétales qui gênent les activités anthropiques est devenu un enjeu majeur de la restauration des milieux. L'élimination des sources ponctuelles de nutriments et la création ou la redynamisation des zones humides et des habitats riverains en sont deux incontournables (Pinay et al., 2017). Les zones humides ou ripariennes agiraient comme un filtre pour réduire les sources de nutriments diffus, la demande biologique en oxygène, les matières en suspension et la pollution (Ibáñez et al., 2022). Cependant, les quantités d'azote présentes dans les milieux sont aujourd'hui à ce point importantes qu'une réduction drastique – d'un facteur 10 – serait indispensable pour enrayer la prolifération des végétaux aquatiques (Skovsholt et al., 2023). Pour y parvenir, des changements majeurs dans l'occupation des sols du bassin versant et donc des changements socio-économiques à grande échelle sont nécessaires (Skovsholt et al., 2023). En outre, dans les lacs, l'effondrement et le rétablissement de la végétation aquatique par eutrophisation et ré-oligotrophisation impliquent un délai de plusieurs décennies, sans que l'on parvienne nécessairement, même si la diversité spécifique est restaurée, à rétablir des espèces polluo-sensibles (Sand-Jensen et al., 2017).

2.1.2.3 Impact des proliférations végétales sur les communautés végétales et animales

Les proliférations végétales augmentent la surface d'habitat pour l'épiphyton. La présence de plantes en excès dans les milieux aquatiques fait aussi évoluer les habitats et les ressources disponibles pour les macroinvertébrés et les poissons et augmente les zones de refuge contre la prédation (Kuehne et al., 2016 ; Peltre et al., 2002a). Cependant, la couverture végétale massive à l'interface air-eau est reconnue pour générer une stratification thermique et chimique, même dans les eaux très peu profondes (Andersen et al., 2017). Une biomasse végétale élevée déclenche ainsi une stratification de l'oxygène, entraînant des phénomènes d'hypoxie au bas de la colonne d'eau. En particulier, la décomposition des plantes à la fin de la période de croissance implique une eutrophisation du milieu : la respiration bactérienne produit des conditions anoxiques, provoque un excès de nutriments dans l'eau (notamment d'azote) et une augmentation des émissions de carbone vers l'atmosphère, donc une baisse du carbone inorganique disponible pour la photosynthèse (Ribaudou et al., 2018). La concentration en oxygène dissous peut devenir trop faible pour permettre la survie des poissons et invertébrés.

Cela engendre par la suite une diminution des taux de minéralisation et une accumulation de composés toxiques (H_2S , NH_3 , NH_4^+) pour les communautés indigènes végétales ou animales (Santamaría, 2002 ; Trémolières et al., 2008). Concrètement, la baisse de la qualité de l'eau et l'anoxie, la moindre pénétration de la lumière et les difficultés physiques d'accès au milieu, provoquées par la forte biomasse des espèces qui prolifèrent, peuvent entraîner la mort et/ou le déplacement des autres espèces végétales et/ou de la faune.

Le terme « prolifération » caractérise la dynamique d'une population dont le développement conduit à l'occupation rapide d'un milieu, souvent au détriment d'autres espèces (Peltre et al., 2008). Dans le cas des macrophytes, pratiquement l'ensemble des espèces a la capacité d'envahir un milieu donné de manière temporaire, à la suite notamment de changements brutaux et importants des conditions (Peltre et al., 2008). Pourtant, aux Etats-Unis, il apparaît que six fois plus d'espèces non-indigènes que d'espèces indigènes ont été qualifiées d'« envahissantes » mais que « moins connus sont les nombreux cas où des plantes et des animaux indigènes, jusqu'ici présumés citoyens "bien élevés" de la communauté terrestre, ont pris tous les attributs de nuisibles. » (Leopold, 1944, cité par Simberloff et al., 2012). Indigènes ou non, les macrophytes à potentiel proliférant sont généralement le symptôme de problèmes plus importants touchant la dégradation des milieux (Coetzee et Hill, 2012). Les espèces non-indigènes, dites « exotiques envahissantes » sont néanmoins quasiment seules au centre des préoccupations des biologistes, des politiques, des gestionnaires et du grand public.

2.2 Le cas des espèces exotiques envahissantes

2.2.1 Définitions et processus d'invasion

2.2.1.1 Définitions

Les invasions biologiques constituent un phénomène naturel : des événements de glaciation récents ont façonné les assemblages et la distribution des espèces à l'Holocène ; le vent, les cours d'eau, tout comme les insectes ou les oiseaux transportent les graines et/ou, dans le cas des plantes, les fragments, parfois sur de longues distances, entre et au sein des écozones (Lobato-de Magalhães et al., 2023). L'hydrochorie est considérée comme un facteur important de la répartition des macrophytes à l'échelle locale (Heidbüchel et al., 2020) mais comme un vecteur mineur entre les écozones, dans la mesure où peu de cours d'eau les traversent. L'homme contribue également aux invasions biologiques depuis des milliers d'années, soit de manière involontaire, soit volontairement, pour sélectionner des espèces à croissance rapide et hauts rendements, résistantes aux pathogènes et à la pollution, pour leur étude (cas des jardins botaniques et des jardins d'acclimatation) ou pour leur valeur esthétique (Bottol-

lier-Curtet, 2012). Depuis 2500 ans, l'homme a aussi construit des canaux qui relient des cours d'eau et peuvent faciliter le transport de propagules de macrophytes, qui s'accrochent sur les coques des embarcations (Lobato-de Magalhães et al., 2023 ; Murphy et Eaton, 1983).

L'ère de la mondialisation a donné une nouvelle dimension au phénomène, du fait de l'explosion des échanges commerciaux : la richesse des pays et l'efficacité des transports ont augmenté distances de transfert et fréquences d'introduction. Ainsi, routes, voies ferrées et canaux sont autant de corridors potentiels le long desquels les espèces exotiques peuvent se propager et la modification qu'entraîne la présence de ces infrastructures dans le paysage peut également faciliter l'établissement de ces communautés (Hulme, 2009). S'ajoutent à cela, pour les milieux aquatiques, les eaux de ballast des bateaux et les activités récréatives qui assurent le transport de la faune et la flore aquatique, les premières sur de longues distances, les secondes entre différents milieux non connectés (Tableau 2.1). Outre le transport de marchandises ou de passagers, le commerce de plantes ornementales, dopé par les ventes internet, compte parmi les voies d'introduction les plus importantes (Bras, 2018). Cette accélération des introductions d'espèces dans de nouveaux milieux a été mise en évidence pour la Baie de San Francisco en Californie, avec une moyenne d'une nouvelle espèce tous les 9 mois en 1850, 8 mois en 1970, 3 mois en 1990 (Cohen et Carlton 1995 cités par Vitousek et al. 1997). Au niveau mondial, l'IPBES a évalué à 200 le nombre de nouvelles espèces introduites recensées annuellement (Roy et al., 2023). Par conséquent, à un moment donné, les humains n'ont plus agi comme des vecteurs de dispersion « naturels » mais comme le principal facteur permettant aux espèces de franchir des barrières géographiques (Falk-Petersen et al., 2006 ; Pyšek et Richardson, 2006).

La difficulté est d'identifier la date à laquelle considérer qu'une espèce a été introduite par l'homme d'une manière non « naturelle ». Souvent, les espèces introduites, que l'on qualifie d'« exotiques », sont définies par opposition aux espèces autochtones, espèces dont la présence est attestée au Néolithique, à la fin du Moyen-Âge, avant 1500 et la découverte des Amériques ou au début du XIX^e siècle, selon les auteurs (Fried et al., 2024 ; Webb, 1985). Le contexte actuel de changements globaux rapides ajoute à la confusion : certains voudraient en effet pouvoir distinguer les mouvements de populations indigènes vers des régions climatiques adaptées des introductions « inappropriées » de populations exotiques (Webber et Scott, 2012).

En effet, parmi les 37000 espèces exotiques recensées au niveau mondial, 3500 sont « envahissantes », dont 10% sont des espèces aquatiques d'eau douce (animales et végétales) (Roy et al., 2023). Le terme « envahissant » ("invasive") est introduit par C. Elton en 1958 pour décrire les effets délétères que peuvent avoir sur les écosystèmes certaines populations végétales ou

animales qui prolifèrent, avant d'être repris jusqu'à aujourd'hui, souvent en associant cette capacité à leur origine.

Tableau 2.1. Principales voies d'introduction d'espèces. Source : Centre de Ressources EEE.

	Introduction volontaire		Introduction involontaire
	directes	après culture ou captivité	
Agriculture		Évasions de jardins	Fret maritime et aérien
Foresterie		botaniques	Eaux de ballast
Horticulture		Jardins privés	Coques des navires
Élevage		Jardineries	Véhicules personnels
Lâcher de poissons		Zoos	Engins de transport et de construction
Lâcher de mammifères		Élevages d'animaux	Denrées agricoles
Chasse		Apiculture	Semences
Contrôle biologique		Aquaculture	Matériaux de construction (terre,
Amélioration des sols		Aquariums	gravier, sable...)
Développement agricole		Nouveaux animaux	Bois
		de compagnie	Matériaux d'emballage
		Unités de recherche	Déchets

Le concept d'« invasion biologique » apparaît dans les années 1980 et suscite encore aujourd'hui beaucoup de débats, notamment pour savoir si l'idée doit être abordée par le prisme de l'origine ou celui de l'impact (Davis et al., 2011 ; Richardson et al., 2008 ; Warren et al., 2017). Plusieurs auteurs s'entendent finalement pour circonscrire les invasions biologiques à un sous-ensemble d'espèces introduites dans de nouveaux territoires par les activités anthropiques et qui ont un impact négatif sur les écosystèmes dans lesquels elles s'installent, sur la biodiversité et sur les services que la nature rend à l'homme (Richardson et al., 2008 ; Roy et al., 2023). Il s'agit d'exclure ici les proliférations d'espèces indigènes sur la base du fait que ces dernières ne représentent qu'une infime partie des envahissements observés alors qu'une espèce introduite, si elle ne pose pas de difficulté dans l'immédiat, peut devenir problématique après des années de dormance (Richardson et al., 2008 ; Simberloff et al., 2012). A l'opposé, déterminer les invasions biologiques par le seul critère d'impact nécessite de définir si l'on s'intéresse à son effet sur l'humain ou sur l'écosystème, mais dans les deux cas, l'évaluation est espèce-, milieu- et perception-dépendante (Piola, 2023). Alors que certains invitent à considérer les invasions biologiques au même titre que les catastrophes naturelles (Ricciardi

et al., 2011), pour d'autres, les conséquences des invasions et la manière dont elles sont perçues devraient être exclues de la définition (Falk-Petersen et al., 2006).

Avec l'une ou l'autre définition, les populations introduites se retrouvent de fait « présumées coupables » (Piola, 2023 ; Warren et al., 2017) alors que plusieurs facteurs sont négligés. Dans le cas des macrophytes, savoir comment leur répartition mondiale actuelle a été atteinte, que ce soit par des vecteurs naturels ou anthropiques, ou les deux, est un premier pas pour comprendre les déterminants de l'écologie des espèces (Alahuhta et al., 2021). Ensuite, il convient de ne pas sous-estimer le facteur « temps » : une population peut être gênante dans l'immédiat et par la suite se réguler. Enfin, il peut y avoir des compromis à accepter en prenant en compte la dynamique à long terme, le rôle fonctionnel des populations exotiques, leurs effets bénéfiques potentiels sur les écosystèmes par l'apport d'autres services ou par l'atténuation de leurs effets négatifs (Carroll, 2011).

En accord avec les travaux de différents chercheurs (Alpert et al., 2000 ; Falk-Petersen et al., 2006), l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), la Convention sur la diversité biologique et les instances européennes ont alors adopté le terme d'espèce exotique envahissante (EEE). Cette dernière est définie comme une espèce introduite par l'homme (volontairement ou non) en dehors de son aire de répartition naturelle et dont l'introduction de toute partie (propagules, graines, œufs) et la propagation peuvent agir sur les processus écologiques et/ou la composition des écosystèmes et menacer alors ces écosystèmes, les habitats ou les espèces indigènes. C'est la définition retenue dans la suite de ce travail.

Avec les changements d'usage des terres et de la mer, l'exploitation directe de certains organismes, le changement climatique et la pollution, les EEE constituent aujourd'hui une pression sérieuse sur la biodiversité. Elles menacent 32 % des oiseaux, 30 % des amphibiens, 20 % des reptiles, 17 % des mammifères terrestres et 15 % des mollusques inscrits dans les catégories d'espèces menacées de la Liste rouge mondiale de l'UICN (Roy et al., 2023). Cependant, cette définition de l'UICN permet de ne pas écarter le fait qu'il peut y avoir des effets positifs aux invasions. Elle souligne en particulier la dimension adaptative des écosystèmes aux changements globaux (accroissement de l'adaptabilité ou de la résilience des milieux grâce aux populations exotiques) alors que le vocabulaire employé dans les études scientifiques peut avoir tendance à influencer l'interprétation des résultats (Warren et al., 2017). Il faut dire que la littérature multiplie les termes pour désigner les plantes présentes en dehors de leur aire de répartition potentielle : espèce exotique, introduite, nouvelle, non-native, étrangère, inconnue, non-indigène, exogène, allogène, allochtone, avec d'importants travaux de définition menés par les biologistes depuis les années 2000 (Davis et Thompson, 2000 ; Fried et al., 2024). On trouve aussi espèce nuisible, mauvaise herbe, plante à problèmes, polluant biolo-

gique, etc., sans doute parce que le sujet est à la croisée de nombreuses disciplines (Fournier et al., 2017). Ce phénomène se retrouve dans la société, dans le vocabulaire politique autant que dans le vocabulaire commun, avec une dimension culturelle liée à l'imaginaire mais qui reflète aussi un jugement de valeur très anthropocentré (Fall, 2021 ; Gilardone et Gross, 2021; Maris, 2014).

2.2.1.2 Processus d'invasion

Les dynamiques d'invasion présentent souvent une longue période pendant laquelle de petites populations s'installent sur des surfaces relativement restreintes avant de proliférer de manière exponentielle et soudaine (Figure 2.4). On suppose pour cela qu'elles développent des génotypes capables de se propager rapidement pendant cette période, ou qu'il advient un événement inhabituel ou une conjonction de conditions environnementales favorables, ou encore que la croissance continue de la population n'est pas remarquée jusqu'à ce qu'elle se généralise (Hobbs et Humphries, 1995). Dans ces conditions, il est délicat, sinon impossible de prédire l'invasion, notamment car l'envahisseur peut être discret pendant plusieurs décennies avant de se multiplier au grand jour (Richardson et al., 2008 ; Vitousek et al., 1997). Il peut se passer des mois ou des années avant qu'une espèce ne se disperse sur une large aire géographique et menace l'équilibre des écosystèmes et les usages. Une espèce introduite devrait donc faire l'objet d'une attention particulière et éventuellement de mesures de gestion même si, a priori, elle ne gêne aucun usage (Simberloff et Gibbons, 2003).

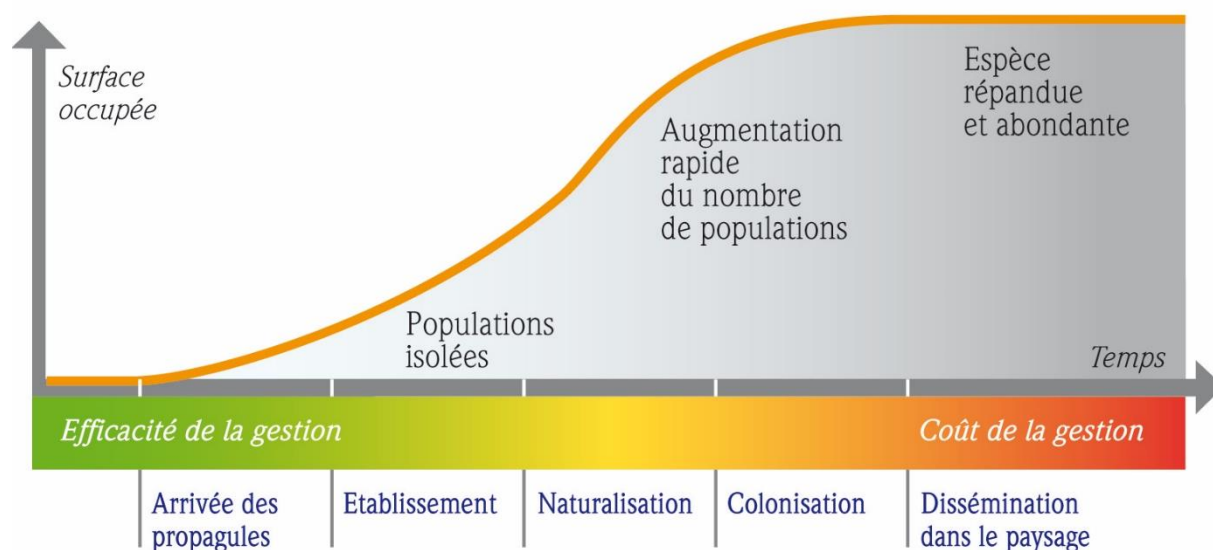


Figure 2.4. Dynamique d'invasion et efficacité de gestion selon les étapes de l'invasion. Inspiré de Hobbs et Humphries, 1995, Simberloff et al., 2013, Daly et al. 2023.

La répartition et l'abondance des populations végétales et animales envahissantes sont déterminées par les activités humaines, la capacité de prolifération de chaque espèce et les caractéristiques biotiques et abiotiques des écosystèmes récepteurs (Pyšek et Richardson, 2006). Ces trois éléments cachent en réalité une multitude d'interactions entre l'espèce envahissante, comprenant sa biologie, son écologie, son histoire évolutive, l'introduction concomitante de pathogènes, ses conditions de transport et la diversité phylogénétique, spécifique et fonctionnelle de la communauté réceptrice (Fournier et al., 2017) (cf. 1.1.2). Les hypothèses pour expliquer le succès des envahissements sont donc multiples et susceptibles de se contredire (Enders et al., 2020). Dans le cas des plantes aquatiques, en plus des mécanismes multiples qui peuvent conduire toute espèce à proliférer (cf. §1.1.2.1), les populations introduites dans un nouvel environnement disposent, par rapport aux espèces déjà présentes, d'avantages supplémentaires, apanage de la nouveauté. Pour expliquer le succès des invasions de macrophytes exotiques, les hypothèses s'appuient sur la disponibilité des ressources, les traits des plantes, leur évolution, la pression des propagules ou les interactions biotiques (Figure 2.5).

Théories darwiniennes et disponibilité des ressources

Les communautés exotiques peuvent avoir des stratégies d'utilisation de l'habitat qui diffèrent de celles des indigènes, avec un décalage dans le début de la période de croissance, un développement à des profondeurs différentes ou une sensibilité à l'intensité lumineuse différente, qui vont faciliter leur installation. Une compétition directe entre communautés exotiques et indigènes peut également se mettre en place pour un même type de niche. Ainsi aux Etats-Unis, certaines espèces exotiques comme *Potamogeton crispus* L., 1753 profitent de niches inutilisées, quand d'autres, comme *M. spicatum* partagent la ressource avec les communautés locales (Verhoeven et al., 2020). La diversité des communautés indigènes de plantes aquatiques semble également jouer un rôle dans le succès d'installation des espèces exotiques. Ces dernières auront plus de facilité à envahir des milieux où la richesse spécifique des communautés macrophytiques est faible et les fonctionnalités limitées et où les espèces présentes n'ont pas les mêmes formes de croissance (Pyšek et Richardson, 2006 ; Ricciardi et al., 2013). En fragilisant les communautés d'espèces natives, les changements globaux peuvent, de la même manière, faciliter l'installation des EEE (Byers 2002). De même, tout ce qui sera entrepris pour atténuer le changement climatique aura un impact sur les écosystèmes et donc sur les communautés végétales, y compris les espèces exotiques envahissantes (Pyke et al., 2008).

Pression des propagules

La reproduction végétative est le mode privilégié de reproduction des EEE végétales aquatiques : les propagules produites assurent leur dispersion (Figure 2.5). Le nombre de propagules introduites dans un nouvel habitat est donc considéré comme le facteur-clé pour l'établissement réussi, la propagation subséquente et le caractère envahissant d'une espèce (Heidbüchel et al., 2019b), bien qu'il existe de fortes disparités dans les taux de fragmentation et dans la capacité de régénération de ces fragments selon les espèces de macrophytes. La quantité de propagules dispersée va généralement dépendre de la taille de la population située en amont, de l'abondance des plantes aquatiques, des caractéristiques des cours d'eau, des conditions environnementales et enfin des contraintes hydrauliques (notamment de fortes variations de débit) (Heidbüchel et Hussner, 2019). L'introduction involontaire de fragments de plantes du fait des activités anthropiques accentue cette dissémination des plantes aquatiques exotiques (Ribaud et al., 2018). La reproduction clonale est une stratégie moins coûteuse en énergie que la reproduction sexuée et confère de ce point de vue un avantage aux espèces exotiques sur certaines espèces indigènes (Hussner et al., 2021).

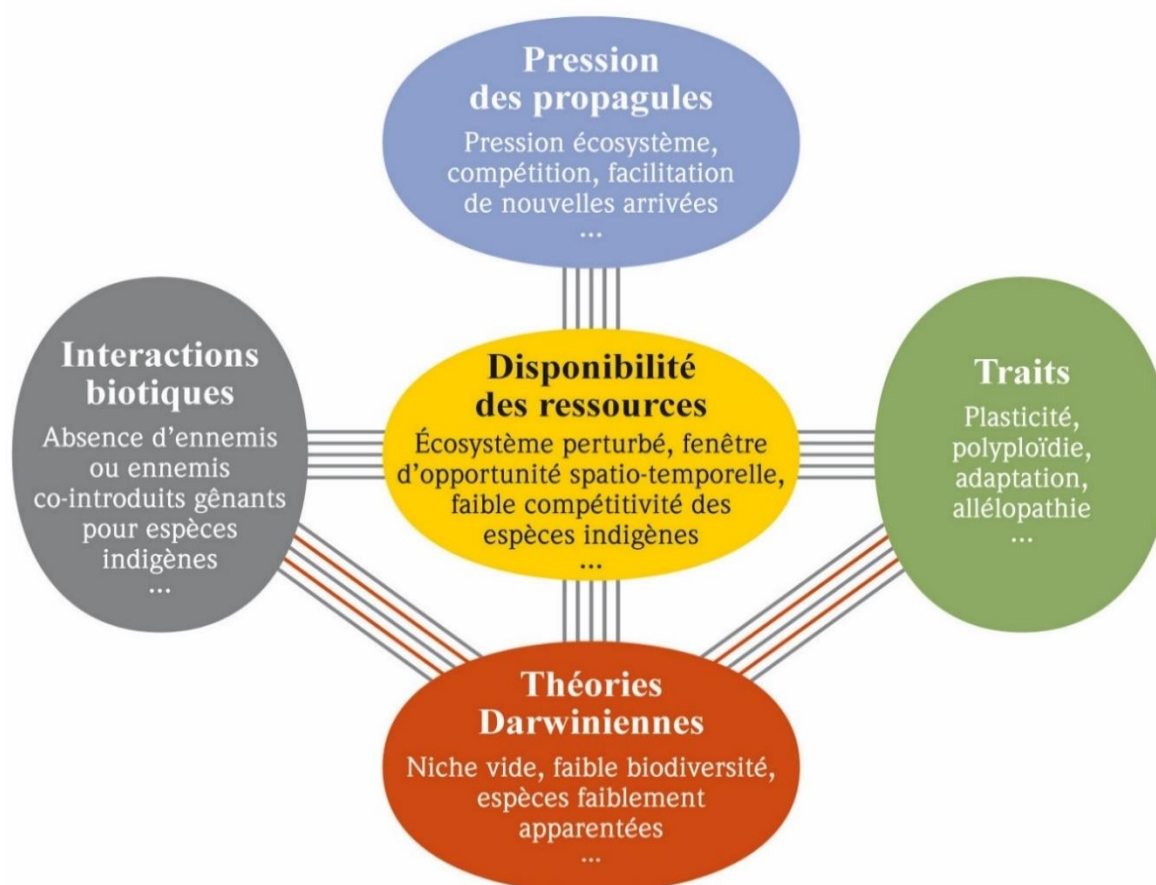


Figure 2.5. Les 5 types d'hypothèses émises pour expliquer le succès des invasions biologiques. Les traits gris indiquent des hypothèses proches, les traits rouges des hypothèses contradictoires. Source : adapté de Enders et al. 2020.

Traits

Les plantes exotiques envahissantes présentent un certain nombre de caractéristiques spécifiques qui peuvent les rendre plus compétitives que les populations indigènes et améliorer leurs possibilités d'adaptation dans de nouveaux milieux : utilisation efficace des ressources, taux de croissance accrus, allélopathie ou encore plus grande plasticité (Kuehne et al., 2016) (Figure 2.5). Des changements dans les traits, comme par exemple la modification de la forme de croissance, l'augmentation de la surface foliaire ou encore le changement dans l'allocation de la biomasse, peuvent conférer un avantage non négligeable à certaines espèces exotiques. Lorsque les conditions environnementales deviennent moins favorables, les espèces exotiques qui montrent des phénotypes plastiques sont avantagées par rapport à des espèces indigènes moins plastiques et leur installation et leur prolifération sont facilitées (Hussner et al., 2021). Par exemple, les modifications attendues de la température de l'eau et/ou des régimes hydrologiques du fait des changements globaux, peuvent modifier l'introduction, la distribution et l'impact des EEE sur les milieux, en fonction de la capacité d'adaptation de ces espèces aux nouvelles contraintes et de leur réponse aux opérations de gestion (Hellmann et al., 2008 ; Walther et al., 2009).

Par ailleurs, il est probable que la polyploïdie donne aux espèces introduites un avantage important dans la colonisation de nouveaux habitats, les aidant à progresser le long du continuum introduction-naturalisation-invasion (te Beest et al., 2012). Elle serait à l'origine d'une multitude de changements dans les traits des plantes qui auront des effets plus ou moins positifs sur leur potentiel invasif (Moura et al., 2021 ; te Beest et al., 2012). Ainsi, des modifications de la phénologie ou des génotypes affecteraient l'interaction entre les espèces, leur distribution et le fonctionnement des écosystèmes (Drenovsky et al., 2012 ; Petruzzella et al., 2018).

Enfin, des composés allélopathiques pourraient être produits par les EEE en plus grande quantité dans leur nouvel environnement. Ils serviraient non plus à se défendre de potentiels prédateurs (herbivores, pathogènes) mais dans leur compétition pour l'espace avec les macrophytes indigènes, alors qu'ils seraient inefficaces contre leurs voisins dans leurs lieux d'origine (Callaway et Ridenour, 2004).

Interactions biotiques

En lien avec le point précédent, se trouve l'hypothèse de l'absence d'ennemi (Figure 2.5). Dans son nouvel environnement, la plante introduite ne serait pas confrontée à des herbivores ou des pathogènes qui auraient coévolué avec elle. Elle pourrait donc consacrer plus d'énergie à

d'autres fonctions (comme sa croissance) qu'à ses mécanismes de défense (Enders et al., 2020 ; Fleming et Dibble, 2015).

Le succès d'une invasion dépend à la fois d'une adéquation entre l'espèce et le milieu d'accueil, de l'histoire de la plante et d'une part de hasard et rend les généralisations sur les dynamiques d'invasion impossibles (Udo et al., 2016). Cela signifie que des espèces qui jusqu'ici étaient connues pour leur potentiel proliférant pourraient voir leurs populations se réguler, quand d'autres, qui ne posaient jusque-là pas de problème aux activités humaines, pourraient voir leurs populations se multiplier.

2.2.2 Sensibilité des milieux aquatiques

Les milieux aquatiques continentaux sont souvent reconnus comme les écosystèmes parmi les plus touchés par les invasions biologiques (Polce et al., 2023) (Figure 2.6). Plusieurs raisons ont été évoquées. Ils constituent d'abord une ressource essentielle pour une multitude d'acti-

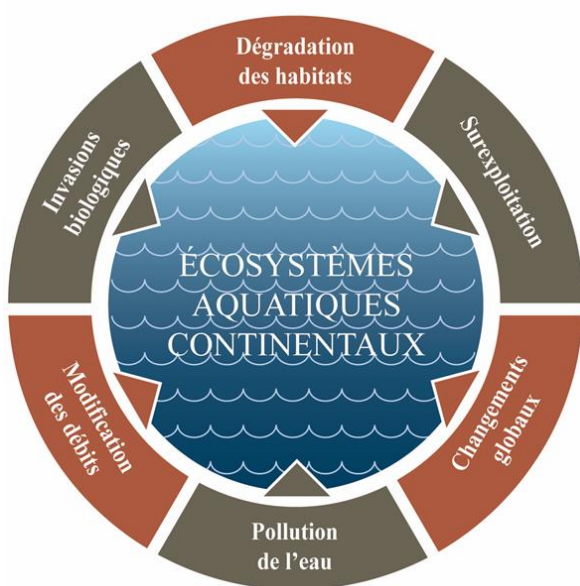


Figure 2.6. Les 6 principales pressions pesant sur les milieux aquatiques d'eau douce. Leurs interactions sont (potentiellement) aussi une menace pour les écosystèmes. D'après Dudgeon et al., 2006.

vités humaines dont les différents acteurs manifestent des intérêts parfois divergents (Dudgeon et al., 2006 ; Reid et al., 2019). Ces milieux sont aussi ceux qui sont le plus manipulés par l'homme (retenues, barrages, seuils, rectifications, prélèvements, etc.). Par exemple, la charge sédimentaire peut être modifiée par la superficie du bassin versant et son relief, mais les systèmes de drainage et l'occupation anthropique du bassin versant joueraient également un rôle dans le développement des invasions de macrophytes (McLaughlin et al., 2015). Simultanément, l'uniformité et l'interconnexion des milieux aquatiques peuvent faciliter la dispersion des populations (Vitousek et al., 1997).

Par ailleurs, ces milieux sont considérés comme ayant la plus grande biodiversité : l'arrivée d'espèces exotiques envahissantes peut avoir un impact négatif sur cette richesse (Dudgeon et al., 2006). En outre, bien qu'ils ne représentent qu'une surface limitée, ils présentent une très grande richesse d'habitats. Dans ces milieux, l'installation d'espèces de macrophytes exo-

tiques et leur prolifération peut entraîner un changement de l'abondance et de la composition taxonomique des communautés. Ortiz et al. (2019) ont ainsi mis en évidence l'évolution des assemblages d'algues en fonction de la charge en nutriments et de la présence de macrophytes enracinés. En particulier, ils ont recensé une plus grande biomasse d'algues ainsi qu'une perte de grandes diatomées associée à une augmentation des chlorophytes, en présence de *M. spicatum*, espèce exotique envahissante aux Etats-Unis, qu'en son absence. Des modifications de la composition des communautés animales sont également observées. Par exemple, la diversité des poissons exotiques serait positivement corrélée à l'abondance de *M. aquaticum*, alors que s'opère parallèlement une sélection des espèces indigènes, tolérant des habitats dégradés ou de moindre qualité (Kuehne et al., 2016). La complexité structurelle, le volume et la biomasse accrus de *M. aquaticum* ont également été associés à une diversité accrue des invertébrés épiphytes, différents des espèces retrouvées sur les plantes indigènes (Kuehne et al., 2016).

2.2.3 Activités anthropiques et espèces exotiques envahissantes

Les invasions biologiques engendrent des dommages et pertes directs – impacts sur la santé humaine (ambrosie, moustique tigre), la production agricole, les activités économiques (revenus du tourisme) – ou indirects – réparation des dommages des effets négatifs sur certaines activités, opérations d'éradication ou de régulation des populations envahissantes, etc. Les coûts de ces dommages et de la gestion de ces populations sont difficiles à évaluer. Sur la période 1970-2017, le coût mondial des invasions biologiques est estimé, sur bases des études publiées, à 1,288 trillions de dollars (USD 2017), dont 8,9 milliards sont attribués aux végétaux, chiffre sans doute sous-estimé, les études scientifiques sur les espèces végétales étant probablement sous-représentées par rapport aux espèces animales (Cuthbert et al., 2021 ; Diagne et al., 2021). En moyenne sur la même période, les coûts de gestion (prévention, contrôle, éradication) représentent environ 8 % de ce montant, mais ne croissent pas aussi rapidement que le coût des dommages (Diagne et al., 2021 ; Roy et al., 2023). Il convient de garder à l'esprit que certains éléments ne disposent pas de valeur marchande et donc que certains dommages peuvent être sous-évalués. Ainsi localement, outre une perte de valeur économique ou récréative et des conséquences sanitaires ou esthétiques négatives, il pourrait résulter de la présence des EEE des pertes dramatiques de biodiversité, un changement dans la composition générale des communautés, une modification des services rendus par les écosystèmes (Roketenetz, 2015 ; Tassin et al., 2011), dont le chiffrage est complexe.

L'accélération du phénomène d'invasions biologiques a engendré des conséquences lourdes sur les activités anthropiques et les écosystèmes qui ont mené à une prise de conscience po-

litique. Le contrôle des envahissements, qu'on parle d'espèces animales ou végétales, est au centre des préoccupations des gestionnaires de milieux.

2.3 Gestion des proliférations végétales

2.3.1 Cadre légal

L'impact écologique des espèces proliférantes est difficile à évaluer et d'aucuns mettent en avant le fait qu'en voulant voir certains effets positifs à la présence d'espèces exotiques, on sous-estime leurs impacts négatifs, parfois difficilement décelables, sur les autres communautés. Ainsi, les proliférations de populations exotiques seraient incertaines, parfois décalées dans le temps mais finiraient toujours par advenir et nécessiteraient donc systématiquement la mise en œuvre d'action de contrôle (Simberloff et al., 2013). C'est sur ce constat qu'est bâti le cadre réglementaire international, décliné au niveau européen, national et local, qui finalement ne se préoccupe pas de la gestion des espèces indigènes proliférant dans les milieux.

Au niveau mondial, la Convention sur la diversité biologique avait fixé à 2020, le contrôle ou l'éradication des espèces exotiques envahissantes jugées prioritaires et l'instauration de mesures visant à prévenir leurs établissement et voies d'introduction (UNEP, 2011). A l'échelle européenne, une première stratégie contre les espèces exotiques envahissantes a été définie en 2004, dans le cadre de la Convention de Berne relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe signée en 1982. Après un premier document, en 2008, intitulé "vers une stratégie de l'Union européenne relative aux espèces envahissantes", la Commission européenne a publié en 2011 sa stratégie à l'horizon 2020 pour enrayer la perte de biodiversité sur son territoire, reprenant l'objectif 9 des "Objectifs d'Aichi" (COP 10, Nagoya, 2010) sur la maîtrise des espèces exotiques envahissantes. Le règlement européen (UE) n°1143/2014 du 22 octobre 2014 relatif à la prévention et à la gestion de l'introduction et de la propagation des espèces exotiques envahissantes, animales et végétales, terrestres et aquatiques, en vigueur depuis le 1er janvier 2015, marque néanmoins le pas le plus significatif, en reprenant les aspects définis au niveau international : obligations de prévenir l'introduction, éradication au début de l'invasion et gestion des envahissements dans les 18 mois qui suivent la détection (art. 19). Ces éléments s'appliquent à un certain nombre d'espèces introduites (« EEE préoccupantes »), dont la liste est régulièrement mise à jour depuis sa mise en place en 2016 (Règlement d'exécution (UE) 2019/1262). Le règlement européen a été retranscrit en France dans le Code de l'Environnement via la loi n° 2016-1087 du 8 août 2016 pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages, qui comprend une section relative au « contrôle

et à la gestion de l'introduction et de la propagation de certaines espèces animales et végétales ». En particulier, l'article L 411-5 interdit l'introduction dans le milieu naturel d'espèces animales et végétales dont la liste est fixée par arrêté ; l'article L 411-8 permet d'engager des mesures pour les capturer, les prélever, ou les détruire dès qu'elles sont détectées. Enfin, l'article L 411-9 permet d'élaborer et de mettre en œuvre des plans nationaux de lutte.

Dans la mise en œuvre de ces textes résident néanmoins des difficultés importantes : comment exercer la surveillance des introductions, quelle(s) espèce(s) cibler et quand ? En effet, en 1999, en Nouvelle-Angleterre, au nord-est des Etats-Unis, Les et Mehrhoff recensaient un nombre plus important d'actions de contrôle des espèces indigènes que d'actions contre des espèces exotiques. Cela tenait au fait que les décisions des gestionnaires s'appuient sur les avis du grand public et visent à assurer la poursuite des activités, alors que les biologistes prennent en considération les impacts des populations envahissantes sur les écosystèmes (Les et Mehrhoff, 1999). Pour contourner ces difficultés, l'IUCN au niveau international, comme le Centre de Ressources Espèces Exotiques Envahissantes en France, s'accordent avant tout à porter une attention particulière à l'analyse des risques que présente une espèce dans son aire d'introduction. Ce préalable a plusieurs objectifs. Il s'agit d'abord de rappeler que la constitution d'herbiers aquatiques n'est pas le seul fait des espèces exotiques : les plantes indigènes peuvent aussi être envahissantes et parfois occasionner une gêne à la navigation ou aux activités de loisirs. Il est donc nécessaire de bien identifier les espèces végétales concernées pour adapter les pratiques de gestion si les plantes font l'objet de protections particulières. Ensuite, les méthodes de gestion employées ne seront pas les mêmes selon le stade de l'invasion : passé un certain temps, il est en effet illusoire de vouloir éradiquer une espèce envahissante (Figure 2.4). Par ailleurs, la possibilité existe que certains envahissements aient un effet neutre, voire positif (ou du moins bénin) sur les écosystèmes. Des macrophytes exotiques peuvent par exemple participer à la structuration de l'habitat, soit lorsqu'ils sont morphologiquement proches des espèces indigènes en modifiant peu la structure, soit en apportant des habitats nouveaux qui permettent le développement d'autres espèces dans les communautés faunistiques (Thomaz et Cunha, 2010). Ces plantes exotiques peuvent également remplir des fonctions que remplissaient auparavant des espèces qui se sont éteintes, par exemple dans le cadre des changements globaux (Schlaepfer et al., 2011). Dans l'analyse des risques, Davis et al. (2011) suggèrent alors de prendre en compte les fonctions exercées par les espèces dans un écosystème plutôt que de se focaliser sur leur origine. Cette première phase d'analyse des risques doit guider par la suite le choix de la (des) méthode(s) de contrôle à retenir pour gérer efficacement l'envahissement, parmi un panel de techniques plus ou moins onéreuses et complexes à mettre en œuvre (Richardson et al., 2008).

Il semble également que le renforcement de la biosécurité régionale passe par une coopération accrue à différents niveaux. Ainsi, Gross et al. (2020) préconisent de revoir le relais des informations du terrain vers les niveaux locaux, nationaux et régionaux, en homogénéisant les bases de données, en standardisant les procédures d'échange de données et en identifiant des responsables. En France, des listes hiérarchisées d'EEE existent seulement au niveau régional, construites généralement par les Conservatoires Botaniques Nationaux, selon des méthodes qui leur sont propres. La mise en œuvre de la réglementation européenne sur les EEE mérite donc d'être étroitement surveillée compte tenu de la multiplicité et la diversité des acteurs. Parallèlement, la résilience des écosystèmes pourrait être renforcée en tenant compte lorsqu'on traite des EEE, des Directives Habitat (92/43/EEC), Oiseaux (2009/147/EC) et Cadre sur l'Eau (2000/60/EC).

Au vu des aspects négatifs que font peser les espèces exotiques envahissantes sur les activités anthropiques, dans le cas des macrophytes, différentes techniques de gestion ont vu le jour et sont testées et mises en œuvre dans les pays concernés.

2.3.2 Méthodes physiques

Parmi les différentes actions mises en œuvre dans les milieux aquatiques pour tenter de gérer les invasions des macrophytes exotiques, les techniques physiques sont les plus employées. La France voit apparaître les premières opérations de faucardage dans les années 1920 (Dutartre, 2004). L'arrachage manuel ou mécanique – voire le dragage – et la coupe à l'aide de bateaux faucardeurs-moissonneurs sont utilisés plutôt sur de grandes surfaces (Figure 2.7). Ces actions sont généralement préconisées au début de la saison froide au moment où la plante faiblit du fait de la baisse de luminosité, de la moindre disponibilité en nutriments, des basses températures (Hussner et Krause, 2007) et où l'effet sur les populations de plantes autochtones est réduit. Bien souvent cependant, elles visent à supprimer rapidement la gêne occasionnée par les herbiers pour permettre la reprise des activités anthropiques, donc sont beaucoup effectuées au printemps ou dans le courant de l'été, en pleine saison de croissance des plantes. Selon le milieu et les conditions environnementales, la diminution de la densité de la plante n'est alors que de courte durée. En effet, ces actions provoquent un relargage des nutriments des sédiments dans la colonne d'eau, favorisent l'expansion de la plante par l'ouverture de nouveaux espaces ou permettent la recolonisation du milieu à partir des berges où les plantes coupées sont entreposées. En outre, elles provoquent un découpage des plantes et la dispersion de multiples fragments qu'il est souvent impossible de ramasser en totalité, parmi lesquels les parties apicales, qui sont bien plus efficaces que les autres fragments dans la régénération de la plante et la colonisation de nouveaux territoires (Heidbüchel

et Hussner, 2019). Ces techniques, dont les résultats sont de courte durée et engendrent des impacts négatifs non négligeables sur les écosystèmes ne prennent pas assez en compte la biologie des plantes (Dutartre, 2004). Des améliorations sont pourtant en cours de développement. Aux Pays-Bas, un bateau-râteau ratisse le sédiment pour provoquer le détachement des racines et les opérations de ramassage qui suivent le détachement des plantes sont renforcées pour en éviter la dispersion (Pot, 2023). En Europe existe aussi le système « Hydro-venturi » qui enlève à la fois les racines – en les décollant par aération des sédiments grâce à un jet d'eau haute pression – et les parties au-dessus du sédiment, et qui semble permettre un meilleur contrôle que la simple coupe tout en étant moins dommageable pour l'écosystème (Hussner et al., 2017). Cela paraît particulièrement vrai pour les petites surfaces notamment lorsque sont combinés l'hydro-venturi manuel et la pose de bâches qui privent les plantes de lumière (A. Hussner, com. pers.).



Figure 2.7. Méthode de contrôle physique de *M. heterophyllum* en France. A gauche, faucardeur (coupe). A droite, pelle à grand bras sur ponton flottant (arrachage). Photos : VNF.

Le second moyen physique privilégié dans la gestion des envahissements est en effet la privation de lumière qui vise à inhiber la photosynthèse. L'ombrage naturel demande du temps dans sa mise en œuvre et même si ses effets sont peu documentés, il semble qu'il ne peut suffire à lui seul à contrôler un envahissement (Hussner et al., 2017). De manière plus radicale, la pose de bâche en géotextile ou en toile de jute sur des surfaces plus ou moins importantes pourrait se révéler efficace : des expériences sur 5 000 m² ont été conduites dans des lacs irlandais pour éradiquer le grand lagarosiphon (*Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss, 1928) par la pose de toile de jute, biodégradable et dont la taille des mailles permet tout de même la croissance des plantes indigènes (Caffrey et al., 2014). Si les résultats paraissent probants, cette technique a néanmoins en réalité été combinée à d'autres.

Il reste que la combinaison entre des méthodes d'enlèvement mécaniques, d'arrachage manuel et la pose de tapis benthiques pour tenter d'enrayer la propagation des espèces végétales aquatiques est souvent un gage de plus grande efficacité que le recours à une technique unique (Bailey et Calhoun, 2008).

2.3.3 Contrôle chimique

Les Etats-Unis en particulier, mais aussi d'autres pays anglo-saxons comme l'Australie ou la Nouvelle-Zélande, recourent à des produits phytosanitaires (fluridone, carfentrazone, 2,4-D par exemple), qui ne sont pas autorisés par les règlements européens (Directive 2009/128/EC). Si ce type de gestion permet parfois de réduire significativement la biomasse de plantes, il semble également nécessaire que les opérations soient répétées (Hussner et al., 2017). De plus, l'usage d'herbicides dans le contrôle de *M. spicatum* par exemple se heurte au développement de résistance de ses hybrides, comme *M. spicatum* x *M. sibiricum*, aux molécules utilisées (Hussner et al., 2017 ; Thum et al., 2023). En outre, des effets négatifs ont été rapportés, comme la baisse de biomasse des macrophytes indigènes ou de l'abondance et de la richesse des macroinvertébrés (Harrahy et al., 2014 ; Mikulyuk et al., 2020). En conséquence aujourd'hui, la meilleure réponse trouvée aux Etats-Unis pour gérer par exemple *M. spicatum* semble être une lutte intégrée, qui combine les avantages à long terme des contrôles biologiques avec les avantages à court terme des herbicides, tout en préservant les plantes indigènes (Marko et White, 2018). Toutefois, il convient de rester prudent dans l'utilisation des herbicides, car selon certaines études, traiter chimiquement ou biologiquement les plantes leur fait fabriquer plus d'amidon et à l'opposé de l'effet recherché, accroît alors le risque d'autofragmentation, ce qui favoriserait leur propagation (Wersal et al., 2011).

Une autre technique de contrôle chimique des envahissements de plantes immergées dans les milieux aquatiques consiste à déverser dans le milieu des colorants de synthèse, de manière à y atténuer la luminosité. Son objectif est en ce sens comparable à la pose de bâches évoquée au §1.3.2, c'est-à-dire empêcher les plantes de capter la lumière nécessaire à leur développement (Buglewicz et Hergenrader, 1977 ; Lynch Jr., 2006). Cette technique a été élaborée pour la 1^{re} fois par Eicher en 1945 en Arizona (Eicher, 1947). Les résultats des études suggèrent que les concentrations de colorants ne sont généralement pas suffisantes pour stopper la croissance des macrophytes, habitués à s'acclimater à de nombreuses variations de lumière dans la colonne d'eau, dues à la profondeur, aux courants ou encore aux mouvements en surface (Crane et al., 2022 ; Denys et al., 2014). Comme pour les herbicides, se pose la question de potentiels effets négatifs de ces composés organiques et de leurs produits de

dégradation sur les organismes indigènes et sur le fonctionnement de l'écosystème (Ali, 2010 ; Eicher, 1947 ; Tkaczyk et al., 2020).

2.3.4 Contrôle biologique

Le contrôle biologique par des invertébrés, des poissons, des champignons, des bactéries ou d'autres espèces de macrophytes est parfois envisagé. L'herbivorie par les macroinvertébrés, si elle se limite souvent au méristème ou tout au plus aux 15 cm supérieurs de la plante, a néanmoins pour effet : (i) de détruire les lacunes qui servent de réservoir d'air et affecte alors la flottabilité et la viabilité des fragments ; (ii) de provoquer des blessures susceptibles d'être infectées par des champignons ou des bactéries et (iii) de supprimer la production de biomasse des racines en inhibant le transport des sucres vers ces dernières (Roketenetz, 2015). Généralement, la quantité d'agents de biocontrôle présente naturellement dans le milieu est cependant insuffisante pour réguler la communauté végétale visée. Cette technique suppose donc le déversement d'agents dans le milieu dans des quantités adaptées à la diversité des habitats (Hill et Coetzee, 2017a). Le gestionnaire qui y a recours doit aussi envisager un contrôle par divers agents : il paraît ainsi plus efficace de déverser différentes espèces de charançons pour que certains mangent la partie haute et d'autres la partie inférieure de la plante. Malgré cela, le contrôle biologique est limité par différents facteurs, notamment la présence éventuelle d'herbicides nuisibles pour les agents de lutte choisis, les hivers froids ou encore les eaux eutrophes qui permettent aux plantes de compenser l'herbivorie (Hill et Coetzee, 2017a). Au demeurant, si certains pays choisissent d'investir en créant des élevages massifs pour produire des agents à la demande comme cela peut être le cas en Afrique du Sud (Hill et Coetzee, 2017a), d'autres se désintéressent de ce type de contrôle du fait d'un mauvais rapport coût / bénéfice lié à la difficulté de cibler les attaques sur une espèce donnée ou encore simplement faute de moyens financiers (Schwarzländer et al., 2018). Le risque existe que l'espèce choisie pour le contrôle prolifère ou change de cible et cause des dégâts qui n'étaient pas anticipés, en décimant des espèces protégées par exemple. A l'inverse, la population d'agents de contrôle peut simplement s'effondrer parce qu'elle n'est pas adaptée aux conditions environnementales (Hill et Coetzee, 2017a ; Paterson et al., 2023).

Certaines tentatives de gestion jouent sur la turbidité de l'eau qui pourrait être obtenue par l'empoisonnement des milieux avec des espèces fouisseuses comme la carpe commune (*Cyprinus carpio* L., 1758). Des populations de carpes auraient ainsi un effet négatif sur des tapis au fond de l'eau de *V. denseserrulata* Makino (1921), alors que les espèces formant des canopées, comme *H. verticillata*, ne semblent pas affectées par la présence des poissons (Qiu et al., 2019). En plus de remuer le sédiment, l'herbivorie de ces poissons pourrait parfois entraîner

ner des réductions de biomasse. L'espèce exotique *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) ou carpe chinoise, permettrait la diminution de la biomasse de certaines espèces de macrophytes, dans les 3 à 10 ans après leur introduction, à condition qu'elle soit présente en quantité suffisante (Hanlon et al., 2000). Ce type de contrôle biologique est rendu difficile car les carpes peuvent présenter des préférences pour une ou plusieurs espèces de macrophytes, indigènes et non exotiques. De même, les poissons omnivores, lorsqu'ils ont le choix, préféreront les espèces animales aux macrophytes (Dorenbosch et Bakker, 2011). L'herbivorie peut aussi supprimer la totalité des macrophytes du milieu et modifier l'équilibre de l'écosystème. Il faut enfin noter que le fait de déverser une espèce animale exotique dans un milieu donné, pour gérer une espèce végétale exotique, ne ferait qu'accroître les risques sur les différents compartiments et le milieu, en particulier pour les canaux, tous interconnectés et connectés avec les milieux naturels. Ce point est pris en compte dans les réglementations européennes, qui interdisent ce type d'introduction (Bogutskaya, 2020 ; Hussner et al., 2017). En effet, il existe par exemple une inquiétude pour les cours d'eau européens relative à la présence de *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853, ou crabe chinois, dont les déplacements, plus que la consommation, peuvent faire disparaître la totalité des macrophytes du milieu (Schoelynck et al., 2020).

2.3.5 Prévention

Si certains rêvent de créer des séparations écologiques pour éviter la propagation des espèces envahissantes dans des milieux aujourd'hui interconnectés, comme c'est le cas entre le Mississippi, les réseaux urbains de Chicago et les Grands Lacs aux Etats-Unis, ce type de contrôle ne saurait être une option viable du point de vue environnemental et économique et la prévention reste incontournable (Patel et al., 2010).

Préalable à toute autre action, l'établissement de mesures d'interdiction douanières puis de lois et règlements qui obligent à enlever les débris de plante (ou les espèces animales) présents sur les coques des bateaux, doivent s'accompagner de mesures coercitives, telles des inspections ou des amendes (Newman et Duenas, 2017 ; Thum et Lennon, 2006). Il importe par-dessus tout que ces limites soient imposées rapidement car tout retard dans la promulgation de la législation appropriée profite à l'établissement sans entrave et à la propagation dans les plans d'eau de nouveaux envahisseurs aquatiques (Coetzee et al., 2011).

A défaut d'agir vite, dans les premiers stades de l'invasion, ce qui semble rester la meilleure solution (Moody et Les, 2010), la prévention peut s'exercer même lorsque l'espèce ciblée est installée, via en particulier l'information du public et l'obtention du soutien de toutes les parties prenantes concernées (McNeely et al., 2000). C'est pour cela que les responsabilités doi-

vent être clairement définies, soit au niveau étatique, comme l’a fait l’Australie au travers de son « National Environmental Biosecurity Response Agreement »¹ (accord national relatif à la biosécurité) ou au niveau régional, comme les « Pest Management Plans » (plans de gestion contre les EEE) néo-zélandais², qui identifient les acteurs, définissent la procédure de notification d’un envahissement, les réponses d’urgence et enfin le partage des coûts d’actions, souvent principal frein à la mise en œuvre de stratégies coordonnées. Néanmoins, faire comprendre aux publics l’importance des mesures préventives nécessite de veiller à ce que les méthodologies ou techniques mises en œuvre soient acceptables sur le plan environnemental, social et éthique.

2.3.6 Approche globalisée

Il ressort des expériences de gestion que la mise en œuvre d’une seule des techniques évoquées aux paragraphes précédents ne saurait suffire (Madsen, 2000) : c’est la combinaison de différentes techniques de gestion qui semble donner les meilleurs résultats même si ces derniers restent souvent, malgré tout, de courte durée. Dans cette perspective, l’Etat du Mississippi au sud-est des Etats-Unis a défini une stratégie de gestion des espèces exotiques envahissantes qui s’appuie à la fois sur l’évaluation des risques, la recherche, la création et la mise à jour de bases de données, la définition de plans de gestion et l’information et la formation de tous les publics (gestionnaires, plaisanciers, pêcheurs, citoyens, personnel des jardinerie, architectes paysagers, élus). En Belgique, chaque espèce fait l’objet d’un plan de gestion qui combine lui aussi différentes techniques de gestion (Adriaens et al., 2019). Dans le cas de *M. heterophyllum*, les étangs et voies navigables envahis sont soumis à l’ombrage, la réduction des nutriments dans l’eau et une concurrence accrue avec les hélrophytes indigènes. En parallèle, une campagne de biosécurité a été mise en place à l’intention des utilisateurs et des gestionnaires des ports, des rivières et des plans d’eau (vérification des bateaux et des équipements avant de passer des zones envahies aux zones non envahies). Dans les deux cas sont mis au centre du dispositif la prévention et l’information du public, meilleurs garde-fous contre la propagation des espèces envahissantes (Hussner et al., 2017). Cette nécessité de former et d’informer concerne aussi les gestionnaires. Afin de prendre une décision, ces derniers ont tendance à vouloir accumuler nombre d’informations sur les conséquences de la présence et de la dispersion d’une espèce exotique pour éviter des investissements trop lourds.

¹<https://federation.gov.au/about/agreements/national-environmental-biosecurity-response-agreement-nebra>

²<https://www.bionet.nz/>

Il est également souvent difficile de savoir qui doit prendre la responsabilité et supporter le financement des actions de contrôle, ce qui allonge les délais de mise en œuvre de ces dernières. Cette temporisation fait qu'on passe ainsi souvent à côté de solutions moins coûteuses et moins dommageables pour l'environnement (Sims et Finnoff, 2013).

Réguler les populations d'espèces envahissantes peut aussi s'envisager par un travail sur la résilience du milieu et notamment un accroissement de la diversité des espèces indigènes de manière à occuper les différentes niches disponibles. C'est ainsi que des travaux importants d'assèchement, de dragage puis de replantation d'espèces indigènes sont menés, notamment sur des étangs (Hilt et al., 2006b ; van de Weyer et al., 2014). Il s'agit finalement d'utiliser la théorie de la biologie des invasions pour favoriser l'établissement et la prolifération des espèces indigènes que l'on pense souhaitables : les hypothèses formulées dans ce cadre, comme des avantages compétitifs plus importants dans les nouveaux habitats, l'absence d'ennemi qui aurait coévolué, l'effondrement des populations et la pression des propagules permettent de saisir les mécanismes de propagation des espèces (Cadotte et al., 2021).

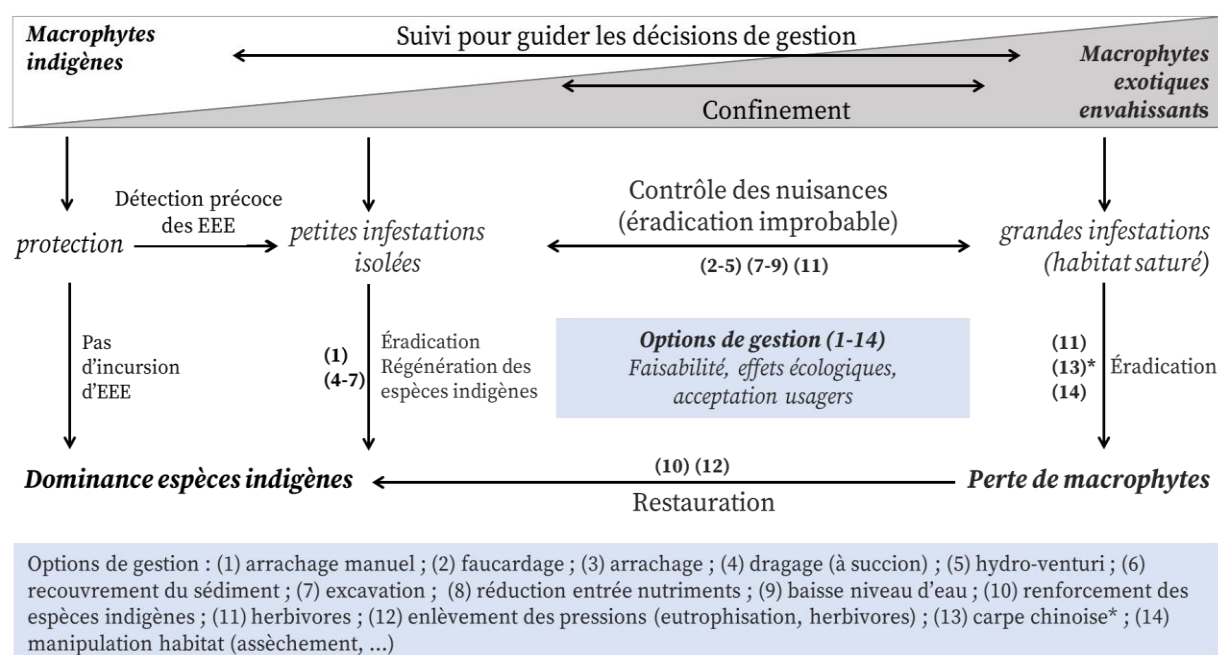


Figure 2.8. Options de gestion selon la densité de macrophytes exotiques présents. (13)* les carpes chinoises sont des espèces exotiques dont le déversement dans les milieux aquatiques ouverts européens est interdit. Adapté de Hussner et al., 2017.

Bien souvent, ce type d'actions de restauration doit être intégré à la stratégie globale de gestion pour éviter le retour des envahissements par la même espèce ou par une autre espèce exotique (Figure 2.8). Ces actions peuvent donc influencer le rétablissement de la biodiversité

mais il reste qu'un des facteurs principaux de perturbation semble être l'eutrophisation des milieux aquatiques (cf. §1.1.2). La gestion à long terme nécessite alors une approche de gestion intégrée des bassins versants, sans laquelle on assisterait à une succession d'invasions d'herbiers de différentes espèces envahissantes plutôt qu'à un réel contrôle (Hill et Coetzee, 2017b). Conjointement à l'information ou la formation des gestionnaires, à l'évaluation des risques et à la coordination entre les parties prenantes, la réduction de la vulnérabilité des milieux est donc essentielle (Ricciardi et al., 2011).

2.3.7 Valorisation de la biomasse

La biomasse extraite des milieux aquatiques peut représenter des quantités importantes, par exemple plusieurs centaines de tonnes de matière fraîche chaque année selon les expérimentations sur *M. heterophyllum* menées dans le canal de la Somme (Sarat et al., 2018). Il est alors difficile de laisser les déchets de plantes sur les berges, au risque de contaminer à nouveau le milieu par la réintroduction de fragments par le vent, les oiseaux, le lessivage ou par l'apport de nutriments par les lixiviats. Les gestionnaires envisagent parfois de valoriser les fortes quantités de biomasse extraites. La solution la plus évidente à l'heure actuelle est la conversion de la biomasse en biochar (par pyrolyse) ou hydrochar (procédé thermochimique) qui sera utilisé comme combustible via des installations de biogaz ou comme précurseur de carburant. Des études doivent être menées préalablement car il semble que pour certaines plantes, le rendement en termes de biogaz est meilleur en mélange avec d'autres plantes, comme dans le cas de l'Elodée de Nuttall (*Elodea nuttallii* (Planchon) H.St.John, 1920) (Zehnsdorf et al., 2015). L'utilisation de macrophytes aquatiques comme amendement des terres cultivables reste à étudier, étant donné que certaines plantes accumulent les éléments trace métalliques et pourraient alors présenter un risque pour la santé. Dans sa région d'origine, *M. aquaticum* (Vell.) Verdc., 1973 est d'ailleurs utilisé en phytoremédiation pour purifier les eaux usées (Souza et al., 2013).

D'autre part, certains composés chimiques pourraient avoir une utilisation dans les domaines cosmétiques ou pharmaceutiques, à l'image de l'Hydrille verticillée (*Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle, 1839). L'extraction de phytol, un acide gras composant la chlorophylle présente en grande quantité chez *Hydrilla verticillata*, est envisagée pour une utilisation comme tensioactif dans des produits désinfectants, car il est plus stable que les tensioactifs de synthèse et sans effet négatif sur l'homme ni sur l'environnement (Prabha et al., 2019). Le phytol a des propriétés anti-inflammatoires, anticancéreuses, anti-tératogènes, etc., qui seraient exploitables. La présence importante de caroténoïdes dans certains macrophytes, dont *Hydrilla verticillata*, permet également d'envisager l'utilisation de leurs propriétés anti-radicalaires, anti-

âge ou anti-pollution dans des cosmétiques. D'autres composés peuvent avoir des applications médicinales, comme le β -sisterol contenu dans l'Elodée de Nuttall et l'Elodée du Canada (*Elodea canadensis* Michx, 1803) utilisé par exemple dans le traitement de l'hyperplasie (Muñoz Escobar et al., 2011).

Néanmoins, cette valorisation pose des questions en termes économiques et éthiques. La quantité de biomasse est en effet difficile à prédire d'une année sur l'autre du fait de la complexité du fonctionnement des écosystèmes, des aléas climatiques, des changements globaux et des effets de gestion comme évoqué précédemment. En outre, les phénomènes d'effondrement des populations (« boom and bust »), s'ils sont rares et encore mal compris, existent (Simberloff et Gibbons, 2004). L'absence de sources d'approvisionnement fiables peut limiter les velléités d'investissement dans de lourds programmes de recherche et de production, notamment pour les produits à haute valeur ajoutée. Pour poser la question à l'inverse, si une source de valorisation est trouvée, devra-t-on planter des espèces invasives pour assurer la production, en cas d'effondrement ou seulement de régulation des populations ? Et, si oui, avec quelles conséquences pour les écosystèmes ?

2.4 Milieux artificiels, proliférations végétales et gestion : le cas des voies navigables

2.4.1 Caractéristiques des voies navigables

Maillage dont l'idée s'est imposée au XVIII^e siècle pour l'unification du marché intérieur et la navigation commerciale (Beyer, 2016), le vaste réseau de voies navigables françaises s'étend sur 8500 km en 2024 (www.vnf.fr). Une minorité de voies navigables assurent encore actuellement un trafic de marchandises substantiel (réseau fret dit « à grand gabarit », soit 2400 km). Aujourd'hui, le retour en grâce très relatif de la voie d'eau se traduit par le projet de la mise à grand gabarit de l'itinéraire Seine-Escaut avec un ouvrage important, le Canal Seine-Nord sur une centaine de kilomètres. Cette réalisation doit permettre d'ouvrir l'offre française au réseau d'Europe centrale et d'assurer une nouvelle dynamique de l'offre. A côté de cela, la majeure partie du réseau français est constituée de voies de petit gabarit (ou réseau touristique), dites Freycinet, qui accueillent aujourd'hui peu de commerce mais connaissent un renouveau avec le développement de la navigation de plaisance, la pêche et d'autres activités récréatives liées à la remise en état des maisons éclésières au profit de projets culturels et au développement à l'échelle européenne des Voies Vertes cyclables. C'est à cette partie du réseau que cette étude sera limitée.

Les canaux peuvent être entièrement ou partiellement artificiels lorsqu'ils sont le résultat d'une rectification, d'un creusement ou de l'élargissement d'un cours d'eau existant qui visent à rendre ce dernier plus rectiligne pour faciliter la navigation, notamment par la création de sections artificielles en coupant les méandres. C'est par exemple le cas de la Meuse, de la Somme ou de la Saône. Leurs parties « naturelles » peuvent simultanément faire l'objet de lourds aménagements, notamment des barrages pour l'énergie hydraulique. La création des canaux suppose donc une modification des conditions hydrologiques naturelles des milieux affectés et des compartiments biotiques. Les canaux sont alimentés en fonction des besoins de navigation et de la disponibilité en eau soit par des barrages réservoirs (165 millions de m³ pour VNF en 2023) soit directement par les cours d'eau. L'alimentation en eau est en conséquence soumise à la loi sur les débits réservés (LEMA, 2006) qui assure un niveau d'eau minimum dans les cours d'eau pour y maintenir la vie, la circulation et la reproduction des espèces.

Historiquement destinés à permettre le transport de fret sur des bateaux de plus en plus importants, les canaux sont des voies formées soit d'un corroi d'argile soit d'un cuvelage béton, soit de zones d'enrochements à proximité des ouvrages (écluses, ponts, portes) destinées à limiter l'érosion. Au fur et à mesure du temps s'y accumulent les sédiments, qui seront alors dragués – plus ou moins souvent – de manière à assurer une profondeur d'eau constante pour la navigation. Les espèces végétales tirent profit de l'existence de zones moins profondes de chaque côté du chenal dans lequel passent les bateaux (Figure 2.9) : les apports de lumière et un réchauffement plus rapide des eaux au printemps y facilitent leur installation. Une fois ces risbermes colonisées, certaines plantes peuvent aussi se développer au fond du chenal, où la profondeur d'eau ne dépasse pas les 2,50 m : soit parce qu'elles profitent de la baisse de turbidité liée à la forte densité de plantes en risberme, soit parce qu'elles supportent des niveaux de lumière assez faibles et sont capables d'élongation. Certaines plantes ne sont pas en effet réellement freinées par la profondeur d'eau, comme *M. heterophyllum*, capable de croître à des profondeurs de 10 m (Anderson et al., 2015).

2.4.2 Canaux et biodiversité : antinomie ?

Artificiels, rectilignes, d'une profondeur constante, les canaux constituent des systèmes relativement uniformes et spatialement simples dans lesquels la variation de la végétation sur pied est principalement attribuable aux perturbations causées par la navigation ou les activités de gestion connexes (protection des berges, dragage, lutte contre les espèces jugées nuisibles) (Willby et al., 2001). Les canaux offrent donc des habitats peu différenciés et peu de refuges pour les espèces sensibles. Créés par la main de l'homme, ils ne sont généralement

pas considérés comme des réservoirs de biodiversité par les gestionnaires. En effet, la surveillance de la qualité de l'eau des voies navigables artificielles n'est pas incluse dans la Directive Cadre sur l'eau (Directive 2000/60/CE). Ce choix d'omettre les milieux artificiels fait qu'on ne dispose pas de données – et donc pas d'historiques – sur la qualité écologique et chimique des milieux pour pouvoir comprendre l'évolution de ces écosystèmes et de leur biodiversité. Retracer les dynamiques d'invasion des macrophytes relève donc d'une gageure.

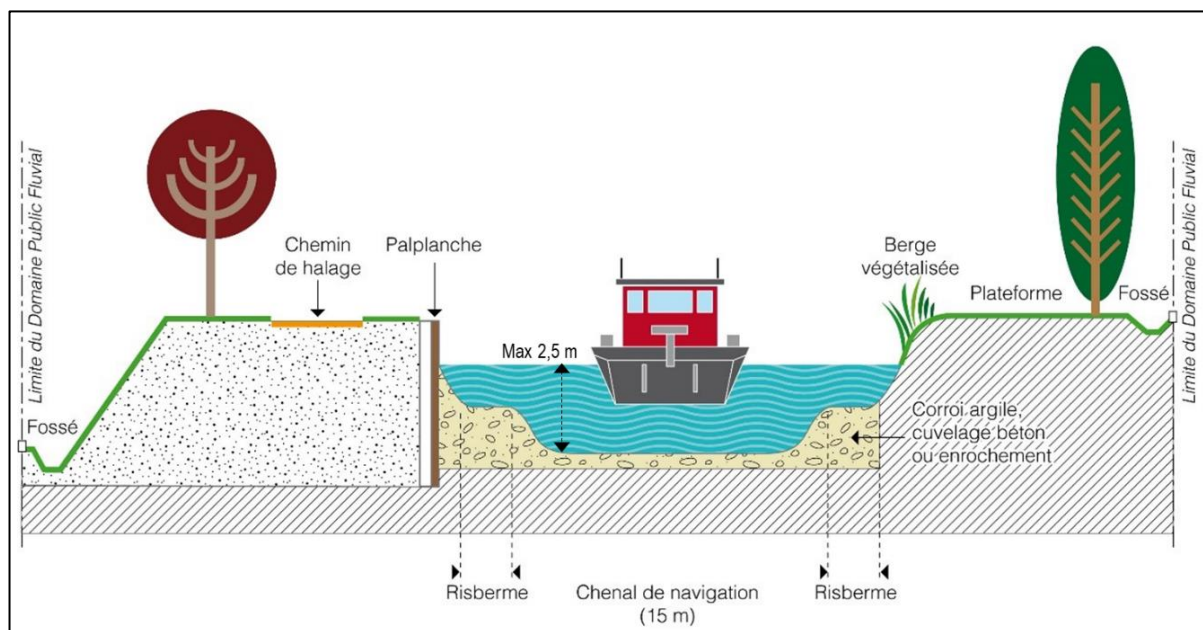


Figure 2.9. Profil en travers type d'un canal de gabarit Freycinet. Adapté de VNF/DTNE

De fait, il semble que de plus en plus, les étangs artificiels soient traités comme les étangs naturels et qu'il n'y a donc pas de raison pour que l'on ne fasse pas de même avec les canaux (Clifford et Heffernan, 2018). A l'heure actuelle néanmoins, ce désintérêt réglementaire, couplé au fait que les systèmes artificiels, souvent enchâssés dans des paysages fortement anthropisés, semblent déconnectés des populations naturelles, font que l'impact net et la valeur des écosystèmes qui constituent les voies navigables artificielles par rapport à leurs homologues naturelles restent indéterminés (Clifford et Heffernan, 2018). Cela signifie que peu d'études ont été réalisées sur ce type de milieux et parallèlement, peu de données ou d'historique de données biotiques ou abiotiques sont disponibles, ce qui complique tout état des lieux et toute mesure d'impact d'un phénomène comme les proliférations végétales par exemple.

Si l'origine récente des canaux artificiels ou les fonctions auxquelles ils sont assignés peuvent expliquer que leurs fonctions écologiques soient limitées, une certaine biodiversité s'y est tout de même développée depuis leur mise en service (Clifford et Heffernan, 2018). A notre

connaissance, peu de données sont disponibles mais une corrélation négative semble exister entre le nombre de bateaux de plaisance en circulation et la richesse et l'abondance des communautés végétales (Murphy et Eaton, 1983). En outre, dans les voies d'eau laissées à l'abandon ou entretenues pour l'approvisionnement en eau ou le drainage, on observe une forte diversité des espèces et la présence d'espèces à valeur patrimoniale (Willby et al., 2001 ; Willby et Eaton, 1996).

Ne pas considérer la biodiversité des voies navigables artificielles revient également à perdre de vue que ces milieux, connectés entre eux pour permettre la navigation, sont également interconnectés avec les autres milieux aquatiques : cours d'eau, fossés, étangs de barrage, etc., ce qui en fait des vecteurs de propagation des espèces. Du fait de leur linéarité, ils peuvent donc rapidement contribuer à la propagation d'espèces envahissantes vers les habitats naturels (Maheu-Giroux et de Blois, 2007). En outre, dans le cas des plantes aquatiques, ils peuvent permettre cette propagation y compris entre zones biogéographiques, grâce à l'hydrologie, au transport ou à la dérive des fragments. Ainsi en Europe, des bassins versants autrefois isolés se retrouvent connectés par 28000 km de voies navigables, reliant les mers Caspienne, d'Azov, Noire, Méditerranée avec les mers Baltique, du Nord, des Wadden, Blanche, ce qui peut accélérer la propagation des espèces exotiques (Panov et al., 2009), d'autant plus qu'en écologie des invasions, il est souvent souligné que les espèces exotiques sont plus à même d'envahir des milieux déjà fortement modifiés ou dégradés par l'homme (Dudgeon et al., 2006). Les voies navigables semblent donc avoir par définition peu de chance d'échapper à l'arrivée, l'installation et la prolifération d'espèces exotiques.

2.4.3 Avenir de la voie d'eau et proliférations végétales

Les changements globaux menacent la ressource en eau et risquent d'entraîner des périodes d'étiage de plus en plus fréquentes et longues, qui ne pourront être compensées par les agrandissements en cours des réservoirs d'alimentation des canaux (Bretagnolle, 2023). L'alimentation en eau dans les canaux entre en effet en conflit avec les autres usages de la ressource : eau potable, eau destinée à l'agriculture, à l'élevage, etc. La baisse des niveaux d'eau en période sèche fait que les risbermes sont pour tout ou partie découvertes. Les plantes migrent alors vers le chenal où la profondeur d'eau plus faible confère un accès à la lumière plus important qu'habituellement et des températures plus élevées. A cette occasion, l'absence de navigation, interdite à cause du manque de profondeur, rend le milieu plus stagnant. Ces 3 facteurs (fort éclaircissement, températures élevées et eaux stagnantes) sont des conditions idéales pour la prolifération des espèces exotiques (Peltre et al., 2008). Comme pour les autres milieux, la gestion des espèces envahissantes sera plus efficace si les politiques tien-

nent compte de l'évolution des conditions climatiques et que les adaptations au changement climatique contribuent au contrôle des espèces envahissantes (Hellmann et al., 2008 ; Pyke et al., 2008).

2.5 *Myriophyllum heterophyllum*, EEE superstar des voies navigables françaises

2.5.1 Taxonomie et position phylogénétique

Myriophyllum heterophyllum appartient à la famille des Haloragacées. Les Haloragacées, dicotylédones de l'ordre des Saxifragales, comptent 8 genres et environ 138 espèces réparties sur toute la planète, dont l'épicentre se situe en Australie, où sont présents 6 des 8 genres et 70% des espèces (Moody et Les, 2010) et où aurait eu lieu la première diversification de cette famille durant l'Eocène (37,3-56,3 M d'années). La plupart des événements de dispersion se seraient ensuite produits tout au long du Miocène (23,03-5,33 M d'années) (Chen et al., 2014). Le genre Myriophylle est aujourd'hui répandu sur toute la planète même si l'Australie compte le plus d'espèces endémiques (>40). Trois espèces sont fortement envahissantes : *M. aquaticum* (Vell.) VERDC., 1973, *M. heterophyllum* MICHX., 1803, *M. spicatum*. Parmi elles, l'espèce *M. heterophyllum* (Figure 2.10) est parfois distinguable seulement génétiquement et non morphologiquement de certaines autres espèces de Myriophylle (Thum et al., 2011). Aux États-Unis, l'espèce est connue pour s'hybrider avec *M. laxum* SHUTTLW. ex CHAPM. et *M. hippuroides* Nutt. ex Torr. & A. Gray (1840) (Moody et Les, 2002 ; Thum et al., 2011). Le terme « hétérophylle » est à relier aux différentes formes que prend l'apex au cours de la croissance de la plante, qui produit trois types de feuilles : submergées, transitoires (phase entre les types aériens et aquatiques se trouvant à la fois en-dessous et au-dessus de la surface de l'eau) et aériennes (England et Tolbert, 1964). La forme immergée présente des tiges vigoureuses vertes à rouges, qui atteignent jusqu'à 10 m (Moody et Les, 2002), des feuilles souples verticillées par 3 à 6, des entrenœuds d'un quart de la feuille, pouvant montrer des incrustations de calcaire (Figure 2.10a). La présence de turions (bourgeons hivernaux) poussant seulement à partir des rhizomes et non le long des tiges est discutée selon les auteurs (Aiken, 1981 ; Wimmer, 1997). Du fait de sa plasticité phénotypique, *M. heterophyllum* reste très difficile à identifier en se limitant aux données morphologiques.

Si dans une première approche, on peut se reposer sur le léger décalage des verticilles plutôt à la base des tiges (England et Tolbert, 1964) ou la présence de glandes sur certaines parties des feuilles (Wimmer, 1997), la distinction avec les autres espèces du genre nécessite l'observation des caractères morphologiques soit des tiges émergées avec des bractées bien vertes

peu serrulées ou denticulées et 4 stigmates tétramères rouge flamboyant (Gross et al., 2020; Le Gloanec et al., 2019 ; Wimmer, 1997) (Figure 2.10b, Figure 2.11) soit des cultures sur sol humide (Aiken, 1981 ; England et Tolbert, 1964) (Figure 2.10c). Une autre possibilité serait d'observer la présence ou non de turions (bourgeons hivernaux) : s'ils existent, ils seraient plutôt situés au niveau des rhizomes et non sur les tiges, ce qui permettrait de le distinguer du *Myriophyllum verticillatum* (L., 1753) qui produit des turions au niveau apical (Gross et al., 2020). Leur existence est décrite aux Etats-Unis mais toutefois contredite par les clés de déterminations européennes (Aiken, 1981 ; Wimmer, 1997). Le recours à une analyse génétique permet d'éviter toute confusion avec des espèces locales, comme *Myriophyllum verticillatum* en Europe ou *M. hippuroides*, *M. laxum* ou *M. pinnatum* aux États-Unis en la seule présence de tiges immergées et de détecter d'éventuelles hybridations.

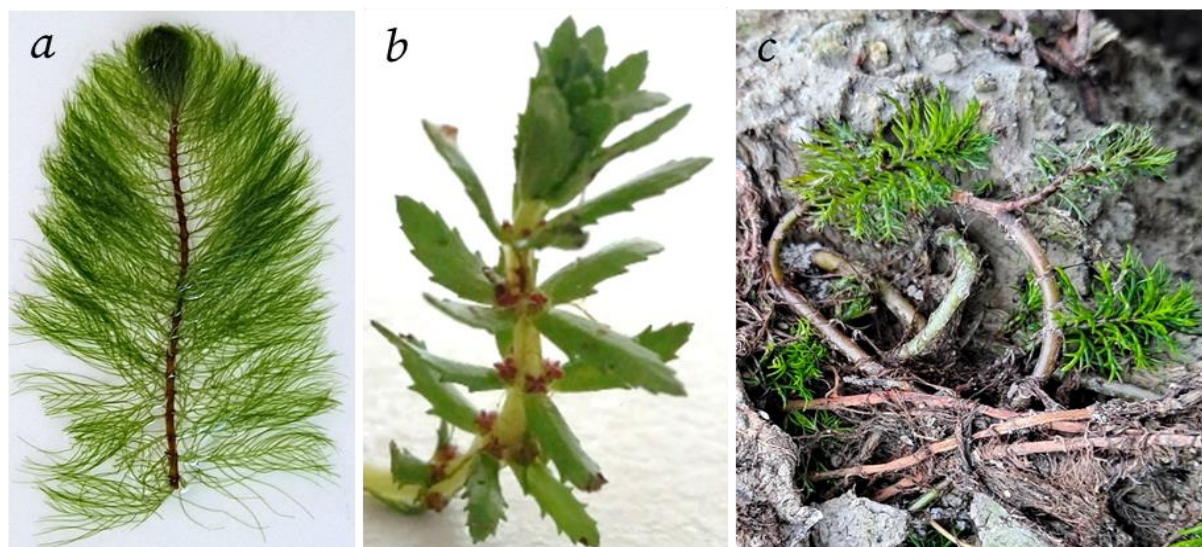


Figure 2.10. *M. heterophyllum*. a – extrémité d'une tige immergée, dite en « queue de renard » ; b – tige émergée, hampe florale ; c – forme semi-terrestre. Photos : H. Groffier.

2.5.2 Autoécologie et synécologie

Caractériser la niche écologique de *M. heterophyllum* est d'autant plus difficile qu'il s'installe préférentiellement dans les eaux stagnantes ou à faible courant mais est également capable de coloniser les berges et prairies humides où il croît sous une forme semi-terrestre de petite taille (une dizaine de cm (Aiken, 1981) capable de survivre plusieurs mois (Figure 2.10c). Il est observé majoritairement dans des plans d'eau d'une profondeur inférieure à 3 mètres aux Etats-Unis, inférieure à 1,8 m en Europe et cependant capable de croître par 9,5 m de fond (A. Hussner com.pers., Anderson et al., 2015). S'il préfère les eaux acides, les fonds à sédiments fins riches en matière organique et en ammonium, on le trouve dans des condi-

tions trophiques et alcalines variables. Il supporte ainsi des pH entre 4,1 et 7,5, (June-Wells et al., 2013 ; Pietsch et Jentsch, 1984), s'adapte aux pH entre 8 et 8,5 (Gross et al., 2020) et reste capable de croître et se développer dans des pH supérieurs à 10 (Hussner et Jahns, 2015) car il sait utiliser d'autres sources de carbone (bicarbonates) que le CO₂ pour sa photosynthèse. Il est capable de s'adapter à une forte intensité lumineuse alors que son point de compensation est relativement bas ($\sim 20 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ à 20 °C) (Hussner, 2008), ce qui indique une certaine tolérance à l'ombre. Espèce pérenne, capable de passer l'hiver sous la glace, *M. heterophyllum* possède un optimum d'environ 20 °C, mais peu de données sont disponibles sur ses exigences en termes de température (Anderson et al., 2015).

En Europe, aucune production de semences viables n'a été observée (Wimmer, 1997) pour *M. heterophyllum*. Son mode de reproduction serait donc uniquement végétatif en Europe, à partir de fragments de tiges ou de rhizomes (1 cm de fragment de plante suffit à son bouturage) (Heidbüchel et Hussner, 2019). Cette importante capacité à se reproduire de façon clonale pourrait expliquer l'absence d'investissement dans la germination. Ainsi, aux Etats-Unis, son



Figure 2.11. Détail des tétramères de *M. heterophyllum* observés au microscope numérique.
Photo : C. Bojic (LIEC).

congénère *M. spicatum*, doté d'une exceptionnelle capacité de reproduction végétative, n'investit dans la production de graines que si des conditions bien précises (température, durée du jour) sont réunies pour la germination (Hartleb et al., 1993 ; Xiao et al., 2010). En outre, *M. heterophyllum* semble également relativement tolérant à la dessiccation par rapport à d'autres espèces moins résistantes au stress oxydatif provoqué par un déficit hydrique, ce qui va permettre son transport sur de grandes distances

(Barnes et al., 2013). La perte d'eau initiale est plutôt lente du fait de l'existence de structures plus solides que d'autres macrophytes (diamètre de la tige, tissus de renfort) et des feuilles densément tassées au niveau apical même si la structure fine des jeunes feuilles peut au contraire favoriser la perte par évaporation (Heidbüchel et al., 2019a). Les lacunes des aérénchymes de ces mêmes structures participent à la flottabilité des fragments qui accroît ses capacités de dispersion (Heidbüchel et Hussner, 2019). Enfin, sans doute l'hybridation joue-t-elle un rôle dans l'amélioration de la vigueur de la plante, via une augmentation de la biomasse produite, de la taille individuelle des plantes ainsi que d'une multiplication des ramifications (Tavalire et al., 2012). Cette hypothèse d'« hétérosis » n'a cependant pas été confirmée

dans les zones du nord-est des États-Unis où elle prolifère, les populations envahissantes testées n'étant pas des hybrides (Moody et Les, 2002 ; Thum et Lennon, 2006), ce qui laisse penser que d'autres facteurs liés à l'environnement biotique ou abiotique sont en jeu dans la facilitation de l'établissement, la dispersion et la croissance des populations.

L'espèce a été observée dans des habitats différents, des milieux acides aux milieux faiblement ou fortement alcalins, en présence de plusieurs autres espèces, y compris rares ou en danger, notamment le flûteau nageant (*Luronium natans* (L.) Raf., 1840) (Anderson et al., 2015). Dans les lacs acides, elle est trouvée avec la pilulaire à globule (*Pilularia globulifera* L., 1753), la scirpe épingle (*Eleocharis acicularis* (L.) Roem. & Schult., 1817) et une espèce de jonc (*Juncus bulbosus* L., 1753). Dans les milieux à pH plus neutres, elle est observée avec différentes espèces de potamots (*Potamogeton lucens* L., 1753, *Potamogeton natans* L., 1753) ou de son congénère *M. verticillatum*. Dans les milieux alcalins, elle a été observée accompagnée de potamots perfoliés (*Potamogeton perfoliatus* L., 1753), d'*E. nuttallii* et de *M. spicatum* (Gross et al., 2020 et références afférentes).

M. heterophyllum forme généralement des peuplements monospécifiques en tapis très denses (Figure 2.12) qui peuvent en particulier réduire la luminosité incidente et affecter les autres plantes, diminuer le mouvement et la qualité de l'eau ainsi que la disponibilité en O₂, notamment lorsqu'une forte biomasse se développe ou se décompose, entraînant un évitement de ces zones par les poissons ou leur mort (Anderson et al., 2015). Les herbiers de *M. heterophyllum* semblent être des refuges importants pour les macroinvertébrés (GREBE, 2023). Dans la mesure où leurs caractéristiques morphologiques ne diffèrent pas significativement des espèces indigènes, notamment *M. spicatum*, leur effet sur les communautés de macroinvertébrés pourrait être limité (Grutters et al., 2015).

M. heterophyllum peut être colonisé par des épiphytes cyanobactériens, comme cela a été montré sur 40% des échantillons de plantes prélevées dans des réservoirs dans le Nebraska. Il est peu probable que ces cyanotoxines aient un impact négatif sur la plante mais les plantes colonisées peuvent avoir un des effets toxiques sur leurs prédateurs (Al-Sammak et al., 2014 ; Gross et al., 2020).



Figure 2.12. Tapis immergé de *M. heterophyllum*.
Bief 54 versant Saône,
Canal de Bourgogne, juin 2022.
Photo : H. Groffier.

2.5.3 Historique d'introduction et répartition actuelle

L'espèce *Myriophyllum heterophyllum* est aujourd'hui considérée comme une plante indigène dans différentes parties d'Amérique du Nord et centrale : Canada, États-Unis, Mexique, Guatemala (Gross et al., 2020). D'abord observée au sud-est des États-Unis, elle est depuis quelques années observée à l'ouest (Californie, Washington, Oregon) sans caractère proliférant (Thum et al., 2011), voire dite en danger (Anderson et al., 2015 ; Moody et Les, 2002). En revanche, elle a montré son caractère envahissant sur la côte nord-est des États-Unis dans la première moitié du XX^e siècle avant de s'étendre dans toute la Nouvelle-Angleterre depuis les années 1980 (Les et Mehrhoff, 1999 ; Thum et Lennon, 2010). Elle a également récemment été trouvée en Chine dans la province du Guangdong (Yu et al., 2002). Vraisemblablement introduite en Europe pour la première fois au début du XX^e siècle en tant que plante ornementale en Allemagne (Wendt, 1952 cité par Wimmer, 1997), *M. heterophyllum* se serait disséminé via le canal Elster-Saale (aujourd'hui canal Saale-Leipzig) avant de s'étendre à l'est de l'Allemagne dans les années 1960 et vers l'ouest en 1979. En Europe, il est également présent, depuis les années 1950, en Autriche, en Suisse et recensé en Belgique, aux Pays-Bas, en Espagne, en Hongrie et récemment en Croatie (Gross et al., 2020). Recensé en Grande-Bretagne à la même période, il n'y a pourtant pas été observé depuis 1969 (Anderson et al., 2015). En France, il a vraisemblablement d'abord été introduit comme ornement végétal des pièces d'eau et des aquariums et sa découverte en 2011 dans un étang du département de la Haute-Vienne a permis de dater sa présence sur ce site à la fin des années 1980 (Lebreton, 2013). Il a été observé sur l'Adour (brins flottants dans les années 1990, sans nouvelles observations depuis malgré l'existence de suivis réguliers du cours d'eau (E. Tabacchi, com. pers.) et dans un étang du département du Rhône (A. Lebreton, com. pers.). En 2024, *M. heterophyllum* est recensé et envahissant dans 4 régions : l'Île-de-France, dans les parties canalisées de la Seine ; les Hauts-de-France, notamment dans le canal de la Somme et ses étangs ; la Bourgogne-Franche-Comté (Côte d'Or, Yonne, Jura, Haute-Saône, Doubs) et le Grand-Est (Ardennes, Marne, Haute-Marne, Meuse, Meurthe-et-Moselle, Haut-Rhin, Bas-Rhin).

Le premier canal français à avoir été concerné par la présence et la prolifération de *M. heterophyllum* est vraisemblablement le canal de la Somme, dont le gestionnaire a entrepris dès 2011 des opérations de faucardage ou d'arrachage afin de permettre la poursuite de la navigation (Sarat et al., 2018). C'est également depuis 2011 que le Canal entre Champagne et Bourgogne est envahi par des communautés de macrophytes qui ont, à partir de cette date, gêné la navigation, notamment des élodées (Asconit Consultants, 2016, E. Jungmann, com.pers.). En 2017, le Canal de la Marne au Rhin Ouest, connecté au précédent, doit faire face aux mêmes problématiques sur quasiment toute sa longueur alors qu'il était faiblement touché auparavant. En Grand-Est, c'est seulement en 2018 que la plante, jusque-là confondue avec

son congénère indigène *M. verticillatum*, a été formellement identifiée par E.M. Gross. La plante avait déjà eu le temps de se propager sur de grandes distances. Sur le territoire national, le nombre de canaux concernés par le phénomène n’a cessé de croître depuis lors : les populations de *M. heterophyllum* occupent désormais plus de 900 km de voies navigables, soit en risbermes, soit sur toute la surface en eau (Figure 2.9). De nombreux étangs de pêche à proximité des sites où il est présent sont également investis.

Tous les canaux concernés par la présente étude sont de petit gabarit (dits « gabarit Freycinet »), construits entre 1830 et 1910, utilisés pour la plaisance et de manière très marginale pour le fret. Les péniches y sont limitées à 400 t, contre 3 800 t sur les voies d’eau à grand gabarit comme la Moselle canalisée. Les canaux étudiés traversent différents types de milieux, plus ou moins anthropisés, majoritairement des zones forestières dans le cas des Ardennes, des plaines agricoles dans le cas de la Meuse, du canal entre Champagne et Bourgogne, du canal de la Marne au Rhin Ouest et de la Somme. Dans la présente étude, deux canaux ont été désignés comme témoins où la présence de *M. heterophyllum* n’a pas encore été détectée : le canal de la Marne au Rhin Est, entre Nancy et Réchicourt-le-Château, qui traverse les zones salines de la Lorraine et le canal des Vosges qui sillonne la plaine de la Moselle au nord et à l’inverse un couvert forestier vers le sud (Annexe A).

2.5.4 Conséquences de l’invasion

2.5.4.1 Impacts pour le gestionnaire et les usagers

En dehors des effets sur les écosystèmes, la présence de *M. heterophyllum* peut avoir des effets économiques par exemple lorsqu’il provoque une gêne pour les différents usages (navigation, pêche, loisirs). Pour les gestionnaires des voies navigables concernées en France, il gêne la navigation de plaisance et induit par ricochet une diminution des revenus issus du tourisme soit pour le gestionnaire directement (cas de Voies Navigables de France), soit pour les territoires qui misent sur la voie d’eau pour assurer leur développement touristique et économique. Les vitesses de navigation sont réduites (limitée à ~1 km/heure là où *M. heterophyllum* est particulièrement dense). Il en résulte une désaffection des plaisanciers pour les portions de canaux où *M. heterophyllum* est très présent. La densité des herbiers, si elle gêne la progression, peut également provoquer des casse-moteur. *M. heterophyllum* a également un impact sur l’entretien et la maintenance des infrastructures, dans la mesure où l’accumulation de biomasse aux écluses peut colmater les grilles ou entraver le fonctionnement des portes (Figure 2.13). Outre les effets directs sur le milieu et les activités, *M. heterophyllum* est perçu négativement par les usagers des milieux aquatiques. La présence des herbiers diminue par exemple la valeur immobilière des biens à proximité, comme cela peut être le cas

aux États-Unis lorsqu’il s’installe dans des lacs (Halstead et al., 2003 ; Thum et Lennon, 2006). Cette dépréciation se traduit également dans le vocabulaire péjoratif utilisé pour qualifier les herbiers ou la plante en elle-même, vocabulaire commun aux proliférations végétales. La gestion de la plante s’organise alors autour d’un vocabulaire guerrier, comme ce fut le cas lors des Assises Nationales sur les Espèces Exotiques Envahissantes organisées par VNF et l’Office Français de la Biodiversité (OFB) en février 2024, où *M. heterophyllum* a été désigné successivement par les termes « espèce inquiétante », « espèce vicieuse », « situation catastrophique », « menace », « fléau » contre lequel VNF serait « en 1^{er} ligne » pour lancer une « mobilisation générale », déployer des « brigades » sur le terrain pour mener « combat », grâce en particulier à un nouveau matériel qui sera baptisé « l’Assaut » (*Assises nationales “Plantes Exotiques Envahissantes”*, 2024).

2.5.4.2 Moyens déployés contre *Myriophyllum heterophyllum*

Réglementation

Inscrit depuis 2009 sur la liste d’alerte de l’Organisation européenne et méditerranéenne pour la protection des plantes (OEPP), puis sur sa liste des espèces exotiques envahissantes



Figure 2.13. Canal de Bourgogne. Photos : H. Groffier.
En haut, vue du port de Dijon (juin 2023).
En bas, blocage des portes d’écluse (Bief 57S, juin 2022).

en 2012, *M. heterophyllum* a fait l’objet d’une évaluation des risques en 2015 (Anderson et al., 2015) qui lui a valu une inscription sur la liste A2 de l’OEPP, qui recense les organismes nuisibles qui doivent faire l’objet d’une interdiction. Dès 2013, plusieurs réglementations nationales européennes interdisent le commerce ou en font l’objet d’une surveillance particulière, comme c’est le cas en Allemagne, aux Pays-Bas et en Belgique. *M. heterophyllum* figure également depuis 2017 sur la liste des espèces exotiques envahissantes préoccupantes pour l’Union Européenne, dont les États membres doivent « empêcher l’introduction, contrôler ou éradiquer » les populations, au titre du Règlement (UE) 1143/2014 relatif à la prévention et à la gestion de l’introduction et de la propagation des espèces exotiques envahissantes. La France a

traduit cette réglementation européenne dans le Code de l'Environnement et reconnaît *M. heterophyllum* comme espèce exotique envahissante dans l'Arrêté du 14 février 2018 modifié.

Gestion physique

Les essais de gestion de *M. heterophyllum* par coupe ou arrachage sont multiples aux Etats-Unis ou en Europe en particulier. L'arrachage manuel, dont l'impact sur le milieu est plus limité que les méthodes mécaniques, est coûteux en temps et inefficace sur *M. heterophyllum* dès lors que la totalité du système racinaire n'est pas extraite (Bailey et Calhoun, 2008). Le faucardage a des résultats de courte durée, comme en témoignent les essais répétés réalisés en été sur la plante en Rhénanie-du-Nord-Westphalie (Hussner et Krause, 2007). Des tentatives de contrôle de la biomasse de *M. heterophyllum* ont également été menées avec les systèmes hydro-venturi ou de « bateau-râteau » au Pays-Bas (Anderson et al., 2015 ; Pot, 2020). Cette dernière méthode, dont le protocole est encore en cours de développement, a montré généralement un allongement du délai de repousse des plantes, très variable cependant. Les plantes finissent par repousser à la même densité qu'avant les travaux (Pot, 2020).

Gestion chimique

Le recours à des méthodes chimiques n'est pas nouveau puisque les premiers tests de contrôle de *M. heterophyllum* par herbicides ont été réalisés semble-t-il par R. H. Huckins dans le New Jersey dès 1952. Bien que les tests en laboratoire montrent une certaine sensibilité de différentes espèces du genre *Myriophylle* aux herbicides à base d'auxines synthétiques, tels

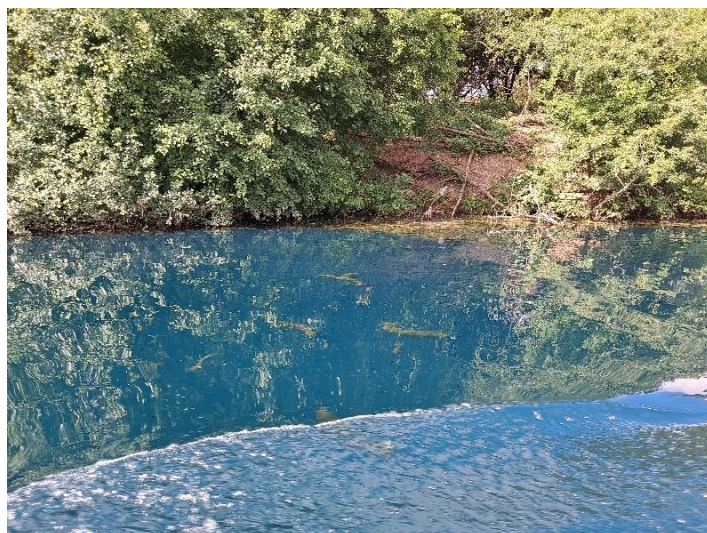


Figure 2.14. Coloration du port de Saint-Jean-de-Losne (21), mélange de Bleu Brillant FCF (E133) et Rouge Allura (E129). Juillet 2023.
Photos : H. Groffier.

que le 2,4-D, les arylpicolines ou le triclopyr (Richardson et al., 2016), les succès restent cependant limités sur le terrain. Le recours au déversement de colorant dans les milieux aquatiques, dans le but de réduire la luminosité incidente et freiner la photosynthèse fait l'objet d'expérimentations depuis 2022 en France, sans que les résultats ne soient concluants à ce jour (Gross et al., 2024) (Figure 2.14).

Contrôle biologique

On recense peu d'études sur l'herbivorie et *M. heterophyllum*. Parmi les facteurs de propagation des espèces dites envahissantes, est souvent citée l'absence d'ennemi qui aurait coévolué avec lesdites espèces (Richardson et Pyšek, 2008). Il existe pourtant des exemples contraires. Aux Etats-Unis, le coléoptère *Euhrychiopsis lecontei* est connu pour avoir un impact négatif sur la biomasse d'une espèce exotique, *M. spicatum* et pourtant pas d'effet significatif sur certaines espèces locales du genre, notamment *M. heterophyllum* (Sheldon et Creed, 2003). En Europe, le coléoptère *Eubrychius velutus* a montré une certaine appétence pour plusieurs espèces de Myriophylle, dont *M. heterophyllum* (Wimmer et Sprick, 2000). Cependant les dommages causés aux plantes se limitent aux quelques premiers centimètres de la plante et le positionnement des larves autour du méristème les rend sensibles à la prédation et aux opérations de gestion mécanique. En outre, *Eubrychius velutus* a montré une préférence pour *M. spicatum*, espèce considérée comme indigène en Europe (Newman et al. 2006). Il existe des études notamment sur *M. spicatum* avec d'autres macroinvertébrés qui ont montré une réduction de la biomasse, notamment par le lépidoptère *Acentria ephemerella* (Gross et al., 2001 ; Johnson et al., 1997). Des recherches sont en cours sur le comportement d'herbivores spécialisés, comme les coléoptères, vis-à-vis des composés organiques volatiles émis par plusieurs espèces de myriophylles dont *M. heterophyllum* au CAB International (Centre for Agricultural Bioscience International). L'objectif est de déterminer s'ils peuvent cibler une espèce en particulier et pourrait ainsi contrôler ses populations (Pessina et al., 2024).

Il semble donc qu'aucune méthode de gestion n'ait jusqu'ici produit des résultats durables sur les populations de *M. heterophyllum*. Il est donc possible d'imaginer que la meilleure réponse soit la mise en œuvre d'une stratégie globale combinant plusieurs techniques de contrôle pour mêler résultats à court terme, résultats à long terme et préservation des plantes indigènes (Marko et White, 2018).

2.6 Objectifs de la thèse

La propagation rapide de *M. heterophyllum* dans les canaux du nord et de l'est de la France a généré un recours accru au faucardage et à l'arrachage de la plante afin d'assurer le passage des bateaux. Ces techniques n'ayant pas d'effet durable, les gestionnaires explorent d'autres méthodes, afin d'alléger la charge financière que celles-ci représentent, tout cela dans un contexte de changements globaux et dans des écosystèmes aquatiques fragiles et souvent dégradés. L'objectif de ce travail est donc de mieux comprendre l'écologie et l'écophysiologie de *M. heterophyllum* pour en améliorer la gestion. En effet, bien que les conséquences des invasions végétales aient été étudiées (cf. §1.2), il reste à élaborer une vision d'ensemble des

facteurs-clés de succès qui sous-tendent les mécanismes des invasions car peu d'informations sont disponibles pour les plantes aquatiques, contrairement aux plantes terrestres (Hussner et al., 2021).

Les comparaisons effectuées par Gross et al. sur quelques variables environnementales entre les valeurs relevées en France et les valeurs relevées aux Etats-Unis (aire d'origine) ou en Allemagne (1^{er} foyer européen) laissent penser que la niche écologique de *M. heterophyllum* est relativement large (Gross et al., 2020). Dans un premier temps, on suppose donc que c'est la plasticité des traits de *M. heterophyllum* qui lui permet d'évoluer dans une large gamme de valeurs des variables physico-chimiques du milieu. A partir de données collectées sur le terrain, nous avons d'abord cherché à comprendre comment la plante répondait à l'hétérogénéité spatiale et temporelle de certains paramètres physico-chimiques des eaux et des sédiments et quelle était son influence sur le milieu (chapitre 2). Considérant que les techniques de gestion utilisées en France, qui depuis 2011 n'ont permis, semble-t-il, ni l'éradication ni le contrôle de la plante, on émet ensuite l'hypothèse que la plasticité de la plante lui permet de maintenir sinon sa biomasse, au moins sa fitness. L'approche retenue pour corroborer cette hypothèse est l'exploration des données issues du terrain et des données collectées par les gestionnaires, avant, pendant et après certaines expérimentations de gestion (chapitre 3). Une troisième hypothèse consiste à considérer qu'une approche de gestion plus en lien avec la nature pourrait être un moyen plus efficace de contrôler le développement de la plante. Pour affiner notre compréhension du fonctionnement de la plante, plusieurs expérimentations ciblées qui cherchaient à provoquer un stress chez la plante ont été conduites en conditions contrôlées de manière à isoler les réponses de la plante de toute variabilité environnementale (chapitre 4). Enfin, l'étude de la biodiversité des milieux artificiels est relativement récente et encore limitée, du fait en particulier de la non-inclusion de ces derniers dans la surveillance de la qualité de l'eau, notamment en Europe. Or, il apparaît que l'on ne prend conscience des services rendus par un écosystème que lorsque ceux-ci sont détruits (Boyer, 2013). Les fonctionnalités de ces écosystèmes artificiels pourraient être sous-estimées dans les décisions de gestion, lorsque ces dernières visent à éradiquer la plante. Pour le vérifier, l'approche utilisée vise à identifier les services et disservices écosystémiques liés à la présence de la plante et leurs interactions afin notamment d'appréhender de manière globale les effets de la gestion (chapitre 5).

CHAPITRE 2



Définition
de la niche écologique de
Myriophyllum heterophyllum

3.1 Introduction

Les plantes aquatiques exotiques envahissantes disposent de certains avantages à leur arrivée dans un nouvel environnement qui facilitent leur installation et leur dispersion, souvent au détriment de la richesse et de l'abondance des espèces indigènes (Callaway et Ridenour, 2004 ; Ricciardi et al., 2013). Elles peuvent également bénéficier de conditions favorables, comme un enrichissement des milieux en nutriments (Davis et al., 2000a, §1.1.2). La plupart du temps, la présence de ces espèces n'est détectée que lorsque les envahissements gênent les activités anthropiques (Simberloff et al., 2013). Les populations ont déjà eu le temps de proliférer sur de larges zones et sont trop importantes pour être contrôlées ou éradiquées. Surveiller les sites les plus susceptibles d'être envahis est nécessaire pour sinon prévenir, du moins pouvoir traiter les invasions à un stade précoce (Hussner et al., 2021).

Evaluer le risque qu'une zone soit envahie nécessite au préalable de connaître l'aire de dispersion d'une espèce exotique envahissante. Pour ce faire, différentes approches sont possibles, comme relier les occurrences d'espèces aux variables environnementales ou encore de s'intéresser à la dynamique des populations et à la résistance des communautés indigènes (Gallien et al., 2010). Dans tous les cas, ce travail nécessite de collecter des données sur une espèce particulière ou un type d'écosystème, à différentes échelles de temps et de lieux pour modéliser la propagation d'une espèce de manière pertinente (Hipsey et al., 2015 ; Kueffer et al., 2013). Les données climatiques ou l'occupation des sols sont communément utilisées pour établir des prévisions de dispersion des espèces. Cependant, l'intégration de variables physico-chimiques dans les modèles permet d'affiner les prédictions à une échelle locale ou régionale et de mieux cibler les actions de gestion à envisager pour réduire la propagation des macrophytes envahissants (Muthukrishnan et al., 2018 ; Sleith et al., 2018). A côté de ces données environnementales, les caractéristiques des espèces constituent le second facteur-clé qui concourt à prédire les envahissements (Fleming et Dibble, 2015). Etablir la niche écologique d'une espèce exotique envahissante permet de déterminer les mécanismes d'interaction entre cette espèce et la communauté d'accueil et de prévoir sa dispersion (Verhoeven et al., 2020). Parmi toutes ces données, il importe d'identifier les facteurs potentiellement importants pour l'espèce ciblée.

Dans le cas de *M. heterophyllum*, les précédentes observations aux Etats-Unis et en Allemagne ont montré que l'espèce tolère une large gamme de conditions, proliférant dans les milieux acides comme alcalins, à conductivité élevée ou faible (June-Wells et al., 2013 ; Pietsch et Jentsch, 1984 ; Thum et Lennon, 2010). En France, Gross et al., 2020 ont rapporté des valeurs de pH élevées, une alcalinité élevée et une conductivité variable ainsi que de fortes teneurs en nitrates dans deux canaux du nord-est où *M. heterophyllum* s'est rapidement installé

(§1.5.2.). Compte tenu de l'éloignement géographique des sites envahis par *M. heterophyllum* en France (du Doubs à la Somme), on suppose que la plante peut se développer dans des environnements physico-chimiques très variables,

- tolérant des milieux où l'alcalinité est forte et la charge en nitrates élevée
- montrant des signes morphologiques ou physiologiques d'acclimatation aux variations annuelles et saisonnières

A partir des données collectées sur le terrain, la niche écologique de *M. heterophyllum* a été analysée (§2.3.1). Les variations spatiales et temporelles des traits physiologiques des plantes ont été étudiées en regard des conditions physico-chimiques de l'environnement (§2.3.2). L'impact de la plante sur le milieu a fait l'objet d'une analyse au travers de ses variations saisonnières et de leur corrélation avec les variations du milieu, en particulier des nutriments (§2.3.3).

3.2 Matériel et méthodes

3.2.1 Choix des sites d'échantillonnage

Des plantes ont été collectées et des analyses physico-chimiques de plantes, d'eau et de sédiment réalisées sur 34 biefs de 8 voies navigables du nord et de l'est de la France. Les sites étudiés sont situés dans des canaux entièrement artificiels ou des cours d'eau fortement modifiés, qui diffèrent en termes de climat, de géologie et d'hydrologie, mais aussi, le cas échéant, en ce qui concerne les taux de recouvrement, la présence et la date de début de l'invasion par *Myriophyllum heterophyllum*. Deux de ces canaux, le Canal de la Marne au Rhin Est et le Canal des Vosges, où *M. heterophyllum* n'a pas encore été détecté, ont été utilisés comme témoins. Les échantillons ont été prélevés en 2022 et 2023. L'échantillonnage a été effectué une fois par an entre juin et août. A ces collectes s'ajoute le suivi de deux sites sur lesquels était réalisée une expérimentation de gestion en 2022 et 2023. L'un est situé à l'amont du Canal de la Somme et représente 4 point échantillonnés 3 fois par an (février-mars, août, novembre-décembre). Le second, le port de Saint-Jean-de-Losne, situé sur la Saône, a fait l'objet d'un suivi qui dépasse le cadre de cette thèse entre 2021 et 2023 plusieurs fois chaque année. Pour compléter les analyses, les données issues de prélèvements réalisés selon les mêmes protocoles aux printemps 2019 et 2020, au cours de stages, ont été utilisées. Une liste complète et la localisation de tous les canaux et biefs échantillonnés, soit 171 prélèvements, avec les dates d'échantillonnage sont disponibles en annexe B.

3.2.2 Collecte des échantillons

Pour chacune des dates, sur chaque site, des mesures de la conductivité, du pH, de la teneur et de la saturation en oxygène et de la température de l'eau de surface ont été réalisées à l'aide d'une sonde multiparamétrique (WTW Multiline 3410). Les espèces de plantes aquatiques accompagnatrices ont été recensées. Sur chaque site, l'eau de surface et les sédiments ont été échantillonnés directement à partir de la berge. L'eau a été prélevée à l'aide d'un échantillonneur à tube (SteriWare, 2,5 l) à 10 cm sous la surface. Les sédiments ont été collectés à l'aide d'une benne Ekman, avec un prélèvement limité à 10 cm de profondeur compte tenu de la profondeur moyenne des racines. Les tiges de *Myriophyllum heterophyllum* ont été prélevées directement à partir de la berge à l'aide d'un râteau télescopique. Tous les échantillons ont été conservés sur de la glace dans une glacière jusqu'à leur retour au laboratoire le soir ou le jour suivant.

Dans le cas particulier des suivis d'expérimentation dans la Somme et à Saint-Jean-de Losne, à chaque visite, plusieurs autres paramètres ont été pris en compte. La luminosité dans la colonne d'eau a été mesurée à l'aide d'une sonde sphérique (LICOR Li-193). La clarté de l'eau a été mesurée avec un disque Secchi. La biomasse des plantes a été prélevée à l'aide d'un râteau avec lame de coupe (50 cm), permettant de récolter une surface de 1962,5 cm², afin de pouvoir évaluer la biomasse par m².

3.2.3 Analyse des échantillons d'eau

L'eau a été conservée en chambre froide à 4 °C jusqu'à la réalisation des analyses ou congelée si les analyses devaient être réalisées après plus de 24 heures. Les analyses d'eau ont été effectuées soit à partir de l'eau brute (non filtrée), soit avec de l'eau filtrée (filtre en fibre de verre Whatman GF/F ; 0,7 µm). Pour les eaux de surface, les cations (Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺, K⁺) ont été analysés par spectrophotométrie d'absorption atomique (NF EN ISO 7980, Thermo Scientific ICE 3300) et les anions (NO₂⁻, NO₃⁻, Cl⁻, SO₄²⁻) par chromatographie ionique (NF EN ISO 10304-1, Dionex ICS 1100, colonne AS4A). Les faibles valeurs de NH₄⁺ et PO₄²⁻ ont été évaluées par spectroscopie, selon la NF T90-015-2 et la NF EN ISO 6878 respectivement (Specord 205, Analytik Jena). L'alcalinité (TAC, Titre Alcalimétrique Complet) a été déterminée sur l'eau brute par titrage de Gran et les carbones organique et inorganique dissous (DOC, respectivement DIC) sur l'eau filtrée par un analyseur de carbone (TOC-VCSH, Shimadzu). Le phosphore total (TP) et le phosphore total dissous (TDP) de l'eau ont été mesurés, le premier sur l'eau brute, le second sur l'eau filtrée, par spectroscopie après minéralisation selon la norme NF EN ISO 6878 (avril 2005) avec un temps de réaction et un volume d'échantillon adaptés d'abord au Konelab (Thermo Scientific) en 2022. Le protocole utilisé sur cet appareil a ensuite

été adapté pour Gallery Plus (Thermo Scientific) pour les échantillons 2023. Les courbes de calibration des deux appareils sont dans le même ordre de grandeur et il n'y a pas de différence entre les deux techniques.

3.2.4 Analyse des échantillons de sédiment

Le sédiment a été tamisé à 2 mm afin d'éliminer débris organiques, anthropiques ainsi que graviers et cailloux. Les sédiments ont été centrifugés à 1000 g pendant 10 minutes (Heraeus Multifuge X3, Thermo Scientific) pour récupérer l'eau interstitielle. L'eau interstitielle a été analysée de la même manière que l'eau de surface, à l'exception de 4 facteurs (TAC, DIC, DOC et TP) qui n'ont pas été mesurés. Le contenu en matière sèche a été calculé comme le rapport entre masse sèche et masse fraîche. La densité du sédiment a été calculée en divisant la masse fraîche (en g) par le volume (en ml). La teneur en matière organique des sédiments a été obtenue par perte au feu à 525 °C pendant 5 heures (NF EN 15169). Le carbone et l'azote dans les sédiments ont été analysés par analyse élémentaire (Thermoquest NA2100) à partir d'échantillons de 5 mg pesés dans des capsules d'étain (5x9 mm). Le phosphore total dans les sédiments a été mesuré par spectroscopie après minéralisation selon la norme adaptée NF EN ISO 6878 (avril 2005) avec un temps de réaction et un volume d'échantillon adaptés à Konelab puis Gallery Plus (Thermo Scientific), comme pour l'eau. La CEC a été mesurée à partir de 2 g d'échantillon avec un Specord 205 (NF X31-130).

3.2.5 Analyse des plantes

De retour au laboratoire, les plantes ont été soigneusement rincées à l'eau du robinet et nettoyées doucement à l'aide d'une brosse souple. Les traits morphologiques ont été mesurés à l'aide d'un pied à coulisse et d'un double décimètre (diamètre de la tige, longueur des feuilles) et les plantes ont été coupées en différentes parties : haut de la tige (10 premiers cm), bas de la tige (10 cm au-dessus des racines), racines. Les 10 premiers cm de la tige supérieure ont ensuite été séparés en 3 parties : apex, feuilles, tige. Dans cette étude, les analyses sont limitées aux feuilles des 10 cm supérieurs de la plante, i.e. la partie en croissance de la plante. Ces feuilles ont été pesées avant et après une lyophilisation de 48 heures à -80 °C pour obtenir la teneur en matière sèche (dmc, dry matter content), ratio entre la masse fraîche et la masse sèche. Les feuilles ont ensuite été réduites en poudre fine à l'aide d'un broyeur (MM 301, Retsch, 30 Hz, 2 minutes). Les concentrations de carbone, en azote et en phosphore total ont été mesurées de la même manière que pour les sédiments, à partir de 2 mg de plante. La stœchiométrie a été obtenue grâce aux ratios molaires N:P, C:N, C:P.

L'extraction des pigments et composés phénoliques a été réalisée à partir d'1 ml de solvant par échantillon avec agitation dans un Eppendorf Thermomixer (1200 rpm, 2 h, 2 min d'agitation suivies de 2 min sans agitation). Les échantillons ont ensuite été centrifugés pendant 10 minutes à 11000 g (Hettich, Mikro 185). La chlorophylle *a* et *b* (chl *a*, chl *b*) et les caroténoïdes totaux (car) ont été extraits à partir de 0,5 mg de poudre avec de l'acétone et du Tris-HCl 0,1 M, pH 7,8 à 80/20 [v/v]. Les absorbances ont été mesurées à 470, 664 et 647 en utilisant les équations de Porra et al. (1989) comme suit :

- [chl *a*] = $(12,25 \cdot A_{664} - 2,55 \cdot A_{647})$ / masse sèche de l'échantillon ;

- [chl *b*] = $(20,31 \cdot A_{647} - 4,91 \cdot A_{664})$ / masse sèche de l'échantillon ;

- [car] = $[1000 \cdot A_{470} - 3,27 \cdot (12,25 \cdot A_{664} - 2,55 \cdot A_{647}) - 104 \cdot (20,31 \cdot A_{647} - 4,91 \cdot A_{664})]$ / masse sèche de l'échantillon.

A partir de ces données, ont été calculés le ratio entre chl *a* et chl *b*, noté chl(*a:b*) et le ratio entre chl(*a+b*) et car, noté chl:car.

L'extraction des anthocyanes (acy) des feuilles supérieures a été réalisée avec un mélange 80/20/1 [v/v/v] de méthanol, eau Milli-Q et HCl à 37 % à partir d'1 mg de poudre. Les concentrations ont été calculées à partir des équations de Murray et Hackett (1991), en utilisant les absorbances de 532 et 653 nm et le poids moléculaire et le coefficient d'absorption molaire de la cyanidine, un pigment commun pour le genre *Myriophyllum* : [acy] = $[(A_{532} - 0,24 \cdot A_{653})/30] \cdot 287,25$ / masse sèche de l'échantillon.

Les composés phénoliques totaux (tpc) dans les feuilles supérieures ont été quantifiés selon la méthode Folin-Ciocalteu décrite par Box (1983). Les composés phénoliques ont été extraits en triplicata à partir de 1 mg de poudre de plante en utilisant un solvant acétone, eau ultrapure 50/50 [v/v]. Après l'extraction, 300 µl d'une solution saturée de carbonate (300 g/l Na₂CO₃), puis 100 µl du réactif de Folin-Ciocalteu (2N ; Merck) ont été ajoutés à l'échantillon dilué dans 2 ml d'eau ultrapure. Les concentrations ont été déterminées par spectrophotométrie à 750 nm, avec une courbe de calibration entre 0 et 10 µg/ml d'acide tannique (TA). Toutes les mesures spectrophotométriques ont été réalisées à l'aide d'un spectrophotomètre UV/Visible Varian Cary 50 Bio.

3.2.6 Analyse des données

Pour caractériser les éléments de la niche écologique de *M. heterophyllum* dans les canaux, la moyenne, l'écart-type et les minima et maxima de chaque facteur physico-chimique des eaux et des sédiments des canaux échantillonnés ont été calculés. Les différences entre les sites envahis par *M. heterophyllum* et les sites témoins ont été obtenues à l'aide de test U de

Wilcoxon-Mann-Whitney. Pour les eaux de surface, les données physico-chimiques des sites envahis ont été comparées avec les données de la littérature à l'aide de tests t ou de Welch.

Pour les comparaisons des données d'alcalinité entre les publications et les résultats obtenus au laboratoire, des équivalents ont été calculés, de la manière suivante :

- Pour les données de l'étude, en corrélation avec les concentrations mesurées en DIC (Carbone Inorganique Dissous), $1 \text{ meq} / \text{l} = 0,5 \text{ mM}$
- Pour les données de la littérature (source : <https://www.lenntech.com/calculators/hardness/hardness.htm>) : $1 \text{ mval} / \text{l} = 1 \text{ meq} / \text{l} = 0,5 \text{ mM}$ et $1 \text{ mg} / \text{l} \text{ CaCO}_3 = 0,02 \text{ mM}$.

La variabilité au sein des canaux échantillonnés où *M. heterophyllum* est présent a été analysée. A partir des données des étés 2022-2023 pour lesquels les jeux de données étaient complets, une comparaison de la physico-chimie des canaux entre eux a été réalisée à l'aide d'une MANOVA sur les 3 premiers axes d'une Analyse en Composante Principales (ACP) pour chaque compartiment. Des tests U ont permis de comparer les données par année.

Une ACP a ensuite été réalisée sur les traits physiologiques des plantes mesurés pendant les étés 2022 et 2023. Pour voir si les traits des plantes pouvaient être différenciés selon les canaux une MANOVA sur les 3 premiers axes de l'ACP a été réalisée. Pour étudier les différences entre les années, des ANOVA sur chacun des 3 premiers axes de l'ACP ont été réalisées. Le cas échéant, les différences entre les canaux ou les années ont été mises en évidence par des ANOVA à deux facteurs pour chaque trait. Lorsque les ANOVA ont montré des différences significatives pour un facteur donné, des tests t, ou des tests de Welch lorsque la normalité des données n'était pas obtenue, ont été réalisés pour comparer les canaux entre eux. La correction de Benjamini-Hochberg a été appliquée pour le calcul des valeurs *P* ajustées afin d'éviter toute augmentation du taux d'erreur de type I dans les tests multiples.

Le jeu de données a ensuite été restreint à un seul sous-ensemble (S JL) pour étudier les différences éventuelles entre les saisons. Une ACP a été réalisée sur les traits physiologiques des plantes. Des ANOVA sur chacun des 3 premiers axes de l'ACP ont été réalisées, complétées par des tests post-hoc de Tukey pour comparer les traits des plantes selon les saisons. Pour chaque trait, des tests t ou de Welch ont été utilisés pour analyser les différences entre les saisons et entre les années pour une même saison.

Pour chaque ANOVA, la normalité des résidus et l'homogénéité des variances ont été vérifiées à l'aide des tests de Shapiro-Wilk et de Levene respectivement. Lorsque les hypothèses des ANOVA n'étaient pas respectées, le test de Kruskal-Wallis a été utilisé.

Pour comprendre l'interaction entre la plante et le milieu, des régressions linéaires multiples ont été utilisées pour analyser les relations entre les nutriments contenus dans la plante et

ceux présents dans le milieu. L'homoscédasticité et la normalité des résidus des modèles linéaires ont été vérifiées à l'aide des tests de Breusch-Pagan et Shapiro-Wilk respectivement.

Toutes les analyses ont été effectuées avec le logiciel R (2023.12.1, packages *ade4*, *hotelling*, *mvnrmtest*, *FSA*, *psych*, *car*).

3.3 Résultats

3.3.1 Conditions environnementales des sites envahis par *Myriophyllum heterophyllum*

Afin de définir les conditions dans lesquelles *M. heterophyllum* se développe, la totalité des données disponibles, collectées entre 2019 et 2023, a été utilisée pour identifier les gammes de valeurs des eaux de surface dans lesquelles *M. heterophyllum* évolue dans les canaux de la moitié nord de la France. Les données sont présentées dans le Tableau 3.1 et mises en regard des données des sites « témoins » choisis, dans lesquels *M. heterophyllum* n'a pas été observé. Le détail par canal est fourni en annexe C.

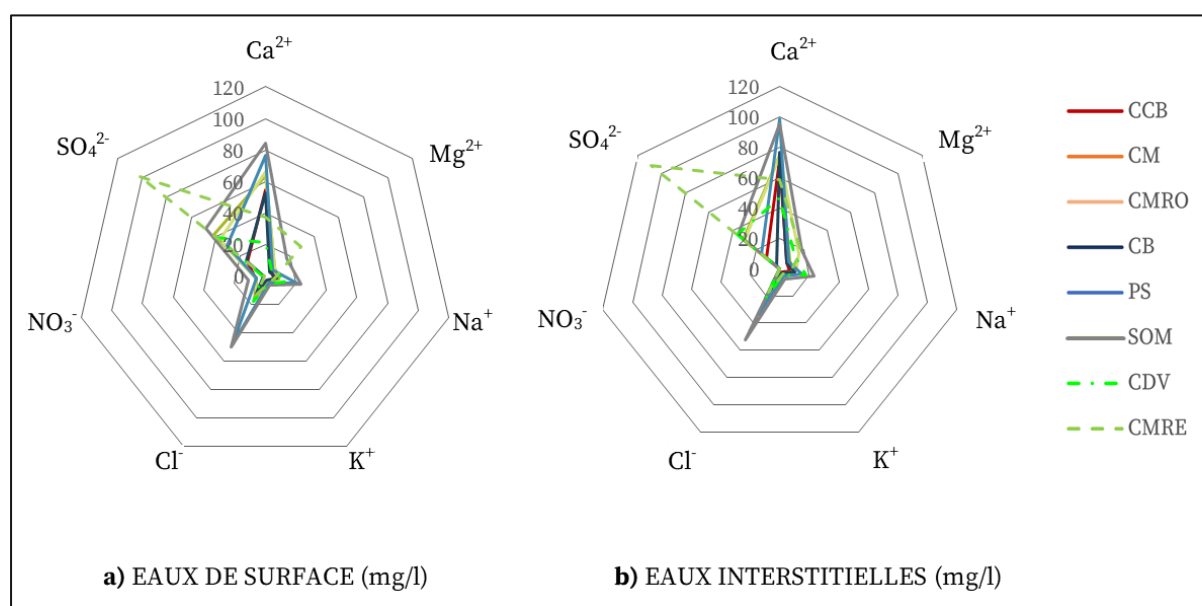


Figure 3.1. Minéralisation **a)** des eaux de surface et **b)** des eaux interstitielles, comparaison par canal. Données 2019-2023. CCB : Canal entre Champagne et Bourgogne, CM : Canal de la Meuse, CMRO : Canal de la Marne au Rhin Ouest, CB : Canal de Bourgogne, PS : Petite Saône, SOM : Canal de la Somme. Les CDV (Canal des Vosges) et CMRE (Canal de la Marne au Rhin Est) sont les canaux témoins.

Dans les milieux où *M. heterophyllum* est présent (sites « MH »), le pH moyen est plutôt alcalin ($8,1 \pm 0,3$). L'alcalinité moyenne ($1,69 \pm 0,49$ mM) et les concentrations en carbone inorganique (DIC) sont significativement supérieures à celles des sites témoins (Tableau 3.1). Les valeurs

de pH et d'alcalinité des sites témoins sont néanmoins comprises dans la gamme de valeurs des sites « MH ». La conductivité et la minéralisation des milieux est variable (Figure 3.1a).

Les sites « témoins » peuvent avoir des conductivités plus faibles (test U, $P = 0,001$) liées majoritairement à une plus faible concentration en ions calcium (test U, $P < 0,001$). Bien que la différence ne soit pas significative, les eaux de surface des sites témoins présentent des concentrations moyennes en ions sulfate plus importantes, avec des valeurs maximales elles aussi plus élevées que les sites « MH ». Les milieux « MH » sont plutôt pauvres en orthophosphates avec des valeurs comprises entre 0 et 0,23 mg/l. Ils peuvent être riches en nitrates, jusqu'à 5,94 mg/l N. Les sites témoins sont significativement moins riches en azote avec une valeur maximale mesurée environ 7 fois inférieure (test U, $P < 0,001$) et marginalement moins riches en orthophosphates (test U, $P = 0,074$). Les teneurs et la saturation en O₂, supérieures dans le groupe « MH », peuvent traduire l'activité photosynthétique des plantes et leur biomasse importante (Tableau 3.1).

Tableau 3.1. Gamme de valeurs des eaux de surface pour les sites dans lesquels *M. heterophyllum* s'est installé (sites « MH ») et valeurs pour les sites considérés comme « témoins » dans cette étude, où la plante n'a pas encore été observée.

	unité	n	sites "MH"				n	sites "témoins"				Test-U P
			moyenne	sd	min	max		moyenne	sd	min	max	
pH	-	155	8,06	0,29	7,16	9,36	14	7,79	0,24	7,39	8,36	0,001
Conductivité	µS/cm	149	448,79	132,4	187,3	758,00	14	307,61	161,9	139,0	637,0	0,001
Alcalinité	mM	143	1,69	0,49	0,58	3,12	14	0,81	0,41	0,38	1,59	<0,001
Cl ⁻	mg/l	156	34,87	33,10	0,07	163,66	14	15,68	4,79	7,11	21,42	0,052
N-NO ₃ ⁻	mg/l	156	1,52	1,36	0,00	5,94	14	0,29	0,29	0,00	0,87	<0,001
P-PO ₄ ³⁻	mg/l	136	0,01	0,02	0,00	0,08	12	0,02	0,02	0,00	0,06	0,074
SO ₄ ²⁻	mg/l	156	32,48	19,71	8,00	98,24	14	65,93	66,13	7,30	217,5	0,144
Ca ²⁺	mg/l	153	70,90	21,69	27,60	147,60	14	28,10	17,28	7,70	65,90	<0,001
Mg ²⁺	mg/l	153	8,64	5,85	3,08	23,20	14	15,71	23,65	1,79	90,97	0,933
Na ⁺	mg/l	153	15,60	13,88	1,75	59,80	14	11,25	7,26	3,13	23,10	0,544
K ⁺	mg/l	153	4,88	3,25	0,73	19,99	14	5,46	1,60	3,90	9,30	0,059
NH ₄ ⁺	mg/l	154	0,06	0,10	0,00	0,56	12	0,06	0,04	0,00	0,15	0,216
NO ₂ ⁻	mg/l	79	0,02	0,03	0,00	0,25	6	0,01	0,02	0,00	0,05	0,465
DIC	mg/l	133	33,42	16,86	12,61	101,00	12	13,69	6,42	5,65	25,16	<0,001
DOC	mg/l	119	3,19	1,22	1,37	8,57	12	5,99	2,16	2,97	9,92	<0,001
TDP	µg/l	134	15,39	18,82	0,15	134,20	13	16,21	7,51	5,25	27,09	0,173
TP	µg/l	137	20,26	36,78	0,00	287,06	14	28,53	32,06	7,12	135,1	0,004
O ₂	mg/l	148	10,30	3,12	0,00	18,07	12	7,76	1,39	5,72	11,36	0,001
Saturation O ₂	%	148	109,93	36,01	2,30	200,00	12	60,94	40,65	25,40	145,9	<0,001

Pour tenter de mieux comprendre l'étendue de la niche de *M. heterophyllum*, ces valeurs ont été comparées aux valeurs connues dans la littérature sur quelques variables disponibles. Les données de pH des canaux français dans lesquels *M. heterophyllum* s'est installé sont généralement plus élevées (entre 7,2 et 9,4) que les données obtenues dans les plans d'eau allemands

concernés par la présence de la plante, entre (3,7 et 7,5) (Pietsch et Jentsch, 1984) et que les données relevées aux Etats-Unis (5,6 à 6,9), là où la plante est considérée comme exotique envahissante (June-Wells et al., 2013) (test de Welch, $P < 0,001$ et $P < 0,014$ pour les plans d'eau allemands et pour les données américaines respectivement). De même pour l'alcalinité, les valeurs de notre étude sont généralement plus élevées que celles relevées en Allemagne dans les plans d'eau (0-1,36 mval/l équivalant à une alcalinité de 0-0,68 mM) et aux Etats-Unis (Connecticut : 0-28,5 mg /l CaCO_3 , équivalent à une alcalinité de 0-0,285 mM). Pour ce facteur, la différence entre les canaux français envahis et le canal de l'Elster-Saale n'est pas significative. L'alcalinité des témoins, plus faible que celle des autres canaux français, est significativement plus élevée que celle des plans d'eau allemands et les milieux américains (test de Welch, $P < 0,001$).

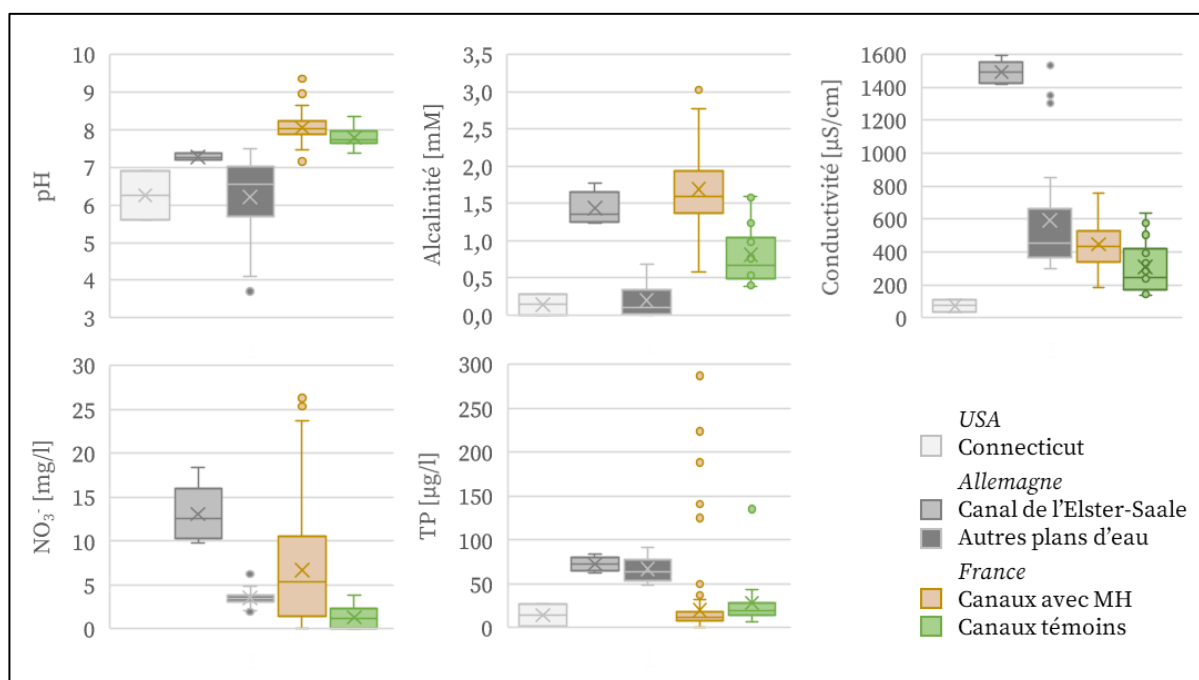


Figure 3.2. Comparaison des différents facteurs des eaux de surface entre les canaux étudiés et les données de la littérature pour les milieux où *M. heterophyllum* est présent : pH, alcalinité, conductivité, phosphore total. Données Connecticut : June-Wells et al. 2013. Données Allemagne : Pietsch et Jentsch, 1984.

La conductivité des milieux français quant à elle, est supérieure aux valeurs nord-américaines, comparable aux plans d'eau allemands mais significativement inférieure à celles du canal de l'Elster-Saale, les valeurs pour ce dernier ayant probablement été influencées par les activités industrielles et minières passées (tests de Welch, $P < 0.001$). En revanche, comme pour l'alcalinité, il n'existe qu'une différence marginalement significative entre les témoins et les milieux américains (test de Welch, $P = 0,075$) (Figure 3.2). Les données allemandes et nord-américaines montrent que *M. heterophyllum* peut évoluer pour ces différents facteurs dans une gamme de valeurs encore plus large que celle définie dans les canaux français où la

plante est présente (Tableau 3.1). Ces valeurs recouvrent en effet les valeurs mesurées dans les canaux « témoins », CMRE et CDV, et les facteurs étudiés ne semblent donc pas limitants de possibles futurs envahissements par *M. heterophyllum* dans ces deux milieux.

Les gammes de valeurs des différents facteurs mesurés dans les eaux interstitielles des canaux dans lesquels la plante est présente sont mentionnés dans le Tableau 3.2. Les minima et maxima des sites témoins sont tous inclus dans les gammes de valeurs des canaux où la plante est présente, à l'exception des ions sulfate, qui peuvent être présents en plus grande quantité, et calcium, qui peuvent être présents en moindre quantité et pour lesquels des différences significatives entre les sites « MH » et les sites « témoins » ont été relevées (test U, $P \leq 0,013$) (Figure 3.1b, Tableau 3.2). Dans les canaux où *M. heterophyllum* est présent, comme dans les témoins, les valeurs des pH mesurées dans les eaux interstitielles sont neutres à alcalines et la conductivité varie d'un facteur 3 entre les valeurs minimales et maximales. La minéralisation diffère entre sites « MH » et sites témoins, avec moins de sulfates, plus de calcium et légèrement plus de magnésium (utile pour la synthèse de chlorophylle) pour les premiers.

Tableau 3.2. Gammes de valeurs des facteurs mesurés pour les eaux interstitielles pour les sites dans lesquels *M. heterophyllum* s'est installé (sites « MH ») et pour les sites considérés comme « témoins » dans cette étude, où la plante n'a pas encore été observée.

	unité	n	sites "MH"				n	sites "témoins"				Test-U P
			moyenne	sd	min	max		moyenne	sd	min	max	
pH		102	7,53	0,38	6,65	8,55	9	7,68	0,32	7,23	8,22	0,182
Conductivité	µS/cm	103	581	137	295	881	9	594	162	289	895	0,708
Cl ⁻	mg/l	129	29,13	20,63	2,91	95,03	9	19,30	5,47	8,43	24,62	0,448
N-NO ₃ ⁻	mg/l	129	0,05	0,13	0	1,42	9	0,02	0,04	0	0,1	0,470
P-PO ₄ ²⁻	mg/l	119	0,05	0,11	0	0,58	9	0,06	0,05	0	0,18	0,012
SO ₄ ²⁻	mg/l	129	20,66	26,58	0,47	149,07	9	76,54	87,38	3,2	233,35	0,013
Ca ²⁺	mg/l	117	88,32	27,14	26	173,9	9	53,16	17,74	22,4	78,8	<0,001
Mg ²⁺	mg/l	116	10,31	7,35	3,33	51,2	9	15,83	9,85	3,93	36,7	0,062
Na ⁺	mg/l	117	14,47	10,14	1,95	41,7	9	12,09	6,3	4,59	21,84	0,747
K ⁺	mg/l	117	5,10	2,67	1,46	12,04	9	4,24	0,85	2,6	5,54	0,751
NH ₄ ⁺	mg/l	129	2,26	2,22	0	18,53	9	1,22	0,63	0,38	2,27	0,157
NO ₂ ⁻	mg/l	69	0,02	0,04	0	0,26	4	0,01	0,01	0	0,02	0,640
TDP	µg/l	118	99,67	151,5	0	1161,3	11	57,06	33,9	8,72	100,78	0,909

Enfin, en ce qui concerne les sédiments, les gammes de valeurs de certains facteurs physico-chimiques des canaux où la plante est présente et des canaux témoins ont été déterminées, dont les nutriments carbone C, azote N et phosphore P ainsi que les ratios stœchiométriques afférents C:N, C:P et N:P (Tableau 3.3).

La teneur en carbone (C) est plus faible dans les canaux témoins, CMRE et CDV, que dans les sites « MH » (test U, $P < 0,001$). Bien que les différences soient (marginale)ment significatives pour la teneur en azote (N) et phosphore (P) (test U, respectivement $P = 0,001$ et $P = 0,096$), les

gammes de valeurs pour ces deux nutriments sont relativement similaires entre les témoins et les canaux « MH ». Le ratio C:N est en moyenne deux fois inférieur et le ratio C:P en moyenne quatre fois inférieur pour les deux canaux témoins (test U, $P < 0,001$) (Tableau 3.3). De même, le taux de matière organique est significativement plus faible pour le groupe témoin. Un taux de matière organique élevé en lien avec des concentrations élevées en nutriments dans les eaux indique plutôt une eutrophisation des milieux « MH ». Les teneurs en matière sèche et la densité des sédiments du groupe « témoins » sont significativement supérieures à celle du groupe de sites « MH » (test U, $P < 0,001$), mais, comme pour N et P, les gammes de valeurs sont incluses ou très proche des limites du groupe « MH » (Tableau 3.3).

Dans chaque compartiment étudié, les gammes de valeurs des différents facteurs mesurés pour le groupe témoin sont généralement incluses dans celles mesurées ou connues pour les sites où *M. heterophyllum* est présent. Les milieux où la plante est présente sont pourtant généralement riches en matière organique et en nutriments (azote et phosphore). Sur les sites où *M. heterophyllum* est présent la saturation en oxygène peut atteindre des valeurs plus faibles que celles des sites témoins et proches de 0.

Tableau 3.3. Gamme de valeurs des facteurs mesurés pour les sédiments pour les sites dans lesquels *M. heterophyllum* s'est installé (sites « MH ») et pour les sites considérés comme « témoins » dans cette étude, où la plante n'a pas encore été observée. dmc : taux de matière sèche – MO : taux de matière organique – CEC : capacité d'échange cationique – C, N, P : respectivement carbone, azote et phosphore et C:N, N:P et C:P ratios afférents.

	unité	sites "MH"					sites "témoins"					Test-U P
		n	moyenne	sd	min	max	n	moyenne	sd	min	max	
dmc	g/g	119	0,52	0,13	0,2	0,81	12	0,72	0,11	0,52	0,83	<0,001
densité	g/ml	116	1,33	0,25	0,63	1,91	12	1,67	0,18	1,44	2,01	<0,001
MO	%	134	9,87	4,35	1,4	24,6	12	6,57	3,19	1,7	12,1	0,012
CEC	meq/100g	122	16,43	7,4	1,9	38,7	12	12,28	8,11	1,1	26,8	0,085
C	%	126	8,83	2,87	1,13	16,41	12	2,6	2,04	0,32	6,2	<0,001
N	%	126	0,35	0,16	0,08	1,12	12	0,2	0,16	0,07	0,59	0,001
P	%	135	0,08	0,05	0,01	0,25	12	0,06	0,04	0,02	0,16	0,096
C:N		126	33,86	19,12	12	150,8	12	16,68	13,01	3,6	44,3	<0,001
N:P		126	13,69	11	1,77	78,13	12	9,01	5,99	1,51	22,72	0,092
C:P		126	459,93	421,02	46,07	2599,25	12	119,51	84,67	15,62	278,53	<0,001

Cette approche a permis de donner les limites de la niche de *M. heterophyllum* dans les canaux échantillonnés et montre que les facteurs environnementaux dans lesquels la plante peut se développer présentent des gammes très larges que ce soit pour les eaux de surface et interstitielles ou les sédiments. L'analyse en l'état masque des différences entre les canaux et parfois une grande variabilité pour un même canal, comme on peut graphiquement l'observer sur la Figure 3.3, qui montre les concentrations en azote dans les nitrates (N-NO₃) et en phosphore dissous total (TDP) dans les eaux ainsi que les teneurs en azote et phosphore dans les

sédiments des différents canaux échantillonnés. Le jeu de données utilisé dans cette première partie comporte en réalité des observations hétérogènes : il regroupe des échantillonnages de différents biefs d'un même canal et de différentes années ou périodes de l'année. Les observations entre 2019 et 2021 ont été plus sporadiques qu'en 2022 et 2023. En conséquence, pour identifier les milieux les plus propices au développement de *M. heterophyllum*, le jeu de données a été réduit aux étés 2022 et 2023, pendant lesquels les mêmes biefs ont été échantillonnés pour chacun des canaux.

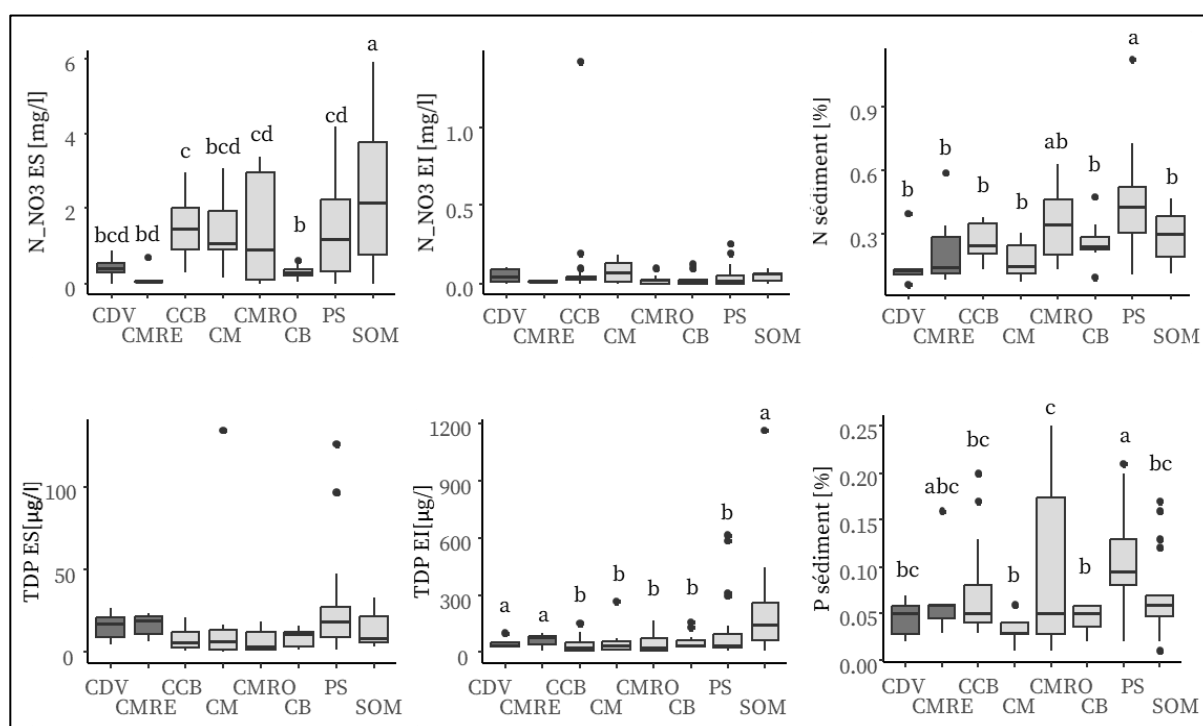


Figure 3.3. Variabilité de l'azote (N) et du phosphore (P) présents dans les eaux de surface (ES), eaux interstitielles (EI) et les sédiments par canal pour l'ensemble des données disponibles (2019-2023). Les nitrates dans les eaux sont utilisés comme approximation de l'azote disponible pour les plantes, les autres formes étant présentes en très faible concentration. Le phosphore dissous total (TDP) est utilisé comme approximation du P disponible pour les plantes, les orthophosphates étant présents en très faibles quantités car rapidement utilisés par les microalgues ou les macrophytes. L'utilisation du TDP comme source de P nécessite l'exsudation de phosphatases par les racines des plantes ou les bactéries pour dégrader le phosphore organique.

3.3.2 Variations interannuelles des plantes et des facteurs environnementaux

Seules les observations mesurées l'été, entre juin et août, sur 2 années, 2022 et 2023, ont été conservées. Elles regroupent les informations de différents sites qui couvrent l'ensemble des 6 canaux échantillonnés où *M. heterophyllum* était présent. Les données du Canal de la Somme et celles de la Petite Saône ont été séparées en 2 parties chacune, afin de distinguer les sites qui ont fait l'objet d'une expérimentation de contrôle de la biomasse en 2022 et 2023 par les

gestionnaires. Ainsi, SOM et PS regroupent les biefs hors expérimentation pour la Somme et la Petite Saône respectivement ; SOMC et SJL regroupent les sites où ont eu lieu les expérimentations, respectivement sur la Somme et la Petite Saône. Ces expérimentations et leurs résultats seront présentés et étudiés plus en détail dans le chapitre suivant (§3.2).

Dans le paragraphe précédent (2.3.1), une assez forte variabilité des données physico-chimiques a été observée sur les sites où *M. heterophyllum* est présent. Il s'agit maintenant de chercher à établir si les plantes présentent des caractéristiques différentes selon les canaux et si ces variations peuvent être expliquées par la physico-chimie de l'eau et des sédiments. En complément des données de présence / absence, une variation de fitness des plantes entre les sites pourrait permettre d'identifier si certains facteurs environnementaux sont propices ou au contraire néfastes pour la plante.

3.3.2.1 Données environnementales

Dans un premier temps, une ACP a été réalisée sur chaque compartiment, eau de surface, eau interstitielle et sédiment, sur le jeu de données réduit aux étés 2022 et 2023. Dans les trois cas, les MANOVA réalisées sur les 3 premiers axes de l'ACP pour distinguer les canaux sont significatives ($P < 0,001$). Il existe également une différence significative entre les 2 années pour les eaux de surface ($P = 0,013$) mais pas pour eaux interstitielles ni pour les sédiments. En particulier, pour les eaux de surface la conductivité, l'alcalinité, Cl^- , NO_3^- et O_2 , le pH et le carbone organique dissous (DIC) sont les facteurs qui contribuent le plus à l'inertie de l'ACP sur les 3 premiers axes (Tableau 3.4a). Les canaux peuvent se différencier sur ces 3 axes, à l'exception de CCB et CM (Tableau 3.5). Pour les eaux interstitielles, la conductivité, Cl^- et K^+ sont les facteurs qui contribuent le plus à l'inertie de l'ACP sur les 3 premiers axes (Tableau 3.4a). CB et SOMC présentent le plus de différences avec les autres canaux sur ces 3 axes (Tableau 3.5). Entre les deux années, en particulier le pH, le DIC et la température des eaux de surface diminuent et la densité et les concentrations en nitrates des sédiments diminuent (Tableau 3.6). Ces éléments seront mis en regard des traits des plantes dans le point suivant (§2.3.2.2).

CHAPITRE 2 – NICHE ECOLOGIQUE DE *M. HETEROPHYLLUM*

Tableau 3.4. Inertie des ACP sur **a)** les eaux de surface, les eaux interstitielles et sur **b)** les sédiments pour les données des étés 2022 et 2023.

a	Eaux de surface			Eaux interstitielles		
	Axe1	Axe1:2	Axe1:3	Axe1	Axe1:2	Axe1:3
pH	2,27	55,05	57,39	1,21	35,11	37,65
Conductivité	82,61	83,35	94,36	71,84	72,50	74,33
Alcalinité	13,57	15,03	71,54	-	-	-
Cl ⁻	75,33	78,55	80,68	55,72	69,34	71,66
NO ₃ ⁻	4,87	17,01	77,28	6,67	22,93	23,00
PO ₄ ²⁻	6,73	20,59	23,83	10,90	28,49	45,66
SO ₄ ²⁻	20,70	21,80	50,92	2,94	3,16	69,47
Ca ²⁺	2,53	4,00	18,55	25,49	25,67	33,84
Mg ²⁺	47,31	56,37	63,66	52,48	61,76	61,84
Na ⁺	42,59	45,39	46,19	16,66	39,06	55,26
K ⁺	65,11	66,79	67,89	70,25	71,46	75,88
NH ₄ ⁺	8,03	52,96	54,44	23,92	43,14	60,07
NO ₂ ⁻	0,27	60,06	61,33	13,56	55,88	63,22
DIC	20,57	21,33	66,33	-	-	-
DOC	9,39	27,66	48,13	-	-	-
TDP	4,29	6,36	6,92	15,52	23,87	27,55
TP	1,43	1,87	3,08	-	-	-
O ₂	30,53	64,89	80,86	-	-	-
Saturation O ₂	33,90	77,19	84,87	-	-	-

b	Axe1	Axe1:2	Axe1:3
dmc	84,15	84,23	88,93
densité	55,63	58,71	66,49
MO	31,98	43,31	50,95
CEC	76,90	78,32	80,75
C	3,91	53,95	90,21
N	52,68	87,36	87,41
P	44,76	60,32	71,83
C:N	46,68	47,79	81,61
N:P	0,13	79,82	88,91
C:P	26,77	83,40	84,62

CHAPITRE 2 – NICHE ECOLOGIQUE DE *M. HETEROPHYLLUM*

Tableau 3.5. Comparaison des canaux sur les 3 premiers axes des ACP sur les données eaux de surface (ES), eaux interstitielles (EI) et sédiments. Tests de Hotelling ($\alpha < 0,05$).

ES	CB	CCB	CM	CMRO	PS	SJL	SOM
CCB	<0,001						
CM	0,018	0,156					
CMRO	0,005	<0,001	0,004				
PS	0,002	<0,001	<0,001	0,001			
SJL	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,016		
SOM	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	
SOMC	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,014	<0,001
EI	CB	CCB	CM	CMRO	PS	SJL	SOM
CCB	0,070						
CM	0,081	0,698					
CMRO	0,258	0,609	0,589				
PS	0,046	0,758	0,957	0,534			
SJL	0,001	0,259	0,219	0,670	0,186		
SOM	0,002	0,255	0,273	0,918	0,173	0,483	
SOMC	0,004	0,002	0,006	0,092	0,002	0,104	0,136
sédiments	CB	CCB	CM	CMRO	PS	SJL	SOM
CCB	0,944						
CM	0,031	0,014					
CMRO	0,453	0,258	0,308				
PS	<0,001	<0,001	0,006	<0,001			
SJL	<0,001	<0,001	<0,001	0,003	<0,001		
SOM	0,182	0,120	0,018	0,100	0,007	0,005	
SOMC	0,869	0,798	0,201	0,521	0,000	0,001	0,302

CHAPITRE 2 – NICHE ECOLOGIQUE DE *M. HETEROPHYLLUM*

Tableau 3.6. Différence entre les conditions physico-chimique des eaux de surface, eaux interstitielles et sédiments entre l'été 2022 et l'été 2023. Tests U de Wilcoxon-Mann-Whitney ($\alpha < 0,05$).

eaux de surface		eaux interstitielles		sédiments	
	<i>P</i>		<i>P</i>		<i>P</i>
pH	<0,001	pH	0,000	DMC	0,830
Conductivité	0,376	Conductivité	0,050	densité	0,000
Alcalinité	0,277	Cl ⁻	0,980	MO	0,015
Cl ⁻	0,173	NO ₃ ⁻	0,139	CEC	0,305
N-NO ₃ ⁻	0,125	PO ₄ ²⁻	0,117	C	0,104
PO ₄ ³⁻	0,014	SO ₄ ²⁻	0,453	N	0,001
SO ₄ ²⁻	0,832	Ca ²⁺	0,783	P	0,294
Ca ²⁺	0,089	Mg ²⁺	0,366	C:N	0,011
Mg ²⁺	0,661	Na ⁺	0,002	N:P	0,207
Na ⁺	0,003	K ⁺	0,273	C:P	0,000
K ⁺	0,957	NH ₄ ⁺	0,898		
NH ₄ ⁺	0,378	TDP	0,009		
DIC	0,000				
DOC	0,000				
TDP	0,000				
TP	0,424				
O ₂	0,562				
Saturation O ₂	0,338				
Température	0,044				

3.3.2.2 Analyse des traits des plantes

Une première analyse globale des traits physiologiques des plantes a été réalisée à l'aide d'une ACP, qui montre que les 2 premiers axes expliquent 56,2 % de la variabilité (Figure 3.4). L'inertie sur le 1^{er} axe s'explique majoritairement par les teneurs en chlorophylles *a* et *b* (chl *a* et chl *b*), en composés phénoliques totaux (tpc) et en phosphore (P). L'inertie sur le 2^e axe s'explique principalement par la teneur en matière sèche (dmc), les caroténoïdes (car) et le carbone (C) et l'azote (N) (Tableau 3.7).

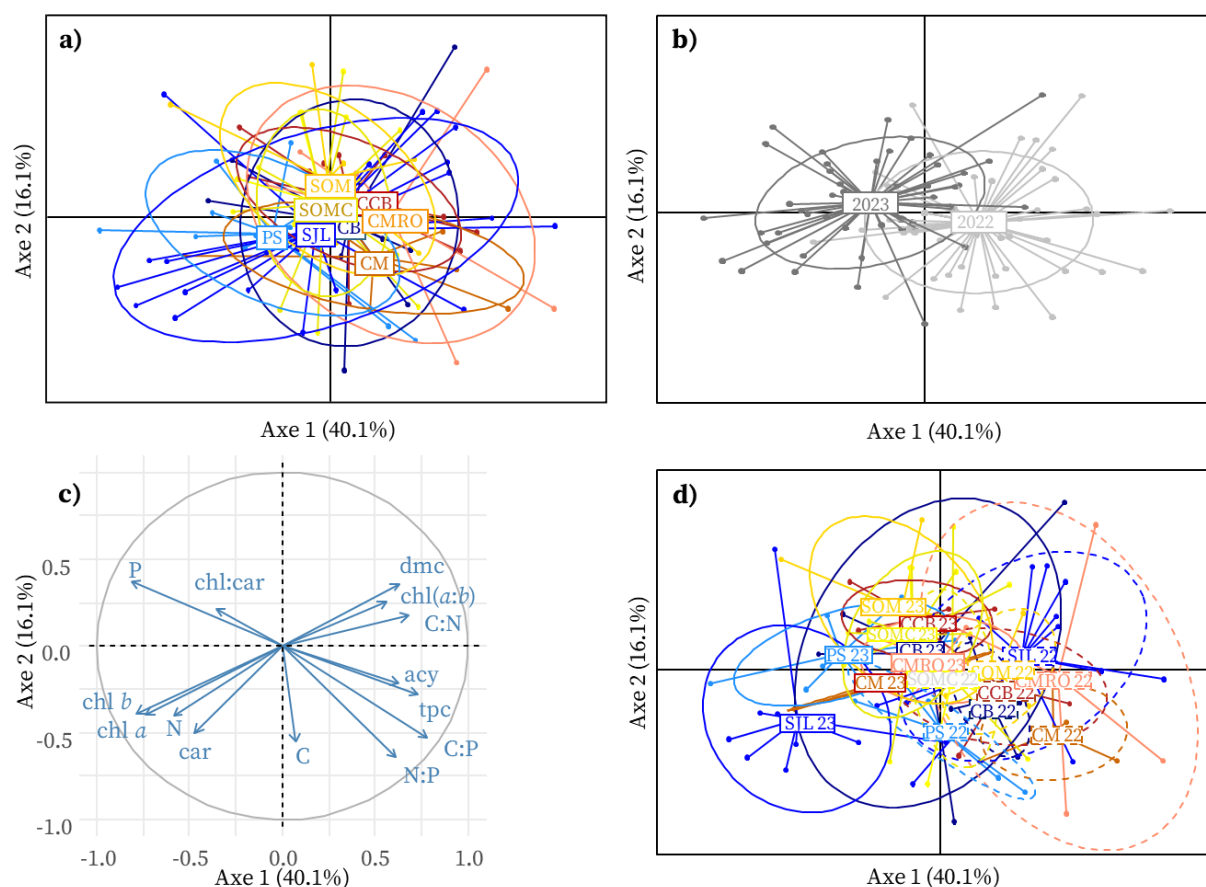


Figure 3.4. ACP réalisée avec les différents traits mesurés pour les plantes échantillonnées durant les étés 2022 et 2023 a) regroupement par canal étudié b) regroupement par année d) regroupement par canal et par année. c) cercle des corrélations associé. dmc : teneur en matière sèche – tpc : composés phénoliques totaux – acy : anthocyanes – chl *a*, chl *b*, chl(*a*:*b*) : chlorophylles *a*, *b* et ratio associé – car : caroténoïdes – C, N, P, C:N, C:P, N:P : respectivement carbone, azote, phosphore et ratios stœchiométriques associés.

Analyse des plantes par canal

Les résultats de l'ACP sur les traits des plantes ont d'abord été groupés par canal. La MANOVA réalisée sur les 3 premiers axes révèle une différence seulement marginalement signi-

ficative sur le positionnement des canaux ($P = 0,084$) et significative pour l'année ($P = 0,033$). Les traits des plantes diffèrent peu d'un canal à l'autre (Figure 3.4a, Tableau 3.8). Les différences entre les sites, plutôt faibles, semblent plus tenir aux teneurs en C, N et pigments chlorophylliens des plantes (Figure 3.4a et c).

Tableau 3.7. Inertie de l'ACP réalisée sur les traits physiologiques des plantes échantillonnées à l'été 2022 et 2023. Données cumulées par axe.

	Axe1	Axe1:2	Axe1:3	Axe1:4	Axe5:14
dmc	39,77	52,71	60,72	61,55	38,45
chl <i>a</i>	54,70	70,27	72,90	78,52	21,48
chl <i>b</i>	62,66	77,64	78,35	97,53	2,47
chl:car	12,75	17,36	67,52	90,99	9,02
chl(<i>a:b</i>)	31,48	37,86	39,60	71,30	28,70
car	22,37	47,26	91,84	92,39	7,61
acy	38,89	43,52	50,93	51,92	48,09
tpc	53,14	60,80	71,71	73,27	26,73
C	0,48	30,90	51,84	52,25	47,76
N	34,83	51,07	69,02	94,10	5,90
P	65,91	80,00	81,07	82,22	17,78
C:N	46,07	49,14	53,86	81,50	18,50
N:P	37,16	78,64	87,90	88,58	11,42
C:P	60,63	88,59	92,47	93,53	6,47

Tableau 3.8. Comparaison des canaux échantillonnés où *M. heterophyllum* est présent à l'aide de la MANOVA réalisée sur les trois premiers axes de l'ACP faite sur l'ensemble des traits des plantes. P-values des tests T^2 de Hotelling comparant les canaux deux à deux.

	CB	CCB	CM	CMRO	PS	SJL	SOM
CCB	0,688						
CM	0,751	0,060					
CMRO	0,641	0,679	0,209				
PS	0,094	0,003	0,072	0,018			
SJL	0,966	0,555	0,474	0,651	0,232		
SOM	0,138	0,224	0,022	0,277	0,014	0,008	
SOMC	0,315	0,563	0,072	0,043	0,026	0,146	0,621

Les ANOVA à deux facteurs (canal et année) réalisées montrent que les différences entre les canaux sont significatives seulement pour la teneur en matière sèche (dmc), les pigments et les composés phénoliques. Les nutriments et la stœchiométrie ne varient pas significativement entre les canaux (Tableau 3.9).

Tableau 3.9. Caractéristiques physiologiques mesurées pour les plantes échantillonnées dans les différents canaux pendant les étés 2022 et 2023. **a)** L'ANOVA à deux voies a été utilisée dans la mesure du possible, montrant les effets spatiaux (« canal », $df = 1$), temporel (« année », $df = 1$) et de leur interaction (« canal*année », $df = 1$). **b)** Les tests de Kruskal-Wallis ont été utilisés pour les traits pour lesquelles aucune transformation n'a permis d'atteindre la normalité et/ou l'égalité des variances.

a)	canal		année		canal * année	
	F	P	F	P	F	P
car	2,96	0,008	5,89	0,018	5,53	<0,001
chl a	2,52	0,022	19,10	<0,001	1,71	0,118
chl b	3,19	0,005	23,42	<0,001	5,86	<0,001
chl (a:b)	7,19	<0,001	3,39	0,069	11,48	<0,001
chl : car	9,22	<0,001	15,24	<0,001	7,68	<0,001
acy	3,26	0,004	19,39	<0,001	1,04	0,410
tpc	3,90	0,001	125,43	<0,001	1,93	0,076
P	1,60	0,149	40,54	<0,001	0,44	0,877
N	0,91	0,501	3,28	0,074	1,70	0,121
N:P	1,38	0,226	32,92	<0,001	1,07	0,393
C:P	1,16	0,336	34,26	<0,001	0,83	0,567
C:N	1,40	0,220	4,25	0,043	1,95	0,073

b)	canal			canal * année		
	df	χ^2	P	df	χ^2	P
dmc	7	46,65	<0,001	15	8,60	0,283
C	7	14,50	0,043	15	24,57	0,056

Le ratio entre chlorophylles et caroténoïdes est plus élevé pour les plantes de la Somme (SOM+SOMC, moyenne $10,05 \text{ mg/g ms} \pm 2,38$) que pour celles des autres canaux (moyenne $7,71 \text{ mg/g ms} \pm 1,34$) (Figure 3.5). Pour ce trait, la différence est significative entre SOM et SOMC et tous les canaux (tests de Welch, $P < 0,030$), sauf entre SOM et CMRO et SOM et PS où elle n'est que marginalement significative (tests de Welch, $P = 0,085$). L'alcalinité des eaux de surface de SOM et SOMC est supérieure à celle des autres canaux avec une moyenne de $1,88 \pm 0,12 \text{ mM}$ contre $1,29 \pm 0,2 \text{ mM}$ (test de Welch, $P < 0,007$ sauf SOMC/SJL, $P = 0,066$).

La teneur en anthocyanes des plantes du CMRO est significativement plus importante que celles des plantes de la Saône (PS, SJL) et de la Somme (SOM et SOMC) (tests de Welch, $P < 0,044$) (Figure 3.5). Le CMRO présente une alcalinité des eaux de surface significativement plus faible (moyenne $0,66 \pm 0,35$) que celle des autres canaux pour les périodes considérées (test de Welch, $P < 0,001$). La forte variabilité de la teneur en matière sèche (dmc) des plantes des sites SJL entre 2022 et 2023 explique que l'ANOVA révèle un effet « canal » significatif, cependant seule une différence marginalement significative entre SJL et SOMC et SJL et CMRO a été relevée (tests de Welch, $P = 0,081$).

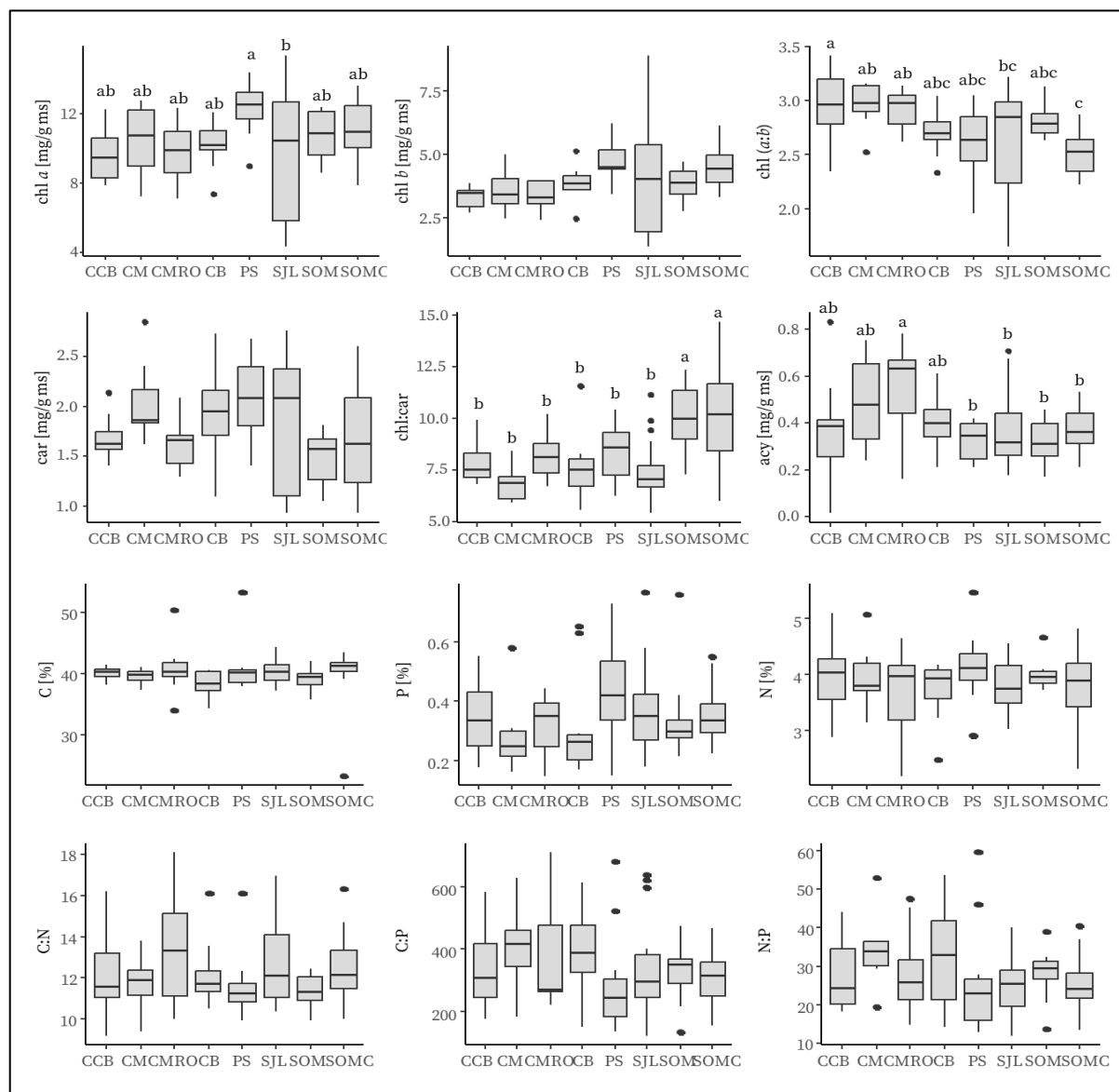


Figure 3.5. Représentation graphique de différents traits physiologiques de *M. heterophyllum* mesurés dans les canaux échantillonnés pendant les étés 2022 et 2023. Les lettres représentent les différences significatives entre les canaux. chl a et b : chlorophylles a et b – car : caroténoïdes – chl:car : rapport entre chlorophylles et caroténoïdes – acy : anthocyanes – C, P, N, respectivement carbone, phosphore, azote et ratios stœchiométriques associés.

Aucune différence significative n'a été relevée entre les populations des différents canaux concernant les nutriments. La teneur en carbone mesurée dans les plantes est d'environ 40 % (moyenne $39,93 \% \pm 3,07$) et présente peu de variabilité. La teneur en azote est élevée, autour de 4 % (moyenne $3,87 \% \pm 0,58$) avec un minimum de 2,19 %, bien au-dessus du seuil nécessaire à la croissance ainsi que de la limite de rendement définies pour les plantes aquatiques, respectivement 0,6 % et 1,3 % (Demars et Edwards, 2007 ; Gerloff et Kromholz, 1966). De même, la teneur en phosphore est au-dessus de ces deux seuils (0,08 et 0,13 %) avec une moyenne de $0,35 \% \pm 0,14$ mais présente plus de variabilité. De la même manière, les ratios

stœchiométriques, C:N, C:P et N:P ne présentent pas de différence significative entre les canaux et les ratios C:P (moyenne 339,49 % $\pm$ 137,07) et N:P (moyenne 27,53 % $\pm$ 9,98) montrent une assez forte variabilité, comparés aux ratios C:N (moyenne 12,26 % $\pm$ 1,81) (Figure 3.5). Ainsi, bien que les eaux de surface de SOM soient plus riches en azote, les plantes de ces sites ne présentent pas de différence dans leur contenu en azote par rapport aux autres canaux.

Analyse des plantes par année

L'ACP réalisée avec le jeu de données « plantes » des étés 2022 et 2023 a ensuite été groupée et analysée par année (Figure 3.4). Les ANOVA calculées sur chaque axe de l'ACP montrent qu'il est possible de différencier 2022 et 2023 sur l'axe 1 ($P < 0,001$) et sur l'axe 2 ($P < 0,033$) mais pas sur les axes 3 et 4. Le positionnement des plantes sur l'ACP pour l'année 2022 est plutôt corrélé positivement avec les composés phénoliques (tpc, acy), le carbone, la dmc et négativement avec les pigments, l'azote et le phosphore, à l'inverse du positionnement de l'année 2023 (Figure 3.4b et c). Les ANOVA à deux facteurs réalisées précédemment montrent une différence significative entre les années pour tous les traits étudiés ($P < 0,043$) à l'exception du ratio chl ($a:b$) et de la teneur en azote pour lesquels la différence est malgré tout marginalement significative ($P = 0,069$ et $P = 0,074$ respectivement) (Tableau 3.9).

Ainsi, les teneurs en chl a et b de *M. heterophyllum* ont plutôt tendance à augmenter en 2023 par rapport à 2022 mais dans de proportions différentes selon les canaux, ce qui implique une variation du ratio chl ($a:b$) à la hausse ou à la baisse en 2023 selon le canal concerné (Figure 3.6, Tableau 3.10). Les teneurs en caroténoïdes des plantes des sites PS, SJL augmentent significativement (test de Welch, $P < 0,039$) tandis que celles de SOM et SOMC diminuent de manière (marginale)ment significative (test de Welch, $P = 0,094$ et $P = 0,001$ respectivement) et influencent le ratio chl:car. Les teneurs en anthocyanes et composés phénoliques sont généralement plus faibles en 2023 qu'en 2022 sauf pour le CMRO.

Parallèlement, entre l'été 2022 et l'été 2023, le carbone inorganique dissous et le pH des eaux de surface échantillonnées diminuent mais peu de modifications sont observables sur les variables mesurées dans les eaux interstitielles et dans les sédiments (§2.3.2.1). En revanche, un décalage existe dans les données météorologiques, avec un pic d'ensoleillement et de faibles précipitations en juillet 2022 alors que le pic d'ensoleillement se situe en juin 2023 et les précipitations sont environ 10 fois plus importantes en juillet et août 2023, en comparaison avec l'année antérieure (Figure 2.8).

Tableau 3.10. Variation des traits physiologiques de *M. heterophyllum* entre l'été 2022 et l'été 2023 par canal. Tests de Welch. Les *p*-values significatives ($\alpha < 0,05$) apparaissent en gras.

	CCB	CM	CMRO	CB	PS	SJL	SOM	SOMC
dmc	0,178	0,268	0,077	0,776	0,122	0,000	0,093	0,061
car	0,423	0,456	0,422	0,176	0,039	0,003	0,094	0,001
chl a	0,015	0,189	0,431	0,514	0,428	0,002	0,587	0,661
chl b	0,650	0,236	0,975	0,528	0,923	0,000	0,590	0,269
chl (a:b)	0,001	0,854	0,007	0,988	0,440	0,000	0,588	0,052
chl:car	0,139	0,253	0,863	0,181	0,060	0,017	0,010	0,000
acy	0,133	0,016	0,865	0,150	0,001	0,346	0,007	0,071
tpc	0,001	0,002	0,104	0,075	0,028	0,000	0,005	0,000
C	0,873	0,142	0,956	0,669	0,100	0,139	0,412	0,097
N	0,585	0,123	0,201	0,548	0,123	0,010	0,407	0,596
P	0,029	0,075	0,305	0,115	0,018	0,001	0,271	0,242
C:N	0,416	0,135	0,158	0,444	0,474	0,008	0,823	0,382
C:P	0,019	0,038	0,256	0,164	0,025	0,004	0,215	0,595
N:P	0,016	0,076	0,456	0,126	0,017	0,004	0,136	0,344

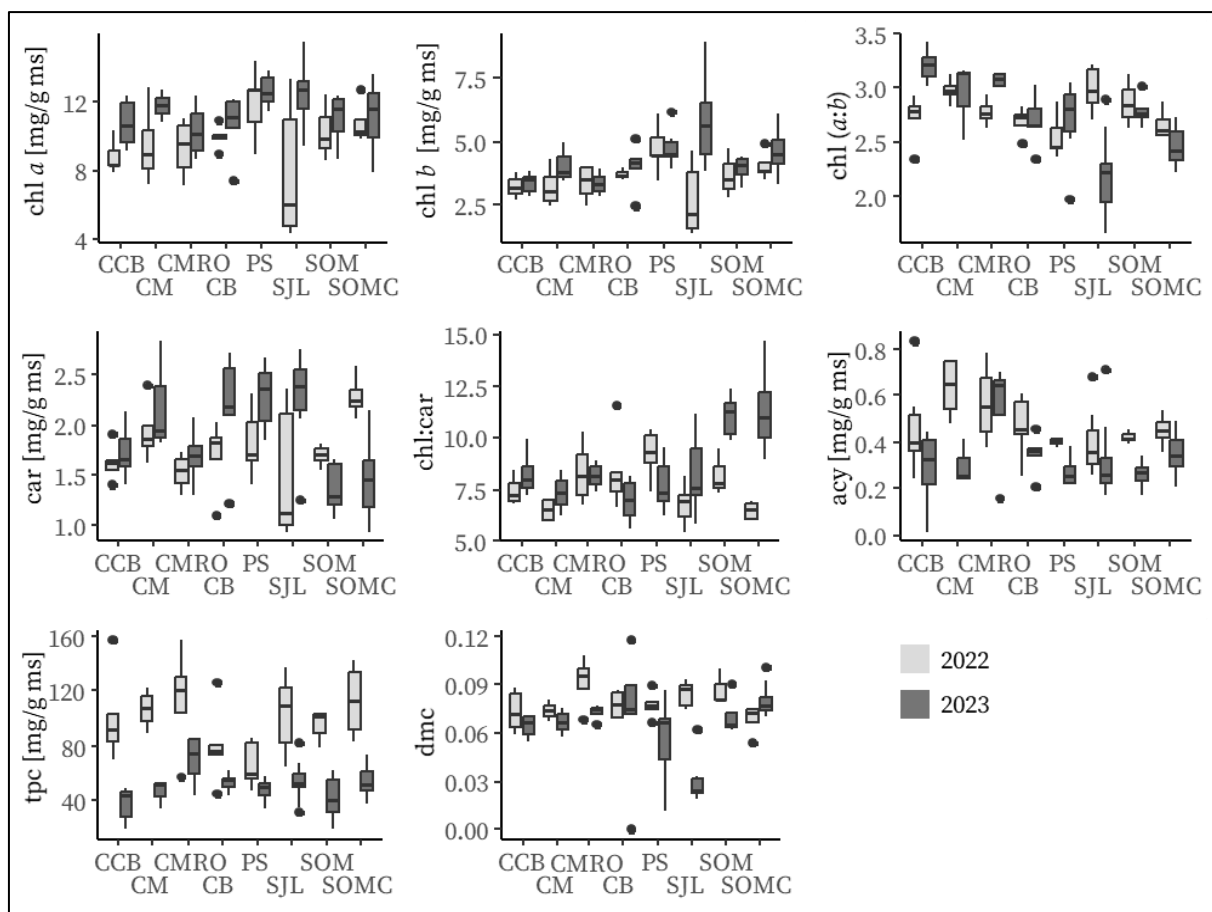


Figure 3.6. Variation interannuelle des traits des plantes par canal. chl a et b : chlorophylles a et b – chl(a:b) : ratio entre chlorophylles a et b – car : caroténoïdes – chl:car : rapport entre chlorophylles et caroténoïdes – acy : anthocyanes – tpc : composés phénoliques totaux – dmc : teneur en matière sèche.

Par ailleurs, entre les deux années, on note globalement une différence significative de la teneur en phosphore des plantes qui masque une disparité entre les canaux, l'augmentation n'étant significative que pour CCB, PS et SJL et marginalement significative pour CM (test de Welch, $P < 0,029$ et $P = 0,075$ respectivement). Cette teneur en phosphore des plantes, plus élevée en 2023, entraîne des ratios stœchiométriques C:P et N:P plus faibles cette année-là, C et N ne présentant généralement pas de différences significatives entre les deux années de mesures (Figure 2.7). L'augmentation du phosphore dans les plantes en 2023 est concordante avec l'augmentation du phosphore dans le milieu. En effet, on remarque une augmentation significative des teneurs en phosphore dissous dans les eaux de surface entre l'été 2022 et l'été 2023 (test de Welch, $P < 0,001$), avec une moyenne de $19,19 \pm 8,83$ contre $8,33 \pm 7,95$ $\mu\text{g/l}$. Ce changement est cohérent avec des précipitations plus élevées en 2023 qu'en 2022, qui ont pu accroître le lessivage des sols du bassin versant (Figure 2.7, Figure 2.8).

Des températures plus faibles à l'été 2023 et des précipitations plus importantes cette année-là que la précédente pourraient expliquer en partie les différences entre les deux étés, 2022 et 2023. Cependant, les représentations graphiques de observations précédentes à l'échelle de chaque canal montrent qu'il existe aussi, pour chaque année étudiée, une certaine variabilité pour un canal donné. A titre d'exemple, le ratio chl ($a:b$), dont la diminution peut traduire une adaptation à l'ombre, n'est pas toujours plus faible en 2023 qu'en 2022 sur chaque site d'un même canal, comme c'est le cas pour les biefs 44S et 61S du Canal de Bourgogne (CB44S et CB61S) (Figure 3.9). L'écart entre 2022 et 2023 est également spécifique à chaque site pour l'ensemble des traits mesurés, sans que l'on note de gradient amont-aval. C'est le cas par exemple pour le ratio chl ($a:b$) pour chacun des canaux (Figure 3.9).

Les données collectées sur les plantes dans les différents canaux échantillonnés pendant les étés 2022 et 2023 montrent peu de différences dans leurs traits, notamment en ce qui concerne la stœchiométrie. Une certaine variabilité a été observée entre les canaux et au sein d'un même canal, mais cette variabilité n'est pas seulement spatiale, elle est également temporelle et en plus des compartiments étudiés, d'autres variables, telles que les données météorologiques ou d'hydrologie pourraient fournir des pistes pour expliquer les variations observées. Afin d'analyser cette variabilité temporelle de manière plus fine, la variation des traits des plantes à l'échelle infra-annuelle et l'impact de leur présence sur le milieu ont été étudiées.

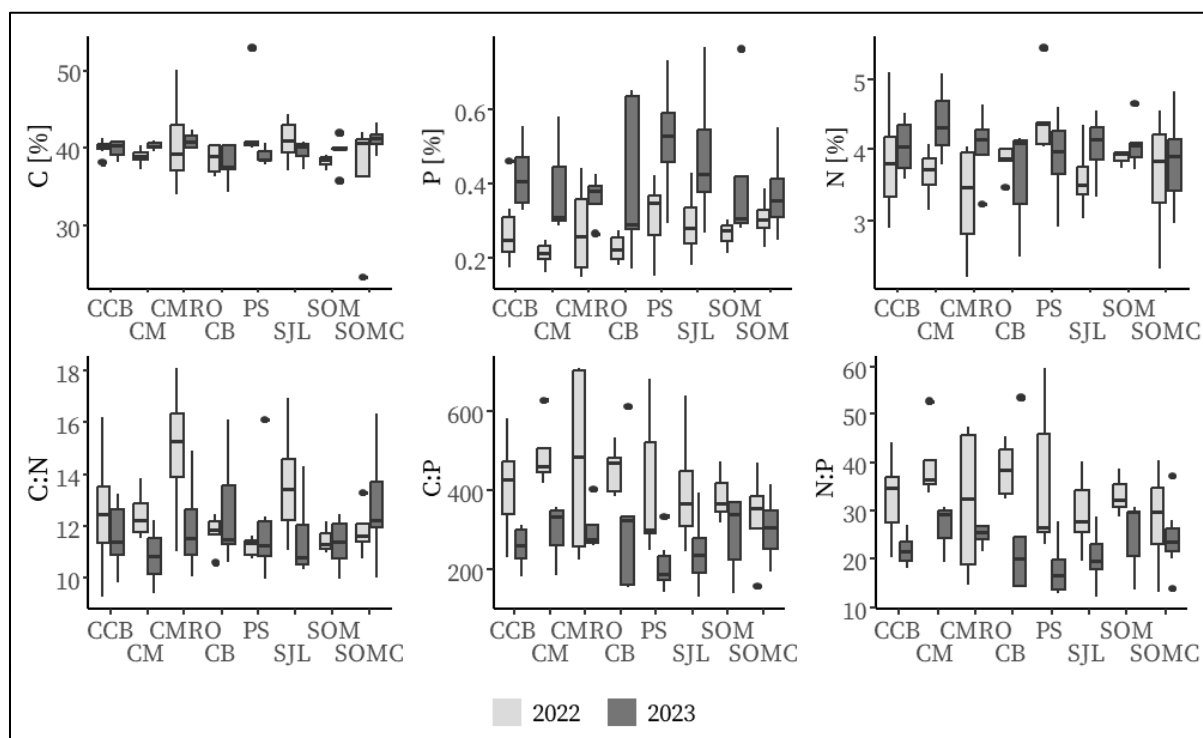


Figure 3.7. Variabilité interannuelle des contenus en carbone (C), azote (N) et phosphore (P) des plantes et ratios stœchiométriques molaires associés par canal.

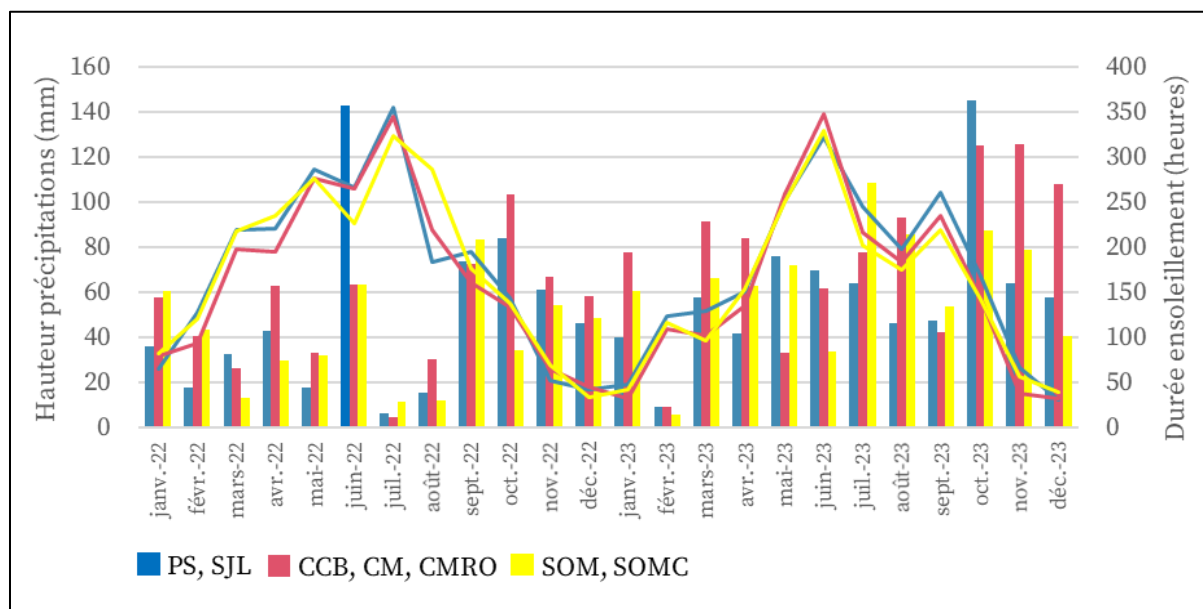


Figure 3.8. Histogramme des précipitations et courbes des durées d'ensoleillement pour 2022 et 2023 pour les stations de Dijon-Longvic (PS, SJL), Nancy-Ochey (CCB, CM, CMRO) et Abbeville (SOM, SOMC). Données : meteofrance.com

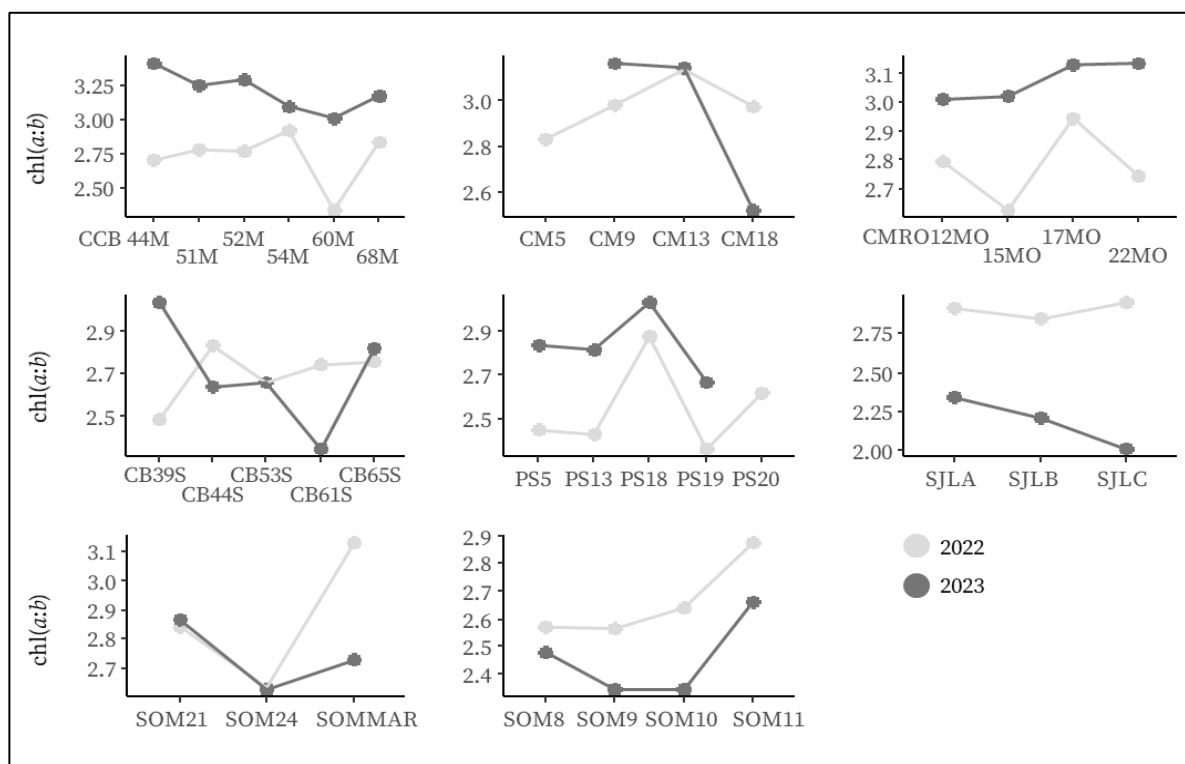


Figure 3.9. Exemple de variabilité des traits physiologiques de *M. heterophyllum* au sein de chaque canal. Ici ratios entre chlorophylles a et b par site échantillonné pour les étés 2022 et 2023. Les sites sont présentés de l'amont vers l'aval pour chacun des canaux. L'échantillon CM5 2023 a été endommagé. Aucune plante n'a été observée sur le site PS20 en 2023. Les codes des sites sont explicités en annexe B.

3.3.3 Cycle de croissance de la plante et interactions plantes – milieux

3.3.3.1 Variabilité infra-annuelle

Le jeu de données a été réduit aux sites SJL pour les années 2022 et 2023, seuls sites pour lesquels des informations sur les quatre saisons ont été collectées. Les saisons météorologiques ont été retenues pour les analyses. En plus des saisons, un regroupement des données de l'ACP par température a été réalisé. Il fait apparaître les températures inférieures à 10 ou 12 °C, températures généralement admises comme minimum pour enclencher la croissance des plantes. Il fait aussi apparaître les températures supérieures à 25 °C, relativement bien groupées, alors qu'entre 12 et 25 °C le positionnement des échantillons semble très variable. L'ACP réalisée sur les données relatives aux plantes des sites SJL en 2022-2023 montre que 51,7 % de la variance s'explique par les 2 premiers axes (Figure 3.10). L'inertie sur le 1^{er} axe plutôt liée à la teneur en chlorophylle *a* et en phosphore. L'inertie sur le 2^e axe s'explique majoritairement par les ratios chl (*a*:*b*) et chl:car.

Les ANOVA réalisées sur chacun des 3 premiers axes sont significatives ($P < 0,001$). Sur l'axe 1, l'été se distingue de l'automne et de l'hiver (TukeyHSD, $P < 0,03$) et le printemps de l'automne (TukeyHSD, $P = 0,043$). Sur l'axe 2, l'automne et l'été se distinguent de l'hiver et du printemps (TukeyHSD, $P < 0,001$). L'axe 3 permet de distinguer l'été de l'automne et du printemps (TukeyHSD, $P < 0,006$). Seuls l'hiver et le printemps ne peuvent être distingués sur aucun de ces trois premiers axes. Néanmoins un schéma de succession entre les saisons apparaît sur l'ACP entre les 4 saisons, dans le sens contraire des aiguilles d'une montre (Figure 3.10a). On observe la même variabilité interannuelle qu'au paragraphe précédent (2.3.2), qui ici semble s'expliquer partiellement par l'évolution de la température. En particulier, les plantes à l'été 2022 ont été soumises à des températures des eaux de surface supérieures à 25 °C, alors qu'elles ont été soumises à des températures inférieures à 25 °C à l'été 2023. Le positionnement des données de l'été 2022 est corrélé positivement avec la dmc et la teneur en carbone et en anthocyanes, trois facteurs dont l'augmentation dans la plante peut être un signe de stress. Les données de l'été 2023, montrent une plus forte corrélation avec les pig-

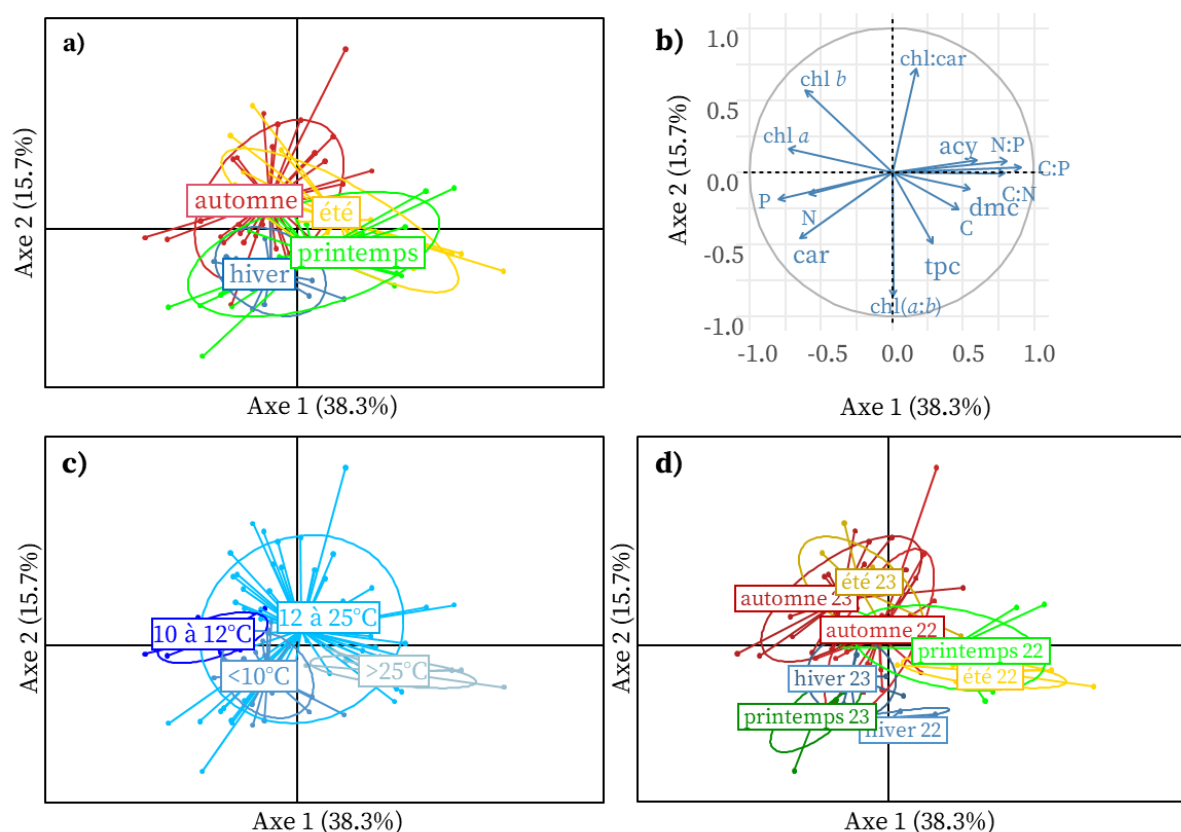


Figure 3.10. ACP réalisée avec les différents traits mesurés pour les plantes échantillonnées sites SJL en 2022 et 2023 a) regroupement par saison c) regroupement par température des eaux de surface d) regroupement par saison et par année b) cercle des corrélations associé. dmc : teneur en matière sèche – tpc : composés phénoliques totaux – acy : anthocyanes – chl a, chl b, chl(a:b) : chlorophylles a, b et ratio associé – car : caroténoïdes – C, N, P, C:N, C:P, N:P : respectivement carbone, azote, phosphore et ratios stœchiométriques associés.

ments chlorophylliens (Figure 3.10 b et d). Les plantes ont probablement eu besoin de plus de chlorophylles en 2023 à cause d’une météo moins ensoleillée.

Sur les deux années, les teneurs en chlorophylles sont plus faibles au printemps et maximales en automne (test de Welch, $P < 0,009$), ce qui entraîne un ratio chl:car significativement plus élevé à l’automne car les teneurs en caroténoïdes dans les plantes ne présentent pas de variabilité saisonnière (Figure 3.11). Cela masque néanmoins la variabilité interannuelle où l’on observe que les teneurs en pigments augmentent de manière significative entre 2022 et 2023 pour chacune des saisons, à l’exception des caroténoïdes à l’automne. Les anthocyanes ne varient significativement qu’au printemps, en diminuant entre 2022 et 2023 (Figure 3.11, Tableau 3.11).

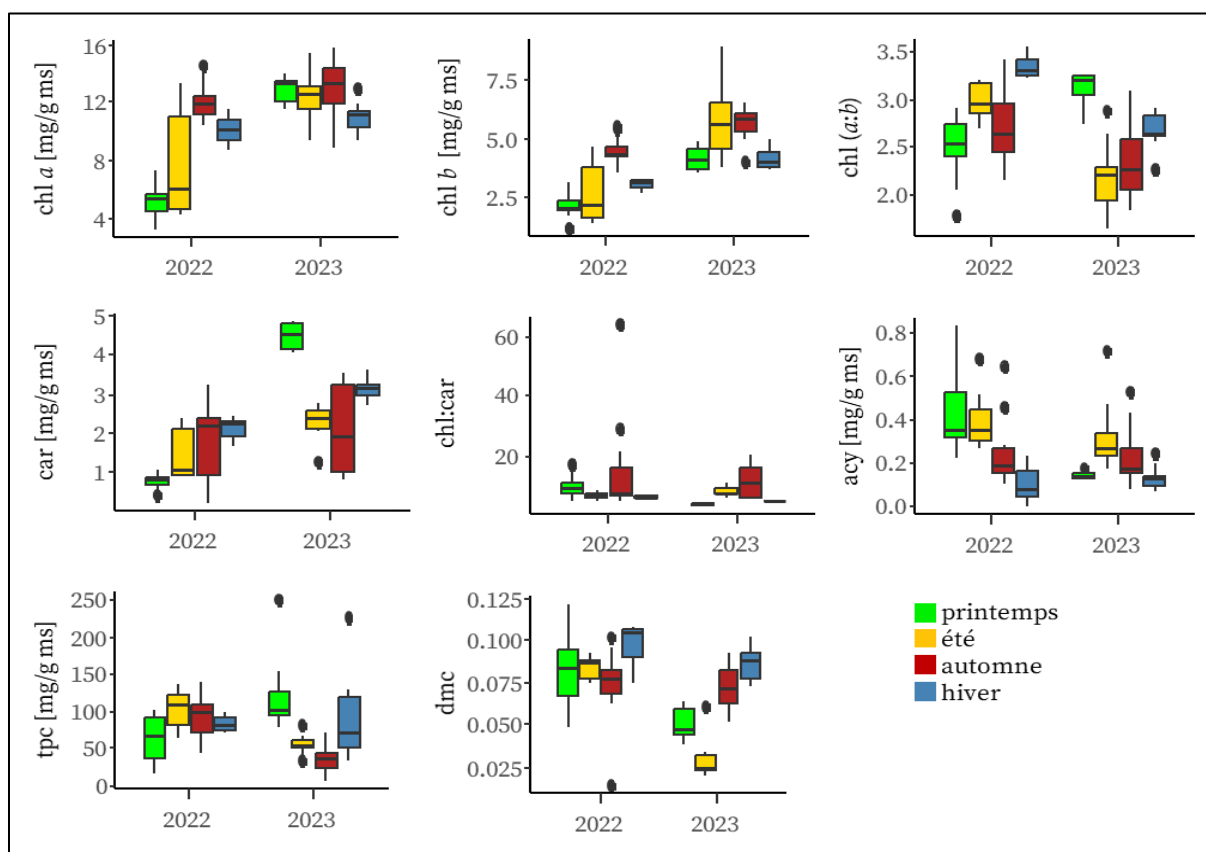


Figure 3.11. Variation saisonnière des traits morphologiques et physiologiques des plantes échantillonnées sur les sites SJL pour 2022 et 2023. chl a et b : chlorophylles a et b – chl(a:b) : ratio entre chlorophylles a et b – car : caroténoïdes – chl:car : rapport entre chlorophylles et caroténoïdes – acy : anthocyanes – tpc : composés phénoliques totaux – dmc : teneur en matière sèche.

En comparant les saisons entre elles pour les deux années, on n’observe pas de différence significative pour le carbone mais un contenu en azote et en phosphore dans les plantes significativement plus faible en été, ce qui se répercute sur les ratios C:N et C:P, plus élevés en été (test de Welch, $P < 0,012$) (Figure 3.12). Pour confirmer ces observations, aux données SJL

ont été ajoutées les données SOMC, pour lesquelles des valeurs sont disponibles, non à toutes les saisons, mais à différentes périodes de l’année en analysant les résultats sous l’angle de la température.

Tableau 3.11. Variation interannuelle des traits physiologiques des plantes entre 2022 et 2023 pour les sites SJL par saison. Tests de Welch.

	printemps	été	automne	hiver
	<i>P</i>	<i>P</i>	<i>P</i>	<i>P</i>
dmc	0,000	0,000	0,579	0,321
chl <i>a</i>	0,000	0,002	0,043	0,251
chl <i>b</i>	0,000	0,000	0,000	0,003
chl (<i>a:b</i>)	0,000	0,000	0,002	0,000
car	0,000	0,003	0,412	0,001
chl : car	0,000	0,017	0,524	0,000
acy	0,000	0,346	0,690	0,571
tpc	0,001	0,000	0,000	0,841
C	0,013	0,139	0,687	0,001
N	0,456	0,010	0,111	0,499
P	0,096	0,001	0,152	0,345
C:N	0,017	0,008	0,064	0,594
C:P	0,022	0,004	0,212	0,133
N:P	0,058	0,004	0,400	0,087

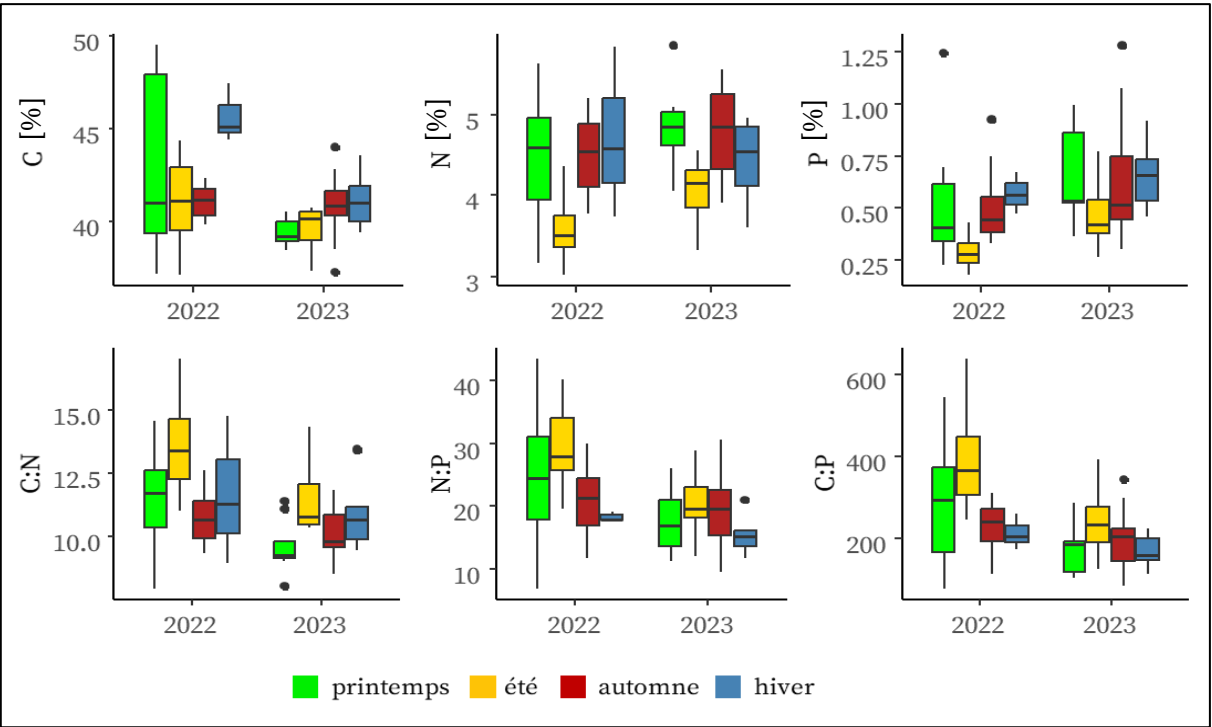


Figure 3.12. Variations saisonnières des contenus en carbone (C), azote (N) et phosphore (P) des plantes et ratios stœchiométriques associés pour les sites SJL pour 2022 et 2023.

3.3.3.2 Interactions plantes – milieux

L'interaction entre la plante et le milieu a été étudiée, au travers de l'analyse des nutriments. A partir des données SJL des quatre saisons de 2022 et 2023, une régression linéaire multiple a été construite pour comprendre la relation entre l'azote dans la plante et l'azote dans les eaux de surface, les eaux interstitielles et le sédiment. Les données utilisées ont été limitées à l'azote dans les nitrates, comme approximation de l'azote disponible pour les plantes, car l'ammonium et les nitrites sont présents en très faibles quantités. De même, la teneur en phosphore dans les plantes échantillonnées a été mise en relation avec la teneur en phosphore des sédiments et avec les concentrations en phosphore dissous total (TDP) dans les eaux. Le TDP est utilisé ici comme approximation du phosphore disponible pour la plante à la place des orthophosphates puisque ces derniers sont en concentrations très faibles.

Le modèle linéaire relatif à l'azote est significatif ($P < 0,001$) (Tableau 3.12). Cependant, si le modèle explique 25 % ($R^2 = 0,251$) de la variance de la teneur en azote dans les plantes, aucune des variables choisies, teneur en azote des eaux de surface, des eaux interstitielles, du sédiment n'explique seule ce résultat. Graphiquement on observe néanmoins que la teneur en azote dans les plantes est plus faible en été qu'aux autres saisons, quand elle est la plus faible dans les eaux de surface. De même pour ce compartiment, les valeurs de printemps sont plus faibles que celles de l'hiver (Figure 3.13). En été, la teneur en azote des plantes échantillonnées n'est cependant jamais inférieure à 3 %, c'est-à-dire bien au-delà des besoins des plantes pour leur croissance. Même si les teneurs en azote dans les eaux de surface sont quasiment nulles en été, l'azote ne semble pas être un facteur limitant pour la croissance des plantes. Le modèle linéaire développé pour le phosphore est lui aussi significatif ($P < 0,001$) (Tableau 3.12). Cependant le R^2 proche de 0 indique qu'aucune des variables retenues n'explique seule la variance. Les relations entre teneur en phosphore dans les plantes et concentrations en phosphore dans les eaux de surface, eaux interstitielles et sédiment ne sont pas significatives. Graphiquement, les teneurs en phosphore des plantes échantillonnées en été semblent plus faibles qu'en automne et en hiver (Figure 3.13).

Puisque les modèles sont significatifs, la réponse des autres sites a été testée. Dans un premier temps, aux données SJL ont été intégrées les données de la Petite Saône (PS), canal sur lequel les sites se situent. Les 2 modèles sont également significatifs. Le premier modèle montre une relation significative entre l'azote dans les plantes et l'azote présent dans la colonne d'eau ($P < 0,001$). L'eau de la colonne d'eau explique 36,27 % de la variance de l'azote dans la plante. Le modèle relatif au phosphore montre une relation marginalement significative entre le phosphore contenu dans les plantes et le phosphore contenu dans les sédiments, bien que le R^2 soit faible.

Tableau 3.12. Modèles linéaires montrant les relations entre les teneurs en azote (N) et phosphore (P) dans les plantes et dans les 3 compartiments étudiés : eaux de surface (ES), eaux interstitielles (EI) et sédiment, pour les sites SJL (2022-2023) et pour tous les autres sites étudiés (2019-2023).

	DF	F	R ²	modèle P	ES P	EI P	sédiment P	ES*EI*sédiment P
<i>SJL (2022-2023)</i>								
N	20	3,57	0,251	0,032	0,123	0,421	0,372	<0,001
P	32	0,35	-0,059	0,788	0,638	0,413	0,547	<0,001
<i>SJL+PS (2022-2023)</i>								
N	42	9,528	0,363	<0,001	<0,001	0,463	0,112	<0,001
P	48	0,3205	-0,042	0,8105	0,947	0,512	0,444	<0,001
<i>Toutes données (2019-2023) hors SJL</i>								
N	74	4,39	0,117	0,007	0,001	0,938	0,803	<0,001
P	75	4,88	0,13	0,004	0,933	0,234	<0,001	<0,001
<i>Toutes données (2019-2023)</i>								
N	97	6,688	0,1458	<0,001	0,003	0,091	0,406	<0,001
P	104	9,149	0,186	<0,001	0,005	0,995	<0,001	<0,001

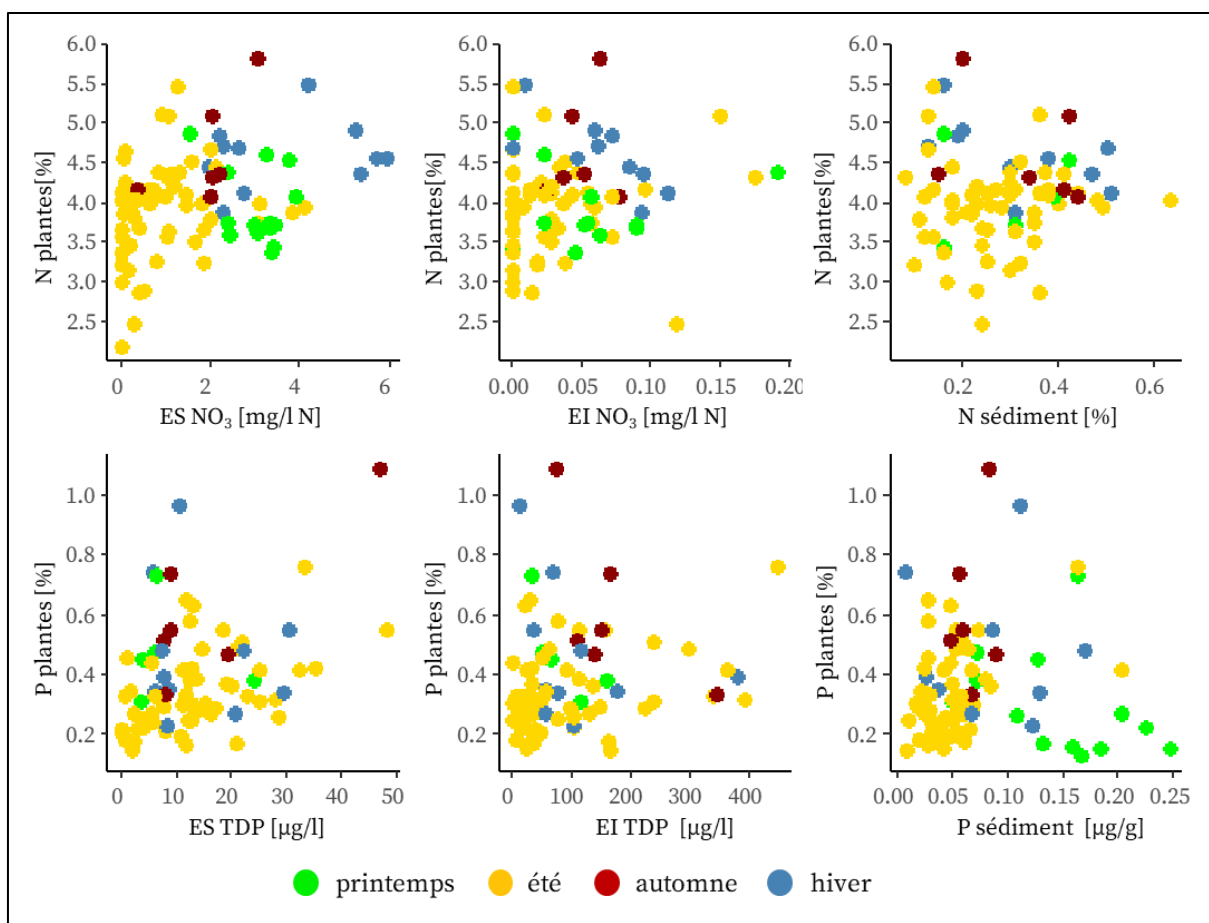


Figure 3.13. Relations entre teneurs en azote (N) et en phosphore (P) des plantes échantillonnées sur l'ensemble des données disponibles (hors sites SJL) entre 2019 et 2023 et concentrations en azote (respectivement phosphore dissous total (TDP) ou phosphore) des eaux de surface (ES), eaux interstitielles (EI) et sédiments.

Ensuite, toutes les données disponibles sur la période 2019-2023, hors SJL, ont été utilisées pour voir si le modèle répondait de la même manière. Les réponses obtenues sont semblables au modèle créé à partir des données SJL et PS. Le modèle linéaire relatif à l'azote montre une relation significative entre la teneur en azote dans la plante et la concentration en azote dans les eaux de surface ($P < 0,001$) (Tableau 3.12). Le coefficient de régression R^2 est relativement faible : l'eau de la colonne d'eau n'explique que 11,68 % de la variance de l'azote dans la plante. Cependant on observe que la plante absorbe en été presque tout l'azote disponible dans la colonne d'eau (Figure 3.13). La teneur en azote dans les plantes n'est, en revanche, pas corrélée avec l'azote des eaux interstitielles ni l'azote contenu dans les sédiments. Le modèle linéaire pour le phosphore est lui aussi significatif et montre que 12,97 % de la variance du phosphore dans la plante est expliquée par la teneur en phosphore des sédiments (Tableau 3.12). Si on observe, au printemps notamment, que les teneurs en phosphore dans les plantes sont faibles, elles ne semblent pas limitées par le phosphore disponible dans le sédiment (Figure 3.13).

3.4 Discussion

Myriophyllum heterophyllum s'est propagé relativement rapidement dans les canaux de la moitié nord de la France : sa présence a été détectée sur environ 150 km de voie d'eau en 2016, sur 350 km en 2020 et plus de 900 km en 2023. Pour rechercher les raisons de cette propagation, les canaux ont été échantillonnés sur une large échelle pendant deux années consécutives, de manière à collecter des données sur la chimie de l'eau et des sédiments et des données sur la plante. L'objectif était de déterminer si un ou plusieurs facteurs abiotiques pouvaient influencer son développement. Il s'agissait de comprendre si d'autres canaux dans la même configuration où *M. heterophyllum* n'est pas recensé, présentaient ou non un risque d'installation et de prolifération de la plante. Les analyses ont montré une certaine variabilité des conditions physico-chimiques des milieux où la plante est présente mais peu de différence entre ces sites et ceux d'où la plante est absente. A l'exception de la stoechiométrie, les traits physiologiques des plantes varient entre les sites pour une même saison. En revanche, l'ensemble des traits mesurés varient selon les saisons. Ces variations saisonnières, notamment des teneurs en azote et phosphore modifient la chimie du milieu.

Etendue de la niche écologique

Les milieux choisis comme témoins dans l'échantillonnage réalisé présentent globalement peu de différences avec les milieux où *M. heterophyllum* est présent. La conductivité y est néanmoins en moyenne plus faible, du fait notamment de plus faibles concentrations en cal-

cium. Les pH moyens mesurés sont très proches : $8,06 \pm 0,29$ pour les milieux envahis et $7,79 \pm 0,24$ pour les milieux témoins. Cependant, l'alcalinité est plus faible en moyenne pour ces derniers (§2.3.1). Or, si *M. heterophyllum* sait utiliser le bicarbonate pour la photosynthèse dans les eaux alcalines, ce mécanisme est coûteux et la plante est moins bonne compétitrice dans ces conditions que d'autres espèces, comme par exemple son congénère *M. spicatum* (Dülger et Hussner, 2017). Cela implique que *M. heterophyllum* a besoin de plus de bicarbonates que d'autres plantes pour réaliser sa photosynthèse (Hussner et Jahns, 2015). Il pourrait donc être moins compétitif dans les milieux témoins que dans les milieux envahis, mais son installation n'y semble pas impossible puisque les gammes de valeurs de la plupart des facteurs mesurés sont comprises dans les gammes de valeurs des milieux envahis. En outre, les valeurs mesurées dans les eaux de surface présentent des similarités pour la conductivité avec les milieux américains envahis (§2.3.1).

Les concentrations plus faibles en nitrates des canaux témoins peuvent refléter une occupation du bassin versant différente, qui aurait un effet plus limité sur l'eutrophisation des canaux. Cependant, d'autres facteurs peuvent participer au fait que les canaux témoins ne sont pas envahis par la plante malgré leur proximité géographique et physico-chimique avec les milieux où elle évolue, comme la nature ou l'épaisseur du substrat, la gestion hydraulique ou les itinéraires des bateaux de plaisance. L'historique des actions de gestion, dans les canaux où la plante prolifère, peut également avoir participé à l'installation rapide de la plante – la gestion mécanique créant de multiples fragments susceptibles de se bouturer (Heidbüchel et al., 2020). Si les canaux témoins ne sont pas envahis cela pourrait donc n'être qu'une question de temps.

Comme Thum et Lennon (2010) dans le New Hampshire au nord-est des USA, dans les systèmes envahis par *M. heterophyllum* de la moitié nord de la France, les pH, alcalinité et conductivité sont relativement élevés (Figure 3.2). Étonnamment, bien que moins éloignés géographiquement, les milieux français sont relativement différents des milieux allemands comparables, dont les pH sont plus faibles mais la conductivité bien plus élevée (Pietsch et Jentsch, 1984). Les plans d'eau allemands ont une chimie plus proche des plans d'eau du Connecticut (Figure 3.2). Là-bas, la présence de *M. heterophyllum* négativement corrélée à la conductivité, l'alcalinité et au pH (June-Wells et al., 2013). L'explication tiendrait à l'existence de variants génétiques (June-Wells et al., 2013). Cette différence laisse supposer que différents génotypes pourraient exister aux États-Unis et avoir été importés en Europe. Cela expliquerait les différences de milieux relevées entre la France (proche des données du New Hampshire) et l'Allemagne (proche des données du Connecticut). La diversité génétique pourrait également impliquer l'existence d'hybrides, dont les capacités de colonisation des milieux sont considérées comme plus importantes (Moody et Les, 2002 ; Thum et al., 2023). Les quelques

échantillons collectés dans les canaux français et analysés en 2019 avait permis de confirmer l'espèce *heterophyllum* et n'avaient pas montré de signe d'hybridation. Cependant, la détermination la génétique des populations échantillonnées de *M. heterophyllum* n'a pas pu être menée à bien dans le cadre de cette thèse et l'hypothèse d'une hybridation reste ouverte. Des plants de *M. heterophyllum* du Maine ont montré également la polyploïdie de l'espèce (Bernacki, 2024). Cette polyploïdie pourrait également expliquer le succès d'envahissement de l'espèce. En effet, la ploïdie et la forte hétérogénéité de cette ploïdie chez certaines espèces, comme par exemple *Phragmites australis*, augmenteraient leur potentiel évolutif, contribuant à leur adaptation à des conditions qui ne leur sont pas optimales et expliquant le succès des envahissements (te Beest et al., 2012).

La première hypothèse, qui suppose que la plante tolère des milieux riches en nutriments et plutôt alcalins, est validée. En revanche, au vu des résultats, il n'a pas été possible d'identifier une variable ou une combinaison de variables environnementales parmi celles étudiées qui permettent d'expliquer la présence de *M. heterophyllum* sur les sites étudiés. La vaste niche écologique de la plante est donc difficilement modélisable à partir des données collectées. En l'état, cela signifie qu'il n'est pas possible de prédire la distribution ou la probabilité d'envahissement de nouveaux milieux.

Variabilité spatiale et temporelle des traits de M. heterophyllum

Quelle que soit leur date d'arrivée sur les sites, les plantes présentent des caractéristiques plutôt semblables malgré la variabilité des conditions physico-chimiques, l'éloignement géographique des différents sites d'échantillonnage, les différences de substrats, de gestion hydrologique ou d'occupation des sols des bassins versants et les tentatives de contrôle de la biomasse par les gestionnaires. Ceci est à relier au fait que dans le cas des espèces exotiques, les acclimations et adaptations à l'environnement local sont indépendantes du temps de résidence et comparables aux espèces indigènes (Oduor et al., 2016).

Le ratio chl:car augmente cependant entre l'été 2022 et l'été 2023 pour SOM et SOMC. Entre les deux années, les teneurs en pigments chlorophylliens et en caroténoïdes des plantes augmentent pour tous les sites sauf SOM et SOMC, pour lesquels les teneurs en caroténoïdes des plantes diminuent. Les caroténoïdes étant des pigments accessoires de la photosynthèse, la différence peut tenir à la lumière disponible, soit du fait de la profondeur de la colonne d'eau que les plantes ont atteint en grandissant ou de la période plus tardive de collecte des échantillons (fin août pour SOM et SOMC contre juin-juillet pour les autres canaux) (Demmig-Adams et Adams, 1992).

La teneur en anthocyanes plus élevée pour les plantes du CMRO que dans les autres canaux peut être interprétée comme un signe de stress. Une hypothèse possible est une pression de compétition plus importante du fait de la présence d'autres espèces de macrophytes, plus abondants dans les sites échantillonnés du CMRO que dans les autres sites, ou une pression due à l'herbivorie (Asad et al., 2014 ; Chalker-Scott, 1999).

La variation des traits de *M. heterophyllum* entre les deux années d'étude pourrait également être mise en relation avec les données météorologiques. En effet, les variations d'une année sur l'autre de l'abondance des plantes sont reconnues comme étant indépendantes des quantités de nutriments disponibles dans la colonne d'eau mais liées à la lumière disponible, fonction des précipitations (Peltier et Welch, 1970). Ainsi, à l'exception du ratio chl (*a:b*), tous les traits mesurés à l'été 2023 différaient significativement des données 2022. En 2023, la plante a cherché à augmenter sa capacité photosynthétique (augmentation des pigments chlorophylliens), ce qui peut être une réponse au moindre ensoleillement et à des précipitations plus importantes qui influent sur la lumière disponible. Cette hypothèse est cohérente avec le fait qu'en dehors du CMRO, les marqueurs de stress que peuvent être les anthocyanes et les composés phénoliques ont plutôt tendance à diminuer. La plante a dû s'acclimater à une forte luminosité en 2022 ce qui n'est pas le cas en 2023.

Les plus fortes teneurs en anthocyanes et composés phénoliques en 2022 peuvent également être le signe d'un stress dû à des températures des eaux de surface plus élevées cet été-là, supérieures à 25 °C. En effet, la température affecte la capacité photosynthétique des plantes et leur croissance (Arts et al., 2022 ; Hussner, 2008). La difficulté ici est que l'optimum de croissance de *M. heterophyllum* n'est pas connu et les comparaisons sont difficiles car la tolérance à la température dépend de l'espèce considérée (Grace et Wetzel, 1978 ; Wang et al., 2024). *M. heterophyllum* est une espèce pérenne, donc susceptible de croître et se multiplier même par des températures basses, ce qui lui confère un avantage compétitif sur les autres plantes (Greulich et Bornette, 2003). En revanche, sa tolérance aux augmentations de températures peut être questionnée, puisque qu'elle est envahissante plutôt dans des régions tempérées, que ce soit aux USA ou en France, dont elle occupe les voies d'eau de la moitié nord. Bien que la capacité photosynthétique des plantes soit en partie liée à la température et que les plantes aquatiques démontrent généralement des optimums entre 20 et 35 °C, des débats existent entre les chercheurs sur la capacité des plantes à faire face aux changements de température. D'un côté, la biomasse des plantes exotiques envahissantes peut être stimulée par les augmentations de températures, alors que l'abondance et la richesse des espèces indigènes sont négativement affectées (Hussner et al., 2014). D'un autre, les changements globaux induisent des augmentations de température qui entraînent des périodes d'anoxie qui stimulent les processus bactériens et augmentent la disponibilité en nutriments. Dans un pre-

mier temps, cette situation peut favoriser la croissance des macrophytes et en particulier des espèces envahissantes (Chambers et al., 2008). Cela peut aussi engendrer une augmentation du phytoplancton, une diminution de la lumière et donc, à terme, une perte de biomasse des macrophytes (Bornette et Puijalon, 2011).

Les teneurs en phosphore et azote dans les plantes sont plus faibles en été qu'aux autres saisons. Les plus fortes biomasses de plante ou les plus faibles précipitations qu'aux autres saisons peuvent expliquer cette situation. Quelle que soit la saison, les plantes réalisent pourtant un stockage de nutriments, au-delà de ce dont elles ont besoin pour assurer leur métabolisme et leur croissance (Gerloff, 1975). Ces fortes teneurs en nutriments (N et P) peuvent relever à la fois de la plasticité phénotypique de la plante et d'une tolérance au stress et semblent favoriser le développement des espèces envahissantes (Nunes et al., 2022 ; Santamaría, 2002).

Interaction plante milieu

L'absence de corrélation entre la teneur en nutriments dans les plantes et celle des eaux interstitielles est cohérente avec d'autres études sur le sujet (Barko et Smart, 1986). En revanche, il est communément admis que les sédiments, généralement plus riches que les eaux, sont la principale source de nutriments pour les plantes enracinées (Barko et Smart, 1981). Dans notre étude, c'est le cas pour l'absorption du phosphore par les plantes qui est corrélée positivement et significativement avec la présence de phosphore dans les sédiments. Les concentrations très faibles en orthophosphates dans la colonne d'eau peuvent éventuellement aussi expliquer cet état de fait. Souvent pourtant, le phosphore est présent dans la colonne d'eau, arrivé dans le milieu par l'érosion des sols et disponible pour les plantes qui sont capables de l'utiliser. L'absorption du phosphore de la colonne d'eau pour *E. nuttallii* a ainsi été montrée en milieu eutrophe et en l'absence de ressources dans les sédiments (Zehnsdorf et al., 2015). Les teneurs en phosphore dans les plantes, quelles que soient les dates et les sites d'échantillonnage, sont toujours supérieures au minimum requis pour son développement (0,08 %) et au maximum de rendement (0,13 %) connus pour un panel de plantes submergées (Demars et Edwards, 2007 ; Gerloff, 1975). Les teneurs en phosphore analysées au travers des saisons montrent une certaine variabilité et des valeurs significativement plus faibles en été que pour les autres saisons pour l'année 2022 mais pas pour l'année 2023. Aucune variation saisonnière n'a pourtant été observée dans les études sur *M. heterophyllum* (Kimball et Baker 1982). Des variations saisonnières des teneurs en phosphore sont néanmoins mentionnées pour *E. nuttallii* (Zehnsdorf et al., 2015).

A l'opposé, l'azote disponible dans la colonne d'eau de tous les sites échantillonnés est élevé, ce qui peut expliquer que son absorption par les plantes soit leur principale source d'appro-

visionnement. Bien que l'azote disponible dans la colonne d'eau en été soit proche de zéro du fait de la biomasse importante de plantes qui absorbent presque tout ce qui est disponible, la teneur en azote dans les plantes est, comme le reste de l'année, toujours largement au-dessus du minimum requis pour le fonctionnement (0,6 %) et maximum de rendement (1,3 %) des plantes (Demars et Edwards, 2007 ; Gerloff et Krombholz, 1966). Cela montre, comme pour le phosphore, un « stockage de luxe » et implique un effet important sur les cycles biogéochimiques du phosphore et de l'azote et sur le fonctionnement de l'écosystème, notamment lors de la sénescence des plantes. Il a ainsi été démontré sur différentes espèces de plantes submergées que seuls 50 jours sont nécessaires à certaines espèces de *Potamogeton* et à *M. spicatum* pour relarguer 50 à 100 % de leur azote et phosphore lors de leur sénescence (Barko et Smart 1981). La vitesse de ce relargage semble en outre corrélée positivement à la teneur en nutriments des plantes (Banks et Frost 2017). Les fortes biomasses amplifient ce relargage qui diminue la qualité de l'eau, augmente les épisodes d'anoxie dans le sédiment et va avoir un effet sur les compartiments biotiques, par exemple en stimulant la croissance du phytoplancton (Hu et al., 2021). En plus de la sénescence des plantes, les plus fortes concentrations d'azote dans les eaux en hiver sont le résultat du lessivage des sols du bassin versant et d'une moindre absorption par les plantes à cette période de l'année du fait de la moindre biomasse. La variabilité des traits physiologiques confirme la seconde hypothèse, qui supposait une acclimatation de la plante aux variations annuelles et saisonnières. L'analyse mériterait d'être complétée par l'étude d'autres facteurs, par exemple climatiques ou sur les optimums de croissance de *M. heterophyllum* en fonction de la température.

3.5 Conclusion

Aucun des facteurs physico-chimiques retenus n'a permis de mettre en évidence une limitation de la croissance ou un ou des facteurs de stress susceptibles de diminuer la biomasse de *M. heterophyllum* dans les voies navigables étudiées. La variabilité mesurée dans les données environnementales tendrait plutôt à montrer, s'il en était besoin, la plasticité de *M. heterophyllum*. Les variables chimiques peuvent pourtant être de bons prédicteurs de la distribution des espèces exotiques. Sadeghi et al. (2014) ont ainsi montré que les orthophosphates et les sulfates jouaient un rôle majeur dans la distribution de l'espèce exotique *A. filiculoides* en Iran et que la réduction de l'eutrophisation des milieux était essentielle pour diminuer la biomasse de plantes.

Si les données collectées n'ont donc pas permis de modéliser la propagation de la plante dans les systèmes, il apparaissait nécessaire de disposer de données locales. En effet, la modélisation requiert d'agréger différents types de variables à différentes échelles (Fournier et al.,

2017 ; Sleith et al., 2018). Nombre d'études de modélisation des distributions de macrophytes incorporent les variables bioclimatiques pour expliquer certains schémas de distribution des plantes sur de vastes zones géographiques, cependant l'étude d'autres facteurs tels que les interactions biotiques et la diversité biologique mériteraient d'être analysés en priorité pour affiner les connaissances agrégées ici autour de *M. heterophyllum* (Alahuta 2012). En effet, il peut par exemple y avoir des effets de synergies entre espèces exotiques comme cela a été constaté avec deux espèces de dreissènes (*Dreissena polymorpha* et *Dreissena rostriformis bugensis*) dont l'introduction et la prolifération dans des lacs européens a eu des effets sur les nutriments et la lumière disponibles qui ont conduit au développement des macrophytes qui, à leur tour, leur ont servi de support (Søndergaard et al., 2024 ; Wegner et al., 2019). L'hypothèse selon laquelle une combinaison de facteurs biotiques et abiotiques expliquerait l'installation et le succès du développement *M. heterophyllum* dans les lacs du nord-est des Etats-Unis où il est envahissant (Thum et Lennon, 2010) pourrait s'appliquer à la présente étude.

Parmi les données abiotiques, au-delà de l'environnement physico-chimique, on recense les actions menées pour contrôler la plante. L'influence des actions de gestion mécanique n'a pas été prise en considération ici car les interventions ne sont ni systématiques ni totales sur un site et épargnent désormais les risbermes où ont été prélevées les plantes. Elles sont fonction des fonds disponibles et de la gêne occasionnée par les plantes à la navigation de plaisance. Deux expérimentations menées en 2022 et 2023 touchaient la totalité de l'écosystème et ont été traitées à part dans cette partie (SOMC et SJL) cependant aucun des facteurs mesurés n'a permis de les isoler des autres sites. Mesurer les effets des actions de gestion nécessite l'analyse d'éléments supplémentaires pour déterminer leur impact sur le développement de *M. heterophyllum*.



CHAPITRE 3



Analyse des effets de la gestion
sur
Myriophyllum heterophyllum

4.1 Introduction

Les proliférations de *M. heterophyllum* se poursuivent et peuvent donner l'impression de s'amplifier avec la découverte régulière de nouveaux sites concernés dans les canaux, les cours d'eau et les étangs adjacents. Pour permettre la navigation de plaisance et tenter de contenir les envahissements, les gestionnaires lancent des actions de contrôle de la biomasse ou des expérimentations de gestion. La gestion mécanique, par l'arrachage ou le faucardage (la coupe) des plantes jugées envahissantes, est une solution à laquelle les gestionnaires des voies navigables françaises ont communément recours depuis plusieurs années (Sarat et al., 2018 pour le cas de la Somme) du fait de l'immédiateté des résultats (§1.3.2, 1.5.4). Faucarder ou arracher les tapis de plantes qui prolifèrent dans les canaux permet d'assurer la reprise de la navigation de plaisance sans délai. Cela signifie que ce type d'intervention est souvent réalisé en pleine période de croissance de la plante, en réaction à la situation. Son effet est limité dans le temps et estimé par les agents de terrain à environ 3 semaines en été avant qu'une nouvelle intervention ne soit nécessaire. Les gestionnaires sont donc à la recherche de solutions aux effets plus durables. Comprendre et suivre les effets des actions de gestion est alors nécessaire (§1.3.6) de même que mettre en place des solutions écologiquement acceptables compte tenu de la complexité des interactions au sein des écosystèmes et de la vulnérabilité des milieux aquatiques (§1.2.2). L'objectif de ce chapitre est de montrer les contraintes auxquelles il convient de faire face dans le cadre de la mise en place de suivi d'actions de gestion. Dans ce chapitre, les effets de différents types de gestion seront analysés, d'abord au travers de l'exemple de gestion par coloration de l'eau (§3.2). Ce type de gestion n'est pas nouveau mais plusieurs expérimentations ont été lancées en 2022 dans les voies navigables française. Son coût est très inférieur aux solutions de gestion mécaniques et semble séduire de plus en plus de gestionnaires. Il paraissait important, à côté d'autres travaux, de pouvoir apporter un regard sur cette technique au travers de l'analyse des données collectées sur le terrain. Plusieurs autres études de cas seront également présentées (§3.3) de manière à saisir quelles collectes d'informations il est nécessaire de mettre en place pour objectiver les suivis. Les principales étapes de mise en œuvre d'un protocole de gestion seront ensuite discutées (§3.4).

4.2 Effet de la coloration de l'eau

4.2.1 Introduction

Parmi les sites étudiés sur la période 2022-2023, deux expérimentations impliquant l'épandage de colorant alimentaire ont été mises en place dans les écosystèmes pendant plusieurs mois chaque année, l'une dans le Canal de la Somme, l'autre en Bourgogne dans le 1^{er} port de tourisme fluvial français (en surface), Saint-Jean-de-Losne (Côte d'Or). L'objectif de ce type

de gestion est de chercher à priver les plantes de lumière pour les empêcher de réaliser la photosynthèse. Il s'agit d'une technique tolérée de contrôle chimique des envahissements de plantes immergées dans les milieux aquatiques, qui est généralement préconisée dans des milieux fermés comme les étangs de pêche : le déversement d'un colorant de synthèse, par exemple un colorant alimentaire, vise à y atténuer la luminosité. La technique se fonde sur le fait que la photosynthèse des macrophytes dépend à la fois de l'intensité et de la qualité (« couleur ») de la lumière et de la longueur du jour. L'objectif est donc d'agir sur le spectre lumineux afin de bloquer ou à tout le moins freiner la photosynthèse des plantes présentes. Cette technique a été élaborée pour la première fois par Eicher en 1945 en Arizona (Eicher, 1947) en utilisant la "nigrosine", un colorant noir bleuté à base d'aniline, un composé organique aromatique dérivé du benzène. Buglewicz et Hergenrader ont ensuite testé deux colorants, un brun foncé (Brun foncé Sandolan) et un bleu (bleu d'alizarine) (Buglewicz et Hergenrader, 1977) et par la suite, en général, des colorants bleus ou bruns ont été utilisés (Crane et al., 2022 ; Denys et al., 2014 ; Lynch Jr., 2006) pour agir sur la synthèse des chlorophylles, dans la région 600-700 nm du spectre. Au niveau de l'écosystème, la dispersion de colorants dans les milieux aquatiques perturbe la transparence des masses d'eau, absorbe et reflète la lumière du soleil, ce qui a plusieurs conséquences. Tout d'abord, le colorant se disperse facilement dans toute la colonne d'eau mais une fine couche peut se former à la surface de l'eau lors de l'épandage du colorant et peut diminuer la concentration en oxygène dissout (Ali, 2010) et les échanges gazeux (Chequer et al., 2011). Cette situation va affecter la faune aquatique (Ali, 2010 ; Lynch Jr., 2006). Une hypoxie ou anoxie va également avoir un effet sur le pH de l'eau et sur le cycle de l'azote, en éliminant les nitrates au profit de la formation d'ammonium (Buglewicz et Hergenrader, 1977). En outre, le colorant accroît le gradient de température entre le haut et le bas de la colonne d'eau, avec une température plus élevée en surface (Buglewicz et Hergenrader, 1977 ; Eicher, 1947). Les chercheurs ont également montré un changement dans l'assemblage des communautés algales (Lynch Jr., 2006) et des communautés de macrophytes. Cela peut conférer un avantage aux plantes les plus tolérantes à une forte luminosité (Buglewicz et Hergenrader, 1977 ; Crane et al., 2022 ; Denys et al., 2014). Les effets de cette technique sont donc susceptibles d'avoir des répercussions sur l'ensemble des communautés et des habitats.

Outre les deux sites cités ci-dessus, dans la Somme et en Bourgogne, il semblerait que cette technique, en dépit de l'absence de résultats concluant dans les études scientifiques, suscite un regain d'intérêt dans plusieurs régions françaises, notamment dans les voies navigables. L'objectif ici est donc de présenter les résultats des mesures effectuées et de replacer la technique dans un contexte global de fonctionnement des milieux aquatiques, soumis à la gestion anthropique et à la variation des conditions environnementales. Les deux sites d'expérimentation

tation ne diffèrent pas significativement des autres sites quant à la physico-chimie des eaux et des sédiments et aux traits des plantes (cf. chapitre 2). On suppose :

- que les traits des plantes exposées temporairement à la coloration de l'eau n'indiquent pas d'acclimatation à l'ombre ;
- qu'il existe une différence dans la quantité de biomasse mesurée entre les deux années du fait de la variabilité des conditions environnementales entre 2022 et 2023.

Les données relatives au port de Saint-Jean-de-Losne, qui a bénéficié d'un suivi plus conséquent que celui de la Somme qui dépasse le cadre de cette thèse, ont fait l'objet de plusieurs rapports publics (Gross et al., 2024). L'expérimentation n'est donc citée ici à titre de comparaison que lorsque cela a semblé nécessaire. La configuration des sites est donnée à titre indicatif en annexe D.

4.2.2 Matériel et Méthodes

4.2.2.1 Sites d'études

L'expérimentation dans la Somme est réalisée sur une portion de canal entièrement artificielle sur 14 km en aval de la connexion avec le Canal du Nord. La diffusion du colorant est assurée par un automate à l'amont de la section en 2022 et par 2 automates en 2023, un à l'amont et un au milieu de la section, environ 7 km en aval (Figure 4.1). Cette modification a été opérée afin d'atténuer l'effet de dilution sur la section traitée, la quantité de colorant délivrée par jour reste la même en 2023 qu'en 2022, à savoir 930 g par jour pour un volume d'eau d'environ 300000 m³ (4 biefs traités) de colorant Bleu Brillant FCF (E133, CAS 3844-45-9), vendu par la société TASO sous le nom de « bleu marine » et contenant du sulfate de sodium (CAS 7757-82-6). Pour cette expérimentation menée dans la Somme, les échantillons ont été collectés en 2022 et 2023, trois fois par an sur chacun des 4 biefs concernés par la coloration : avant, pendant et après la phase de croissance de la plante, correspondant à avant, pendant et après la dispersion du colorant (février-mars, août, novembre-décembre). L'expérimentation est mise en place à l'entrée du canal de la Somme dont le gestionnaire est le Conseil Départemental de la Somme. A l'amont de la section concernée par l'expérimentation, le canal est dit « à grand gabarit » et sa gestion échoit à Voies Navigables de France. Prélever des échantillons en amont n'a donc pas semblé pertinent : la gestion hydraulique et la configuration étant trop différentes des sites suivis. Bien qu'il n'y ait donc pas de témoin à proprement parler, les données d'autres sites, situés sur le Canal de la Somme au minimum 60 km en aval des sites d'expérimentations, sont présentées. Cette distance permet de considérer qu'il y a une dilution du colorant qui n'a donc plus d'impact sur la luminosité.

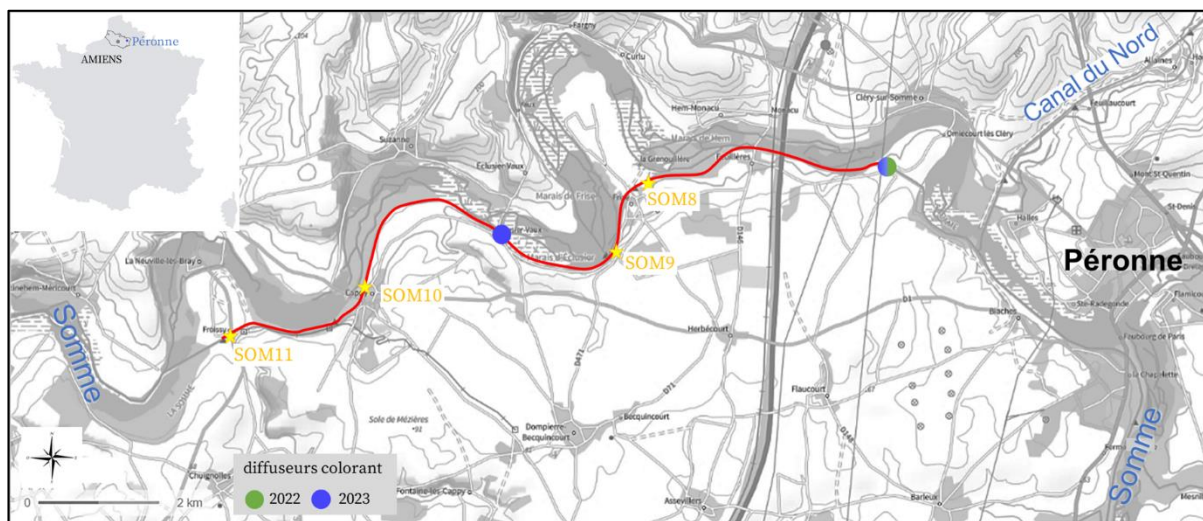


Figure 4.1. Localisation des sites de prélèvement (SOM8, SOM9, SOM10 et SOM11) et des diffuseurs de colorant pour 2022 et 2023. Fond de carte : Geoportail.

4.2.2.2 Prélèvements réalisés et analyses in situ

A chaque visite, la luminosité dans la colonne d'eau à l'aide d'une sonde sphérique (LICOR Li-193) et les facteurs physico-chimiques pH, conductivité et oxygène, ont été mesurés sur chaque point d'échantillonnage avec une sonde multiparamétrique (WTW Multiline 3410). La clarté de l'eau a été mesurée avec un disque Secchi. Des prélèvements des eaux, sédiments et plantes ont également été réalisés. Les eaux ont été échantillonnées avec un échantillonneur tube, les sédiments avec une benne Ekman. Les prélèvements de sédiment sont limités à 10 cm de profondeur compte tenu de la profondeur moyenne des racines. La biomasse des plantes a été prélevée à l'aide d'un râteau avec lame de coupe (50 cm), permettant de récolter une surface de 1962,5 cm², afin de pouvoir évaluer la biomasse par m². D'autres échantillons de plantes sont collectés aux fins d'analyses chimiques. Tous les échantillons ont été transportés au froid dans des glacières jusqu'au laboratoire.

4.2.2.3 Analyses réalisées

Eaux et eaux interstitielles

Les analyses ont été réalisées soit avec l'eau brute (non filtrée, pour TAC et TP), soit avec l'eau filtrée pour déterminer les DIC et DOC, les anions (nitrate, nitrite, phosphate, chlorure, sulfate ammonium), le phosphore dissout total (TDP), les cations (calcium, potassium, magnésium, sodium). Les analyses TAC, DIC, DOC et TP n'ont pas été réalisées pour les eaux interstitielles. Les protocoles et matériels utilisés sont identiques à ceux décrits dans la partie 2.2 du présent chapitre.

Sédiments

Le sédiment a été tamisé à 2 mm afin d'éliminer débris organiques, anthropiques ainsi que graviers et cailloux. La densité, la teneur en matière sèche (dmc), la capacité d'échange cationique (CEC), le taux de matière organique, les concentrations totales en carbone (C), azote (N) et phosphore (P) ont été déterminés selon les méthodes décrites au paragraphe 2.2 du présent chapitre.

Plantes

Chaque prélèvement de biomasse a été égoutté puis pesé en laboratoire pour obtenir la masse fraîche. La biomasse sèche a ensuite été pesée après séchage à l'étuve jusqu'au poids constant, afin de pouvoir calculer et analyser l'évolution de la biomasse par m². Le contenu en cendres de chaque échantillon a été déterminé par perte au feu à 525 °C pendant 5 h (NF EN 15169). L'analyse de l'activité photosynthétique des feuilles a été réalisée par modulation d'impulsions en amplitude grâce à un appareil Mini PAM-II (Walz). Les taux de matière sèche (DMC), contenus en pigments photosynthétiques (chlorophylles et caroténoïdes), métabolites défensifs (composés phénoliques et anthocyanes), éléments C, N, et P contenus dans les plantes ont été analysés conformément aux méthodes décrites dans la partie 2.2 du présent chapitre.

Transmittance aux concentrations théoriques

Deux solutions colorées ont été préparées aux concentrations théoriques définies pour la Somme à partir des produits fournis par les gestionnaires, soit 3,1 µg/l/j. La transmittance a été lue à l'aide d'un spectrophotomètre (Specord 205, Analytik Jena) sur le spectre utile à la photosynthèse, 400 à 700 nm. Parallèlement, le spectre d'absorbance du colorant à cette concentration théorique a été normalisé pour être comparé à ceux, normalisés, des pigments des plantes soumises ou non au traitement par le colorant, obtenus par spectrophotométrie aux mêmes longueurs d'ondes.

Analyses statistiques

L'évolution de la biomasse de plantes sur la période d'échantillonnage et des traits de la plante entre les sites a été mesurée à l'aide de tests t de Student ou, lorsque les conditions d'homogénéité des variances n'étaient pas vérifiées, de tests de Welch. Pour chercher les causes potentielles des différences entre les années et/ou les sites, la densité et la matière organique des sédiments ont été analysées en fonction de la biomasse de plantes à l'aide de régressions linéaires. Le test de Breusch-Pagan a permis de vérifier l'homoscédasticité des résidus des modèles linéaires, celui de Shapiro-Wilk, leur normalité. Toutes les analyses ont été effectuées avec le logiciel R.

4.2.3 Résultats

4.2.3.1 Evolution de la biomasse

La biomasse calculée en kg de masse sèche par m² pour les sites soumis à l'expérimentation par coloration de l'eau montre globalement une variabilité importante pour 2022 (Figure 4.2a). Graphiquement, une baisse de la biomasse pour SOM10 et SOM11 et une augmentation pour SOM8 entre les étés 2022 et 2023 sont visibles (Figure 4.2b). Statistiquement il existe une différence entre 2022 et 2023 pour les périodes précédant (février – mars) et suivant (novembre – décembre) le traitement (test de Welch, $P = 0,002$ et test t, $P = 0,038$ respectivement). La différence entre 2022 et 2023 n'est que marginalement significative pour la phase « pendant » la coloration (août) (test de Welch, $P = 0,072$). Cela masque des disparités entre les biefs : une différence entre 2022 et 2023 existe pour SOM10 avant la période de coloration et pour SOM11 après la période de coloration. Aucune différence significative n'est relevée pour SOM8. Aucun prélèvement de biomasse n'a pu être réalisé dans le bief 9 à partir des pontons ou des berges en 2023 ; le bief 9 a donc été exclu des tests statistiques ici.

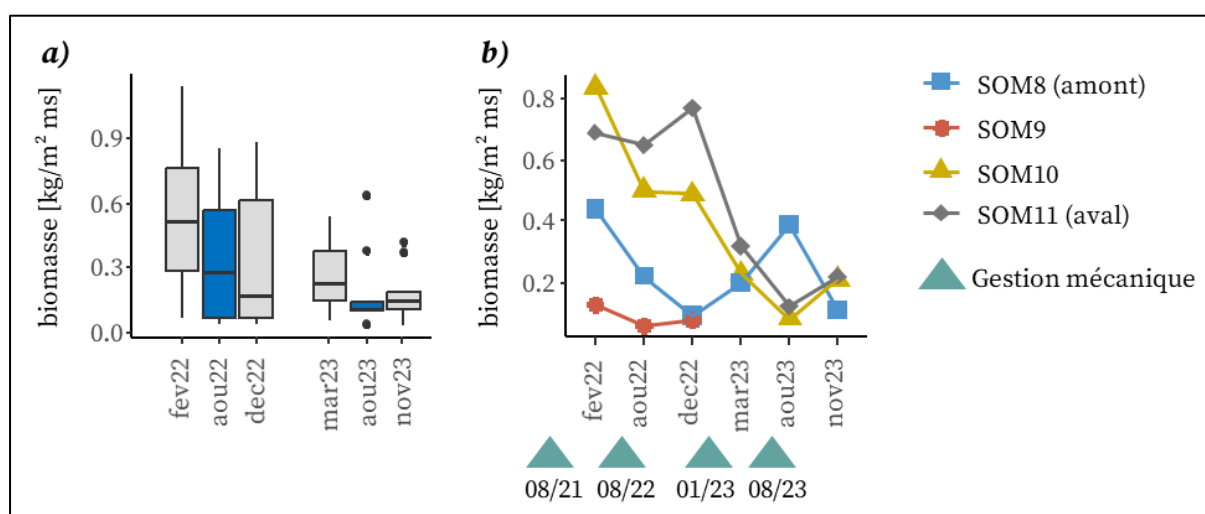


Figure 4.2. Evolution de la biomasse de *M. heterophyllum* pour les sites concernés par l'épandage de colorant avant, pendant et après les épandages pour 2022 et 2023. a) vue globale de la variabilité des données – b) moyenne par site. La biomasse du bief 9 en 2023 n'a pu être échantillonnée ni depuis la berge ni depuis les pontons.

Au cours de la période de mesure février 2022 – novembre 2023, on constate des disparités selon les biefs (Figure 4.2b), sans qu'un gradient amont-aval puisse être relevé, malgré le fait que le colorant soit déversé à l'amont de la section d'expérimentation en 2022 (à l'amont de SOM8). En 2023, ce gradient amont-aval n'existe pas non plus : malgré la pose d'un 2nd diffuseur de colorant au milieu de la section soumise à expérimentation, le point SOM8 est plus proche du 1^{er} diffuseur (4,34 km) que le point SOM11 (5,90 km) ne l'est du 2nd diffuseur, pourtant la biomasse mesurée y est supérieure.

4.2.3.2 Modification des pigments photosynthétiques

Les ANOVA à un facteur réalisées pour comparer les teneurs en pigments des plantes montrent un effet « date » ($P < 0,001$). Ainsi en mars 2023 (période hors coloration), les teneurs en chlorophylles *a* sont significativement plus faibles que pour les autres dates (Figure 4.3, Tukey HSD, $P \leq 0,001$). En mars 2023, les teneurs en chl *b* sont plus faibles que pour toutes les autres dates (Tukey HSD, $P < 0,001$), sauf février 2022 (Tableau 4.1). En août 2023, les teneurs en chl *b* sont plus élevées que pour toutes les autres dates (Tukey HSD, $P < 0,012$), à l'exception d'août 2022 (Tableau 4.1). Les ratios chl(*a:b*) d'août 2022, mars 2023 et août 2023 ne diffèrent pas significativement les uns des autres, mais sont significativement plus faibles qu'aux autres dates. La diminution du ratio traduit généralement une adaptation à l'ombre. En l'occurrence ici, si août 2022 et 2023 sont des périodes de coloration de l'eau, mars 2023 est une période hors coloration.

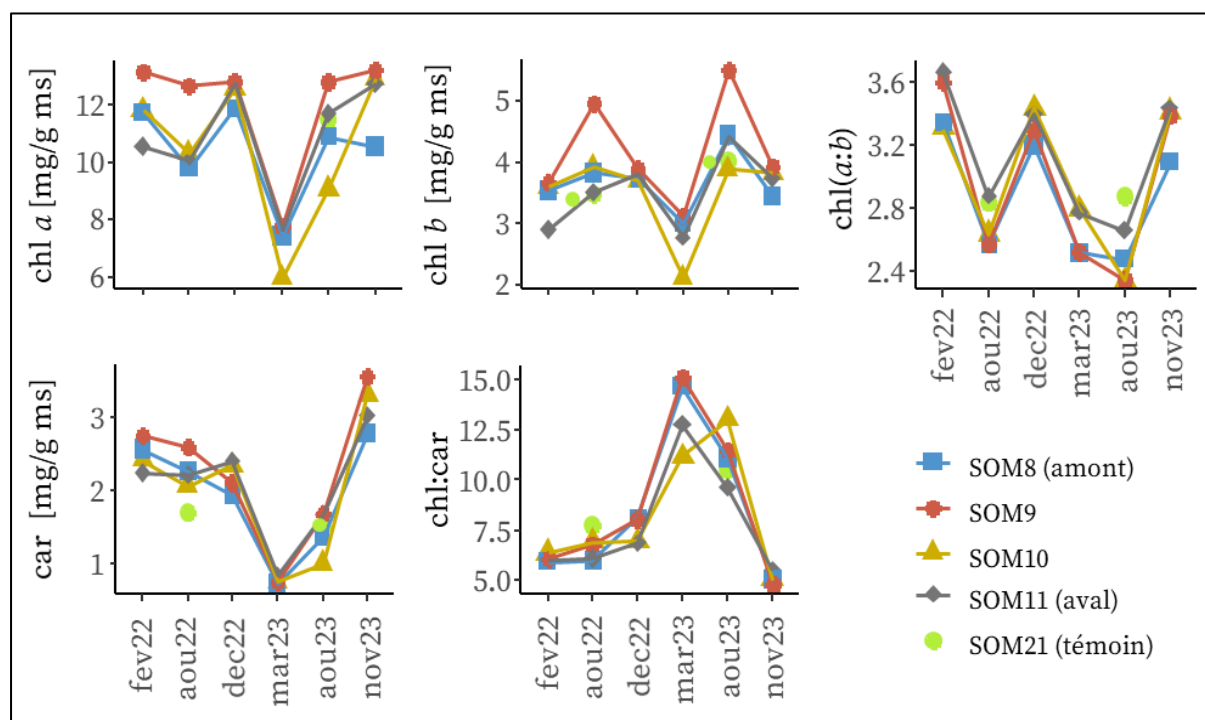


Figure 4.3. Variation par site des teneurs en chlorophylle *a* (chl *a*) et *b* (chl *b*) et caroténoïdes (*car*) et ratio entre chlorophylles *a* et *b* (chl (*a:b*)) et entre chlorophylles et caroténoïdes (chl:*car*) des plantes échantillonnées sur la période d'expérimentation par coloration de l'eau.

Le ratio sur le bief 9 est plus faible en 2023 qu'en 2022 alors que la concentration en produit colorant a été divisée par deux (diffusion pour moitié à l'amont de la section bief 8, pour moitié à l'amont du point d'échantillonnage du bief 10) (§3.2.2.1).

Les variations de la teneur en caroténoïdes dans les plantes ont été analysées entre les deux années pendant la période de coloration de l'eau, les caroténoïdes étant des pigments accessoires dont l'augmentation peut traduire une forte exposition à la lumière. La teneur en caroténoïdes dans les plantes diminue significativement pour l'ensemble des biefs entre l'été 2022 et l'été 2023, pendant la période de coloration de l'eau (Tableau 4.1). Or, la concentration en colorant à l'amont a été divisée par 2 en 2023 par rapport à 2022 pour être répartie à partir de deux diffuseurs, l'un placé à l'amont de la section d'expérimentation, l'autre au milieu de cette section. Si on peut penser que les sites SOM10 et SOM11 « reçoivent » la même quantité de colorant sur les deux années, ce n'est pas le cas de SOM8 et SOM9, qui en « reçoivent » deux fois moins. D'autres facteurs pour expliquer cette situation, comme un plus faible ensoleillement en 2023, sont à prendre en compte (cf. section 2.3.2). D'autre part, ces valeurs (chl *b* et car) ne diffèrent pas de celles des plantes témoins (Figure 4.3).

Tableau 4.1. Comparaison des teneurs en pigments des plantes entre 2022 et 2023, avant (février 2022, mars 2023), pendant (août 2022 et 2023) et après la période de coloration (décembre 2022, novembre 2023). Test *t*. chl *a*, chl *b* : chlorophylles *a* respectivement *b*, car : caroténoïdes et ratios associés.

	Avant <i>P</i>	Pendant <i>P</i>	Après <i>P</i>
chl <i>a</i>	<0,001	0,661	0,772
chl <i>b</i>	0,066	0,269	0,665
chl (<i>a:b</i>)	<0,001	0,052	0,986
car	0,001	<0,001	<0,001
chl:car	0,552	<0,001	<0,001

4.2.3.3 Biomasse et multiplicité des opérations de gestion

Tableau 4.2. Données relatives à la gestion mécanique pratiquée sur les biefs 8 à 11 du Canal de la Somme concernés par l'expérimentation colorant.

année	date d'échantillonnage	nb mois après gestion mécanique	type de gestion mécanique
2022	avant traitement	6,5	arrachage
2022	pendant traitement	0,5	faucardage 1,8m
2022	après traitement	4	faucardage 1,8m
2023	avant traitement	2	faucardage 1,8m + lame traînée
2023	pendant traitement	0,5	faucardage 1,8m
2023	après traitement	3,5	faucardage 1,8m

La baisse de la biomasse mesurée sur SOM10 et SOM11 a également été mise en parallèle des actions de gestion mécanique au cours des années d'expérimentation des épandages de colorant et qui sont intervenues peu avant les échantillonnages estivaux (Tableau 3.2). L'isolement des effets d'un seul facteur (colorant, faucardage, arrachage) semble donc compromis.

4.2.3.4 Biomasse et modification de la qualité et de la quantité de lumière

Les résultats concernant la biomasse peuvent également être mis en regard des spectres d'absorbance du colorant. Le spectre normalisé d'absorbance du colorant montre un pic faible dans la région autour de 410 nm et un pic prononcé autour de 630 nm.

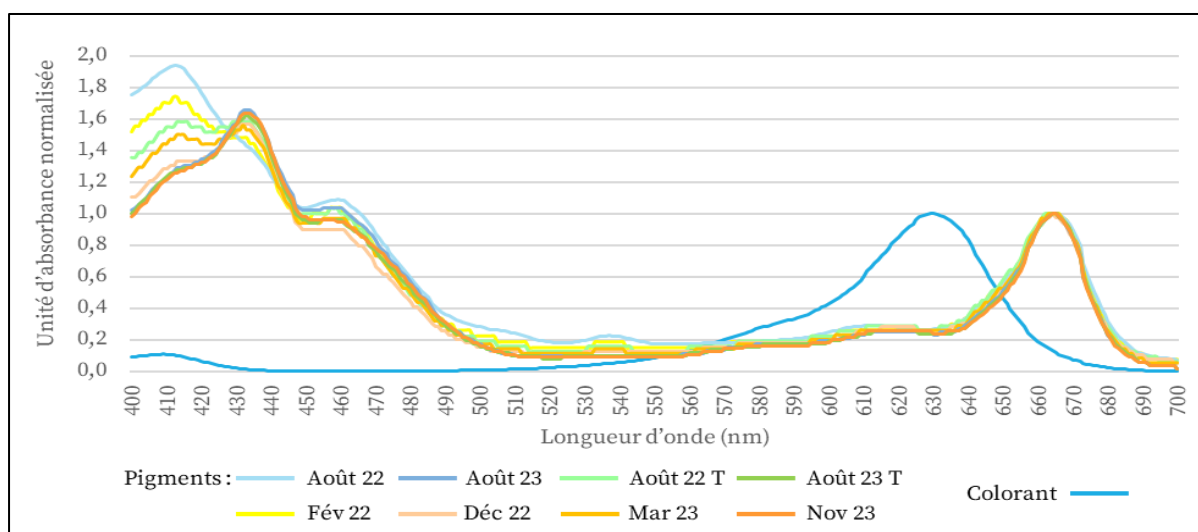


Figure 4.4. Spectres normalisés d'absorbance du colorant utilisé dans l'expérimentation à la concentration théorique et des pigments des plantes avant, pendant et après les phases d'épandage du colorant pour 2022 et 2023. Les spectres verts des mois d'août portant la lettre T sont les témoins (plantes issues du site SOM21).

Les spectres normalisés d'absorbance montrent quant à eux, au moins 4 pics distincts, vers 410 nm, 430 nm, 460 nm et 665 nm, correspondant aux chlorophylles *a*, *b* et aux caroténoïdes. Le décalage entre le pic du colorant à 630 nm et celui des pigments à 660 nm ne peut s'expliquer par la présence du colorant : le pic à 660 nm a été mesuré en présence et en l'absence de colorant au cours des deux années d'expérimentation ainsi que sur des plantes situées plus de 70 km en aval (Figure 4.4).

La concentration de colorant dans l'eau, malgré les déversements journaliers est plus faible dans le Canal de la Somme que dans le port de Saint-Jean-de-Losne, où le colorant est épandu une fois par mois pour atteindre une concentration en bleu Brillant de 0,2 mg/l d'eau du port. Les résultats sur les mesures de biomasse (baisse ou hausse selon les biefs) pourraient s'expliquer par une baisse de transmittance moins marquée dans la Somme qu'à Saint-Jean-de-

Losne (Figure 4.5), qui créerait moins de gêne pour les plantes. Les résultats de Saint-Jean-de-Losne n'ont en outre pas mis en évidence de modification des traits de la plante qui pourraient traduire une acclimatation à l'ombre. La baisse de biomasse n'a pas non plus été reliée à la seule action du colorant sur ce site.

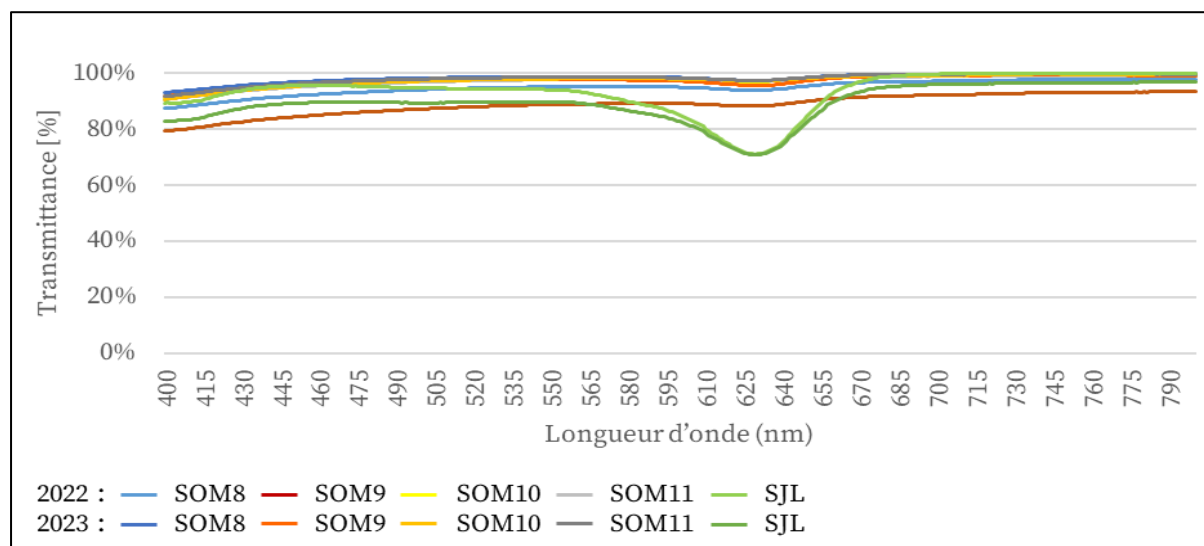


Figure 4.5. Transmittance (fraction du flux lumineux incident qui est transmis), à une profondeur d'un mètre, des eaux colorées pour les sites concernés par les expérimentations sur le Canal de la Somme (SOM) en août 2022 et 2023 et pour Saint-Jean-de-Losne en juillet 2022 et 2023. Mesure calculée à partir de l'analyse spectroscopique des eaux.

4.2.3.5 Biomasse et sédiment

Les causes de l'évolution de la biomasse peuvent aussi être recherchées dans les sédiments. Les modèles linéaires développés pour analyser les liens éventuels entre la densité des sédiments, leur teneur en matière organique et la biomasse ont montré que 18,2% de la variance de la biomasse pouvait s'expliquer par la densité des sédiments ($F = 5,01$, $P = 0,004$). Une plus faible densité des sédiments semble correspondre à une plus faible biomasse mesurée. En revanche aucun lien n'a été trouvé entre le taux de matière organique du sédiment et la biomasse de plantes ($F = 0,21$, $P = 0,649$, $R^2 = -0,046$).

4.2.4 Discussion

Le canal de la Somme est le premier canal français dans lequel *M. heterophyllum* a été observé. Depuis 2011, il a fait l'objet de multiples opérations d'arrachage et de faucardage. En 2022, une expérimentation visant à réduire la lumière disponible pour les plantes à l'aide de la dispersion de colorant alimentaire dans la colonne d'eau a été lancée, après une phase d'expérimentation en 2021. Les sites concernés par l'expérimentation de coloration de l'eau ne

présentaient ni caractéristiques physico-chimiques des eaux et sédiment identiques ni caractéristiques qui pouvaient permettre de les distinguer des autres canaux étudiés, non soumis à ce type de gestion (cf. chapitre 2). De même, les traits physiologiques des plantes mesurés ne présentaient pas de singularité qui permette de les isoler des autres sites (cf. chapitre 2). Ici, les biefs concernés par la coloration ont été échantillonnés avant, pendant et après les épandages afin de déterminer l'évolution de la biomasse au cours de la période d'expérimentation. La biomasse mesurée a évolué différemment selon les biefs et différentes causes ont été recherchées entre les différentes actions de gestion et la disponibilité lumineuse.

Mesure de la biomasse

Les biomasses mesurées dans la Somme (§3.2.3.1) varient entre 0,03 et 0,88 kg/m² de masse sèche et bien que cet intervalle puisse paraître important, ces données concordent avec les autres études sur le sujet, sans lien avec des opérations de gestion. Les biomasses mesurées sur les espèces à potentiel proliférant varient en effet de 1 à plus de 10 kg de masse fraîche au m² (soit plus de 1 kg de masse sèche). Sur les cours d'eau, cette variabilité s'explique à la fois par une variabilité typologique et une fluctuation interannuelle (Peltre et al., 2002a).

L'évolution de la biomasse au cours du temps a été retracée pour les différents sites pour tenter de mesurer les effets de la gestion. La première difficulté tient à l'absence d'état des lieux avant l'expérimentation. Des mesures de biomasse d'au minimum une saison de végétation antérieure auraient pu appuyer nos conclusions. En effet, il est difficile de connaître ce que doit être un état de référence pour la conservation, la gestion et la restauration des milieux d'autant plus qu'en général il n'existe pas d'historiques de données. En outre, les campagnes d'acquisition requièrent du temps et de l'argent pour pouvoir capturer la variabilité des écosystèmes et les sites de référence sont rares (Drake et al., 2011). De même, étant donné la configuration géographique, il a manqué un site de référence. Néanmoins, les deux années d'observation ont permis de montrer que dans chaque bief, la plante montrait une réponse différente du développement de sa biomasse.

Durant la période d'expérimentation ont été également mises en œuvre différentes solutions de gestion mécanique qui ont pu influencer sur le développement de la biomasse. Historiquement faucardées ou arrachées l'été, les plantes l'ont été à l'hiver 2022-2023. Il est désormais reconnu que le faucardage en période hivernale semble plus efficace qu'en période de forte croissance de la plante (Hussner et al., 2017). A cette période, cela permet également de protéger les espèces locales annuelles et donc la biodiversité des milieux. D'autre part, un changement dans la technique de faucardage au cours de l'expérimentation a eu lieu, avec la mise en œuvre d'un faucardage doublé d'un second passage avec une lame trainée sur le fond du

canal pour couper les plantes au plus près du sédiment. Cette technique s'approche de la technique hollandaise développée par la société Harkboot_NL, qui racle le sédiment pour déraciner les plantes et connaît un fort développement dans la gestion des proliférations végétales.

Coloration de l'eau et lumière disponible

On peut se demander si débiter la coloration plus tôt dans l'année aurait influencé la baisse de biomasse. En effet, les études s'accordent sur le fait que les colorants doivent être préférentiellement appliqués au printemps avant la reprise de croissance des plantes de manière à ce que les plantes ne soient pas assez hautes pour capter la lumière nécessaire à leur développement (Lynch Jr., 2006 ; Buglewicz et Hergenrader, 1977). Cela n'a pas été possible dans le cadre de l'expérimentation étudiée ici, les périodes de coloration ayant débuté en été pour diverses raisons, laissant le temps aux plantes d'atteindre la surface ou d'arriver à sa proximité. Néanmoins, colorer l'eau dès le printemps n'a semble-t-il pas permis de diminuer la biomasse de *M. heterophyllum* dans l'expérimentation de coloration de l'eau menée à Saint-Jean-de-Losne (Gross et al., 2024).

Parallèlement, la très faible réduction de la transmittance en période de coloration (§3.2.3.4) suggère que les concentrations de colorants testées ne sont généralement pas suffisantes pour stopper la croissance des plantes (Buglewicz et Hergenrader, 1977). S'ajoutent à cela, la décoloration due aux UV, plus ou moins rapide selon le colorant utilisé et la perte de coloration due au renouvellement en eau du milieu, qui peuvent elles aussi freiner les effets potentiels de ce type de gestion (Ali, 2010 ; Lynch Jr., 2006).

En outre, la tolérance de *M. heterophyllum* à des intensités lumineuses relativement faibles a été mise en avant dans plusieurs études et son point de compensation évalué à environ 20 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ (Hussner, 2008 ; Hussner et Jahns, 2015). Les intensités lumineuses mesurées sur le terrain y étaient supérieures.

La diminution des ratios chl (*a:b*) pendant les périodes de coloration peut avoir plusieurs explications. Les faucardages qui sont intervenus peu de temps avant les échantillonnages ont pu avoir une influence sur sa valeur. En effet, après la coupe, les plantes qui restent sont au fond de l'eau, où la lumière disponible est beaucoup plus faible qu'en surface. Par ailleurs, les plantes de SOM9 ont reçu moins de colorant en 2023 qu'en 2022 du fait de l'amendement du protocole de gestion. La baisse de la luminosité liée à la présence de colorant était donc plus faible en 2023, ce qui n'est pas cohérent avec la diminution du ratio chl (*a:b*) en 2023 par rapport à 2022. En effet, la diminution de ce ratio montre normalement une acclimatation des plantes à l'ombre (Lichtenthaler et al., 2013, 1981).

De même, une baisse de luminosité plus importante en 2022 sur les biefs amont ne concorde pas avec le fait que les plantes contiennent plus de caroténoïdes à l'été 2022 qu'à l'été 2023. Une des causes de l'augmentation des teneurs en caroténoïdes dans la plante peut être un stress dû à une trop forte intensité lumineuse qui fait que les caroténoïdes jouent dans ce cas un rôle photoprotecteur (Demmig-Adams, 1990). Le colorant ne semble pas la cause de la diminution de la biomasse car cette diminution des caroténoïdes entre 2022 et 2023 est également valable pour le site témoin. Elle semble également corrélée avec les données météorologiques qui montrent des précipitations plus faibles et un ensoleillement plus important pour l'été 2022 par rapport à l'été 2023.

Le décalage entre le pic d'absorbance des colorants et les pics d'absorbance des pigments des plantes, montré dans la Figure 4.4, met en avant le fait que le colorant utilisé ne semble pas avoir beaucoup d'impact sur les régions du spectre lumineux importantes pour la photosynthèse des plantes. Dans la région du pic du colorant, aucune acclimatation des plantes des sites colorés entre les deux années n'a été observée : les spectres d'absorbance des sites témoins se superposent à ceux des sites colorés en 2022 et 2023. De plus, même si les pics d'absorbance du colorant avaient parfaitement correspondu avec le pic d'absorbance dans les rouges des chlorophylles, une adaptation chromatique des plantes est possible car leurs mécanismes évoluent pour maintenir une capacité d'absorption de la lumière efficace (Ramus, 1983). Les plantes aquatiques déploient par ailleurs des stratégies pour faire face à des niveaux de luminosité réduits, comme l'élongation des tiges, la réduction du nombre de tiges secondaires et une plus grande fraction de biomasse allouée aux racines (Barko et Smart, 1981). Avec des mesures à une année d'intervalle, Denys et al. (2014) ont ainsi montré une augmentation de la biomasse de *Crassula helmsii* et de *M. spicatum* dans un étang après un an de coloration de l'eau, au lieu de la diminution attendue, avec une élongation significative des tiges. Cette plasticité morphologique ou physiologique permettra de s'adapter à une qualité et quantité lumineuse variable, qui est permanente dans les milieux aquatiques (Hintz, 2021).

L'intensité lumineuse ne semble être qu'un élément parmi d'autres qui influent sur la croissance de la plante. Un lien a été établi ici entre la diminution de la densité du sédiment et la diminution de la biomasse. Ces résultats concordent avec de précédentes études qui ont montré que l'augmentation de la densité des sédiments, avec une diminution présumée des distances de diffusion des nutriments, entraîne une augmentation de la biomasse de macrophytes, lorsque les taux de matière organique des sédiments sont compris entre 0 et 20 % (Barko et Smart, 1986). Chambers et Kalff (1985) ont par ailleurs montré que la composition du sédiment expliquait 75% de la variation dans la biomasse des tiges de *M. spicatum*, quand la profondeur – et donc la lumière disponible – était responsable de moins de 8 %.

Impact des colorants sur les milieux aquatiques

Les facteurs environnementaux avec colorant étaient comparables à ceux sans colorant. Dans le cas où les communautés faunistiques et floristiques présenteraient des différences entre les deux types de sites, cela pourrait venir de la présence du colorant (§3.2.1). En effet, s'il existe des recommandations sur les doses maximales d'exposition aux colorants alimentaires pour protéger la santé humaine (voie orale) (EFSA, ECHA), en revanche, l'exposition aux colorants alimentaires sur le long-terme reste peu étudiée pour les communautés aquatiques, alors que les voies d'introduction sont multiples (cutanée, orale, respiratoire). Il convient également de garder à l'esprit que l'analyse de la toxicité potentielle des colorants alimentaires dispersés dans les milieux aquatiques doit s'intéresser à la dégradation des molécules. Les colorants organiques synthétiques ont d'abord été conçus pour être très stables à la lumière et à la température notamment. En conséquence, leur biodégradation dans l'eau est lente (Ali, 2010 ; Tkaczyk et al., 2020). A ce sujet, les fiches REACH confirment, sur base de plusieurs autres études, que la dégradation du bleu Brillant comme du rouge Allura (utilisé à Saint-Jean-de-Losne) nécessitent des prétraitements. Ces molécules organiques en produisent d'autres lorsqu'elles se décomposent, dont les effets sont également peu étudiés. Quelques études sur les colorants azoïques, dont fait partie le rouge Allura montrent néanmoins que la dégradation des métabolites d'amines aromatiques, produits de dégradation des colorants azoïques, est considérée comme très lente, avec une large palette d'effets (notamment mutagènes et cancérogènes) sur la vie aquatique et sur les organismes supérieurs, voire que ces éléments ne sont pas biodégradables (Amchova et al., 2015 ; Chequer et al., 2011). Des tests écotoxicologiques sont en cours au laboratoire, dont les résultats ne peuvent donc pas être présentés ici. L'annexe E synthétise les résultats des tests écotoxicologiques de l'Agence Européenne des Produits Chimiques (ECHA) et les avis de l'Autorité Européenne de Sécurité des Aliments (EFSA). Ces questions paraissent d'autant plus importantes en France où la pratique de la coloration de l'eau, bien que les résultats soient discutables, a tendance à faire des émules.

4.2.5 Conclusion

Ces éléments valident partiellement les hypothèses posées. En effet, la multiplicité des moyens de gestion employés sur la période d'étude rend délicate l'attribution des modifications dans les données au seul effet du colorant ou des conditions météorologiques. D'ailleurs, la modification des biomasses de macrophytes est reconnue comme la conséquence d'interactions complexes liées aux conditions environnementales, à l'emploi concomitant de différentes solutions de gestion et à la tolérance de chaque espèce à la lumière (Crane et al.,

2022 ; Sheldon, 2005). Dans le cas présent, la variabilité des traits des plantes, sans signe particulier de stress, semble indiquer que la plante arrive sans peine à évoluer dans l’environnement « coloré ».

4.3 Etudes de cas

L’expérimentation décrite au point précédent mise à part, les méthodes de contrôle des envahissements de plantes aquatiques les plus utilisées par les gestionnaires restent les techniques physiques, actions manuelles ou mécaniques d’arrachage ou de faucardage plus ou moins profond. Trois de ces actions ont fait l’objet d’une évaluation.

4.3.1 Faucardage

Contexte

Le Canal entre Champagne et Bourgogne, long de 223 km, est probablement le 1^{er} canal où *M. heterophyllum* s’est installé en Grand-Est. Des travaux d’arrachage de la plante ont été entrepris entre 2016 et 2021 pour permettre le passage des bateaux sur le secteur Nord, entre Joinville (zone de la 1^{ère} observation) et Saint-Dizier (52). A partir de 2022, le contrôle de la plante est réalisé en régie par faucardage à 1,80 m.

Méthode

Il existe au secteur Nord du Canal entre Champagne et Bourgogne (Direction Territoriale Nord-Est de VNF) un suivi des opérations de faucardage en régie de *M. heterophyllum* depuis 2022, poursuivi partiellement en 2023. Lorsque ces données (nombre d’heures de faucardage par bief et nombre d’agents impliqués) étaient disponibles, l’effort de gestion a été calculé en rapportant le nombre d’heures total de faucardage tous agents confondus à la longueur du bief. L’effort de gestion consenti par le gestionnaire pour le faucardage de la plante, exprimé en nombre d’heures pour 100 m, a pu être calculé pour 2022 et 2023, sur petite une partie du canal (15 km sur un total de 223 km) (Figure 4.6).

Résultats et discussion

On observe qu'il n'existe pas de relation linéaire entre le temps consacré à la gestion de la plante une année et la suivante (Figure 4.6). L'effort a pu être conséquent en 2022, il peut également être conséquent l'année suivante (cas des biefs 46, 48 et 51). Un effort

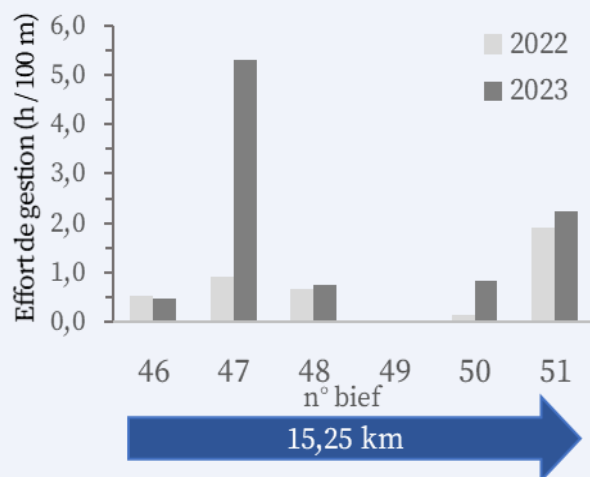


Figure 4.6. Effort de gestion calculé en nombre d'heures de faucardage ou arrachage pour 100 m de bief pour une portion du Canal entre Champagne et Bourgogne (biefs 46 à 51 versant Marne). Aucune gestion n'a été nécessaire sur le bief 49 où la plante n'a pas gêné le passage des bateaux. Données : VNF/DTNE/UTI CCB/secteur Nord.

sur un bief supérieur à l'effort sur les autres biefs une année ne garantit pas non plus un effort moindre l'année suivante (cas des biefs 47 et 50). Cela met en évidence que la production de biomasse de la plante peut être stimulée dans le cadre du faucardage et invite à réfléchir sur la technique utilisée, la période à laquelle les opérations ont été conduites afin d'adapter la gestion et d'en améliorer l'efficacité. Ces résultats recoupent les observations réalisées sur le terrain et présentées au chapitre 2 sur le comportement de la plante et l'évolution du milieu d'une année

à l'autre et montrent que la réponse de la plante dépend d'une combinaison non élucidée de facteurs. Les observations bief par bief montrent en effet qu'il existe une certaine variabilité entre des biefs contigus pour une même année et une réponse pour l'année suivante souvent différente mais comportant également une part de variabilité. Aucun gradient n'existe comme ce pourrait être le cas dans un cours d'eau (Figure 4.6). Une partie de l'explication tient probablement à la configuration des canaux et au schéma complexe d'alimentation en eau de la voie d'eau. Sur la seule portion du Canal entre Champagne et Bourgogne pour laquelle l'effort de faucardage a pu être étudié, il existe cinq arrivées d'eau différentes : en plus de l'alimentation principale en amont, la Marne en deux endroits et 2 cours d'eau viennent alimenter le canal sur une portion de 15 km (Figure 4.7). La généralisation du suivi mis en place sur le secteur nord, bien que coûteuse en temps, pourrait permettre aux gestionnaires de comprendre dans quelle me-

sure les efforts consentis dans la gestion de la plante peuvent être poursuivis ou les opérations de gestion amendées. Deux précautions sont à prendre dans ce type de suivi et de résultats. La première est de considérer que, les gestionnaires des canaux étant des entités étatiques, les budgets consacrés aux actions de gestion des espèces envahissantes varient d'une année à l'autre en fonction des dotations et budgets alloués par l'Etat. Le nombre et la priorisation des opérations de gestion conduites sur une année peuvent donc être conditionnés plus ou moins fortement par la dimension budgétaire. Un budget contraint implique des opérations sur un linéaire réduit quel que soit le développement de biomasse de la plante. En outre, il n'existe pas de protocole écrit pour encadrer les actions de faucardage, bien qu'aujourd'hui les gestionnaires limitent les interventions à la partie centrale du canal pour permettre le passage des bateaux et s'exonèrent de la coupe des plantes en risberme, pour des raisons de temps et d'argent. Cela peut rendre délicat la mise en place d'un suivi objectif.

Malgré tout, ces résultats mettent également en évidence le fait qu'une multitude de facteurs entrent en jeu dans le développement de la biomasse de plantes chaque année, qui dépassent la qualité du milieu et les actions anthropiques de régulation des plantes. Il paraît important de privilégier la période automnale ou hivernale pour ce type d'intervention, pour ne pas affaiblir les communautés indigènes et profiter de la moindre résistance de la plante et d'un niveau de lumière plus faible (Hussner et al., 2021 ; Zehnsdorf et al., 2015).

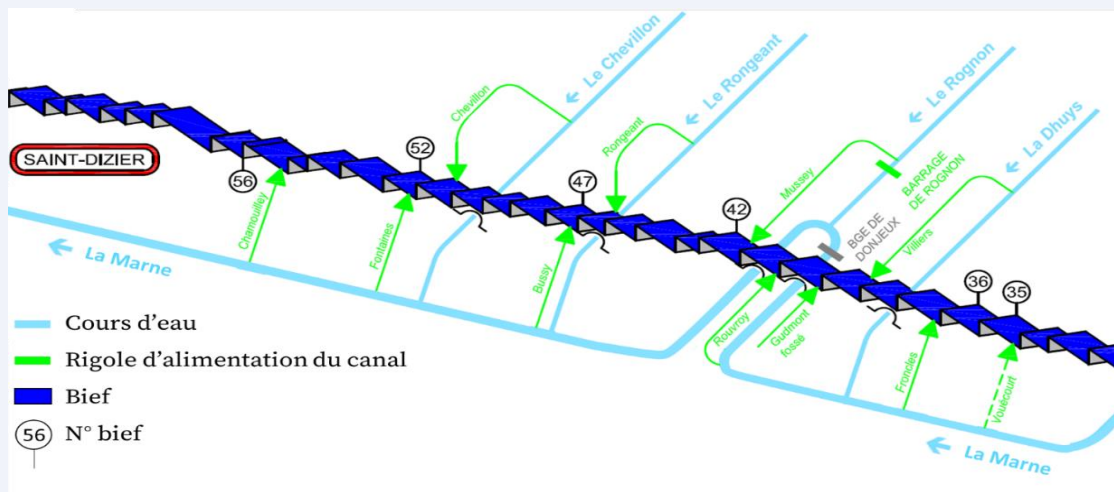


Figure 4.7. Détail de l'alimentation du Canal entre Champagne et Bourgogne. Schéma : Bernard Mulot (VNF/DTNE).

4.3.2 Utilisation des « bateaux-râteaux »

Contexte

En novembre 2021, la méthode de contrôle mécanique dite du « bateau-râteau » (« Harkboot ») a été testée par le gestionnaire VNF sur le Canal entre Champagne et Bourgogne (CCB). Cette technique, développée aux Pays-Bas, consiste à ratisser le sédiment à l'aide d'une première machine pour permettre de déraciner les plantes et les laisser remonter en surface avant de les ramasser à l'aide d'un second engin. Le protocole développé par la société Harkboot.nl BV comprend 2 passages des machines à 6 mois d'intervalle sur la totalité de la surface envahie par les plantes « indésirables ». Sur le CCB, la contrainte financière n'a rendu possible qu'un seul passage sur les deux prévus. Des difficultés techniques se sont ajoutées qui n'ont pas permis de ratisser la zone complète. La durée d'intervention s'est d'abord révélée trop courte pour permettre de ratisser le bief choisi, CCB52M, sur toute sa longueur : environ 1000 m ont été traités sur un total de 2284 m. En outre, là où l'intervention a eu lieu, la présence de câbles posés sur les sédiments au niveau des risbermes n'ont pas permis de traiter le canal sur toute sa largeur : une bande d'au moins 1 m n'a pas été ratisée.

Méthode

La biomasse au m² a été mesurée à l'été 2022, soit 8 mois après la réalisation de la prestation en pleine saison de croissance, en utilisant le bief contigu à l'amont comme zone de contrôle. Les mesures ont été réalisées en 5 répliques selon la méthode décrite au paragraphe 3.2.2.

Résultats et discussion

Les représentations graphiques montrent une biomasse environ 4 fois plus faible dans le bief traité que dans le bief ayant servi de contrôle (Figure 4.8).

La variabilité des données fait pourtant que la différence entre les deux sites n'est pas significative (test de Welch, $P = 0,101$). La variabilité de données montre qu'il aurait aussi été intéressant de multiplier le nombre de répliques pour obtenir une meilleure approximation de la biomasse réelle dans chaque bief. Aucun état des lieux n'a pu être réalisé pendant l'année antérieure, avant le passage des machines. L'évolution de la biomasse entre deux saisons de croissance ne peut donc être effectuée.

Cela est d'autant plus dommageable que, si l'on s'intéresse à l'historique des travaux réalisés sur ces deux biefs, le bief de contrôle a en réalité toujours nécessité plus de travaux d'entretien que le bief traité, soit entre 1,5 et 10 fois plus de surface traitée chaque année sur la période 2016-2021 (Figure 4.8).

Il ne semble donc pas pertinent de conclure à un quelconque effet de cette expérimentation au vu des éléments disponibles. En revanche, ce test permet de mettre en lumière certains écueils qui pourraient être évités dans la mise en place et le suivi des actions de gestion financées visant à contrôler la biomasse des plantes exotiques envahissantes dans les canaux. La collecte de plus de données est nécessaire pour pouvoir affiner les suivis des expérimentations.

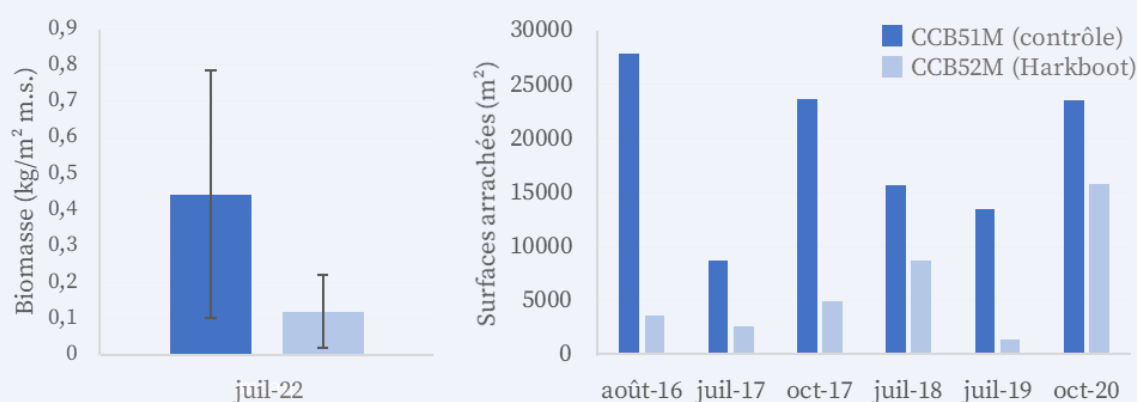


Figure 4.8. A gauche : moyenne et écart-type des biomasses mesurées à l'été 2022 sur le bief de contrôle et le bief traité par la méthode « Harkboot ». A droite : évolution de la surface traitée en fonction de la densité de plante pour le bief de contrôle sur la période 2016-2020 et le bief traité (données : VNF/DTNE/UTI CCB/secteur Nord).

4.3.3 Début d'invasion et arrachage manuel

Contexte

En 2021, la Direction Territoriale de Strasbourg de VNF, gestionnaire d'une partie du Canal du Rhône au Rhin, a détecté dans un bief proche de Besançon (25), des taches de *M. heterophyllum*, en mélange avec des plantes indigènes, notamment *M. spicatum*. La majorité des plantes semblaient appartenir à des espèces indigènes mais leur dévelop-

-pement posant problème pour la navigation, le bief a été faucardé en août 2021. Une campagne d'arrachage manuel a été organisée en février 2022 sur 600 m dans le bief concerné. L'arrachage sélectif a concerné uniquement *M. heterophyllum*, soit environ 50 taches.

Résultats et discussion

Aucune tige de *M. heterophyllum* n'a été détectée dans les 3 mois qui ont suivi l'arrachage. Quelques plants ont été observés après 5 mois mais aucun développement ni présence significative n'ont été constatés après 24 mois. Le site est surveillé plusieurs fois par an.

Ces résultats positifs mettent en lumière la possibilité de contrôler la biomasse de plantes dès sa détection (cf. 1.2.1.2 et Figure 1.4). Ce type de gestion a d'ailleurs déjà prouvé son effet sur *E. nuttallii*, avec une quasi-absence de repousse après 2 arrachages (Nino et al., 2005).

La formation des agents de terrain est nécessaire pour aider à la détection du fait qu'ils sont présents sur l'ensemble du réseau régulièrement. L'information du grand public est tout aussi importante dans la mesure où les usagers peuvent signaler eux aussi la présence des EEE aux gestionnaires, pour une prise en charge rapide (cf. §1.3.6).

4.4 Mise en œuvre d'un protocole de gestion

Suivre les effets des actions de gestion est complexe quand ces dernières évoluent au cours du temps ou parfois se superposent pour répondre à l'urgence. Le diagramme de processus ci-après résume les étapes qu'il semble approprié de mettre en place avant de lancer toute expérimentation de gestion puis pour en assurer un suivi objectif (Figure 4.9, Figure 4.10). Il se fonde en partie sur le suivi scientifique minimum recommandé par l'Office Français de la Biodiversité pour toutes les actions de restauration des milieux (Rolan-Menard et al., 2019) et sur les pratiques d'échantillonnage en eaux profondes.

4.4.1 Etude de la faisabilité

Lorsqu'une ou plusieurs populations d'espèces exotiques envahissent les voies navigables au point d'en gêner les activités, le gestionnaire doit pouvoir extraire des éléments pertinents

des remontées d'informations qui lui parviennent. La définition en amont d'un protocole ou la récupération d'un protocole existant qui soit adaptable aux besoins du gestionnaire est la première étape. Plusieurs éléments sont à vérifier d'un point de vue technique (point 1a, Figure 4.9), notamment l'existence d'un site dont les contraintes ne viendront pas amoindrir la portée des actions de gestion prévues. Cela comprend son accessibilité aux engins nécessaires pour réaliser l'action de contrôle, la présence à proximité d'un site qui puisse servir de point de comparaison avec la possibilité de réaliser ou faire réaliser un état des lieux avant le début des traitements. Le site ne doit pas avoir fait l'objet d'actions de gestion dans les 3 dernières années précédant la mise en place du nouveau protocole, afin que les résultats obtenus par le traitement prévu ne soient pas trop biaisés par les traitements antérieurs. Les impacts sur le reste de l'écosystème doivent être pris en compte. La surface du site retenu, les dates d'intervention doivent également être choisis avec soin pour que le protocole soit répliquable au besoin.

D'un point de vue financier, la capacité de financement doit couvrir à la fois les différentes opérations du traitement choisi dans la durée et le suivi de ses effets (point 1b, Figure 4.9). Une recherche de partenariats ou de subvention peut être nécessaire à ce stade et doit englober les deux aspects, réalisation technique et suivi.

Plusieurs facteurs peuvent être limitants. D'un point de vue technique, les envahissements et leur impact sur les activités du gestionnaire sont difficilement prédictibles (§1.2.1, chapitre 2, §3.3). La recherche d'un site approprié peut également être délicate. Après plusieurs années d'envahissement, de nombreux sites ont fait l'objet au minimum d'un faucardage ou d'un arrachage et des opérations de gestion sont programmées régulièrement sur les sites les plus envahis. La réussite du suivi d'une opération nécessite pourtant qu'on élimine la possibilité que les résultats obtenus puissent être liés aux opérations antérieures (§3.3). D'un point de vue financier, l'annualisation des budgets des gestionnaires et les délais d'obtention de crédits supplémentaires peuvent être une difficulté supplémentaire dans la consolidation du protocole.

La pertinence du protocole doit être évaluée à l'aune de toutes ces questions et en particulier, le gestionnaire doit envisager la possibilité de ne pas mener d'actions de gestion pour contrôler la biomasse de plantes. Le coût du laisser-faire peut être parfois inférieur aux investissements dans des actions avec peu de résultats (Vermaat et al., 2023). Dans le cas contraire, si toutes les conditions sont réunies, se mettent en place simultanément la réalisation des travaux et le suivi des effets des travaux.

4.4.2 Suivi des effets de la gestion

Le suivi à mettre en place recouvre les différents compartiments du milieu aquatique, avec à la fois des données biotiques et abiotiques. La première difficulté à écarter tient au biais lié à l'observateur ou à l'échantillonneur (point 2a, Figure 4.10). Toute observation ou manière de procéder est propre à la personne qui la réalise en dépit de l'application de protocoles précis. Il est donc recommandé de désigner deux responsables du suivi et de l'échantillonnage sur le terrain qui puissent idéalement être présents pour la durée de l'expérimentation et après. Le premier suivi qu'il est intéressant de mettre en place est l'acquisition de données photographiques depuis la berge ou par drone. Une zone identifiée par coordonnées GPS peut être régulièrement prise en photo, avec le même angle, pour permettre d'évaluer la turbidité / la transparence de l'eau, éventuellement le taux de recouvrement du chenal et des risbermes si l'eau est claire et le suivi de l'émergence et du fleurissement des plantes le cas échéant.

Ensuite, le suivi du compartiment abiotique devrait intégrer des analyses physico-chimiques régulières sur la qualité de l'eau, mensuellement ou bimestriellement avant, pendant et après la phase d'expérimentation (point 2b, Figure 4.10). Dans l'idéal, l'OFB recommande de débiter les suivis 3 ans avant l'expérimentation. Dans la pratique, disposer des données sur au moins une saison végétative est admis. Des protocoles de prélèvement existent, mis en place par les agences de l'eau. Les analyses doivent ensuite être confiées à des laboratoires accrédités.

Le suivi du compartiment biotique a deux buts principaux. Le premier est d'objectiver le résultat de l'expérimentation afin que les futures actions de gestion ne se fondent ni sur des ressentis qui dépendent de l'observateur, ni sur d'éventuelles pressions financières ou politiques susceptibles de biaiser le jugement. Le second est de s'assurer de la non-dégradation de l'état de l'écosystème par l'expérimentation.

Dans un premier temps, des prélèvements de plantes peuvent être réalisés afin de voir l'évolution de la biomasse (point 2c, Figure 4.10). Une méthode possible est celle inspirée des points de contacts et adaptée par Breugnot et al. (2014). Il s'agit de réaliser des profils transversaux sur une longueur de 100 m qu'on estime représentative de la zone étudiée. Un échantillonnage systématique, en période de croissance de la végétation, est réalisé le long de ces profils au râteau télescopique, en espaçant les points d'au moins 2,5 m. On relève la fréquence de chaque espèce de plante sur le râteau (peu présente, présente en petite quantité, moyennement abondante, très abondante, grande quantité). Le risque réel de cette méthode de sous-évaluer la présence des espèces rares est ici moins important que de déterminer l'abondance de l'espèce ciblée par l'intervention de gestion.

Ces mesures de biomasse peuvent ensuite être confrontées à la mesure de la profondeur Secchi qui permet évaluer la turbidité de l'eau. La turbidité de l'eau est en effet généralement négativement corrélée avec l'abondance de macrophytes présents (Scheffer et al., 1993). Elle témoigne d'une grande quantité de matières en suspension (phytoplancton, matière organique, sédiment), qui peuvent gêner l'accès à la lumière pour les plantes (§1.1.1).

Outre les plantes, le suivi de la faune piscicole et des macroinvertébrés est conseillé, au travers de la délégation à des bureaux d'étude de la mise en œuvre de protocoles type IPR+ (Indice Poisson Rivière) et I2M2 (Indice Invertébrés Multimétrique) afin de mesurer les effets de toute action de gestion la qualité biologique du milieu (point 2d, Figure 4.9).

4.4.3 Retour d'expérience

Enfin, que l'expérimentation soit ou non concluante, il importe de rédiger un retour d'expérience le plus complet possible qui permette d'identifier les forces et les faiblesses du protocole ainsi que les difficultés rencontrées, en vue de ne pas être de nouveau confronté à ces dernières lors d'une prochaine expérimentation. Le bilan réalisé doit mettre en évidence les caractéristiques des sites une fois traités et montrer si le protocole peut être utile sur un site et pas sur un autre. Cette synthèse permet de modifier complètement ou d'adapter le protocole s'il est maîtrisé en vue d'autres actions de gestion. Dans un objectif d'amélioration continue, ce retour d'expérience doit également être partagé au niveau national et pour cela communiqué au Centre de Ressources Espèces Exotiques Envahissantes (especies-exotiques-envahissantes.fr), pour servir à d'autres gestionnaires.

La difficulté dans ce bilan tient au fait de savoir définir ce qui est ou non une action de gestion efficiente : est-ce la reprise de la navigation ? Est-ce la disparition des macrophytes ? En effet, il est difficile de mesurer l'ensemble des effets des actions de gestion sur l'écosystème. L'application du protocole de gestion, ou sa répétition quand elle est nécessaire, peuvent être dommageables à plus ou moins long terme pour les écosystèmes et pour les services qu'ils rendent. L'étude des autres communautés végétales et animales, qui doivent être assurées au moins dans les 5 années qui suivent l'action de contrôle de la biomasse végétale, peut en partie répondre à ces interrogations. Evaluer le coût du laisser-faire par rapport au coût de gestion peut également enrichir l'analyse de la pertinence de la mise en place d'une méthode de gestion (cf. chapitre 5).

4.5 Conclusion

Mesurer les effets de la gestion sur le contrôle de *M. heterophyllum* dans les canaux est complexe. Les gestionnaires sont de fait confrontés à une espèce dont la niche est relativement large et qui semble plutôt bien supporter les différents stress dus aux actions de contrôle. Comme dans le chapitre 2 où il est apparu difficile de distinguer l'impact des conditions physico-chimiques du milieu sur la plante et inversement, dans ce chapitre 3, il est délicat d'attribuer les changements de biomasse à l'effet d'un seul facteur. Collecter des données supplémentaires aurait été nécessaire pour chacun des cas présentés de manière à présenter des conclusions précises.

La mise en œuvre d'actions de contrôle de la biomasse de plantes envahissantes nécessite en effet de mettre en place un suivi qui permette d'objectiver les résultats. Cela doit conduire les gestionnaires à ne pas investir là où les buts recherchés ne sont pas atteints et là où il y a un risque pour le fonctionnement des écosystèmes qui entraîne des envahissements pires qu'en l'absence de toute action de gestion. La mise en œuvre d'un protocole qui réponde à toutes les questions soulevées dans les figures 3.10 et 3.11, en consolidant la réflexion sur les suivis à mener peut en outre servir à appuyer d'éventuelles demandes de financement auprès des acteurs de l'environnement, que peuvent être par exemple les Agences de l'Eau.

En particulier, un suivi objectif permet de ne pas négliger le fait que, si la présence de la plante a un effet sur l'écosystème (cf. chapitre 2), toute action qui vise à la retirer du milieu en a un également. Or si l'on observe une certaine résilience des milieux, il est difficile de mesurer quel est l'impact des actions de gestion passées sur l'état présent de l'écosystème et en particulier sur sa biodiversité, souvent faute de données disponibles et de compréhension de tous les mécanismes en jeu (Misteli et al., 2023).

Les différentes méthodes de gestion étudiées ont généralement un impact très limité sur la biomasse de plantes. Cependant, face à la multitude de facteurs qui interagissent sur le terrain et complexifient les analyses, il paraît nécessaire d'objectiver le rôle de certains facteurs environnementaux dans le développement de *M. heterophyllum* afin d'explorer d'autres possibilités de gestion.

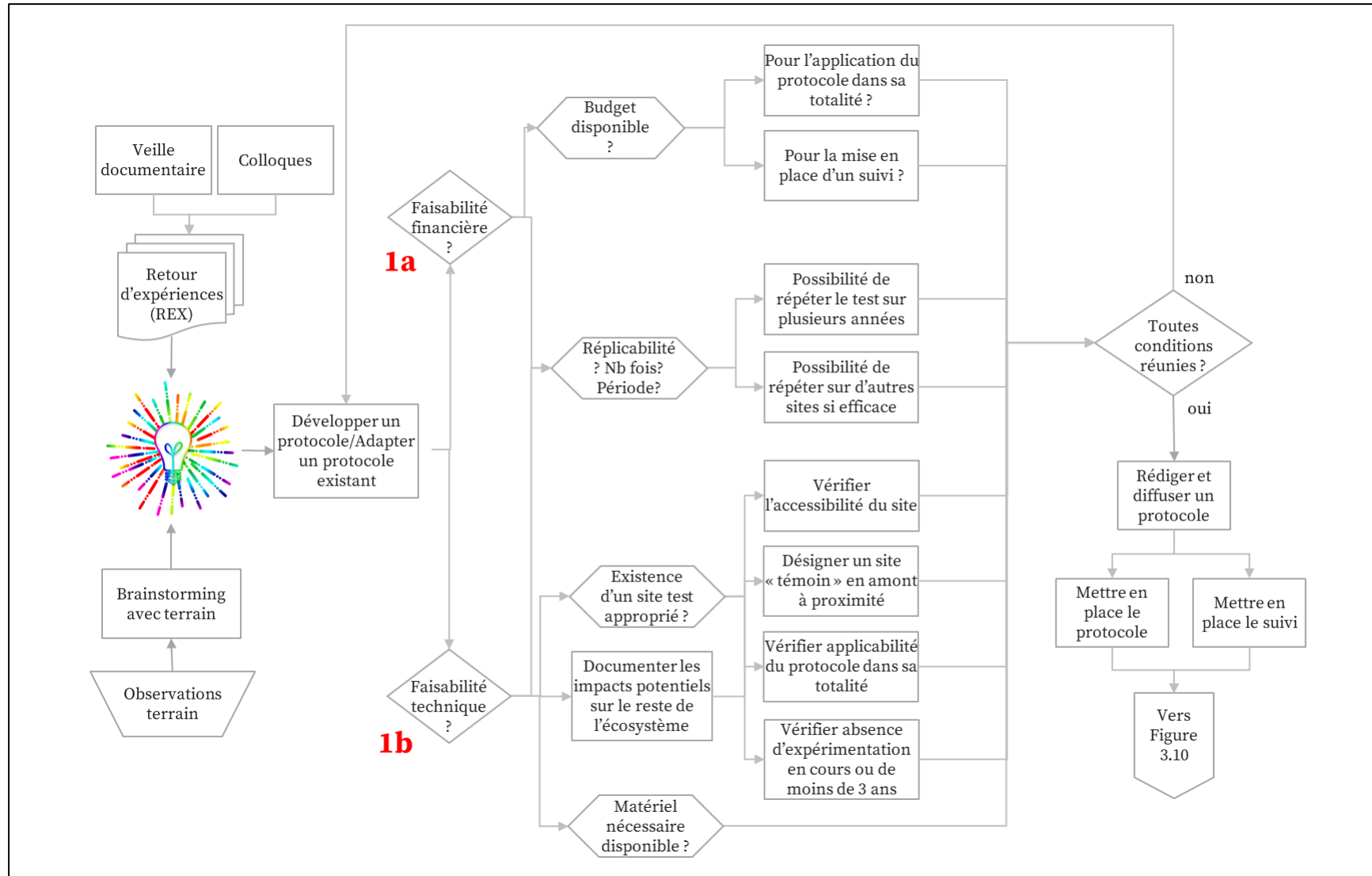


Figure 4.9. Premières étapes de mise en place d'un protocole de gestion.

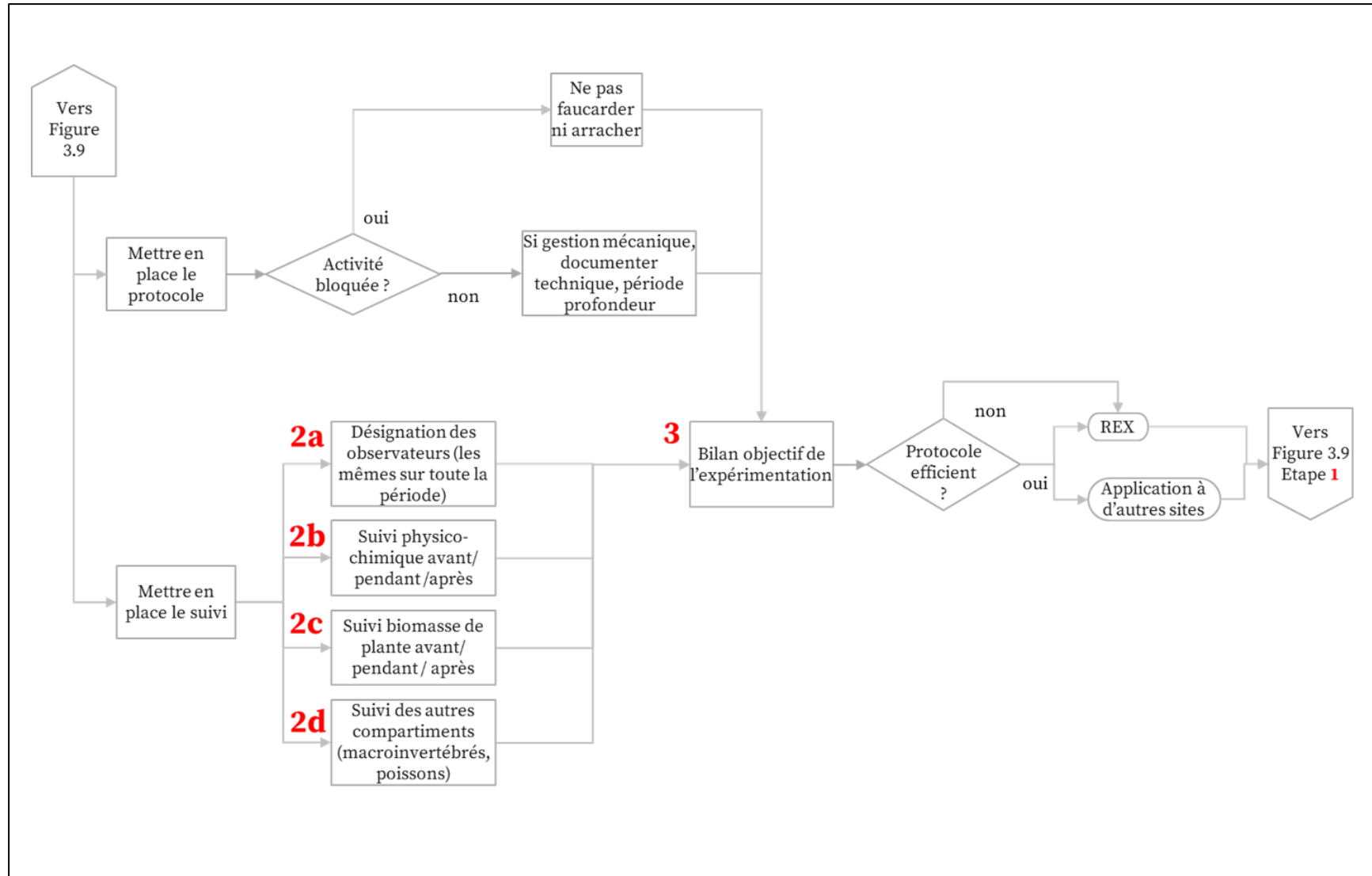


Figure 4.10. Etapes de réalisation d'un protocole de gestion avec suivi des actions.

CHAPITRE 4



Approche réductionniste des réponses de
Myriophyllum heterophyllum
aux contraintes environnementales

5.1 Introduction

L'analyse des données issues des campagnes terrain a montré que *M. heterophyllum* s'acclimatait à des environnements et des stress divers au travers du temps (chapitres 2 et 3). Il n'a pas été possible d'isoler un ou un ensemble de facteurs parmi ceux retenus pour notre étude qui seraient déterminants pour permettre le développement de la plante. De même, aucune condition ou aucun ensemble de conditions parmi ceux étudiés ne semblent typiquement défavorables au développement ou à la survie de la plante. Les capacités d'acclimatation à des variations des conditions environnementales des espèces exotiques et la multiplicité des facteurs en jeu expliquent sans doute cet état de fait (§1.2.1, 1.5.2).

Dans ce chapitre sont présentés les résultats de deux expérimentations en microcosmes. L'objectif est de mesurer la variation des traits des plantes en réponse à une contrainte donnée. Il s'agit d'analyser l'effet de certains facteurs, pris isolément pour gommer toute autre variabilité environnementale. Une première approche a consisté en l'étude de la compétition avec une espèce indigène du même genre, *M. spicatum*, communément observée dans les canaux étudiés et connue pour sa capacité à proliférer aux États-Unis, où elle est considérée comme exotique et envahissante. Il s'agissait de mesurer l'effet de deux conditions chimiques typiques des canaux étudiés – mises en exergue dans le chapitre 2 –, une alcalinité et des taux de nitrates élevés, sur les traits et la capacité compétitive de *M. heterophyllum*. *M. heterophyllum*, seul ou en compétition, a ainsi été exposé à des taux de nitrates faibles ou élevés et une alcalinité faible ou élevée. Les résultats de cette expérimentation sont présentés en anglais sous une version en préparation pour une publication (§4.2).

Dans un second temps, il s'agissait d'analyser l'effet des colorants, utilisés comme méthode de contrôle de la biomasse, sur les traits de la plante, en éliminant la variabilité environnementale. Les données collectées sur le terrain indiquaient peu d'effet de la méthode mais une forte variabilité des résultats probablement liée à la forte variabilité des conditions environnementales et à l'historique et la mise en œuvre concomitante d'autres techniques de gestion (chapitre 3.1). L'expérimentation a permis de mesurer les traits morphologiques et physiologiques de *M. heterophyllum* lorsqu'il est exposé à une faible ou une forte luminosité et à des changements dans la qualité du spectre de lumière disponible. Cette étude est présentée en anglais dans sa version publiée (Aquatic Botany 195 : 103809, 2024) (§4.3.1). Lors de cette dernière expérimentation, des données collectées sur l'herbivorie ont également fait l'objet d'une analyse croisée des effets de l'intensité lumineuse conjuguées à la pression des herbivores (§4.3.2).

5.2 Alkalinity and nitrogen: drivers of *Myriophyllum heterophyllum* invasion success?

H. Groffier^{a,b}, T. Solfato^a, S. Devin^{a,b}, E. M. Gross^{a,b}

^a Université de Lorraine, CNRS, LIEC, F-57000 Metz, France

^b LTSER-Zone Atelier Moselle, F-57000 Metz, France

Keywords: Invasive alien species – *Myriophyllum heterophyllum* – *Myriophyllum spicatum* – Alkalinity – Nitrogen – Competition – Submerged macrophyte

Abstract

Myriophyllum heterophyllum is a submerged macrophyte, able to proliferate both in low-alkaline, rather nitrogen-poor environments in the eastern part of North America and high-alkaline, nitrogen-rich ecosystems in Northern French artificial waterways, causing major nuisances. In a 2x2 factorial design experiment, we assessed the effect of high / low alkalinity and nutrient loading of the alien *M. heterophyllum* growing alone and in competition with the native *M. spicatum*. The aim was to get a better understanding of the response of *M. heterophyllum* to adapt management strategies. Both species performed in every condition but contrasting effects were observed on morphological and physiological traits. Whatever the conditions, *M. spicatum* showed higher performance on aboveground traits both alone and in competition. *M. heterophyllum* invested more in roots and branches but displayed lower pigment and nutrient contents. *M. spicatum* was marginally favoured in low alkaline low nitrate water; hence no fierce competition was measured between the two species, although *M. spicatum* is known as a strong competitor and a better bicarbonate user. Then, promoting competition through the introduction of a strong native macrophyte species in ecosystems may not prevent the spread of *M. heterophyllum*.

5.2.1 Introduction

Aquatic plant proliferations have increased over the last 50 years mainly because of pollution, human impact on habitats and water use, global change, ecosystems eutrophication and the arrival of exotic species (Dudgeon et al., 2006; Peltre et al., 2002b; Reid et al., 2019). These proliferations are considered as a nuisance for ecosystems since they affect community composition, biodiversity and ecosystem processes both in healthy and already degraded waterbodies (Brundu, 2015; Peltre et al., 2002a).

Invasive Aquatic Alien Plants (IAAPs) are often viewed as plastic species, which have competitive advantages over native species: invasive traits, such as high growth rate, are often positively correlated to a more efficient use of resources at high resource levels (Alpert et al., 2000; Fleming and Dibble, 2015). Any excessive or restrictive nutrient availability in ecosystems is known to affect both plant physiology and performance (Hussner and Jahns, 2015). Alien species often show better performances responding to water nutrient enrichment, especially nitrate loading, whereas native species seem to rely more on sediment as source for nutrients (Barko and Smart, 1986; Kennedy et al., 2009).

Dissolved inorganic carbon is another major factor influencing growth of submerged macrophytes (Madsen et al., 1998). The ability to use various forms of inorganic carbon for photosynthesis can be a major advantage to compete in stagnant water where gas diffusion rate is low or in dense stands where CO₂ levels may drop rapidly (Angelstein and Schubert, 2009; Gross et al., 2018). Although bicarbonate use is an energy-consuming process for the plant, adapted species can still grow in such situations (Madsen and Sand-Jensen, 1987).

Hydrogeochemistry plays a major role in the distribution of aquatic plants and more calcareous environment are linked to a greater diversity and abundance of submerged macrophytes (Murphy, 2002). In addition, the combination of nutrient enrichment and alkalisation due to anthropogenic activities is a common process that may enhance productivity (Arts, 2002). In high alkalinity environments, the availability of bicarbonate is higher than CO₂ and macrophytes require more nitrate to activate internal carbon mechanisms for their growth (Hussner et al., 2016). This ability to use bicarbonate is presumed to differ between congeners (Dülger and Hussner, 2017). The native *M. spicatum* is assumed to be a better HCO₃⁻ user than the exotic *M. heterophyllum*, with higher growth rates and better acclimation of traits facing CO₂ depletion (Hussner and Jahns, 2015).

The invasive alien aquatic plant *M. heterophyllum* (MH) is a rooted submersed perennial species originated from the South-Eastern part of the United States of America (Les and Mehrhoff, 1999), that can form dense submersed stands that may emerge during late spring. It is known to be invasive in the North-Eastern part of the USA (June-Wells et al., 2013; Moody and Les, 2002; Thum et al., 2011) and is invasive in Europe since the 1960s (Gross et al., 2020). In France, it has been mainly spreading since 2011 in small-gauge channels with a major spread since 2017 in the North-Eastern part of the country (Gross et al., 2020).

The congeneric species *M. spicatum* (MS) is a rooted submersed aquatic plant native to Eurasia, commonly found in rather mesotrophic waterbodies, but with a large ecological niche and high ability to take up nutrients (Grace and Wetzel, 1978; Wang et al., 2008a). Like *M. heterophyllum*, it can become a nuisance even in its native range and may displace other spe-

cies by developing dense stands and canopies or impede the establishment of other species by creating dense root system (Madsen and Maberly, 1991).

In the waterways in north-eastern France, *M. heterophyllum* is usually found in monospecific stands. However, it sometimes occurs with other species, such as its congener *M. spicatum*, both forming dense stands, with *M. spicatum* forming canopies at the water surface and *M. heterophyllum* lower in the water column (HG and EMG pers. obs.). In these artificial canals or heavily modified streams, pH values oscillate between 7.2 and 9.4 (mean 8.2 ± 0.4). Alkalinity was measured between 0.6 and 3.1 mM (mean 1.7 ± 0.5 mM) (Gross et al., 2020; HG and EMG pers. obs.). Those values for pH and alkalinity were mostly higher those found both in the US waterbodies (invaded range) (June-Wells et al., 2013) and other European waterbodies such as Germany (first European massive proliferations) (Pietsch and Jentsch, 1984). The invaded waterways in North-eastern France also show relatively high levels of nitrate (mean 1.52 ± 1.36 , max $5.94 \text{ mg l}^{-1} \text{ N-NO}_3$). Nitrogen loading is mainly linked, as for many other freshwater habitats, to agricultural or urban run-off (Coetzee and Hill, 2012; Neijnsens et al., 2024).

In respect to the two mentioned factors, alkalinity and nitrate availability, by using concentrations close to those observed in the invaded range, our aim in this study was to get a better understanding of the ecology and ecophysiology of the invasive species *M. heterophyllum* and to explore whether competition with the native congener *M. spicatum* for certain resources may influence its spread. We hypothesised that:

- (1) The growth of *M. heterophyllum* would be enhanced in low alkalinity conditions and the growth of *M. spicatum* would be enhanced in high alkalinity conditions;
- (2) Both species would achieve better performances under high nitrogen load;
- (3) *M. heterophyllum* would require higher nitrogen in high alkalinity than *M. spicatum*.

5.2.2 Material and Methods

5.2.2.1 Species collection and pre-cultivation

220 individual apical shoots of each species *M. heterophyllum* and *M. spicatum* were sampled on March 1st 2023, in a given section of the Canal from the Marne to the Rhine, an entirely artificial waterway located in North-eastern France (N 46.67', E 5.82') where both species cooccur. We also collected about 40 litres of sediment at the same place. The plants were gently brushed in order to remove algae and 8 cm long apical shoots of each species were preincubated in two separate trays (50 x 70 x 30 cm) for seven days under $105 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

PPFD, 16:8 h light-dark regime at 23 ± 1 °C. Trays were filled with rainwater filtered at $48 \mu\text{m}$, to remove larger algae and animals, and adjusted with $91.7 \text{ mg l}^{-1} \text{ CaCl}_2 \times 2\text{H}_2\text{O}$ and $69 \text{ mg l}^{-1} \text{ MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$, adapted from Barko & Smart solution (Barko & Smart, 1985). Trays were aerated.

5.2.2.2 Experimental design

We set up a 2×2 factorial experiment with high/low alkalinity (HA/LA) and nitrogen (HN/LN) in either mono- or mixed cultures of the two *Myriophyllum* species (MS/MH/MSMH) with four replicates for each condition. In total, 48 glass vases (9 l, 19 cm Ø, 40 cm height) were installed, 96 pre-cultivated shoots of each species were measured, weighed and randomly planted in single pots (PP, 52 mm Ø, 74 mm height) filled with 100 ml of the collected sediment. Each of the 48 glass vases received four pots with one plant each. Water used in every vase was rainwater stored at the laboratory and filtered at $48 \mu\text{m}$ over a phytoplankton net. Nevertheless, a phytoplanktonic bloom occurred the first week in HA conditions with a higher phenomenon in HAHN conditions than in HALN conditions. We therefore decided to add 1-3 adult daphnids (*Daphnia magna*, from the laboratory's culture) per microcosm to limit them. Water was adjusted with $91.7 \text{ mg l}^{-1} \text{ CaCl}_2 \times 2\text{H}_2\text{O}$ and $69 \text{ mg l}^{-1} \text{ MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$. These are the original concentrations recommended by Barko & Smart (1986) that we kept because they are relatively close to Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- and SO_4^{2-} concentrations ($25 \text{ mg l}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$, $6.8 \text{ mg l}^{-1} \text{ Mg}^{2+}$, $44.2 \text{ mg l}^{-1} \text{ Cl}^-$, $26.9 \text{ mg l}^{-1} \text{ SO}_4^{2-}$) found in two alkalinity field conditions in the Grand-Est region (France): Canal from Marne to Rhine (0.89 mM alkalinity, $46.08 \text{ mg l}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$, $11.17 \text{ mg l}^{-1} \text{ Mg}^{2+}$, $30.4 \text{ mg l}^{-1} \text{ Cl}^-$ and $81.5 \text{ mg l}^{-1} \text{ SO}_4^{2-}$) and Canal Champagne Burgundy (1.61 mM alkalinity, $51.5 \text{ mg l}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$, $5.41 \text{ mg l}^{-1} \text{ Mg}^{2+}$, $9.25 \text{ mg l}^{-1} \text{ Cl}^-$ and $12.44 \text{ mg l}^{-1} \text{ SO}_4^{2-}$). We performed a pre-test to choose the best method to maintain alkalinity in microcosms and we observed that we reached the wanted alkalinities chosen based on the literature (0.5 and 2 mM) by adding KHCO_3 .

For alkalinity adjustments, we added the HCO_3^- from stock solutions ($266.9 \text{ g l}^{-1} \text{ KHCO}_3$) to achieve the desired final concentrations, 0.5 mM for low alkalinity condition and 2 mM for high alkalinity condition. Microcosms were started the first week with 8 litres (by maintaining the desired concentrations) and then the volume was increased up to 9 litres as plants started to grow. Water was replenished with deionised water to compensate for evaporation. Bicarbonate was added at the beginning of the experiment and adjusted in week 2.

For nitrogen adjustments, we chose, based on own observations and literature values, $0.5 \text{ mg l}^{-1} \text{ N-NO}_3$ for low nitrogen condition (LN) and $5 \text{ mg l}^{-1} \text{ N-NO}_3$ for high nitrogen condition (HN). Each week, we added the N-NO_3 from stock solutions ($28.90 \text{ mg l}^{-1} \text{ KNO}_3$) to achieve the

desired final concentrations. During the whole experiment pH was monitored every 30 seconds using multiparameter sensors (Odeon, Ponsel).

Vases were arranged to avoid a gradient of light and covered with plastic foil at lower third to avoid lateral light. Plants were exposed to $105 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR with a day/night light cycle of 16:8 h at $23 \pm 1^\circ \text{C}$ between 17.03.2023 and 19.04.2023.

5.2.2.3 *Morphological traits*

The experiment was ended after 32 and 33 days by harvesting each day 24 vases covering all conditions. For each plant, initial and final above-ground length (main and lateral shoots) and the length of the longest root were measured. Plant material was gently blotted dry to determine the fresh weight. We separated each plant into the above and below-ground fractions and determine the respective fresh weight. For the two longest individuals in monospecific culture and the longest plant of each species in the mixed cultures (64 individuals per species), leaves were separated from stems from the 10-cm apical parts of this shoots for chemical analyses. The fresh weight of the leaves and stem were added to the weight of the above-ground shoot for this plant. All plant parts were freeze-dried for 48 h. Dried samples were weighed to calculate dry weight, Leaf Mass Fraction (LMF), Root Mass Fraction (RMF) and Leaf Dry Matter Content (LDMC). Length ratio (LR) was calculated as the ratio of final main shoot length to final total shoot length (main and branches). Plant density was calculated as the ratio of total shoot length to total above-ground dry mass.

The Relative Growth Rate (RGR_L) based on shoot length was calculated as follows: $\text{RGR} = (\ln L_2 - \ln L_1) / (t_2 - t_1)$ expressed as $\text{cm cm}^{-1} \text{d}^{-1}$, where L_1 the initial and L_2 the final total shoot length and $(t_2 - t_1)$ was the duration of the experiment in days, with total shoot length referring to the length of the main and lateral shoots.

For each species, the initial dry mass of the 192 plants was estimated using the correlation between fresh and dry mass of a subsample of 24 plants of similar size and fresh mass. The relative growth rate based on dry mass was calculated as follows: $\text{RGR}_{\text{DM}} = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1)$, where W_2 represents the final dry mass and W_1 the initial dry mass of the plant ($\text{g g}^{-1} \text{d}^{-1}$).

5.2.2.4 *Physiological traits*

Lyophilised plant material was ground in a ball mill to a fine powder. As described above, leaves from the apical 10 cm of the shoot were used for the analysis of the plant chemistry. All spectrophotometric measures were performed in a Varian Cary 50 Bio UV/Visible spectrophotometer. All extractions were performed using 1 ml of solvent per sample in an Eppendorf Thermomixer (1200 rpm, 2 h with alternating 2 min shaking, 2 min quiet). After extrac-

tion, samples were centrifuged at 11 000 g (Hettich, Mikro 185) for 10 min. Chlorophyll *a* and *b* (chl *a*, chl *b*) and total carotenoids (car) were extracted with acetone and 0.1 M Tris-HCl, pH 7.8 at 80/20 [v/v] using about 0.5 mg leaf powder. Absorptions were measured at 470, 664 and 647 nm. Pigment contents were based on the equations from Porra et al. (1989), as follows:

$$[\text{chl } a] = (12.25 \cdot A_{664} - 2.55 \cdot A_{647}) / \text{dm}$$

$$[\text{chl } b] = (20.31 \cdot A_{647} - 4.91 \cdot A_{664}) / \text{dm}$$

$$[\text{car}] = [(1000 \cdot A_{470} - 3.27 \cdot (12.25 \cdot A_{664} - 2.55 \cdot A_{647}) - 104 \cdot (20.31 \cdot A_{647} - 4.91 \cdot A_{664})) / 229] / \text{dm}$$

We also calculated the mass ratio between chl *a* and chl *b* as chl *a*:*b*, and the ratio between chl (*a*+*b*) and car as indicators of stress reaction.

Anthocyanins (acy) were extracted from about 1 mg of leaf powder using methanol, ultrapure water, and 37% HCl at 80/20/1 [v/v/v]. Absorptions were read at 532 plus 653 nm and concentrations were calculated with the equations of Murray and Hackett, (1991), using the molecular weight of cyanidin (an anthocyanin typically found in *Myriophyllum*) and its molar absorption coefficient, as follows: $[\text{acy}] = [(A_{532} - 0.24 \cdot A_{653}) / 30] \cdot 287.25 / \text{dm}$.

Total phenolic compounds (tpc) were extracted using 1 ml aqueous acetone 50/50 [v/v] for ~1 mg of plant powder and then quantified according to the Folin-Ciocalteu method (Box, 1983). 300 µl of a saturated carbonate solution (300 g l⁻¹ Na₂CO₃) and 100 µl of Folin-Ciocalteu reagent (2N; Merck) were successively added to tpc extracts dissolved in 2 ml ultrapure water. Absorption at 750 nm was read after 30 min, and concentrations calculated from a calibration curve using a tannic acid (Sigma-Aldrich) as standard.

Carbon and Nitrogen content of the plants were measured by elemental analysis (Thermoquest NA2100 protein) from 2 mg samples weighed into tin capsules (5x9 mm). Phosphorus dosage in plants was performed by spectrophotometry (Gallery Plus, Thermo Scientific) after mineralisation under adapted standard NF EN ISO 6878 (April 2005). Stoichiometry of the plants was calculated as the molar ratios of C:N, C:P or N:P.

5.2.2.5 Data analysis

We decided to exclude vase n.36 (High Alkalinity High Nitrate condition) from our statistical analyses, where two shoots of *M. spicatum* out of four had died, thus n = 96 for *M. heterophyllum* and n = 92 for *M. spicatum*.

Interaction between plant species was assessed using the Relative Interaction Index (Armas et al., 2004) as follows: $\text{RRI} = \frac{Y_C - Y_m}{Y_C + Y_m}$, where Y refers to plant dry mass yield (g) (the difference

between final and initial dry mass), either for plants grown in competition ‘c’ or in monospecific cultures ‘m’. The same index was also calculated with Y as total shoot length yield. This ratio can be above or below zero, with a range of -1/1 showing competition or facilitation, respectively. A two-way ANOVA was used to determine the effect of condition and species. A Welch test was used to analyse the effect of both nitrate and alkalinity on each species.

To investigate impacts of competition, nitrogen and alkalinity on plant growth, we performed PCAs (i) to identify correlations between plant physiological and morphological traits and (ii) to identify whether global response patterns can be drawn for the different tested conditions. MANOVA on the first three axes of PCA were performed to discriminate the effect of competition and condition (high/low alkalinity, high/low nitrate). 2-way ANOVAs were used to measure the effect of alkalinity and nitrate on each trait for each species grown alone and each species grown in competition. We used 3-way ANOVAs to determine the effect of species, condition and competition on each morphological or physiological trait.

For all ANOVAs, Shapiro and Levene tests were performed to check residual normality and homogeneity of variance respectively. Kruskal-Wallis tests were used where ANOVAs assumptions were not met. Tukey’s HSD post-hoc tests were performed to investigate results from 2-way ANOVAs. For 3-way ANOVAs, the effect of condition according to competition status was analysed using t-tests for each species. The effect of competition between species was measured for each condition using t-tests. The Benjamini-Hochberg procedure for the calculation of adjusted p-values in t-test to avoid any increase in Type I error rate in our multiple testing. The power of t-tests was assessed when the null hypothesis was rejected and considered acceptable above 0.8. All analyses were performed with the R software (2023.12.1).

5.2.3 Results

5.2.3.1 Global analysis

The analysis of a pooled sample of all four replicates of a given plant-treatment combination showed that alkalinity stayed relatively stable during the experiment, with a slight decline by 11 % in the HA conditions (mean 1.83 ± 0.12 mM) and a slight increase by 15 % in the LA conditions (mean 0.68 ± 0.04 mM) (Figure 5.1). pH values were higher in vases where *M. spicatum* (MS) was present but remain quite stable during the experiment (Figure 5.1).

The weekly addition of 0.5 or 5 mg l⁻¹ N-NO₃ resulted in final average concentrations of 15.49 ± 1.65 mg l⁻¹ N-NO₃ for high nitrate condition and 0.62 ± 0.4 mg l⁻¹ N-NO₃ for low nitrate treatments (see Supplementary, Table S1). In HALN, water nitrate concentration was about 4-8 % of the LALN condition after the first 2 weeks. After 4 weeks, concentrations in HALN

vases were still lower than in LALN, mostly in vases containing MS alone. In HN conditions, nitrate concentration in all vases doubled between week 2 and week 4, the end of the experiment. After 2 weeks, significant differences in nitrate concentrations were observed between *M. spicatum* and *M. heterophyllum* vases in the HAHN condition (Welch test, $P = 0.028$ and 0.026 , respectively), with more nitrate remaining in MH vases. No difference was noted between vases where MH was grown alone compared to vases where MH was grown in competition. A marginally significant difference existed between vases where MS was grown alone and vases where MS was grown in competition (Welch test, $P = 0.092$).

At the end of the experiment, all conditions but LALN showed a significant difference in nitrate concentration between the 2 species, with higher nitrate remaining in *M. heterophyllum*'s vases (Welch test, $P = 0.04$, 0.006 , 0.015 for HAHN, LAHN and HALN respectively). No difference was noted between vases where MH was grown alone compared to vases where MH was grown in competition, except a marginal one for HAHN (Welch test, $P = 0.094$). Marginal differences were noted between vases where MS was grown alone and vases where MS was grown in competition for HALN and LAHN (Welch test, $P = 0.098$ and 0.077 respectively). No or very low ammonium $[\text{NH}_4^+]$ and low nitrite $[\text{NO}_2^-]$ concentrations were measured for all conditions (supplementary data, Table S1).

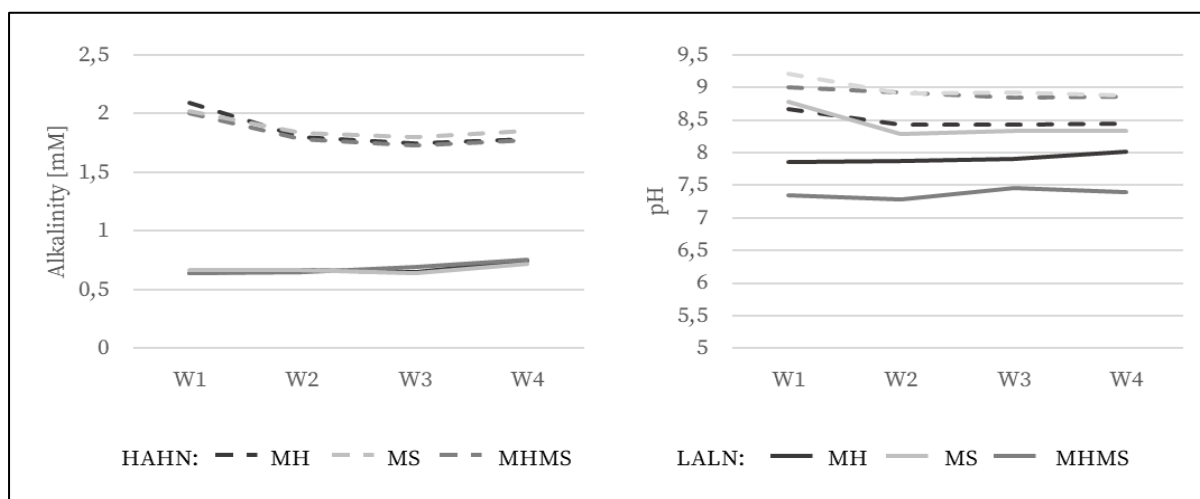


Figure 5.1. Alkalinity and pH measures after each week (W1, W2, W3, W4) during the experiment for *M. heterophyllum* grown alone (MH), *M. spicatum* grown alone (MS) and both species grown in competition (MHMS). HAHN: High alkalinity, High nitrate – LALN: Low alkalinity, Low nitrate.

The PCA ordination performed on all morphological and physiological traits measured for *M. heterophyllum* (MH) showed that the first two axes explained 47.9% of variance (Figure 5.2a). The four conditions (HAHN, HALN, LAHN, LALN) shown for plants without or with competition (MH or MHC) overlap much. The MANOVA performed on the first 3 axes evidenced that

only the interaction between condition and competition was significant ($P = 0.047$), neither competition nor condition alone. Only for LALN, plants grown alone (MH) could be discriminated from those grown in competition (MHC) (T^2 Hotelling, $P = 0.014$) (Table 5.1). The PCA ordination based on *M. spicatum* (MS) data showed that 45.6% of variance was explained by the first two axes. In high alkalinity conditions, *M. spicatum* was positively correlated to LDMC, LR, P and chl(*a*:*b*) and negatively to RGR, acy, LMF. Opposite were the results on *M. spicatum* grown in low alkalinity waters (Figure 5.2b). Results on MANOVA confirmed an effect of condition ($P = 0.004$) but no effect of competition nor of the interaction of competition and condition. The LAHN condition could be discriminated from HAHN (T^2 Hotelling, $P = 0.07$) and HALN (T^2 Hotelling, $P < 0.001$) along the first 3 axes (Table 5.1).

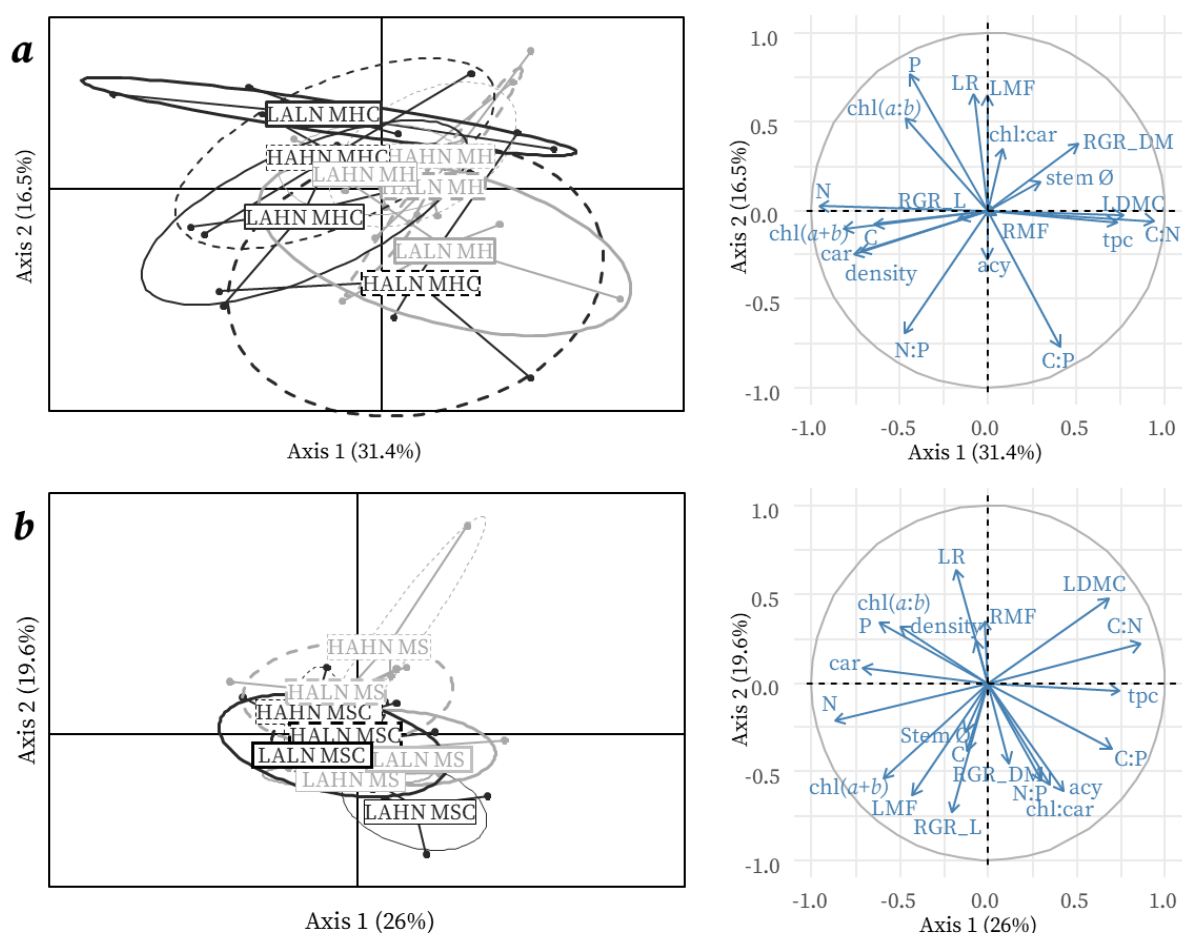


Figure 5.2. PCA ordination on morphological and physiological traits for *M. heterophyllum* (a) and *M. spicatum* (b) grouped by condition. Distinction was made for *M. heterophyllum* / *M. spicatum* grown alone (MH/MS) or in competition (MHC/MS). HAHN: High Alkalinity High Nitrate. HALN: High Alkalinity Low Nitrate. LAHN: Low Alkalinity High Nitrate. LALN: Low Alkalinity Low Nitrate. LDMC: Leaf Dry Matter Content – LMF: Leaf Mass Fraction – RMF: Root Mass Fraction – LR: Length Ratio – RGR Relative Growth Rate based on Dry Mass (DM) or on length (L) – chl: chlorophyll – car: carotenoids – acy: anthocyanin – tpc: total phenolic compound – C, N, P: carbon, nitrogen, phosphorus and associated ratios.

Table 5.1. Results from MANOVA performed on the first 3 axes of PCAs. **a)** Degrees of freedom (Df) and P-values for *M. heterophyllum* (MH) and *M. spicatum* (MS). **b)** Results from Hotelling test to determine the effect of competition between MH grown alone (MH) or grown in competition (MHC) for each condition. **c)** Results from Hotelling test to determine the effect of condition for *M. spicatum*.

a		MH		MS	
		Df	P	Df	P
condition		3	0.101	3	0.004
competition		1	0.082	1	0.176
condition:competition		3	0.047	3	0.408

b		MH-MHC	
		T ²	P
HAHN		2.80	0.637
HALN		2.24	0.704
LAHN		3.63	0.552
LALN		62.19	0.014

c	MS - MSC	HAHN	HALN	LAHN	LALN
HAHN					
HALN		0.125			
LAHN		0.007	0.001		
LALN		0.071	0.219	0.102	

5.2.3.2 Morphological traits

Effects of alkalinity and nitrate

Neither alkalinity nor nitrate affected many of the morphological traits of both species. Further, competition did not change *M. heterophyllum*'s or *M. spicatum*'s responses to alkalinity, nitrate or the interaction of both (Table 5.2, Table 5.3).

Table 5.2. **a)** Results from 2-way ANOVAs performed on *M. heterophyllum*'s traits for alkalinity (High/Low), nitrate (High/Low) and the interaction of alkalinity and nitrate for plants grown alone (MH) and plants grown in competition (MHC). Kruskal-Wallis tests for traits where ANOVAs assumptions were not met for **b)** MH grown alone (MH) and **c)** MH grown in competition (MHC). Please refer to fig. 4.1 for abbreviations.

a	MH						MHC					
	Alkalinity		Nitrate		Alkalinity*		Alkalinity		Nitrate		Alkalinity*	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
<i>Morphology</i>												
RGR_L	2.82	0.099	3.08	0.084	0.26	0.615	1.52	0.228	0.03	0.876	2.69	0.112
RGR_DM	1.52	0.222	0.27	0.606	0.68	0.412	0.15	0.705	0.13	0.722	0.71	0.406
Length Ratio	0.92	0.342	4.53	0.037	0.01	0.943	4.47	0.044	0.09	0.764	0.09	0.766
Density	0.69	0.409	2.78	0.101	0.06	0.808	0.00	0.949	0.78	0.384	0.12	0.732
Stem Diameter	3.71	0.059	0.08	0.781	0.00	0.963	0.16	0.689	1.89	0.181	4.31	0.048
LDMC	0.44	0.518	0.36	0.561	0.49	0.496	0.34	0.568	0.69	0.421	0.10	0.762
LMF	0.06	0.810	9.45	0.010	0.49	0.500	0.11	0.751	0.88	0.366	6.41	0.026
RMF	0.00	0.979	0.02	0.900	0.00	0.976	0.09	0.767	0.06	0.814	0.02	0.897
<i>Physiology</i>												
chl <i>a</i>	-	-	-	-	-	-	0.57	0.463	0.08	0.778	0.08	0.783
chl <i>b</i>	1.53	0.240	0.02	0.896	0.00	0.994	0.53	0.482	0.00	0.949	0.03	0.877
car	-	-	-	-	-	-	0.67	0.429	0.00	0.995	0.20	0.666
chl (<i>a+b</i>)	-	-	-	-	-	-	0.57	0.466	0.06	0.817	0.03	0.862
chl (<i>a:b</i>)	2.03	0.180	0.54	0.477	6.31	0.027	-	-	-	-	-	-
chl:car	0.51	0.490	8.31	0.014	2.70	0.127	0.28	0.608	0.99	0.339	2.80	0.120
tpc	0.03	0.866	4.45	0.057	0.39	0.544	1.26	0.284	0.57	0.467	0.06	0.807
acy	4.52	0.055	0.05	0.835	11.33	0.006	7.44	0.018	2.29	0.156	69.18	<0.001
C	0.27	0.615	1.42	0.256	1.21	0.293	3.44	0.088	0.82	0.382	0.49	0.496
N	0.00	0.995	2.19	0.165	0.01	0.908	0.87	0.369	1.35	0.269	0.21	0.654
P	3.05	0.106	0.76	0.402	1.41	0.258	2.99	0.109	0.02	0.886	3.62	0.082
C:N	0.00	0.982	2.38	0.149	0.11	0.745	0.55	0.473	2.38	0.149	0.24	0.634
C:P	3.37	0.092	1.15	0.306	1.93	0.190	2.24	0.160	0.30	0.597	3.43	0.089
N:P	2.47	0.142	0.03	0.866	0.96	0.346	0.17	0.688	1.05	0.327	0.96	0.347

b	Alkalinity*Nitrate		
	<i>MH</i>	Df	χ^2 P
car		3	5,05 0,168
chl <i>a</i>		3	2,71 0,438
chl (<i>a+b</i>)		3	2,71 0,438

c	Alkalinity*Nitrate		
	<i>MHC</i>	Df	χ^2 P
chl (<i>a:b</i>)		3	2,36 0,501

Table 5.3. **a)** Results from 2-way ANOVAs performed for *M. spicatum*'s traits for alkalinity (High/Low), nitrate (High/Low) and the interaction of alkalinity and nitrate for plants grown alone (MS) and plants grown in competition (MSC). **b)** Kruskal-Wallis tests for traits where ANOVAs assumptions were not met for MS grown alone (MS). Please refer to fig. 4.1 for abbreviations.

a	MS						MSC					
	Alkalinity		Nitrate		Alkalinity*		Alkalinity		Nitrate		Alkalinity*	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Morphology</i>												
RGR_L	0.52	0.476	0.03	0.858	9.47	0.003	0.18	0.673	0.98	0.331	0.41	0.530
RGR_DM	4.52	0.038	0.39	0.533	2.13	0.150	2.58	0.119	0.02	0.888	2.60	0.118
Length Ratio	-	-	-	-	-	-	1.07	0.311	0.02	0.889	0.66	0.425
Density	1.19	0.279	0.05	0.821	0.04	0.834	2.69	0.112	0.06	0.811	0.25	0.622
Stem Diameter	2.58	0.115	1.70	0.199	3.06	0.086	0.27	0.605	0.82	0.374	1.77	0.195
LDMC	3.00	0.111	0.13	0.725	0.62	0.449	0.35	0.568	3.31	0.094	1.13	0.310
LMF	5.65	0.037	0.48	0.504	5.68	0.036	0.07	0.794	3.64	0.081	0.92	0.356
RMF	0.30	0.589	0.01	0.934	0.58	0.448	3.12	0.088	1.38	0.250	1.40	0.247
<i>Physiology</i>												
chl <i>a</i>	1.69	0.220	0.14	0.715	1.15	0.308	0.10	0.754	0.38	0.551	0.87	0.370
chl <i>b</i>	4.71	0.053	1.10	0.316	0.00	0.965	0.06	0.809	0.63	0.442	0.02	0.890
car	0.12	0.731	0.00	0.991	1.87	0.199	0.93	0.354	0.56	0.470	5.38	0.039
chl (<i>a+b</i>)	3.32	0.096	1.22	0.292	0.88	0.368	0.02	0.881	0.48	0.503	0.39	0.543
chl (<i>a:b</i>)	-	-	-	-	-	-	1.03	0.331	0.12	0.731	3.49	0.086
chl:car	10.56	0.008	1.43	0.258	0.79	0.393	1.76	0.210	0.02	0.895	5.05	0.044
tpc	1.02	0.334	0.70	0.422	0.24	0.637	5.62	0.035	0.28	0.606	0.03	0.859
acy	-	-	-	-	-	-	2.64	0.130	8.72	0.012	0.48	0.504
C	12.94	0.004	0.20	0.664	0.97	0.345	1.41	0.258	0.06	0.811	0.69	0.422
N	0.54	0.478	1.03	0.332	0.00	0.982	1.20	0.294	0.47	0.505	2.38	0.149
P	2.05	0.180	0.92	0.358	2.49	0.143	2.77	0.122	4.63	0.053	0.76	0.401
C:N	0.37	0.557	1.00	0.338	0.00	0.959	2.41	0.147	0.40	0.540	2.74	0.124
C:P	2.05	0.180	0.14	0.711	1.93	0.192	4.63	0.052	4.38	0.058	1.43	0.254
N:P	4.46	0.058	1.69	0.221	2.83	0.121	3.18	0.100	5.92	0.032	0.32	0.585
b												
		Alkalinity*Nitrate										
<i>MS</i>		<i>Df</i>	χ^2	<i>P</i>								
LR		3	1.40	0.705								
chl (<i>a:b</i>)		3	3.11	0.375								
acy		3	7.93	0.048								

Effects of condition, competition and species

Both species differed strongly in morphological traits, as evidenced from the results of 3-way ANOVAs or Kruskal-Wallis ($P < 0.001$), for all traits except Leaf Mass Fraction (LMF) (Table 5.5). Interaction between both condition and species, and competition and species showed an effect for RGR_L ($P < 0.02$). Interaction between condition and species, competition and species, condition and competition are significant for LMF ($P < 0.021$) (Table 5.5).

We observed that *M. spicatum* was the only species to display significant differences between conditions for plants grown alone, with a lower RGR_L in LALN compared to HALN (Welch test, $P = 0.044$) (Figure 5.3, Table 5.5). For other differences in RGR_L and differences in LMF, the power of tests was poor (Table 5.4).

Table 5.4. Comparison of traits between condition for *M. spicatum* grown alone (MS). Power (p) of Welch test for traits where P -values (P) were significant ($\alpha < 0.05$). RGR_L: Relative Growth Rate based on length – LMF: Leaf Mass Fraction.

	P	p
RGR_L	HALN	
HAHN	0.044	0.60
LALN	0.044	0.74
LMF	HAHN	
LAHN	0.036	0.50

Condition did not affect morphological traits of *M. spicatum* grown in competition or of *M. heterophyllum*, grown alone or in competition.

Morphological traits did not differ between plants grown alone and plants grown in competition for both species.

Relative Growth Rate was significantly higher for *M. spicatum* than for *M. heterophyllum* (Welch test, $P < 0.04$), except for RGR_L (based on length) of plants grown alone in LALN and of plants grown in competition in HALN (Figure 5.3, Table 5.6).

When grown alone, RMF was significantly lower for MS than for MH (Welch test, $P < 0.03$) in high nitrate condition. When grown in competition, RMF was significantly lower in MS than in MH in low nitrate condition (Figure 5.3, Table 5.6).

Both for plants grown alone or in competition, we observed that *M. heterophyllum* had significantly larger stems, a lower length ratio (LR) indicative of shorter shoots and more branches and a lower density than *M. spicatum* (Welch test, $P < 0.03$). *M. heterophyllum* had also a lower LDMC (Welch test, $P < 0.04$) except for plants grown alone in HALN and for plants grown in competition in LALN. LMF was similar in every condition and competition status.

Table 5.5. Results on morphological and physiological traits for *M. heterophyllum* and *M. spicatum* grown alone or in competition in two alkalinity (low/high) and two nitrate (low/high) conditions. 3-way ANOVAs were used when possible (**a**) and Kruskal-Wallis tests were used for traits where no transformation allowed to achieve normality and/or equality of variances, on morphological and physiological traits (**b**).

a	Condition		Competition		Species		Condition* Competition		Condition *Species		Competition* Species		Condition*Competition*Species	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Morphology</i>														
RGR_L	2.29	0.080	0.31	0.580	144.98	<0.001	1.50	0.216	3.80	0.011	8.57	0.004	1.42	0.239
Length Ratio	0.20	0.896	0.77	0.380	163.92	<0.001	0.47	8.000	0.89	0.450	0.36	0.550	2.89	0.037
Density	0.84	0.472	0.52	0.472	177.89	<0.001	0.39	0.761	0.44	0.722	0.08	0.777	0.75	0.523
Stem Diameter	1.27	0.288	2.84	0.094	254.38	<0.001	4.02	0.009	2.45	0.066	1.10	0.297	0.32	0.813
LDMC	0.45	0.717	1.86	0.180	136.87	<0.001	1.12	0.350	1.03	0.389	1.62	0.209	0.97	0.415
LMF	2.74	0.054	0.49	0.488	0.02	0.891	3.94	0.014	3.56	0.021	10.39	0.002	1.85	0.151
<i>Physiology</i>														
chl <i>a</i>	1.16	0.336	3.22	0.079	6.74	0.013	1.20	0.319	0.13	0.939	0.00	0.982	0.30	0.829
chl <i>b</i>	2.26	0.094	6.76	0.013	62.09	<0.001	0.77	0.517	0.62	0.604	1.03	0.316	0.39	0.762
car	0.04	0.991	0.34	0.565	10.81	0.002	1.91	0.141	1.32	0.281	1.81	0.185	1.23	0.310
chl (<i>a+b</i>):car	3.04	0.038	2.61	0.113	101.36	<0.001	2.63	0.061	4.26	0.010	5.27	0.026	2.31	0.088
tpc	3.18	0.032	0.22	0.638	2127.59	<0.001	0.44	0.722	2.41	0.079	2.54	0.118	0.60	0.619
acy	25.54	<0.001	0.43	0.517	1408.22	<0.001	4.09	0.012	7.61	<0.001	4.67	0.036	2.17	0.104
C	4.25	0.010	0.42	0.521	325.22	<0.001	0.63	0.597	1.05	0.378	3.89	0.055	0.86	0.469
N	0.99	0.400	8.21	0.006	111.45	<0.001	0.55	0.652	0.51	0.675	0.09	0.770	1.06	0.374
P	2.50	0.071	0.43	0.516	157.45	<0.001	2.43	0.077	3.44	0.024	1.30	0.260	0.62	0.604
C:N	1.55	0.215	5.99	0.018	70.78	<0.001	0.31	0.821	1.04	0.384	<0.001	0.995	0.73	0.537
C:P	1.12	0.352	2.38	0.129	152.98	<0.001	3.98	0.013	1.95	0.134	2.76	0.103	1.42	0.248
N:P	3.33	0.028	0.60	0.442	34.86	<0.001	2.18	0.104	0.76	0.523	1.73	0.195	0.29	0.835
b														
	Condition*Competition*Species													
	<i>Df</i>	χ^2	<i>P</i>											
RGR_DM	15	118.43	<0.001											
RMF	15	118.43	<0.001											
chl (<i>a+b</i>)	15	23.72	0.080											
chl (<i>a:b</i>)	15	47.48	<0.001											

Table 5.6. Comparison of traits between species according to condition and competition status. Power (p) of Welch test for traits where P -values (P) were significant ($\alpha < 0.05$). RGR_L: Relative Growth Rate based on length – RMF: Root Mass Fraction.

Competition	Condition	RGR_L		RMF	
		P	p	P	p
No	HAHN	0.032	1.0	0.002	1.0
No	HALN	<0.001	1.0	0.013	0.7
No	LAHN	<0.001	1.0	0.001	0.9
No	LALN	0.247	-	<0.001	0.3
Yes	HAHN	0.006	0.3	0.290	-
Yes	HALN	<0.001	1.0	0.022	1.0
Yes	LAHN	<0.001	1.0	0.072	-
Yes	LALN	<0.001	0.8	<0.001	1.0

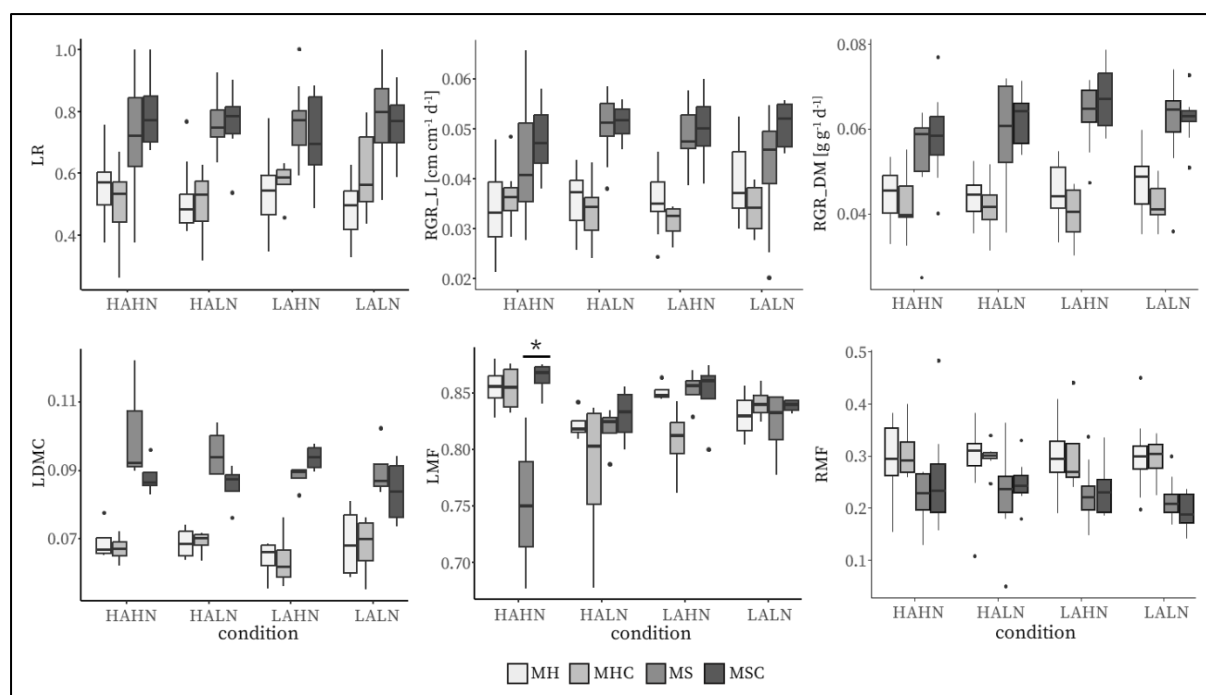


Figure 5.3. Morphological traits measured under two alkalinity (High/Low) and two nitrate (High/Low) levels for *M. heterophyllum* and *M. spicatum* grown alone (MH, MS) or in competition (MHC, MSC): Length ratio (LR), Relative Growth Rate based on Length (RGR_L) and on Dry Mass (RGR_DM), Leaf Dry Matter Content (LDMC), Leaf Mass Fraction (LMF) and Root Mass Fraction (RMF). Stars indicate a significant difference between plant grown alone and in competition for a given condition (pairwise t -test, $P < 0.05$).

5.2.3.3 Competition indices

RII competition index values are all close to zero in both cases (based on length or on dry mass yield), reflecting no clear competition or facilitation effect between the two species. Nevertheless, using RII based on length yield, MH plants grown under low alkalinity and low nitrate (LALN) showed a negative and marginally lower RII (based on length) than MS grown in the same condition (Tukey HSD, $P = 0.079$) (Figure 5.4). In this case, the RII for MS is slightly above zero. In the HAHN condition both species showed comparable RII.

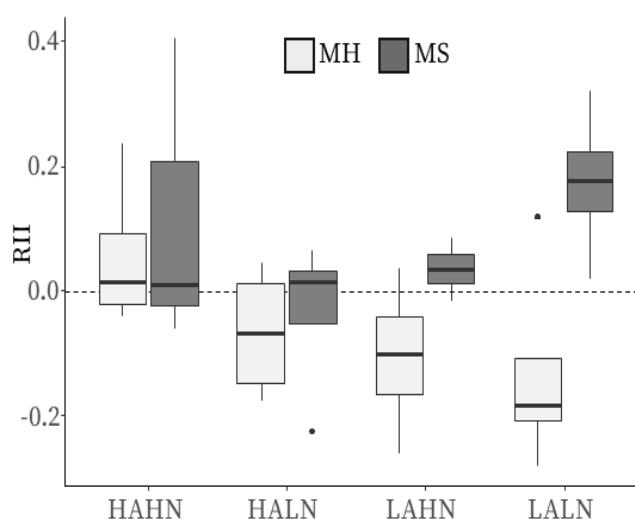


Figure 5.4. Relative Interaction Index based on length for both species, *M. heterophyllum* (MH) and *M. spicatum* (MS). HAHN: High Alkalinity High Nitrate. HALN: High Alkalinity Low Nitrate. LAHN: Low Alkalinity High Nitrate. LALN: Low Alkalinity Low Nitrate.

5.2.3.4 Physiological traits

Effects of alkalinity and nitrate

For *M. heterophyllum* grown in competition (MHC), a significant difference exists for acy (anthocyanin) content between high and low alkalinity, that did not appear for MH grown alone. Anthocyanin content was also affected by the interaction of alkalinity and nitrate (Table 5.2). MH grown alone showed significantly lower acy content in HAHN compared to HALN (Tukey's HSD, $P = 0.034$). For MHC, acy content were significantly lower in HAHN and LALN than in other conditions (Tukey's HSD, $P < 0.009$).

Competition did not really affect *M. spicatum*'s responses to alkalinity, nitrate or the interaction of both (Table 5.3).

Effects of condition, competition and species

Significant effects of condition were noted for tpc (total phenolic compound) and acy (anthocyanin) contents. A significant effect of competition was detected for pigments and phenolic compounds and the interaction between competition and condition was significant for chl ($a:b$) and chl:car ratios and for anthocyanins. An effect of the interaction of condition and species was measured for phosphorus (Table 5.5).

a) Phenolic compounds

Either grown alone or in competition, both species showed no difference for tpc content (total phenolic compound) whatever the condition.

MS grown alone showed a lower acy content in HAHN than in low alkalinity conditions (Welch test, $P = 0.033$). acy content was significantly lower in HAHN than in LAHN for MH grown alone (Welch test, $P = 0.013$) (Table 5.7).

MS grown in competition displayed lower acy content in HALN than in LAHN (Welch test, $P = 0.043$). For acy content of MH grown in competition, all conditions differed from each other (Welch test, $P < 0.02$), except HAHN and LALN, which had the lowest values.

Table 5.7. Comparison of traits according to condition for acy (anthocyanin) content. Power (p) of Welch test for traits where P -values (P) were significant ($\alpha < 0.05$) for *M. heterophyllum* **a)** grown alone (MH) and **b)** in competition (MHC) and *M. spicatum* **c)** grown alone (MS) and **d)** grown in competition (MSC) and for **e)** the competition effect on MS.

a) MH	P	p
	LAHN	
HAHN	0,013	0,8

b) MHC	P	p	P	p	P	p
	HAHN	HAHN	HALN	HALN	LAHN	LAHN
HALN	0,001	1,0	NA	NA	NA	NA
LAHN	<0,001	1,0	0,013	0,6	NA	NA
LALN			0,003	0,9	<0,001	1,0

c) MS	P	p
	HAHN	
LAHN	0,033	0,5
LALN	0,033	1,0

d) MSC	P	p
	LAHN	
HALN	0,043	0,5

e)	P	p
	MS - MSC	
HAHN	0,024	0,02
HALN	0,539	-
LAHN	0,539	-
LALN	0,396	-

No significant effect of competition was detected in any condition for tpc or acy in MS (Table 5.7, Figure 5.5). No difference was noted between MH grown alone and MH grown in competition between conditions (Figure 5.5).

b) Pigments

Pigment contents showed a large variability. No difference in pigment content was noted between conditions for either species. When grown alone in HALN, MH showed a marginally lower chl:car values than in HAHN (Welch test, $P = 0.046$, $p = 0.1$).

For either species, no difference was observed in pigment content in plants, when comparing plants grown alone and plants grown in competition. MS displayed only a lower chl:car ratio in HALN when grown alone compared to when grown in competition but the power of the test was poor (Welch test, $P = 0.022$, $p = 0.02$) (Figure 5.5).

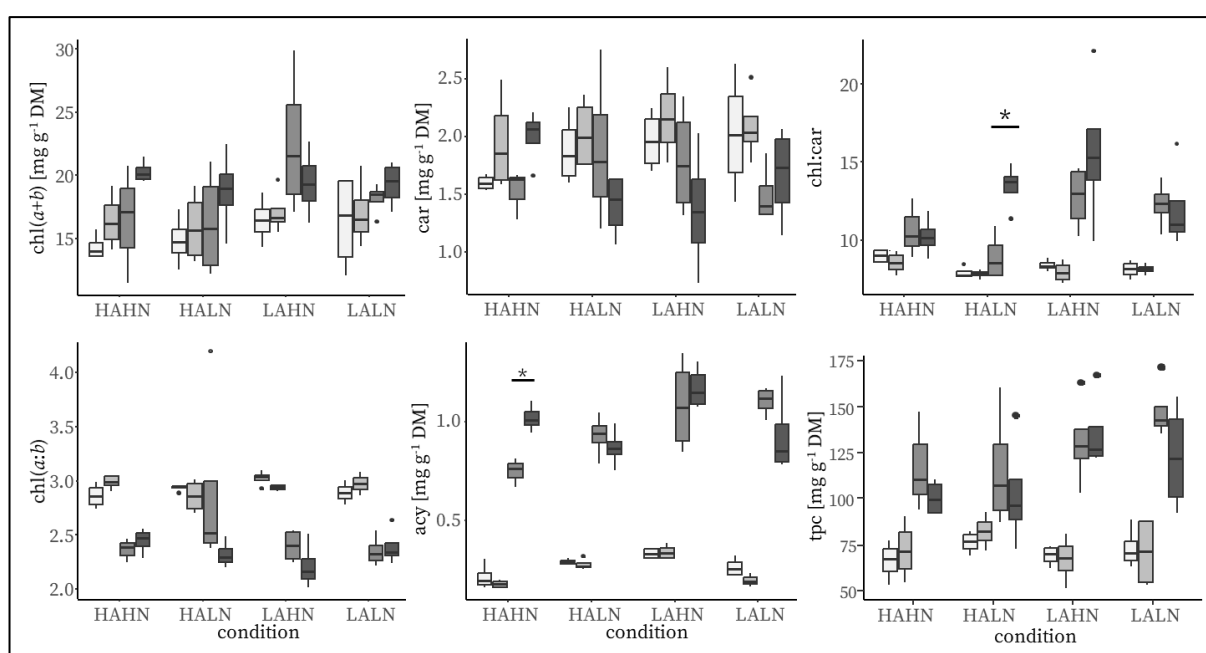


Figure 5.5. Physiological traits measured under two alkalinity (High/Low) and two nitrate (High/Low) levels for *M. heterophyllum* and *M. spicatum* grown alone (MH, MS) or in competition (MHC, MSC): chlorophyll a and b (chl(a+b)), carotenoids (car), ratio chlorophyll to carotenoids (chl:car), ratio chlorophyll a to b (chl(a:b)), anthocyanins (acy) and total phenolic compounds (tpc). Stars indicate a significant difference between plants grown alone and in competition for a given condition (Welch test, $P < 0.05$).

For plants grown alone, chl *b* content was higher in MS compared to MH in low alkalinity (Welch test, $P = 0.019$ for LAHN and $P = 0.099$ for LALN). The chl *a*:*b* ratio was higher for MH in all conditions (Welch test, $P < 0.004$), except in HALN. At low alkalinity, the chl:car ratio was lower for MH (Welch test, $P = 0.029$ for LALN and $P = 0.062$ for LAHN) (Table 5.8).

When grown in competition, MS displayed higher chl *b* content than MH at high alkalinity (Welch test, $P = 0.016$ for HAHN and 0.092 for HALN). The chl *a*:*b* ratio is significantly higher for MH in all condition (Welch test, $P < 0.01$), except in LAHN. The chl:car ratio was significantly lower for MH in HALN (Welch tests, $P = 0.029$) and marginally lower in all other conditions (Welch tests, $P = 0.092$) (Figure 5.5, Table 5.8).

Table 5.8 Comparison of traits between species according to condition and competition status. Power (p) of Welch test for traits where P-values (P) were significant ($\alpha < 0.05$). Please refer to Fig. 4.1 for abbreviations.

Competition	Condition	chl a		chl b		chl(a+b)		chl(a:b)		car		chl:car	
		P	p	P	p	P	p	P	p	P	p	P	p
No	HAHN	0.722	-	0.308	-	0.578	-	0.004	1.0	0.820	-	0.284	-
No	HALN	0.722	-	0.308	-	0.578	-	0.940	-	0.997	-	0.284	-
No	LAHN	0.722	-	0.019	0.8	0.375	-	0.004	1.0	0.820	-	0.062	-
No	LALN	0.722	-	0.099	-	0.566	-	0.004	1.0	0.322	-	0.029	0.8
Yes	HAHN	0.703	-	0.016	0.8	0.257	-	0.003	1.0	0.942	-	0.092	-
Yes	HALN	0.722	-	0.092	-	0.375	-	0.004	1.0	0.204	-	0.029	1.0
Yes	LAHN	0.722	-	0.037	0.3	0.375	-	0.007	0.1	0.219	-	0.092	-
Yes	LALN	0.722	-	0.035	0.4	0.375	-	0.004	1.0	0.322	-	0.092	-

c) Stoichiometry

Carbon content in *M. spicatum* grown alone was significantly lower at high alkalinity compared to the low alkalinity high nitrate condition (LAHN) but the power of the test was poor for HALN compared to LAHN (Welch test, $P = 0.041$, $p = 0.4$). No effect was noted for nitrogen or phosphorus contents. When grown in competition, MS showed no significant difference in carbon, nitrogen or phosphorus content between the conditions.

MH, either grown alone or in competition, displayed no change in carbon, nitrogen nor phosphorus content.

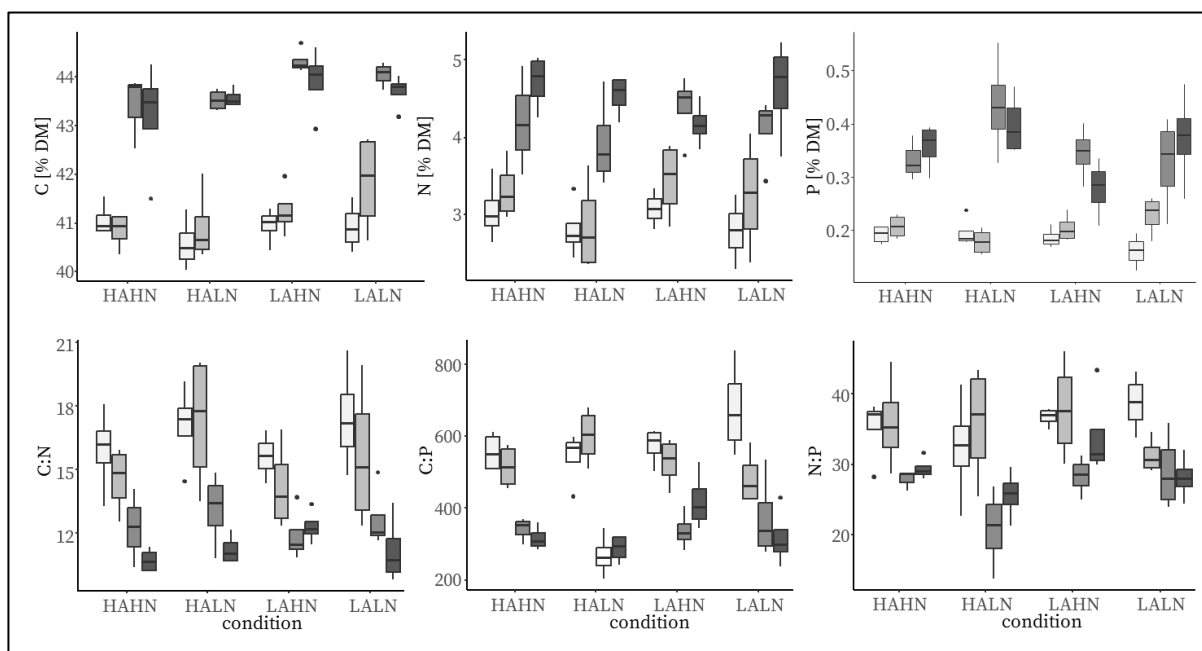


Figure 5.6. Physiological traits measured under two alkalinity (High/Low) and two nitrate (High/Low) levels for *M. heterophyllum* and *M. spicatum* grown alone (MH, MS) or in competition (MHC, MSC): carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) content provided as [%] based on dm and stoichiometry expressed as molar ratios for each treatment.

For both species, the carbon, nitrogen and phosphorus content in plants grown alone compared to those grown in competition did not differ, showing that competition did not influence these traits.

Carbon, nitrogen and phosphorus content measured in plants were globally lower in *M. heterophyllum* than in *M. spicatum* (Figure 5.6). Carbon content was lower in MH than in MS for any condition, whatever the competition status (Welch test, $P = 0.03$).

For plants grown alone, differences in nitrogen between species were significant (Welch test, $P < 0.03$) except in HAHN, for which they were marginally significant (Welch test, $P < 0.084$), with higher values for MS. C:N ratio were lower in MS than in MH at low alkalinity (Table 5.9). Phosphorus content was significantly higher in MS than in MH for any condition.

For plants grown in competition, nitrogen and phosphorus contents were significantly higher in MS than in MH (Welch test, $P < 0.045$) except for LAHN, where it was marginally lower (Welch test, $P = 0.063$). C:N ratios were significantly lower for MS than for MH in high alkalinity (Welch test, $P < 0.048$). C:P ratios were significantly lower for MS than for MH (Welch test, $P < 0.028$) except for LAHN (Welch test, $P = 0.088$) (Figure 5.6, Table 5.9).

Table 5.9. Comparison of traits between species according to condition and competition status. Power (p) of Welch test for traits where P -values (P) were significant ($\alpha < 0.05$). C: carbon – N: nitrogen – P: phosphorus content and associated ratios.

Competition	Condition	C		N		P		C:N		C:P		N:P	
		P	p	P	p	P	p	P	p	P	p	P	p
No	HAHN	0.027	1.0	0.084	-	0.030	0.9	0.078	-	0.003	0.9	0.110	-
No	HALN	0.001	1.0	0.034	0.8	0.022	0.8	0.047	0.5	0.003	0.7	0.110	-
No	LAHN	0.000	1.0	0.013	1.0	0.012	1.0	0.033	1.0	0.003	1.0	0.030	0.8
No	LALN	0.001	1.0	0.013	1.0	0.035	1.0	0.047	1.0	0.017	1.0	0.110	-
Yes	HAHN	0.027	1.0	0.013	1.0	0.009	1.0	0.046	1.0	0.004	1.0	0.187	-
Yes	HALN	0.007	1.0	0.013	1.0	0.009	1.0	0.048	1.0	0.003	1.0	0.141	-
Yes	LAHN	0.003	1.0	0.063	-	0.063	-	0.168	-	0.086	-	0.464	-
Yes	LALN	0.030	1.0	0.039	0.9	0.045	1.0	0.088	-	0.028	1.0	0.187	-

5.2.4 Discussion

The underlying mechanisms of invasibility of submerged aquatic plants are not yet well understood (Hussner et al., 2021; Smith et al., 2021). Here we aimed to explore the responses of the invasive *M. heterophyllum*, to different alkalinity and nitrate conditions when grown alone or with a native congener to gain a better understanding of its rapid spread in French waterways. We hypothesised that high alkalinity would affect the growth of *M. heterophyllum* but that high nitrate would foster it, particularly in high alkalinity conditions. Effect of alka-

linity and nitrate load on plant traits will be discussed in the following before analysing the effect of competition on *M. heterophyllum*'s performances.

5.2.4.1 Performances according to alkalinity level

The gap between high and low alkalinity levels was in the end narrower than what had been intended, which may partly explain that very few differences were recorded for both species between high and low alkalinity conditions.

Only anthocyanins showed some difference in both species depending on alkalinity. *M. spicatum* showed higher contents when grown in competition in HAHN. Both species showed lower anthocyanin content in the HAHN condition compared to LAHN, in monoculture or in mixed cultures. The LAHN condition might have enhanced stress for both species, as the increase in anthocyanins can reflect a protective mechanism, for instance due to the presence of stressed-induced ROS, that can oxidise proteins, membrane lipids, and DNA (Chalker-Scott, 1999; Xu et al., 2017).

In contrast to our predictions, low alkalinity did not favour MH or high alkalinity MS, thus our first hypothesis could not be validated.

5.2.4.2 Performances according to nitrate load

We would have expected that both species would see their performance boosted with high nitrogen availability, since it was reported for some other macrophytes that higher nitrogen resulting in higher N:P ratios in the water would lead to a higher N content in plant tissue resulting in a higher RGR (Dai et al., 2022). For *M. heterophyllum*, we cannot conclude on any nitrogen availability preference maybe because plant tissue chemistry is known to be linked to intrinsic physiological features and not to depend only on water characteristics (Kimball and Baker, 1982). *M. spicatum* globally showed a higher nitrogen content than *M. heterophyllum*, which suggests MS needs a high nitrogen availability to perform or that MH requires less nutrients to grow.

Our results showed that *M. spicatum* was more efficient in nitrate uptake probably accounting for the higher RGR. Dülger et al. (2017) found higher N leaf concentrations in *M. spicatum* than in *M. heterophyllum* for a given N water concentration in high CO₂ conditions containing low HCO₃⁻ concentrations of about 0.85 mM inorganic carbon, in agreement with our results.

MS also displayed higher P content but a lower N:P ratio than MH, however with no difference between conditions. N:P molar ratios ranged from 13.7 to 46, below or above the critical value of 11 defined for macrophytes (based on mass ratios, equivalent to 24.4 as molar ratios

as used in our study) for growth and yield rate (Demars and Edwards, 2007). Plants in HALN, lower than this threshold, may suffer from N limitation, others, above the threshold, may be P-limited. However, in all conditions, N content ranged largely above 1.3 %, and P ranged usually above 0.13% (only one plant was below, at 0.125%), the threshold above which aquatic plants achieve luxury storage (Gerloff and Krombholz, 1966). Both species maintained a similar N content in their leaves no matter the N availability in water, probably because available N was too high to be limiting even in the low nitrate conditions. Therefore, our second hypothesis is partially validated.

5.2.4.3 Performances according to interspecific competition

The shoots of *M. spicatum* were longer than those of *M. heterophyllum* whatever the condition and the competition status, which is congruent with the fact that MS is known to form canopies at the water surface (Richter and Gross, 2013). Moreover, branches were more numerous for *M. heterophyllum*, which suggests that the species tries to cover the ground or occupy space in response to the lowering of light due to *M. spicatum*, as described for other species (Thouvenot et al., 2013). This strategy would negatively affect other species during spring, when plants regrow from roots and rhizomes.

Measured RGR_DM showed some variability but overall no difference between conditions or competition status, ranging from 0.03 to 0.06 for MH and from 0.02 to 0.08 g g⁻¹ day⁻¹ for MS, values close to those measured under optimal growth conditions (Hussner et al., 2021; Riis et al., 2012). In our experiment, *M. spicatum* performed better than *M. heterophyllum* in terms of RGR, which is line with the observations of Dülger and Hussner (2017), who highlighted that *M. spicatum* showed a greater RGR than *M. heterophyllum* for [N-NO₃] between 0.1 and 4 mg l⁻¹ for plants grown alone. We found the same effect also when both species grew in competition. The lesser growth performance of *M. heterophyllum* seems in conflict with observations that alien species accumulate more biomass than native ones (Hastwell et al., 2007). However, being evergreen, *M. heterophyllum* could compensate for a lower growth rate in the growing season, since it may start growing prior to this period. Its competitive ability may not only depend on morphological traits but also on these seasonal characteristics (Greulich and Bornette, 2003; James et al., 1999).

An opposite pattern was found for allocation to root biomass (RMF), with higher values recorded for *M. heterophyllum* than for *M. spicatum*, both when grown alone and in competition. This is in agreement with observations from Dülger & Hussner (2017) on monospecific cultures of both species. This suggests that *M. heterophyllum* would rather invest in its roots than in its aboveground part, competing more for sediment resources than for light (Tilman, 1987).

Changes in biomass allocation may be an adaptative mechanism that helps monopolise space or resources, especially for luxury resource consumers (de Mazancourt and Schwartz, 2012; Wang et al., 2008a). Here plants were grown in separate pots within a given vase. Results may have been different if roots had been in competition as well, with potentially enhanced intra- and interspecific competition (Wang et al., 2008a).

In contrast to studies that have shown that strong competition may exist between species with similar traits because of niche overlapping (Austin et al., 2023), our results did not show any fierce competition between the two *Myriophyllum* species. Within the conditions used, the growth of *M. spicatum* had been rather enhanced by the presence of *M. heterophyllum*, especially in the low alkalinity and low nitrate loading condition, suggesting it is much more efficient to absorb nutrients. This was confirmed by higher nitrogen concentration in waters at the end of the experiment in vases containing *M. heterophyllum* than in others.

Our study shows that competition between both species is weak, thus our third hypothesis is not validated. Yet, we had imagined this would be different based on field observations. Often, competition has been studied between invasive alien and rare and endangered plant species (Bottollier-Curtet et al., 2013; Trémolières et al., 2008). Yet, stronger competition could be expected from native species exhibiting similar ecological niches (Doyle et al., 2003). *M. spicatum* is such a species, known to be a highly invasive alien species in North America, and also exhibiting invasiveness in its native range (Murphy et al., 1990). A well-developed and diverse native macrophyte community could constrain *M. heterophyllum*'s invasion as it would have more difficulties to establish (Fleming & Dibble, 2015). *M. heterophyllum* would probably outcompete weaker competitors but a substitution by a hypothetic stronger exotic competitor appears to be plausible. Major nuisances have indeed already been reported for the cooccurrence of *M. heterophyllum* and *C. caroliniana* (van Valkenburg, 2011).

5.2.5 Conclusion

Our results highlighted different growth strategies for the two species, with *M. spicatum* globally performing better than *M. heterophyllum* in all condition of alkalinity and nitrate loading. However, no fierce competition was noted between the two plants, probably because MS was forming canopies and MH was forming highly branched carpets lower in the water column, suggesting some spatial segregation. The chosen drivers, alkalinity and nitrogen, did not have much impact on morphological and physiological traits in *M. heterophyllum* and the species did not show any clear preference for either condition nor acute sign of stress either grown alone or in competition. It was able to perform quite well whether in low or

high alkalinity or high or low nitrate load and competition with a known rather strong competitor had no adverse effect. These results confirm that *M. heterophyllum* has a large ecological niche, which may partly explain its fast spread in all French waterbodies. At least for this species, fostering competition through the introduction of a strong native macrophyte species in invaded ecosystems may not prevent the spread of *M. heterophyllum*.

Acknowledgment

This work was partly done with resources from the *Pôles de compétences en chimie analytique environnementale, biologie environnementale and terrain-instrumentation* ANATELo, LIEC laboratory, UMR 7360 CNRS – Université de Lorraine. The authors specifically thank Valerie Goncalves, Marie Zaffino, Jean-François Poinssaint, Vincent Dutreuil for their contribution. Special thanks also to our colleagues to Dr. Coffi Belmys Cakpo, Mohamed Amine Mahdjoub and Jonas Dourville for skilful laboratory support during and after the experiment. Experimentation was conducted on the LiecOscope platform (Université de Lorraine, CNRS, LIEC, F57000 METZ, France). We thank Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Voies Navigables de France and Conseil Départemental de la Somme for financing the thesis on *M. heterophyllum* and thank Zone Atelier Moselle for financial support.

5.2.6 Supplementary data

Table S1. Nitrogen concentrations measured in water [$\text{mg l}^{-1}\text{N}$], mean and standard deviation per condition and species concerned after 2 weeks (W2) and at the end of the experiment (W4). MH: vases where *M. heterophyllum* was alone – MS: vases where *M. spicatum* was alone – MHMS: vases with both species.

Condition	Species	N-NO ₃ ⁻				N-NO ₂ ⁻				N-NH ₄ ⁺				Total N			
		W2		W4		W2		W4		W2		W4		W2		W4	
		Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD	Mean	SD
HAHN	MH	7.81	0.24	15.96	0.43	0.07	0.00	0.16	0.04	0.01	0.02	0.02	0.01	7.88	0.26	16.14	0.49
	MS	7.30	0.26	14.34	1.00	0.07	0.01	0.17	0.05	0.01	0.02	0.03	0.01	7.38	0.29	14.54	1.06
	MHMS	7.51	0.31	15.08	0.73	0.08	0.01	0.18	0.04	0.00	0.00	0.01	0.00	7.59	0.33	15.28	0.77
HALN	MH	0.03	0.03	0.40	0.11	0.01	0.01	0.03	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.04	0.04	0.45	0.12
	MS	0.03	0.04	0.08	0.10	0.01	0.01	0.02	0.01	0.00	0.00	0.01	0.01	0.05	0.05	0.12	0.12
	MHMS	0.02	0.03	0.28	0.16	0.01	0.00	0.03	0.01	0.00	0.00	0.01	0.01	0.04	0.03	0.32	0.17
LAHN	MH	8.07	0.21	16.14	0.57	0.07	0.01	0.10	0.02	0.00	0.00	0.04	0.02	8.14	0.22	16.27	0.61
	MS	7.62	0.22	14.79	0.56	0.06	0.01	0.08	0.02	0.00	0.00	0.01	0.01	7.68	0.24	14.88	0.60
	MHMS	8.01	0.22	15.73	0.45	0.07	0.01	0.09	0.02	0.00	0.00	0.02	0.02	8.07	0.23	15.85	0.49
LALN	MH	0.56	0.15	1.07	0.23	0.03	0.01	0.04	0.01	0.00	0.00	0.03	0.02	0.59	0.16	1.13	0.26
	MS	0.38	0.22	0.64	0.48	0.02	0.01	0.03	0.01	0.00	0.01	0.01	0.06	0.40	0.24	0.68	0.49
	MHMS	0.55	0.18	1.01	0.29	0.03	0.01	0.03	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.58	0.19	1.05	0.31

References

- Alpert, P., Bone, E., Holzapfel, C., 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 3, 52–66. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00004>
- Angelstein, S., Schubert, H., 2009. Light acclimatisation of *Elodea nuttallii* grown under ambient DIC conditions. *Plant Ecol.* 202, 91–101. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9500-4>
- Arts, G.H.P., 2002. Deterioration of atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalisation. *Aquat. Bot.* 73, 373–393. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00031-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00031-1)
- Austin, Å.N., Hansen, J.P., Donadi, S., Kautsky, L., Eklöf, J.S., 2023. Stronger effect of individual species' traits than shading on aquatic plant community productivity and interspecific competition. *Aquat. Bot.* 187, 103647. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2023.103647>
- Barko, J.W., Smart, R.M., 1986. Sediment-Related Mechanisms of Growth Limitation in Submersed Macrophytes. *Ecology* 67, 1328–1340. <https://doi.org/10.2307/1938689>
- Bottollier-Curtet, M., Planty-Tabacchi, A.-M., Tabacchi, E., 2013. Competition between young exotic invasive and native dominant plant species: implications for invasions within riparian areas. *J. Veg. Sci.* 24, 1033–1042. <https://doi.org/10.1111/jvs.12034>
- Box, J.D., 1983. Investigation of the Folin-Ciocalteu phenol reagent for the determination of polyphenolic substances in natural waters. *Water Res.* 17, 511–525. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(83\)90111-2](https://doi.org/10.1016/0043-1354(83)90111-2)
- Brundu, G., 2015. Plant invaders in European and Mediterranean inland waters: profiles, distribution, and threats. *Hydrobiologia* 746, 61–79. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1910-9>
- Chalker-Scott, L., 1999. Environmental Significance of Anthocyanins in Plant Stress Responses. *Photochem. Photobiol.* 70, 1–9.
- Coetzee, J.A., Hill, M.P., 2012. The role of eutrophication in the biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*, in South Africa. *BioControl* 57, 247–261. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9426-y>
- Dai, M., Xiao, Y., Wang, T., Xu, J., Wang, Y., 2022. Influence of N:P Ratio of Water on Ecological Stoichiometry of *Vallisneria natans* and *Hydrilla verticillata*. *Water* 14, 1263. <https://doi.org/10.3390/w14081263>
- de Mazancourt, C., Schwartz, M.W., 2012. Starve a competitor: evolution of luxury consumption as a competitive strategy. *Theor. Ecol.* 5, 37–49. <https://doi.org/10.1007/s12080-010-0094-9>
- Demars, B.O.L., Edwards, A.C., 2007. Tissue nutrient concentrations in freshwater aquatic macrophytes: high inter-taxon differences and low phenotypic response to nutrient supply. *Freshw. Biol.* 52, 2073–2086. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01817.x>
- Doyle, R.D., Francis, M.D., Smart, R.M., 2003. Interference competition between *Ludwigia repens* and *Hygrophila polysperma*: two morphologically similar aquatic plant species. *Aquat. Bot.* 77, 223–234. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(03\)00104-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(03)00104-9)
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M.L.J., Sullivan, C.A., 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol. Rev.* 81, 163–182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Dülger, E., Heidbüchel, P., Schumann, T., Mettler-Altmann, T., Hussner, A., 2017. Interactive effects of nitrate concentrations and carbon dioxide on the stoichiometry, biomass allocation and growth rate of submerged aquatic plants. *Freshw. Biol.* 62, 1094–1104. <https://doi.org/10.1111/fwb.12928>
- Dülger, E., Hussner, A., 2017. Differences in the growth and physiological response of eight *Myriophyllum* species to carbon dioxide depletion. *Aquat. Bot.* 139, 25–31. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.02.008>
- Fleming, J., Dibble, E., 2015. Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia* 746. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2026-y>
- Gerloff, G., Krombholz, P., 1966. Tissue analysis as a measure of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants. *Limnol Ocean.* 11, 529–537.
- Grace, J., Wetzel, R.G., 1978. The Production Biology of Eurasian Watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.): A Review. *J. Aquat. Plant Manag.* 16.
- Greulich, S., Bornette, G., 2003. Being evergreen in an aquatic habitat with attenuated seasonal contrasts – a major competitive advantage? *Plant Ecol.* 9–18. <https://doi.org/10.1023/A:1023923418919>
- Gross, E.M., Groffier, H., Pestelard, C., Hussner, A., 2020. Ecology and Environmental Impact of *Myriophyllum heterophyllum*, an Aggressive Invader in European Waterways. *Diversity* 12, 127. <https://doi.org/10.3390/d12040127>

- Gross, E.M., Nuttens, A., Paroshin, D., Hussner, A., 2018. Sensitive response of sediment-grown *Myriophyllum spicatum* L. to arsenic pollution under different CO₂ availability. *Hydrobiologia* 812, 177–191. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2956-7>
- Hastwell, G.T., Daniel, A.J., Vivian-Smith, G., 2007. Predicting invasiveness in exotic species: do subtropical native and invasive exotic aquatic plants differ in their growth responses to macronutrients?: Invasive aquatic plants and growth traits. *Divers. Distrib.* 14, 243–251. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00367.x>
- Hussner, A., Heidbüchel, P., Coetzee, J., Gross, E.M., 2021. From introduction to nuisance growth: a review of traits of alien aquatic plants which contribute to their invasiveness. *Hydrobiologia* 848, 2119–2151. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04463-z>
- Hussner, A., Jahns, P., 2015. European native *Myriophyllum spicatum* showed a higher HCO₃⁻ use capacity than alien invasive *Myriophyllum heterophyllum*. *Hydrobiologia* 746, 171–182. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1976-4>
- Hussner, A., Mettler-Altmann, T., Weber, A.P.M., Sand-Jensen, K., 2016. Acclimation of photosynthesis to super-saturated CO₂ in aquatic plant bicarbonate users. *Freshw. Biol.* 61, 1720–1732. <https://doi.org/10.1111/fwb.12812>
- James, C.S., Eaton, J.W., Hardwick, K., 1999. Competition between three submerged macrophytes, *Elodea canadensis* Michx, *Elodea nuttallii* (Planch.) St John and *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss. *Hydrobiologia* 415, 35–40. <https://doi.org/10.1023/A:1003802205092>
- June-Wells, M., Gallagher, F., Gibbons, J., Bugbee, G., 2013. Water chemistry preferences of five nonnative aquatic macrophyte species in Connecticut: a preliminary risk assessment tool. *Lake Reserv. Manag.* 29, 303–316. <https://doi.org/10.1080/10402381.2013.857742>
- Kennedy, T.L., Horth, L.A., Carr, D.E., 2009. The effects of nitrate loading on the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* and two common, native macrophytes in Florida. *Aquat. Bot.* 91, 253–256. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.06.008>
- Kimball, K., Baker, A., 1982. Variations in the mineral content of *Myriophyllum heterophyllum* Michx related to site and season. *Aquat. Bot.* 14, 139–149.
- Les, D.H., Mehrhoff, L.J., 1999. Introduction of Nonindigenous Aquatic Vascular Plants in Southern New England: A Historical Perspective. *Biol. Invasions* 1, 281–300. <https://doi.org/10.1023/A:1010086232220>
- Madsen, T.V., Hahn, P., Johansen, J., 1998. Effects of inorganic carbon supply on the nitrogen requirement of two submerged macrophytes, *Elodea canadensis* and *Callitriche cophocarpa*. *Aquat. Bot.* 62, 95–106. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(98\)00087-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00087-4)
- 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. *Freshw. Biol.* 26, 175–187. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1991.tb01727.x>
- Madsen, T.V., Sand-Jensen, K., 1987. Photosynthetic Capacity, Bicarbonate Affinity and Growth of *Elodea canadensis* Exposed to Different Concentrations of Inorganic Carbon. *Oikos* 50, 176–182. <https://doi.org/10.2307/3565998>
- Moody, M.L., Les, D.H., 2002. Evidence of hybridity in invasive watermilfoil (*Myriophyllum*) populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 14867–14871. <https://doi.org/10.1073/pnas.172391499>
- Murphy, K.J., 2002. Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe. *Aquat. Bot.* 73, 287–324. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00028-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00028-1)
- Murray, J.R., Hackett, W.P., 1991. Dihydroflavonol Reductase Activity in Relation to Differential Anthocyanin Accumulation in Juvenile and Mature Phase *Hedera helix* L. *Plant Physiol.* 97, 343–351. <https://doi.org/10.1104/pp.97.1.343>
- Neijns, F.K., Moreira, H., de Jonge, M.M.J., Linssen, B.B.H.P., Huijbregts, M.A.J., Geerling, G.W., Schipper, A.M., 2024. Effects of nutrient enrichment on freshwater macrophyte and invertebrate abundance: A meta-analysis. *Glob. Change Biol.* 30, e17094. <https://doi.org/10.1111/gcb.17094>
- Peltre, M.C., Muller, S., Ollivier, M., Dutartre, A., Barbe, J., Haury, J., Tremolieres, M., 2002a. Les proliférations végétales en France : caractères biologiques et écologiques des principales espèces et milieux propices. I. Bilan d'une synthèse bibliographique. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 237–258. <https://doi.org/10.1051/kmae:2002034>
- Peltre, M.C., Muller, S., Ollivier, M., Dutartre, A., Barbe, J., Haury, J., Trémolières, M., 2002b. Les proliférations végétales en France : caractères biologiques et écologiques des principales espèces et milieux propices. II. Impact sur les écosystèmes et intérêt pour le contrôle des poliférations. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 259–280. <https://doi.org/10.1051/kmae:2002035>

- Pietsch, W., Jentsch, H., 1984. Zur Soziologie und Ökologie von *Myriophyllum heterophyllum* Mich. in Mitteleuropa. *Gleditschia* 12, 303–335.
- Porra, R.J., Thompson, W.A., Kriedemann, P.E., 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochim. Biophys. Acta BBA - Bioenerg.* 975, 384–394. [https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(89\)80347-0](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(89)80347-0)
- Reid, A.J., Carlson, A.K., Creed, I.F., Eliason, E.J., Gell, P.A., Johnson, P.T.J., Kidd, K.A., MacCormack, T.J., Olden, J.D., Ormerod, S.J., Smol, J.P., Taylor, W.W., Tockner, K., Vermaire, J.C., Dudgeon, D., Cooke, S.J., 2019. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biol. Rev.* 94, 849–873. <https://doi.org/10.1111/brv.12480>
- Richter, D., Gross, E.M., 2013. Chara can outcompete *Myriophyllum* under low phosphorus supply. *Aquat. Sci.* 75, 457–467. <https://doi.org/10.1007/s00027-013-0292-9>
- Riis, T., Olesen, B., Clayton, J.S., Lambertini, C., Brix, H., Sorrell, B.K., 2012. Growth and morphology in relation to temperature and light availability during the establishment of three invasive aquatic plant species. *Aquat. Bot.* 102, 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.05.002>
- Simberloff, D., Souza, L., Nuñez, M.A., Barrios-Garcia, M.N., Bunn, W., 2012. The natives are restless, but not often and mostly when disturbed. *Ecology* 93, 598–607. <https://doi.org/10.1890/11-1232.1>
- Smith, S., Küpper, F.C., Trinder, C., Louca, V., 2021. Assessing watermilfoil invasion effects on native macrophyte communities in North American lakes using a novel approach for macrophyte sampling. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 1. <https://doi.org/10.1051/kmae/2020043>
- Thouvenot, L., Haury, J., Thiébaud, G., 2013. Seasonal plasticity of *Ludwigia grandiflora* under light and water depth gradients: An outdoor mesocosm experiment. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 208, 430–437. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.07.004>
- Thum, R.A., Zuellig, M.P., Johnson, R.L., Moody, M.L., Vossbrinck, C., 2011. Molecular markers reconstruct the invasion history of variable leaf watermilfoil (*Myriophyllum heterophyllum*) and distinguish it from closely related species. *Biol. Invasions* 13, 1687–1709. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9927-0>
- Trémolières, M., Combroux, I., Thiébaud, G., Haury, J., 2008. Réponse des communautés végétales aux conditions environnementales : perturbations ou contraintes. *Sci. Eaux Territ.* 63–77.
- Wang, J., Yu, D., Wang, Q., 2008a. Growth, biomass allocation, and autofragmentation responses to root and shoot competition in *Myriophyllum spicatum* as a function of sediment nutrient supply. *Aquat. Bot.* 89, 357–364. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.04.001>
- Wang, J., Yu, D., Xiong, W., Han, Y.-Q., 2008b. Above- and belowground competition between two submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 607, 113–122. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9371-7>
- Xu, Z., Mahmood, K., Rothstein, S.J., 2017. ROS Induces Anthocyanin Production Via Late Biosynthetic Genes and Anthocyanin Deficiency Confers the Hypersensitivity to ROS-Generating Stresses in Arabidopsis. *Plant Cell Physiol.* 58, 1364–1377. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx073>

5.3 Impact of dye treatment as management strategy on available light may favour a highly invasive alien aquatic plant

Hélène Groffier^{a,b}, Mohamed A. Mahdjoub^a, Simon Devin^{a,b}, Elisabeth M. Gross^{a,b}

^a Université de Lorraine, CNRS, LIEC, F-57000 Metz, France

^b LTSER-Zone Atelier Moselle, F-57000 Metz, France

Abstract:

Attempts to control massive proliferations of invasive alien aquatic plants (IAAP) are often ineffective. A renewed interest for dye treatment is emerging aiming to control the submerged macrophyte *Myriophyllum heterophyllum* in France. We aimed to understand the effects of dye on this plant knowing about its adaptation to low light. In a 2x2 factorial design experiment, we assessed the effect of a dye mixture based on Brilliant Blue (E133) and Allura Red (E129) at high and low light intensities on light quantity and quality and how this might affect the plant's performance by measuring morphological and physiological traits. A multivariate analysis identified three groups – high light (HL) plants, plants in high light with dye (HLD) or low light (LL), and low light with dye (LLD) plants. HL plants performed well but showed stress signs, with a reduced main shoot length, a higher leaf dry matter content (LDMC) and a lower nitrogen content (N), not observed in plants grown in HLD or LL. HLD and LL plants exhibited a comparable total length growth rate to those in HL, but had lower LDMC and higher N contents. LLD plants performed poorly with the lowest growth and signs of physiological stress. Dye-induced changes in light quality only marginally affected the absorbance range of chlorophyll *b*, which apparently did not affect photosynthesis. Commercially available dyes currently used to control nuisance aquatic plants thus seem to have little or no effect on submerged macrophytes. The presence of dye may exacerbate negative effects of very low light intensities on the plant's growth. However, these very low intensities would only be reached during high-water levels or in winter, periods where the dye would rapidly be diluted. During summer, however, the application of dye may protect the plant from damaging light intensities and thus not be a good management strategy to control low light adapted invasive submerged macrophytes.

Keywords: Submerged macrophyte – *Myriophyllum heterophyllum* – Invasive plant management – Chemical control (Dye) – Morphological traits – Physiological traits – Light stress

Introduction

Invasive alien aquatic plants (IAAP) have a proportionally higher appearance as preoccupying invasive species in the EU Invasive Alien Species Regulation 1143/2014 than terrestrial plants. This regulation requests for confinement and control of the listed species, while minimising collateral side effects on the ecosystems.

Massive proliferations of IAAP have many negative effects on biodiversity or ecosystem functions and services (Crane et al., 2022; Thiemer et al., 2021). Prevention, early detection and eradication at this stage are among the most effective management actions, but often difficult to achieve. Subsequently, an efficient management strategy comprising one or several control methods is required to reduce or eradicate established IAAP (Hussner et al., 2017). Very often, the demand for a control of heavy infestations comes from the recreational use of aquatic systems (Dutartre, 2004; Shackleton et al., 2019). Managers have to choose among a variety of control techniques to reduce plant biomass at least temporarily and to ensure the continuity of human activities. The most common used technique is mechanical harvesting (Hussner et al., 2017), known to be costly and unsustainable since it fosters dispersal through fragmentation and vegetative reproduction (Hussner and Krause, 2007; Madsen, 2000; Newman and Duenas, 2017). To avoid those disadvantages, managers have sought more affordable solutions such as the use of synthetic dyes to limit light availability for photosynthesis and eventually decrease plant biomass (Buglewicz and Hergenrader, 1977; Crane et al., 2022). First reports on the use of dyes to manage the proliferation of aquatic plants and algae date about 80 years (Eicher, 1947). The efficiency of dye treatments *in situ* have often been weak or difficult to disentangle from other variables such as temperature, available inorganic carbon, water flow, nutrient load or changes in natural light (Denys et al., 2014; Hintz, 2021; Madsen and Maberly, 1991). In addition, IAAP diverge much in their preference for different light intensities, with some even preferring shade conditions (Koleszár et al., 2022).

Submerged macrophytes are used to cope with changes in light quantity and quality because of movement and reflection at the water surface and increased attenuation of light with depth (Madsen and Maberly, 1991). Light availability can be reduced by the presence of suspended particles, phytoplankton, or other aquatic plants (Hintz, 2021). Consequently, different submerged macrophyte species exhibit morphological or physiological adaptations for low or high light, depending on their typical growth environment (Chen et al., 2016; Riis et al., 2012). Yet, a certain plasticity is also needed to account for the frequent and not always predictable changes in light quantity and quality. Such short-time acclimations will help the plants to compensate for unfavourable light environments (Barko and Smart, 1981a; Guo et al., 2023; Hussner et al., 2011). For example, aquatic plants may respond to reduced light levels with

stem elongation, a reduction in the number of side shoots and a greater root mass fraction (Barko and Smart, 1981a). Plants may also acclimate to different light levels by physiological changes in the rate of photosynthesis, the ratio of chlorophyll *a* to *b* or the carotenoid content (Demmig-Adams and Adams, 1992).

Originating from the south-eastern part of the USA, *M. heterophyllum* is an evergreen macrophyte, invasive in the north-eastern part of the USA (Moody and Les, 2002), and also an invasive alien species in Europe since probably the 1940s (Anderson et al., 2015; Gross et al., 2020). The species seems currently to enhance its ecological niche (Gross et al., 2020), tolerating ranges of environment variables in France different from those previously observed in other European countries (Hussner and Krause, 2007; Pietsch and Jentsch, 1984) and in the USA (June-Wells et al., 2013; Thum and Lennon, 2010). This submerged macrophyte can form dense mats that may displace other species (Thum and Lennon, 2010), including species of high conservation value (e.g. *Luronium natans*) (Anderson et al., 2015). High economic costs result from clogged infrastructures, disturbance of aquatic recreational activities (Bailey and Calhoun, 2008) and decreased shoreline property values (Halstead et al., 2003). In recent years, a vast spread in North-eastern France has been observed, especially in small-gauge navigation channels and associated harbours, accounting currently for more than 900 km of affected waterways. In order to counter its development, there is a renewed interest in applying synthetic dyes to the water column to modify light availability and thus reduce the growth of this and other nuisance species. Yet, *M. heterophyllum* is known to be adapted to low light intensities (Hussner and Jahns, 2015).

Our objective was thus to understand the effects of dye application in waterbodies on *M. heterophyllum*. We set up our study in indoor microcosms to control environmental conditions, applying both high and low light levels with or without dye. We investigated dye effects both on light quantity and quality, and resulting morphological and physiological changes of the plant. We hypothesised that

- *M. heterophyllum* would display different morphological and physiological acclimations under different light conditions and changes in light spectra to the application of dye in the water column;
- Dye application under high light would not negatively affect this low-light adapted species.

Material and Methods

Experimental set-up

We set up a factorial design experiment with two light levels (high/low) and with and without dye. The dye used was a mix of two food dyes, Brilliant Blue FCF (E133; CAS Number 3844-45) and Allura Red (E129; CAS Number 25956-17-6), commercialised in France as BactaPro®. The initial concentration for our experiment was at 2 mg l⁻¹ E133 and 0.4 mg l⁻¹ E129, calculated in order to mimic the reduction of light obtained at 1 m depth after dye spreading in a French ongoing field experiment. In particular, it has been being used since 2022 in the French inland yacht harbour of Saint-Jean-de-Losne (Burgundy) at concentrations of 0.2 mg l⁻¹ E133 and 0.04 mg l⁻¹ E129 in order to control the development of *M. heterophyllum*'s biomass. Shoots of *M. heterophyllum* were sampled in a small-gauge channel in North-eastern France (48°67' N, 5°82' E). They were brushed gently in order to remove debris and epiphytes. Apical shoots of 10 cm length were pre-cultured in a tank for 7 days at ~70 µmol photons m⁻² s⁻¹. Sediment used was collected in a small gauge channel. For the experiment itself, we used three vases per condition (8 l, 19 cm Ø, 40 cm height) filled with tap water and planted four plants per vase each into a separate sediment container (PP, 52 mm Ø, 74 mm height, filled with 100 ml). Local tap water has an alkalinity of about 2 - 2.5 mM and a pH of about 7.57. Addition of the dye slightly increased the pH of the tap water to 7.65. As plants were cultivated individually in one pot with sediment and density of plants in the 8 l vases was not too high, this provided 12 replicates per condition and a total of 48 plants. At the beginning of the experiment, more than 60 plants were measured and weighed for fresh mass, then each 12 of them per condition were evenly distributed to the vases according to their length to avoid starting differences (1-way ANOVA, df = 4, F = 0.012, P = 1). Another set of 12 plants was used as starting control plants. They were freeze-dried individually to determine their dry mass and the DMC (dry matter content), the ratio between fresh and dry mass.

Light was provided by eight LED tubes (150 cm, ToLEDo T8 V3 4Ft 20W 2000lm 840), installed 105 cm above the table. The luminosity was adjusted with black gauze using a LI-COR spherical Quantum Sensor (LI-193) at ~100 (high light) and ~30 µmol photons m⁻² s⁻¹ (low light) at the bottom of the vases. The aim was to mimic an average luminosity in the field at a depth of 1 metre with full sunlight and during cloudy days, respectively. The experiment was carried out for 14 days at the beginning of July 2023 in a culture room, with day/night light cycle of 16:8h at 22±1 °C.

Plant morphological traits

At the end of the experiment, each plant was cleaned with a soft brush and the main stem and all side shoots were measured. We then dissected the plant in above- and belowground parts (the latter comprising roots and part of stem planted in sediment) in order to proceed to morphological traits measurements (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). The 10-cm apical part of each main shoot was separated from the rest of the aboveground plant biomass and used for biochemical analyses. We determined the fresh weight for all plant parts and the dry weight after freeze-drying. Upper Leaves (UL) were separated from Upper Stem (US) in order to determine LMF (leaf mass fraction, based on the ratio of leaf and stem dry mass for this section) and LDMC (leaf dry matter content). We also determined the fraction of belowground biomass (BGF) as the ratio between above- and belowground parts. In order to consider the effect of branching, we calculated the ratio between the length of the main shoot to total shoot length including all side shoots (Length Ratio / LR).

Total shoot Relative Growth Rate (RGR) was calculated as $RGR_L = \frac{(\ln L_f - \ln L_0)}{t}$ where total shoot represents the main and lateral shoots of the plant together with branches, L_0 the initial and L_f the final total shoot length and t was the duration of the experiment in days. Dry Mass RGR was calculated in the same way: $RGR_{DM} = \frac{(\ln W_f - \ln W_0)}{t}$, W representing the total dry mass.

Plant chemistry

Lyophilised plant material was ground in a ball mill to fine powder. We used leaf biomass for the analysis of the plant chemistry. Carbon and nitrogen content were measured by elemental analysis (Thermoquest NA2100 protein) from 2 mg samples weighed into tin capsules (5x9 mm). Phosphorus analysis was performed by spectrophotometry (Gallery Plus, Thermo Scientific) after alkaline mineralisation using the adapted standard NF EN ISO 6878 (April 2005). Stoichiometry was calculated as the molar ratios of C:N, C:P or N:P, respectively.

All spectrophotometric measures were performed in a Varian Cary 50 Bio UV/Visible spectrophotometer. All extractions were performed using 1 ml of solvent per sample in an Eppendorf Thermomixer (1200 rpm, 2 h with alternating 2 min shaking, 2 min quiet). After extraction, samples were centrifuged at 11 000 g (Hettich, Mikro 185) for 10 min. Chlorophyll *a* and *b* (chl *a*, chl *b*) and total carotenoids (car) were extracted with acetone and 0.1 M Tris-HCl, pH 7.8 at 80/20 [v/v] using about 0.5 mg leaf powder. Absorption was measured at 470, 664 and 647 nm. Pigment contents were calculated based on dry mass (dm) using the equations from Porra et al. (1989):

$$[\text{chl } a] = (12.25 \cdot A_{664} - 2.55 \cdot A_{647}) / \text{dm}$$

$$[\text{chl } b] = (20.31 \cdot A_{647} - 4.91 \cdot A_{664}) / \text{dm}$$

$$[\text{car}] = [(1000 \cdot A_{470} - 3.27 \cdot (12.25 \cdot A_{664} - 2.55 \cdot A_{647}) - 104 \cdot (20.31 \cdot A_{647} - 4.91 \cdot A_{664})) / 229] / \text{dm}$$

We also calculated the mass ratio between chl *a* and chl *b* as chl *a*:*b*, and the ratio between chl (*a*+*b*) and car as indicators of light adaptation or stress reaction.

Anthocyanins (acy) were extracted from about 1 mg leaf powder using methanol, ultrapure water, and 37% HCl at 80/20/1 [v/v/v]. Absorptions were read at 532 and 653 nm and concentrations calculated with the equation of Murray and Hackett (1991), using the molecular weight of cyanidin (an anthocyanin typically found in *Myriophyllum*) and its molar absorption coefficient:

$$[\text{acy}] = [(A_{532} - 0.24 \cdot A_{653}) / 30] \cdot 287.25 / \text{dm}.$$

Total phenolic compounds (tpc) were extracted using 1 ml aqueous acetone 50/50 [v/v] for ~1 mg of leaf powder and then quantified according to the Folin-Ciocalteu method (Box, 1983). 300 µl of a saturated sodium carbonate solution (300 g l⁻¹ Na₂CO₃) and 100 µl of Folin-Ciocalteu reagent (2N; Merck) were successively added to tpc extracts dissolved in 2 ml ultrapure water. Absorption at 750 nm was read after 30 min, and concentrations calculated from a calibration curve using a tannic acid as standard.

Chlorophyll fluorescence measurements

After 14 days, the photosynthetic activity of upper leaves was measured using a Mini-PAM-II (Walz, Effeltrich, Germany). Fluorescence measurements (Fo, and Fm) were taken on one plant per vase, on a leaf harvested in the apical part at about 30 mm below the meristem. The maximal (Fm) and minimal fluorescence (Fo) were measured after 5-min dark-adaptation (Heidbüchel et al., 2019a) to “open” all functional reaction centres. The optimal quantum ratio of PSII was calculated as follows: $\frac{Fv}{Fm} = \frac{Fm - Fo}{Fm}$.

Dye action spectrum

At the end of the experiment, water samples were taken from the vases. At the same time, pigments (chlorophyll and carotenoids) were extracted from plant upper leaves in the vases that had received the different treatments, using the method described in §2.3. The absorbance spectra of water and pigment extracts were measured with a spectrophotometer (Varian Cary 50 Bio UV/Visible) between 400 and 700 nm, the spectrum useful for photosynthesis. The water and pigment spectra were normalised for comparison setting the highest absorbance

peak of the dye mixture at 1, which was 630 nm, and setting at 1 the peak of chlorophylls in the red spectrum at 665 nm for the pigment extracts.

Statistical analysis

We discovered the presence of *Parapoynx stratiotata* larvae (Lepidoptera, Crambidae) on some of our plants and decided to exclude all vases concerned in the statistical analyses because even non-grazed plants may have undergone stress due to herbivory that could lead to changes in their morphology and physiology (see Fornoff & Gross 2014 for possible changes). We thus conducted our analyses with $n = 8$ for HL and HLD, and $n = 4$ for LL and LLD treatments respectively, considering each individual plant as replicate as all plants had been grown in separate pots with sediment and in sufficiently large vases, excluding nutrient or space competition.

Principal Component Analyses (PCAs) were carried out separately on morphological and physiological parameters. A co-inertia analysis (followed by a Monte-Carlo test) was conducted on those results, to look for similarity of response patterns between these two categories of biological responses, together with ANOVAs or MANOVAs on the first axes to assess between-groups differences. Linear models were developed to assess the role of light intensity. Two-way ANOVAs were performed in order to compare the different treatments regarding morphological and physiological traits. Data were tested for normality (Shapiro-Wilk test) and homogeneity of variances (Levene test) to meet the assumptions of ANOVA. Data was log transformed where appropriate. Otherwise, when necessary, Kruskal-Wallis tests were conducted. Significant differences between means were identified by the post hoc Tukey's HSD test for ANOVAs and Hotelling test for MANOVAs at the 0.05 significance level. Analyses were performed using the R software (version 4.3.2).

Results

Dye action spectrum

PPFD (Photosynthetic Photon Flux Density) values measured at canopy level in the vases ranged between $13.5 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for low light with dye (LLD), 25.9 for low light alone (LL), 44.2-47.7 for high light with dye (HLD) and 136.5-147.1 for high light alone (HL). The absorbance spectra of the coloured water from the vases used in the experiment and the absorbance spectra of the pigment extracts from the plants used in the experiment were normalised and superimposed (Fig. 1). In the blue and red regions of the visible spectrum respectively, there were slight peaks of the coloured water at 409 and 504 nm and a marked peak at

630 nm. Two peaks are consistent with the peaks of the two food pigments used in the dye, Allura Red [peak at 504 nm] and Brilliant Blue [630 nm]. In the pigment extracts, we observed four marked peaks, at 415, 432, 456 and 665 nm, corresponding to the absorbance regions of chlorophylls *a*, *b* and carotenoids. The absorbance peak of Allura Red is not overlapping with the main absorption of carotenoids and the blue region of chlorophyll absorbance. The absorbance peak of Brilliant Blue is marginally overlapping with the slope of the main absorbance peak of chlorophylls, covering the region where chlorophyll *b* has its maximum (647 nm). Yet, this main peak of Brilliant Blue is not affecting the maximum absorbance of chlorophyll *a* (Fig. 4.7).

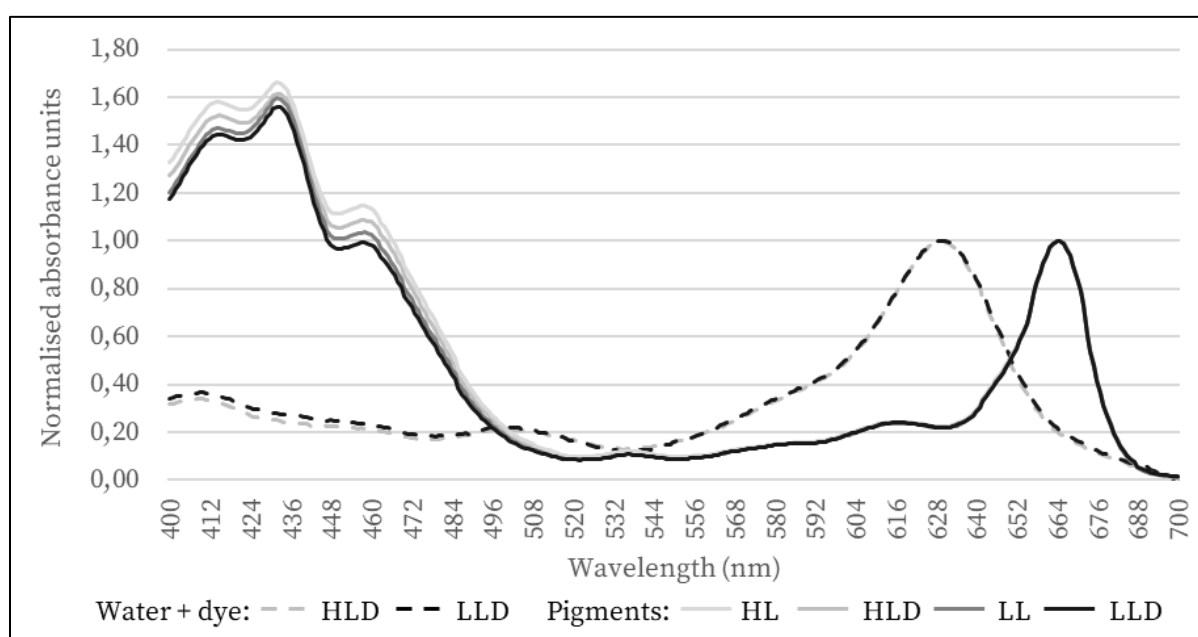


Figure 5.7. Comparison of normalised absorbance spectra of dyed water and plant pigments for the different treatments. Peaks in the red spectrum (630 and 665 nm) were set at 1. Treatments: HL: High Light; HLD: High Light with Dye; LL: Low Light; LLD: Low Light with Dye.

Morphology

The results of PCA ordination based on morphological traits showed that samples separate along the first PCA axes. The first two axes of PCA ordination explained 67.4% of total variance (Fig. 2). In particular, RGR, LDMC and LMF seem to drive the results for plants grown under high light alone, whereas the LLD condition seem to be negatively correlated to Belowground Mass Fraction (BGF) and positively to Length Ratio (LR). On the first PCA axis (45.8% of explained variance), LL and HLD treatments do not differ from each other but from the 2 other treatments HL and LLD, which also differ from one another (Tukey's HSD, $P < 0.04$) (Fig. 4.8). On the second PCA axis (21.6% of explained variance), only HLD treatment differs from LLD

(Tukey's HSD, $P = 0.008$), whereas they could not be discriminated from any other. Treatments could neither be statistically separated from each other along the 3rd and 4th axes (24.2% of explained variance). PCA inertia revealed that LMF, LR and both RGRs better explained the positioning along the first axis, whereas BGF and LDMC explained the results along the 2nd axis (Supplementary data, Table S1).

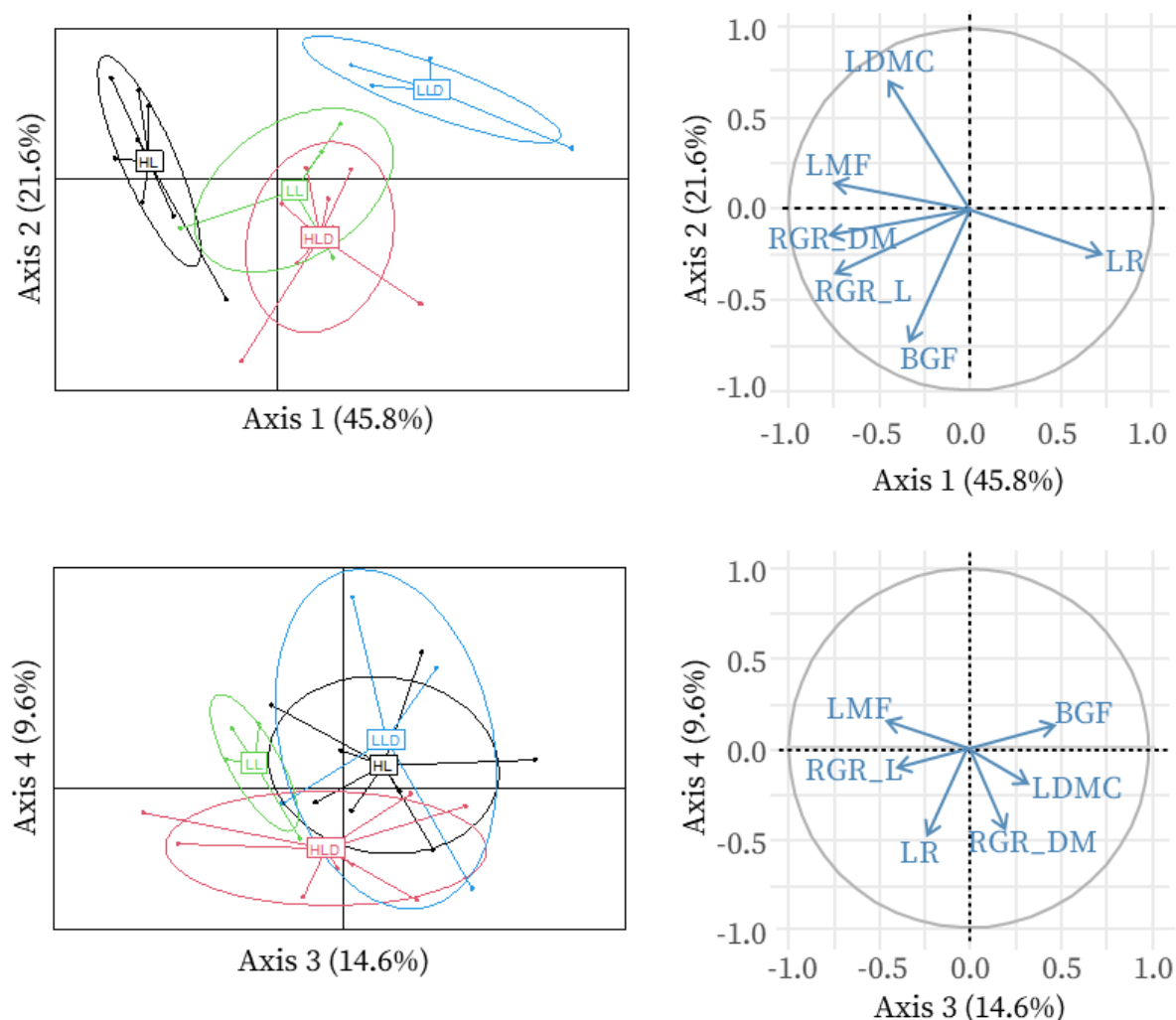


Figure 5.8. PCA ordination of the morphological traits of *M. heterophyllum* grouped by treatment and corresponding correlation circles for the first 4 axes. Treatments: HL: High Light; HLD: High Light with Dye; LL: Low Light; LLD: Low Light with Dye. BGF – Below-Ground Mass Fraction; LDMC – Leaf Dry Matter Content; LMF – Leaf Mass Fraction; LR: Length ratio between main shoot and total shoot length; RGR_DM – Relative Growth Rate based on Dry Mass; RGR_L – Relative Growth Rate based on Length.

Linear models based on PPFD values showed an overall significant effect of light intensity on all traits measured. In particular, light intensity was positively correlated to all morphological traits, except length ratio, which displayed a negative correlation to light intensity (data not

shown). At the highest light intensity, the plants performed best but developed shorter main stems and invested more in lateral shoots. We observed slight gradients between the 4 treatments for RGRs, DMC and BGF based on light availability: the higher the PPFD, the higher the values of these parameters; the opposite is true for Length ratio (Fig. 4.9). The length ratio showed significant differences (KW, $P < 0.001$) between treatments and was lower for the HL treatment compared to HLD (Welch's t-test, $P < 0.001$), LL (Welch's t-test, $P = 0.017$) and LLD (Welch's t-test, $P = 0.052$).

The LLD treatment showed a significantly lower RGR_L compared to other treatments (KW, $P = 0.03$). The result of the two-way ANOVA on RGR_DM also showed a significant effect of light, dye and the interaction of light and dye (Table 4.10) but again we observed only a significantly lower RGR_DM for plants grown under LLD than for the 3 other treatments. The results on LDMC highlighted a significant effect of the interaction of light and dye (Table 4.10), with a higher LDMC for the HL treatment compared to the HLD treatment (Tukey's HSD, $P = 0.02$). As for RGR_DM, the two-way ANOVA based on BGF indicated a significant effect of light, with a significant lower ratio for LLD than for HL alone (Tukey's HSD, $P = 0.02$). LMF was the only parameter to show a significant effect of dye according to the 2-way ANOVA, with a significantly lower proportion of leaves in plants grown in the vases with dye (Tukey's HSD, $P < 0.05$), only marginally significant for HLD compared to LL treatments (Tukey's HSD, $P < 0.09$).

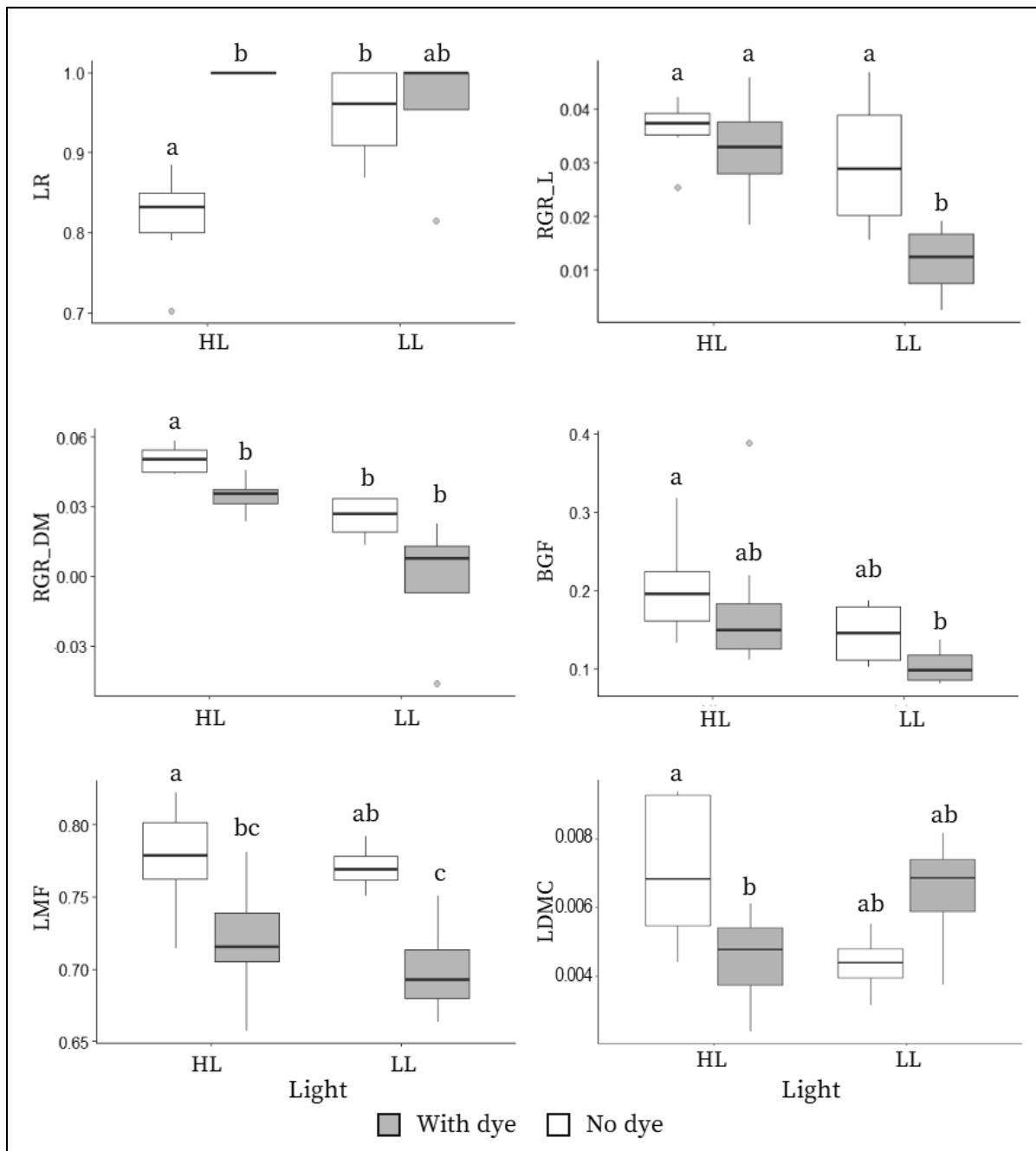


Figure 5.9. Boxplots of Length Ratio (LR), RGR based on total shoot length (RGR_L) and on dry mass (RGR_DM), LDMC (Leaf Dry Matter Content), LMF (Leaf Mass Fraction) and Below-Ground mass Fraction (BGF) under the two light levels (High/ Low) in absence or presence of dye. LR equals 1 for HLD (High Light with Dye) in the absence of side shoots. Coloured boxplots show the treatments with dye. Black letters indicate significant differences between treatments (Tukey's HSD or Welch's t-test, $P < 0.05$).

Table 5.10. Results for morphological and physiological traits measured for plants grown under each treatment (HL=High Light, HLD=High Light with Dye, LL=Low Light, LLD=Low Light with Dye). **1a**: 2-way ANOVA was used when possible, showing the effects of 'light' ($df = 1$), 'dye' ($df = 1$) and their interaction ('light*dye', $df = 1$). **1b**: Kruskal-Wallis tests ($df = 3$) was used for traits where no transformation allowed to achieve normality and/or equality of variances, on morphological and physiological traits

1a	Light <i>F</i>	<i>P</i>	Dye <i>F</i>	<i>P</i>	Light*dye <i>F</i>	<i>P</i>
RGR_L	4.15	0.055	2.6	0.123	1.57	0.224
RGR_DM	19.77	<0.001	12.88	0.002	6.13	0.022
LDMC	0.33	0.57	2.46	0.133	10.55	0.004
LMF	0.86	0.366	21.01	0.000	0.18	0.676
BGF	8.18	0.010	2.65	0.120	0.32	0.580
chl <i>a</i>	1.98	0.175	5.52	0.029	45.72	<0.001
chl <i>b</i>	1.81	0.194	3.8	0.065	34.15	<0.001
chl (<i>a+b</i>)	1.95	0.178	5.37	0.031	43.77	<0.001
chl (<i>a:b</i>)	0.00	0.986	0.03	0.859	2.28	0.147
car	0.85	0.367	1.85	0.189	34.74	<0.001
chl (<i>a+b</i>) / car	2.56	0.125	10.32	0.004	16.69	<0.001
tpc	1.93	0.180	3.14	0.092	0.15	0.703
acy	10.82	0.004	0.27	0.612	18.65	<0.001
Fv/Fm	2.42	0.135	0.79	0.385	0.45	0.512
C	9.97	0.005	1.4	0.251	18.54	<0.001
N	4.81	0.040	7.01	0.016	3.84	0.064
P	0.23	0.637	0.36	0.555	0.2	0.658
C:N	16.12	<0.001	9.26	0.006	1.21	0.285
C:P	0.08	0.779	0.97	0.336	1.47	0.240
N:P	2.37	0.139	3.61	0.072	1.87	0.187

1b	Treatment <i>Df</i>	χ^2	<i>P</i>
LR	3	16.344	<0.001

Physiology

The results of PCA based on physiological traits shows that the first two axes explained 61.2% of total variability (Fig. 4.10). In particular, anthocyanins were positively correlated to HL and LLD. Pigment content, carbon and nitrogen seem to drive the results on LL and HLD treatments.

Within-group variability was too high to identify differences using only one axis. We thus explore the first 3 axes together with a MANOVA and determined that HL was statistically different from HLD (Hotelling, $P = 0.015$), LL ($P = 0.008$) and LLD ($P < 0.001$) and LLD differed also from the HLD treatment ($P < 0.001$). HLD and LL did not differ significantly ($P = 0.552$). Considering PCA inertia, pigments, both chlorophyll and carotenoids, and nitrogen explained mainly the positioning along the first axis, while phosphorus, carbon and anthocyanins better explained the results along the 2nd axis (Supplementary data, Table S2).

Linear models based on PPFD values showed a significant positive effect of light intensity on all morphological traits measured. Light intensity was negatively correlated to all physiological traits except tpc, P and the C:N ratio (data not shown).

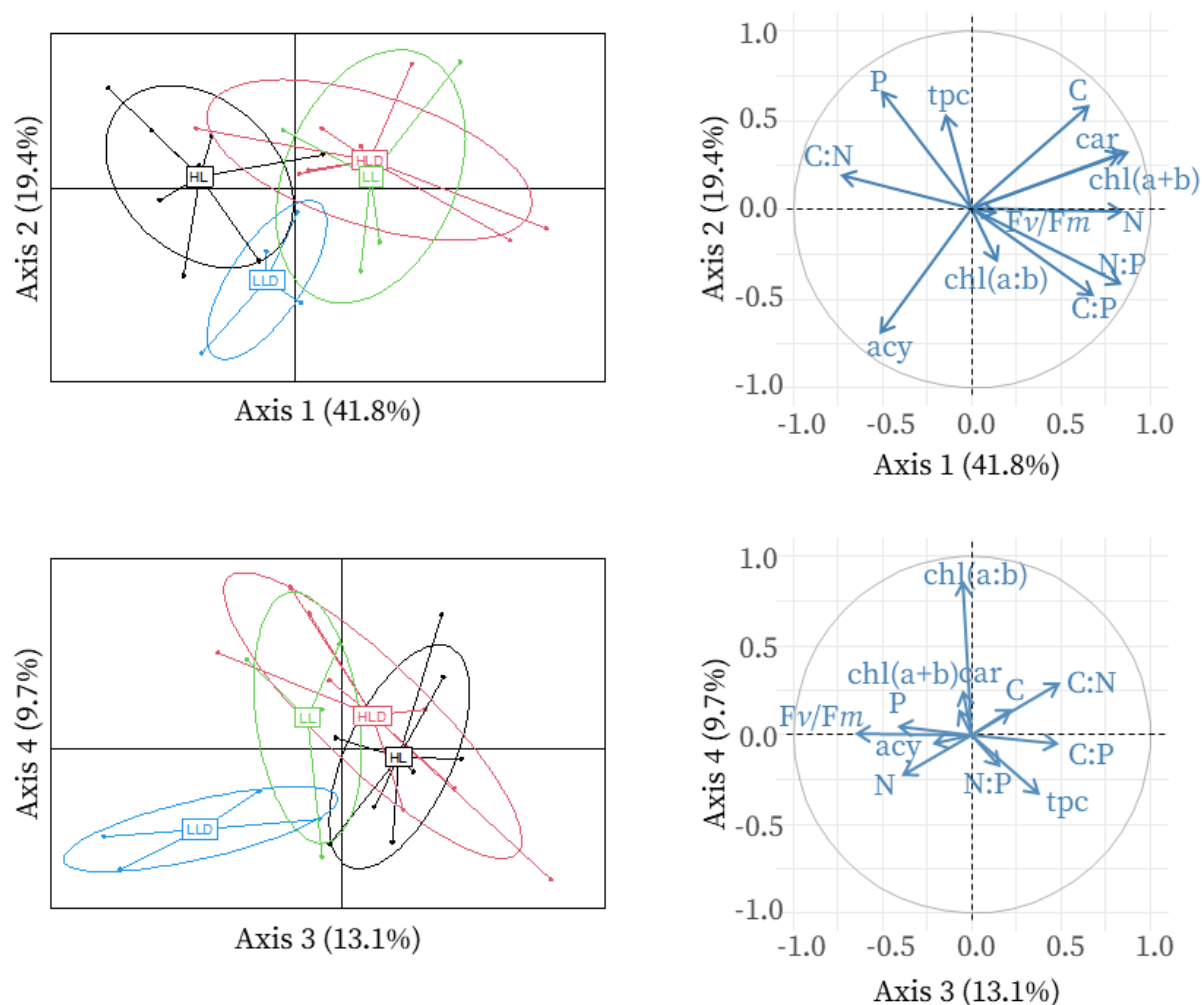


Figure 5.10. PCA ordination of the physiological traits of *M. heterophyllum* grouped by treatment and corresponding correlation circles for the first 2 axes. Treatments: HL: High Light; HLD: High Light with Dye; LL: Low Light; LLD: Low Light with Dye. acy – anthocyanins; tpc – total phenolic compound; car – carotenoids. Stoichiometry is based on molar ratios of the respective elements.

1.1.1. Pigments

The lowest values for chlorophyll content were recorded for LLD and HL plants, with significant differences to the two other treatments (Tukey's HSD, $P < 0.035$) (Fig. 4.11). Carotenoid contents exhibit the same pattern with significant lower values for HL and LLD compared to HLD treatment (Tukey's HSD, $P = 0.001$ and $P = 0.011$ respectively) and to LL treat-

ment (Tukey's HSD, $P < 0.001$ and $P = 0.003$ respectively) (Fig. 5). No significant effect neither by light nor by dye nor by the interaction of both was observed for the chlorophyll *a* to *b* ratio.

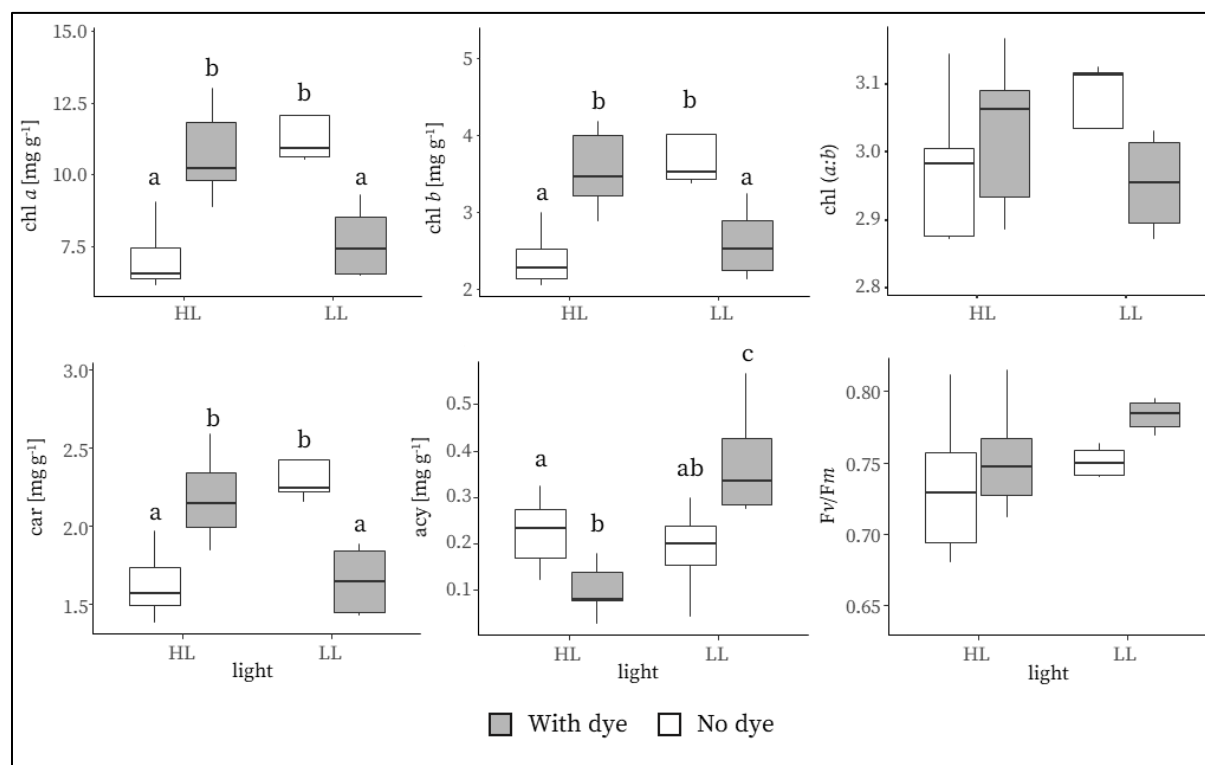


Figure 5.11. Boxplots of physiological traits: Contents of chlorophyll, carotenoids and anthocyanins, chlorophyll *a* to *b* ratio (chl (a:b)) and Maximum Quantum Yield (Fv/Fm), in the four treatments. Coloured boxplots show the treatments with dye. Letters indicate significant differences between treatments (Tukey's HSD, $P < 0.05$). acy – anthocyanin; car – carotenoids.

The content of total phenolic compounds displayed a great variability and we detected no significant difference between treatments. However, the variability in the anthocyanin content could be explained by significant effects of light and of the interaction of light and dye (Table 4.10). We observed a higher content in anthocyanin in plants grown under low light with dye (LLD) compared to HL (Tukey's HSD, $P = 0.033$), HLD (Tukey's HSD, $P < 0.001$) and LL (Tukey's HSD, $P = 0.02$) treatments. acy values were also significantly higher in HL compared to HLD treatment (Tukey's HSD, $P = 0.0039$) (Fig. 4.11). No significant difference was noted between the four treatments regarding the maximum photosynthesis yield (Fig. 5).

1.1.2. Stoichiometry

Plants in the HL treatment showed a significant lower nitrogen content compared to other treatments, with an effect of light and of dye ($P < 0.05$) (Table 4.11, Fig. 4.12). ANOVA results showed significant effects of light and of the interaction of light and dye for the carbon con-

tent (Table 4.10), with a significant lower amount of carbon in HL and LLD treatments compared to the HLD treatment (Tukey's HSD, $P = 0.01$ and $P < 0.001$ respectively) (Fig. 4.12). The LLD treatment was also significantly lower than the LL treatment (Tukey's HSD, $P = 0.047$). The C:N molar ratio was consequently higher for the HL treatment than for other treatments. No significant difference in phosphorus content was observed between treatments (Fig. 6).

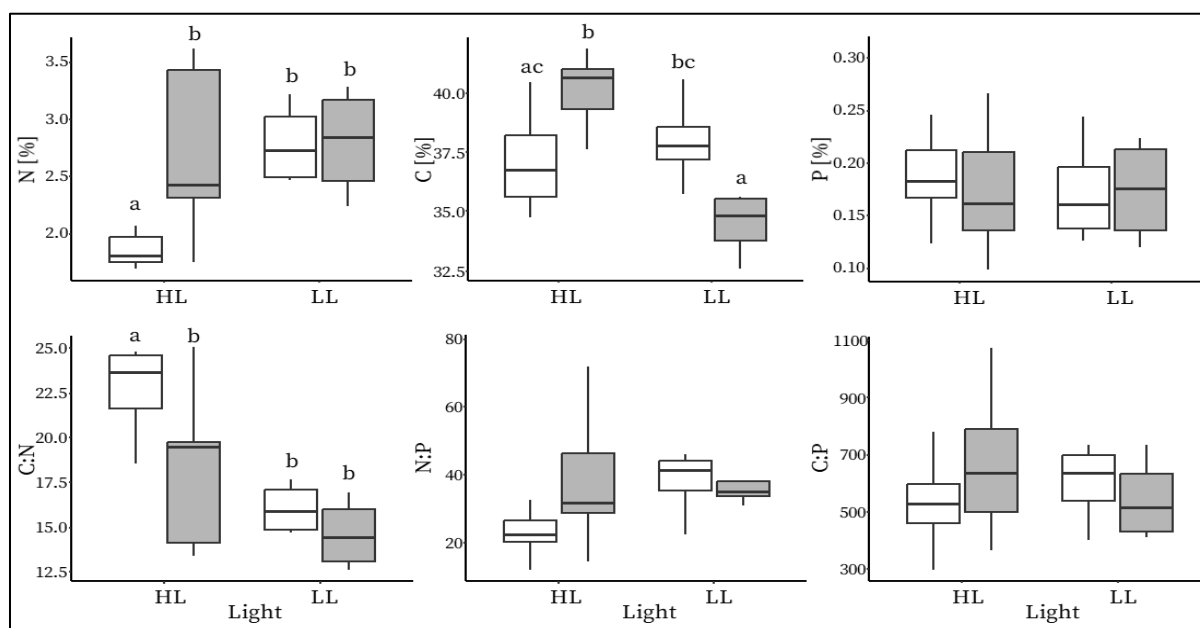


Figure 5.12. Variation of carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) content provided as [%] based on dm, and stoichiometry expressed as molar ratios for each treatment. Letters shows significant differences between treatments (Tukey's HSD, $P < 0.04$).

The co-inertia analysis confirmed our observations and showed that both morphological and physiological traits responded in the same way (Monte-Carlo, $P < 0.05$).

Discussion

Despite variable or rather low effects of dye application as control measure of algal blooms or nuisance aquatic plant growth (Buglewicz and Hergenrader, 1977; Denys et al., 2014), this technique is again used in at least two sites in France to control the highly invasive alien submerged macrophyte *Myriophyllum heterophyllum*. Given the known very low light compensation point for this species and stress signs at high irradiance (Hussner, 2008; Hussner et al., 2010), we were interested to see how dye application would affect plant performance at both high and low light intensity. We used marketed products used in French waterways to see if they may have an impact on the plant's morphology and physiology. In general, our results showed three different ways of acclimation to the different light and dye conditions, as evi-

denced by the statistical results. Thus, these three groups will be discussed in the following: first, plants exposed to high light without dye (HL) that were growing well but exhibited some signs of stress. Second, plants in high light with dye (HLD) and those in low light without dye (LL), showing very similar performance. Finally, plants exposed to low light and dye (LLD) that performed poorly.

Impact of high light intensities on plant traits

With a lower Length Ratio (LR) and a higher growth rate based on dry mass (RGR_DM), the plants grown under high light seemed to have adapted their growth strategy to the high light intensity, investing more energy in branching and less in stem elongation to reach higher light conditions compared to all other treatments. Comparable changes have been observed in other invasive submerged macrophytes such as *M. spicatum*, *E. canadensis* or *E. nuttallii*, all showing a positive correlation between shade intensity and either branching or growth rate or both (Eller et al., 2015; Zefferman, 2015). Plants were also investing much in leaf biomass, as indicated by the high LMF of apical shoots. A rather high LMF has been observed for *M. heterophyllum* compared with other *Myriophyllum* species (Dülger and Hussner, 2017).

In the HL treatment, the lower chlorophyll content is probably a response to the high light intensity, as plants may not need to produce a high amount of photosynthetic pigments. Indeed, the content of chlorophyll in macrophytes is known to decrease with increasing irradiance for PPFD values above the minimal requirement for growth (Barko and Filbin, 1983). In that respect, our results are consistent with other studies that have shown that *M. heterophyllum* is a species very sensitive to irradiances higher than $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, where plants showed a marked decrease of pigments and some damages to photosynthetic apparatus (Hussner, 2008; Hussner et al., 2010). However, we neither observed significant higher chl *a:b* ratios, nor a higher carotenoid content, the latter potentially contributing to plant protection (Demmig-Adams, 1990; Lichtenthaler et al., 2013). Moreover, there was no reduction in maximum photosynthetic quantum yield (F_v/F_m), whereas sun plants are expected to display lower values than shade plants (Dale and Causton, 1992; Demmig-Adams, 1990; Lichtenthaler et al., 2013). The slightly higher anthocyanin levels in this treatment compared to HLD might indicate a response to the higher light intensities. Anthocyanins increase in general with high light exposure (Landi et al., 2015).

Nitrogen concentrations in plants grown in HL were lower than those in all other treatments, ranging from 1.7 to 2.5 % of dry mass. These values are still above the critical concentration of 1.3 % found for submerged macrophytes (Gerloff and Krombholz, 1966). Although the carbon content was also significantly lower, the reduction in N was larger, resulting in an overall

significantly higher C:N ratio of 22.90 (± 2.2) compared to other treatments. This value is still well below reported critical upper C:N ratios identified for aquatic plants, which are 24 and 39 (based on mass ratios, equivalent to 28 and 45.5 as molar ratios as used in our study) for growth and yield rate, respectively (Demars and Edwards, 2007).

Plant traits at moderate light intensities

As evidenced by the statistical results for both morphological and physiological traits, plants showed in general comparable trait expression in the HLD and LL conditions. This might be because light intensities were moderate and sufficient for the plant to grow (Hussner and Jahns, 2015) without generating stress. In fact, light intensities for HLD ($46 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and LL ($26 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) treatments were comparable with values we measured at 1 m depth in the field at sites with *M. heterophyllum* dominance, before and during dye application. We measured on average about 30-40 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at cloudy days at this depth (HG and EMG, unpublished data).

Plants in the HLD and LL treatments exhibited a similar length growth than those in HL, but had a lower LDMC, which might indicate a higher physiological activity as plants contain a higher relative content in water allowing for physiological processes (Nuttens et al., 2016).

Anthocyanins were lower in HLD and LL compared to other treatments, presumably indicating a lower level of light stress. Chlorophyll and carotenoids were also higher in both treatments and showing a higher chl(a+b)/car ratio, the latter indicating possibly less stressful conditions. A higher car/chl (a+b) ratio (inverse ratio) has been linked to stress caused by arsenic pollution in the congener *M. spicatum* (Gross et al., 2018).

Nutrient contents and the CNP stoichiometry found in our study were in line with usual values for aquatic plants, and showed no indication of N or P limitation or imbalance (Demars and Edwards, 2007).

Influence of low light intensities on plants traits

Plants in the LLD treatment had the lowest RGR based on total shoot length, and some plants even display a negative RGR based on dry mass. Plants had almost no side shoots but their main length shoot was not statistically shorter than in HL or LL treatments, suggesting that plants made thinner shoot to reach more favourable light conditions. In low light conditions, additional dye application reduced the photosynthetic photon flux density to $13.5 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. This value is below the threshold of $\sim 20 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ measured as the compensation point at 20 °C for *M. heterophyllum* (Hussner, 2008) and may explain the poor performance. A negative effect of low light on growth rate has also been noted in

other *Myriophyllum* species, such as the IAAP *M. aquaticum* (Tan et al., 2019). Plants in the LLD treatment had also the lowest biomass allocation to belowground parts. This is coherent with a study on another IAAP, the emergent species *Ludwigia grandiflora*, showing a change in biomass allocation from below- to aboveground parts (Thouvenot et al., 2013). A low BGF would provoke a weaker anchorage in the sediment and less nutrient uptake. The handbook for plant functional traits by (Pérez-Harguindeguy et al., 2013) also states that seedlings showing plastic responses to low light, typically decrease their root mass fraction (RMF). LLD plants showed chlorophyll and carotenoid levels comparable to HL plants. Yet under the very low light conditions here, this rather means that the plants were incapable of increasing their photosynthetic pigments to enhance photosynthesis and thus growth. The fact that plants in the LLD condition also had the lowest C content confirms this interpretation, showing that carbon fixation was hampered. However, no effect on the nitrogen or phosphorus content was observed, probably because plants grew under non-limiting conditions for these macronutrients.

Dye application at different light intensities

Comparing the morphological traits across all treatments, we see that *M. heterophyllum* had adapted its growth strategy in favour of a higher main-to-total shoot length (LR) at moderate and low light levels, and that high light levels enhanced branching. Plant performance at HLD and LL was often comparable to that at HL, in line with the low light adaptation known from this species (Hussner et al., 2010). The allocation to belowground biomass (BGF) tended to increase with light intensity. Based on our observations also in the field this might show that the plant tries to monopolise the available space with its roots, facilitating its establishment and dominance in invaded channels.

Our study revealed many interaction effects showing that the response of plants to dye treatment depends predominantly on the available light intensity, and little or not on light quality, partially confirming our first hypothesis.

The only trait that was solely affected by dye was the allocation to leaves in apical shoots (LMF), which was lower in the presence of dye at both light intensities. This is at first an unexpected result. The LMF is, among other traits such as the specific leaf area (leaf biomass divided by leaf area), in general a good predictor of the RGR of plants (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). This is not the case for our plants. Maybe dye treatment enhanced the internode length or stem biomass. Still, the LMF remained high with around 0.7 also in the dye treatments, additionally plants have photosynthetic pigments in the stems, so these differences might not be that important for the plants.

Even if dyes based on mixing two or more colours have been developed and marketed over the years, blue dyes are nowadays most frequently used for algae and plant control for both aesthetic and cost reasons (Newman and Duenas, 2010). Hence, we showed that the absorbance spectrum of Brilliant Blue FCF only marginally overlapped with the absorbance region of chlorophylls in *M. heterophyllum*. In our experiment, the change in light quantity and quality had not affected the chl (*a:b*) ratio, that did not significantly differ between plants grown with and without dye. The chl *b* content did not differ between HLD and LL treatments. The dye alone had thus no significant effect on the chl *b* content in plants despite the partial overlap of the chl *b* spectrum with the dye spectrum around 640 nm, whereas any rise in chl *b* and consequently any lowering of the chl (*a:b*) ratio would have indicated an adaptation of the photosynthetic apparatus due to leaves receiving less blue and red light (Lichtenthaler et al., 2013, 1981).

Neither the maximum photosynthetic yield differed between treatments, evidenced by the F_v/F_m values obtained after dark adaptation. This is consistent with other microcosm studies showing that spectral changes caused e.g. by dyes might not hamper the growth of plants (Li et al., 2021). Further, possible short-term acclimation plasticity of a plant depends on its general adaptation to high or low light environments (Serôdio et al., 2017; Sharon et al., 2009)

A higher LDMC, as observed in the HL treatment, may be a sign of stress and the HLD treatment, with the concomitant reduction in light intensity, might even have benefited the plant. Such a situation has been pointed out in another study on dye treatment to manage the shoreline IAAP *Crassula helmsii* (Denys et al., 2014). The facilitation of growth of submerged species caused by light reduction has also been observed under other circumstances. Light reduction facilitated the growth of *C. demersum* in the presence of the free-floating *Lemna gibba* (Szabó et al., 2024). The application of dye in the water would for *M. heterophyllum* be a counter-effective management technique as it may act as a protection for the plant against too high irradiance. These findings confirm our second hypothesis.

Overall, our results argue in favour of a dye spreading when the light levels are already low in the ecosystem, but not during summer, when high light intensities dominate. Other studies proposed dye spreading before the plants start to grow, so that the plants are not yet high enough to capture the light they need to develop (Buglewicz and Hergenrader, 1977; Lynch Jr., 2006). If shade due to any colour change in light quality appear to work on the control of *E. canadensis* biomass for instance (Newman and Duenas, 2010), a recent mesocosm study showed that dye effects on invasive macrophyte species can be species-specific (Crane et al., 2022) and that this management strategy is not always the best choice. Our study underlines this point based on the findings of the strong interaction between available light intensity and

the presence of dye on *M. heterophyllum*. Available light quantity influenced the performance of the plant, while changes in light quality by the applied dye mixture had little or no effect.

Beyond all management strategies, it should not be forgotten that dye application to aquatic ecosystems may affect native and non-invasive species, as well as other organism groups and thus global ecosystem functioning (Eicher, 1947). For the food dyes used in our study, mainly toxicological data for human consumption and ecotoxicological risks for aquatic systems from treated wastewater are available (Borzelleca et al., 1990; El-Wahab and Moram, 2013; Tiron et al., 2020), showing effects on aquatic organisms at concentrations much higher than those used in the current management approaches in France. However, few chronic or long-term ecotoxicological risk assessment for aquatic organisms have been carried out to date. Even less is known about the effects of dye degradation products or their association with sediments and suspended matter. Ozonation strongly increased the toxicity of brilliant blue E133 towards the key zooplankton species *Daphnia magna* (Tiron et al., 2020), showing the need for a more detailed ecotoxicological risk assessment for the aquatic environment. Maybe new dyes interfering more with the required light quality of nuisance plants can be developed, but they need to be both cost-efficient and non-toxic to the environment.

Conclusion

The high morphological and physiological plasticity of *M. heterophyllum* to different light intensities in the presence or absence of dye, as found in our study, caution against a general application of dye as management strategy for this species, especially as changes in light quality were not sufficient to change plant physiology. During summer, the application of dye in the ecosystem may protect the plant from damaging light intensities. The application of dye might be an option to attenuate already very low light intensities in order to weaken the plant. Currently ongoing field applications in France in open waterbodies such as canals and only during the growing season may not sufficiently lower the available light to reduce efficiently the performance of *M. heterophyllum*. The low light intensities obtained in our microcosm experiment in the LLD treatment correspond e.g. to winter conditions or to periods of heavy rainfall in Northern part of France, coinciding with high-water periods, during which the dye products in open waterbodies may rapidly be diluted. Consequently, a high-water turnover might reduce if not completely remove the potential effects of this type of management. In conclusion, this type of management should not be included when defining strategies to control *M. heterophyllum*.

Acknowledgment

This work was partly done with resources from the Pôles de compétences en chimie analytique environnementale, biologie environnementale and terrain-instrumentation ANATELo, LIEC laboratory, UMR 7360 CNRS – Université de Lorraine. The authors specifically thank Valérie Goncalves, Marie Zaffino, Jean-François Poinssaint and Vincent Dutreuil for their contribution. Experimentation was conducted on the LiecOscope platform (Université de Lorraine, CNRS, LIEC, F57000 METZ, France). We thank Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Voies Navigables de France and Conseil Départemental de la Somme for financing the thesis on *M. heterophyllum* and thank Zone Atelier Moselle for financial support. Finally, we like to thank the editor, Dr. Francisca Aguiar, the guest editor Dr. Andreas Hussner and two anonymous reviewers for their very constructive comments on our submission.

References

- Anderson, L., Fried, G., Gunasekera, L., Hussner, A., Newman, J., Starfinger, U., Stiers, I., Valkenburg, J.V., Tanner, R., EPPO, 2015. Pest Risk Analysis for *Myriophyllum heterophyllum*.
<https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3983.9203>
- Bailey, J., Calhoun, A., 2008. Comparison of Three Physical Management Techniques for Controlling Variable-leaf Milfoil in Maine Lakes. *J. Aquat. Plant Manag.* 46, 163–167.
- Barko, J.W., Filbin, G.J., 1983. Influences of light and temperature on chlorophyll composition in submersed freshwater macrophytes. *Aquat. Bot.* 15, 249–255. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(83\)90072-4](https://doi.org/10.1016/0304-3770(83)90072-4)
- Barko, J.W., Smart, R.M., 1981. Sediment-based nutrition of submersed macrophytes. *Aquat. Bot.* 10, 339–352. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(81\)90032-2](https://doi.org/10.1016/0304-3770(81)90032-2)
- Borzelleca, J.F., Depukat, K., Hallagan, J.B., 1990. Lifetime toxicity/carcinogenicity studies of FD & C blue No. 1 (Brilliant blue FCF) in rats and mice. *Food Chem. Toxicol.* 28, 221–234. [https://doi.org/10.1016/0278-6915\(90\)90034-K](https://doi.org/10.1016/0278-6915(90)90034-K)
- Box, J.D., 1983. Investigation of the Folin-Ciocalteu phenol reagent for the determination of polyphenolic substances in natural waters. *Water Res.* 17, 511–525. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(83\)90111-2](https://doi.org/10.1016/0043-1354(83)90111-2)
- Buglewicz, E.G., Hergenrader, G.L., 1977. The impact of artificial reduction of light on a eutrophic farm pond. *Trans. Neb. Acad. Sci. Affil. Soc.*
- Chen, J., Cao, T., Zhang, X., Xi, Y., Ni, L., Jeppesen, E., 2016. Differential photosynthetic and morphological adaptations to low light affect depth distribution of two submersed macrophytes in lakes. *Sci. Rep.* 6, 34028. <https://doi.org/10.1038/srep34028>
- Crane, K., Cuthbert, R., Coughlan, N., Kregting, L., Reid, N., Ricciardi, A., MacIsaac, H., Dick, J., 2022. No time to dye: dye-induced light differences mediate growth rates among invasive macrophytes. *Manag. Biol. Invasions* 13, 288–302. <https://doi.org/10.3391/mbi.2022.13.2.03>
- Dale, M.P., Causton, D.R., 1992. Use of the Chlorophyll a/b Ratio as a Bioassay for the Light Environment of a Plant. *Funct. Ecol.* 6, 190–196. <https://doi.org/10.2307/2389754>
- Demars, B.O.L., Edwards, A.C., 2007. Tissue nutrient concentrations in freshwater aquatic macrophytes: high inter-taxon differences and low phenotypic response to nutrient supply. *Freshw. Biol.* 52, 2073–2086. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01817.x>
- Demmig-Adams, B., 1990. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochim. Biophys. Acta BBA - Bioenerg.* 1020, 1–24. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(90\)90088-L](https://doi.org/10.1016/0005-2728(90)90088-L)
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W., 1992. Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms. *Plant Cell Environ.* 15, 411–419. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1992.tb00991.x>
- Denys, L., van Valkenburg, J., Packet, J., Scheers, K., Hoop, E., Adriaens, T., 2014. Attempts to control aquatic *Crassula helmsii* at Huis ter Heide (Tilburg, The Netherlands), with special reference to dye treatment, in: Boets P. et al. (Eds) Science for the New Regulation. Abstract Book BENELUX Conference on Invasive Species. Gent, p. 51.

- Dülger, E., Hussner, A., 2017. Differences in the growth and physiological response of eight *Myriophyllum* species to carbon dioxide depletion. *Aquat. Bot.* 139, 25–31. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.02.008>
- Dutartre, A., 2004. De la régulation des plantes aquatiques envahissantes à la gestion des hydrosystèmes. *Ingénieries Eau Agric. Territ., Cemagref* 87–100.
- Eicher, G., 1947. Aniline Dye in Aquatic Weed Control. *J. Wildl. Manag.* 11, 193–197. <https://doi.org/10.2307/3796277>
- Eller, F., Alnoee, A.B., Boderskov, T., Guo, W.-Y., Kamp, A.T., Sorrell, B.K., Brix, H., 2015. Invasive submerged freshwater macrophytes are more plastic in their response to light intensity than to the availability of free CO₂ in air-equilibrated water. *Freshw. Biol.* 60, 929–943. <https://doi.org/10.1111/fwb.12547>
- El-Wahab, H.M.F.A., Moram, G.S.E.-D., 2013. Toxic effects of some synthetic food colorants and/or flavor additives on male rats. *Toxicol. Ind. Health* 29, 224–232. <https://doi.org/10.1177/0748233711433935>
- Gerloff, G., Krombholz, P., 1966. Tissue analysis as a measure of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants. *Limnol Ocean.* 11, 529–537.
- Gross, E.M., Groffier, H., Pestelard, C., Hussner, A., 2020. Ecology and Environmental Impact of *Myriophyllum heterophyllum*, an Aggressive Invader in European Waterways. *Diversity* 12, 127. <https://doi.org/10.3390/d12040127>
- Gross, E.M., Nuttens, A., Paroshin, D., Hussner, A., 2018. Sensitive response of sediment-grown *Myriophyllum spicatum* L. to arsenic pollution under different CO₂ availability. *Hydrobiologia* 812, 177–191. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2956-7>
- Guo, Q., Gao, Y., Song, C., Zhang, X., Wang, G., 2023. Morphological and transcriptomic responses/acclimations of erect-type submerged macrophyte *Hydrilla verticillata* both at low-light exposure and light recovery phases. *Ecol. Evol.* 13, e10583. <https://doi.org/10.1002/ece3.10583>
- Halstead, J.M., Michaud, J., Hallas-Burt, S., Gibbs, J.P., 2003. Hedonic Analysis of Effects of a Nonnative Invader (*Myriophyllum heterophyllum*) on New Hampshire (USA) Lakefront Properties. *Environ. Manage.* 32, 391–398. <https://doi.org/10.1007/s00267-003-3023-5>
- Heidbüchel, P., Jahns, P., Hussner, A., 2019. Chlorophyll fluorometry sheds light on the role of desiccation resistance for vegetative overland dispersal of aquatic plants. *Freshw. Biol.* 64, 1401–1415. <https://doi.org/10.1111/fwb.13313>
- Hintz, N.H., 2021. Highlighting Theodor W. Engelmann’s “Farbe und Assimilation” [Color and Assimilation]. *Limnol. Oceanogr. Bull.* 30, 121–126. <https://doi.org/10.1002/lob.10470>
- Hussner, A., 2008. Ökologische und ökophysiologische Charakteristika aquatischer Neophyten in Nordrhein-Westfalen.
- Hussner, A., Hoelken, H.P., Jahns, P., 2010. Low light acclimated submerged freshwater plants show a pronounced sensitivity to increasing irradiances. *Aquat. Bot.* 93, 17–24. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2010.02.003>
- Hussner, A., Hofstra, D., Jahns, P., 2011. Diurnal courses of net photosynthesis and photosystem II quantum efficiency of submerged *Lagarosiphon major* under natural light conditions. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 206, 904–909. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.05.008>
- Hussner, A., Jahns, P., 2015. European native *Myriophyllum spicatum* showed a higher $\{HCO_3\}^{-}$ use capacity than alien invasive *Myriophyllum heterophyllum*. *Hydrobiologia* 746, 171–182. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1976-4>
- Hussner, A., Krause, T., 2007. Zur Biologie des aquatischen Neophyten *Myriophyllum heterophyllum* Michaux in Düsseldorfer Stadtgewässern. *Acta Biol. Benrodis* 14, 67–75.
- Hussner, A., Stiers, I., Verhofstad, M.J.J.M., Bakker, E.S., Grutters, B.M.C., Haury, J., van Valkenburg, J.L.C.H., Brundu, G., Newman, J., Clayton, J.S., Anderson, L.W.J., Hofstra, D., 2017. Management and control methods of invasive alien freshwater aquatic plants: A review. *Aquat. Bot.* 136, 112–137. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.08.002>
- June-Wells, M., Gallagher, F., Gibbons, J., Bugbee, G., 2013. Water chemistry preferences of five nonnative aquatic macrophyte species in Connecticut: a preliminary risk assessment tool. *Lake Reserv. Manag.* 29, 303–316. <https://doi.org/10.1080/10402381.2013.857742>
- Koleszár, G., Lukács, B.A., Nagy, P.T., Szabó, S., 2022. Shade tolerance as a key trait in invasion success of submerged macrophyte *Cabomba caroliniana* over *Myriophyllum spicatum*. *Ecol. Evol.* 12, e9306. <https://doi.org/10.1002/ece3.9306>

- Landi, M., Tattini, M., Gould, K.S., 2015. Multiple functional roles of anthocyanins in plant-environment interactions. *Environ. Exp. Bot.*, Functional roles of secondary metabolites in plant-environment interactions 119, 4–17. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.05.012>
- Lichtenthaler, H.K., Babani, F., Navrátil, M., Buschmann, C., 2013. Chlorophyll fluorescence kinetics, photosynthetic activity, and pigment composition of blue-shade and half-shade leaves as compared to sun and shade leaves of different trees. *Photosynth. Res.* 117, 355–366. <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9834-1>
- Lichtenthaler, H.K., Buschmann, C., Döll, M., Fietz, H.-J., Bach, T., Kozel, U., Meier, D., Rahmsdorf, U., 1981. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynth. Res.* 2, 115–141. <https://doi.org/10.1007/BF00028752>
- Lynch Jr., W.E., 2006. *Dyes and Aquatic Plant Management*. Ohio State Univ. Ext.
- Madsen, J., 2000. Advantages and Disadvantages of Aquatic Plant Management Techniques. *LakeLine* 20.
- 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. *Freshw. Biol.* 26, 175–187. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1991.tb01727.x>
- Moody, M.L., Les, D.H., 2002. Evidence of hybridity in invasive watermilfoil (*Myriophyllum*) populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 14867–14871. <https://doi.org/10.1073/pnas.172391499>
- Murray, J.R., Hackett, W.P., 1991. Dihydroflavonol Reductase Activity in Relation to Differential Anthocyanin Accumulation in Juvenile and Mature Phase *Hedera helix* L. *Plant Physiol.* 97, 343–351. <https://doi.org/10.1104/pp.97.1.343>
- Newman, J., Duenas, M., 2017. Information on measures and related costs in relation to species included on the Union list: *Myriophyllum heterophyllum*. (Technical note No. 07.0202/2016/739524/SER/ENV.D.2). prepared by IUCN for the European Commission.
- Newman, J.R., Duenas, M.A., 2010. Information Sheet 7: *Elodea canadensis* (Canadian Waterweed).
- Nuttens, A., Chatellier, S., Devin, S., Guignard, C., Lenouvel, A., Gross, E.M., 2016. Does nitrate co-pollution affect biological responses of an aquatic plant to two common herbicides? *Aquat. Toxicol.* 177, 355–364. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2016.06.006>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., De Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61, 167. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Pietsch, W., Jentsch, H., 1984. Zur Soziologie und Ökologie von *Myriophyllum heterophyllum* Mich. in Mitteleuropa. *Gleditschia* 12, 303–335.
- Porra, R.J., Thompson, W.A., Kriedemann, P.E., 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochim. Biophys. Acta BBA - Bioenerg.* 975, 384–394. [https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(89\)80347-0](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(89)80347-0)
- Riis, T., Olesen, B., Clayton, J.S., Lambertini, C., Brix, H., Sorrell, B.K., 2012. Growth and morphology in relation to temperature and light availability during the establishment of three invasive aquatic plant species. *Aquat. Bot.* 102, 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.05.002>
- Shackleton, R.T., Richardson, D.M., Shackleton, C.M., Bennett, B., Crowley, S.L., Dehnen-Schmutz, K., Estévez, R.A., Fischer, A., Kueffer, C., Kull, C.A., Marchante, E., Novoa, A., Potgieter, L.J., Vaas, J., Vaz, A.S., Larson, B.M.H., 2019. Explaining people's perceptions of invasive alien species: A conceptual framework. *J. Environ. Manage.*, The human and social dimensions of invasion science and management 229, 10–26. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.04.045>
- Szabó, S., Csizsár, A., Koleszár, G., Oláh, V., Birk, S., Peeters, E.T.H.M., 2024. Density-dependent facilitation and inhibition between submerged and free-floating plants. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-024-05491-9>
- Tan, B.-C., He, H., Gu, J., Li, K.-Y., 2019. Effects of nutrient levels and light intensity on aquatic macrophyte (*Myriophyllum aquaticum*) grown in floating-bed platform. *Ecol. Eng.* 128, 27–32. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.12.011>

- Thiemer, K., Schneider, S.C., Demars, B.O.L., 2021. Mechanical removal of macrophytes in freshwater ecosystems: Implications for ecosystem structure and function. *Sci. Total Environ.* 782, 146671. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146671>
- Thouvenot, L., Haury, J., Thiébaud, G., 2013. Seasonal plasticity of *Ludwigia grandiflora* under light and water depth gradients: An outdoor mesocosm experiment. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 208, 430–437. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.07.004>
- Thum, R.A., Lennon, J.T., 2010. Comparative ecological niche models predict the invasive spread of variable-leaf milfoil (*Myriophyllum heterophyllum*) and its potential impact on closely related native species. *Biol. Invasions* 12, 133–143. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9437-0>
- Tiron, M., Lucaciu, I., Nita-Lazar, M., Stefania, G., 2020. Considerations on the Toxicity of Brilliant Blue FCF Aqueous Solutions before and after Ozonation. *Rev. Chim.* 71, 356–365. <https://doi.org/10.37358/RC.20.4.8075>
- Zefferman, E.P., 2015. Experimental Tests of Priority Effects and Light Availability on Relative Performance of *Myriophyllum spicatum* and *Elodea nuttallii* Propagules in Artificial Stream Channels. *PLOS ONE* 10, e0120248. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120248>



5.4 Effet de l'herbivorie sur *Myriophyllum heterophyllum*

5.4.1 Introduction

Au cours de l'expérimentation sur les effets combinés de la lumière et du colorant décrite précédemment (4.3.1), dans certains vases, la présence de larves d'un lépidoptère, *Parapoynx stratiotata* a été observée. Même si la totalité des plantes ne présentaient pas de traces d'herbivorie, ces vases avaient été écartés de l'analyse des effets sur le spectre lumineux, dans la mesure où l'herbivorie pourrait constituer un stress supplémentaire pour la plante, ce qui aurait faussé les conclusions sur l'effet du traitement par coloration. En effet, pour répondre aux dommages causés sur ses tiges, ses feuilles ou son méristème,



Figure 5.13. Traces d'herbivorie sur tiges et feuilles de *M. heterophyllum*.

qui peuvent affecter sa croissance, la plante peut modifier un ou plusieurs de ses traits, par un changement de sa morphologie, de l'allocation de ses ressources ou l'émission de composés phénoliques (Fornoff et Gross, 2014 ; Gross et al., 2001). Les traits des plantes peuvent également être modifiés par l'intensité lumineuse. Les plantes peuvent chercher à compenser les effets de l'herbivorie par plus de croissance lorsque la lumière disponible est suffisante (Agrawal, 2000). Au contraire, le stress causé par l'herbivorie peut être accentué par une intensité lumineuse faible et freiner le développement des plantes (Bakker et al., 2016). Les chenilles de *P. stratiotata* ont déjà montré une certaine appétence pour *M. heterophyllum* (Grutters et al., 2016). En outre, des larves de *P. stratiotata* ont été observées à plusieurs reprises sur les échantillons de *M. heterophyllum* collectés sur le terrain entre 2021 et 2023. Des traces d'herbivorie, en particulier des apex broutés et un noircissement des tiges, ont été constatés à cette occasion (Figure 5.13). Dans cette partie, l'effet combiné de l'herbivorie et du traitement par coloration sur le développement de la plante a donc été analysé en utilisant les données collectées dans le cadre de l'expérimentation précédente (§4.3.1). Les hypothèses sont les suivantes :

- A forte intensité lumineuse, la présence d'herbivores, qui stimule le développement de la plante, va masquer les effets du colorant : les plantes soumises à la plus forte intensité lumineuse vont plus se développer que les autres
- Pour la plante, la présence d'herbivores accentue le stress dû à une baisse de l'intensité lumineuse.

5.4.2 Etude préliminaire sur l'appétence de *P. stratiotata* et *L. stagnalis* pour *M. heterophyllum*

Lors des collectes de données sur le terrain, la présence de *Lymnaea stagnalis* (Lymnaeidae : Gasteropoda) et de chenilles de *Parapoynx stratiotata* (Lepidoptera : Crambidae) ont été observées sur *M. heterophyllum*. Ces deux herbivores sont considérés comme généralistes et il a déjà été démontré que *P. stratiotata* broutait les plants de *M. heterophyllum* (Elger et al., 2006 ; Grutters et al., 2016). Deux tests préliminaires ont été conduits.

Des tiges de 10 cm *M. heterophyllum*, collectées sur le terrain (port de Saint-Jean-de-Losne) ont été plantées dans 3 cm de sédiment (mélange 2/3 sable, 1/3 compost) dans 3 bécchers de 2 l, à raison de 3 tiges par béccher, le 14.03.22. Un système de bullage a été installé pour permettre l'oxygénation du milieu. Le 16.03.22, des chenilles de *P. stratiotata* ont été introduites dans les bécchers comme suit :

- Béccher Témoin : 0 chenille ;
- Béccher 1 : 1 chenille ; largeur tête = 1442 µm
- Béccher 2 : 2 chenilles ; largeur tête = 1577 et 1560 µm.

Le 21.03.2022, au moins deux apex sur les 3 du béccher 2 ont été sectionnés. Le 28.03.2022, au moins deux tiges ont été sectionnées sur toute leur longueur dans le béccher 1. Les chenilles du béccher 2 font leur cocon. Le 01.04.2022, toutes les tiges ont été sectionnées dans le béccher 1 (Figure 5.14).

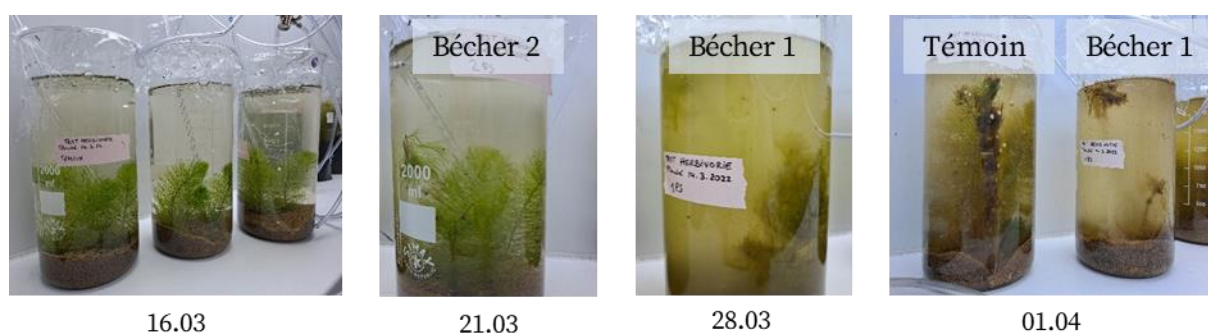


Figure 5.14. Evolution des tiges de *Myriophyllum heterophyllum* en présence de chenilles de *Parapoynx stratiotata*.

Les résultats montrent que *P. stratiotata* a brouté les plants de *M. heterophyllum*, mais de manière limitée lorsque les larves étaient déjà trop proches de leur transformation. Dans le béccher 1, le broutage a également créé de nombreux fragments qui pourraient développer de nouvelles plantes du fait de la capacité de *M. heterophyllum* à se reproduire de manière végétative (Gross et al., 2020 ; Hussner, 2008).

De la même manière que précédemment, des tiges de *M. heterophyllum* collectées sur le terrain (CMRO, biefs 15-16 versant Marne, le 28 avril 2022) ont été plantées (10 cm supérieurs de la tige avec apex) dans 3 cm de sédiment pendant 10 jours pour les laisser s'enraciner, dans 3 béciers de 2 l à raison de 3 tiges par bécier le 29.04.2022. Un bullage a été mis en place. Le 09.05.2022, des herbivores de l'espèce *L. stagnalis* dans les béciers ont été introduits comme suit :

- Bécier Témoin : 0 limnée ;
- Bécier 1 : 1 limnée ; longueur : 2,9 cm
- Bécier 2 : 3 limnées ; longueur : 2,8 cm ; 3 cm ; 2,5 cm.

Le 18.05.2022, au moins deux apex sur les 3 du bécier 2 ont été broutés. Aucun autre dégât dû à l'herbivorie n'a été constaté (Figure 5.15).

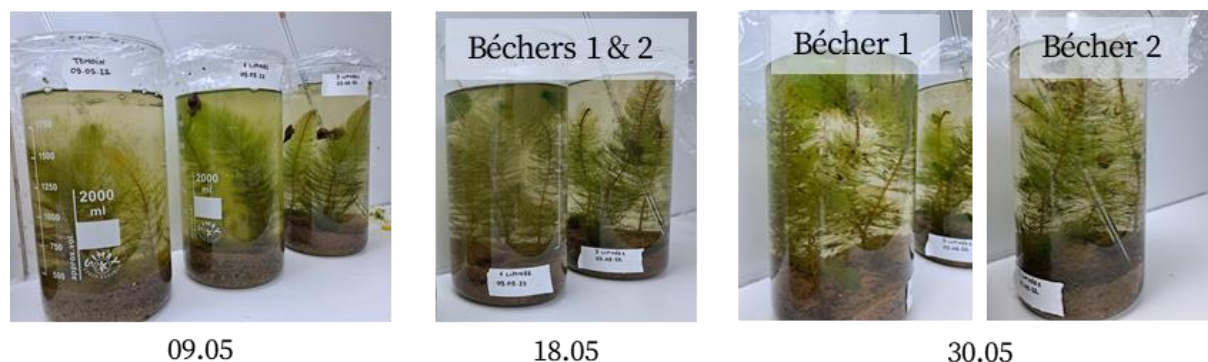


Figure 5.15. Evolution des tiges de *M. heterophyllum* en présence de *L. stagnalis*.

Les résultats ne montrent pas de forte appétence de *L. stagnalis* pour *M. heterophyllum* dans les conditions de l'expérience. D'autres tests seraient nécessaires pour recueillir d'éventuels changements dans la physiologie des plantes. L'herbivorie peut en effet enclencher différents mécanismes de défense chez les plantes attaquées. Cela peut réduire les teneurs en chlorophylle et en azote des plantes broutées mais aussi accroître leur DMC et leur teneur en composés allélopathiques (Elger et al., 2006 ; Fornoff et Gross, 2014).

5.4.3 Matériel et méthodes

Les matériel et méthodes utilisés pour réaliser l'expérimentation sont détaillés au §4.3.1. Les techniques utilisées pour les mesures des traits morphologiques et physiologiques sont identiques à celles employées au chapitre 2 (§2.2).

Pour les analyses statistiques, les vases dans lesquels ont été observées des chenilles (HL n = 4, HLD n = 4, LL n = 8, LLD n = 8) et les vases dans lesquels aucune chenille n'a été détectée (HL n = 8, HLD n = 8, LL n = 4, LLD n = 4) ont été utilisés. Une ACP, une analyse de co-inertie et une MANOVA ont été effectuées, sur les facteurs morphologiques et physiologiques pour tenter de discriminer les vases selon les situations : lumière haute / basse, présence / absence de colorant, présence / absence de chenilles. Des ANOVA à 3 facteurs ont ensuite été réalisées afin de comparer les différents traitements en fonction de la présence ou non de chenilles. Les données ont été testées pour la normalité (test de Shapiro-Wilk) et l'homogénéité des variances (test de Levene) afin de répondre aux hypothèses de l'ANOVA. Les données ont été log-transformées lorsque nécessaire. Dans le cas où les hypothèses de l'ANOVA n'étaient pas respectées, des tests de Kruskal-Wallis (KW) ont été effectués. Les différences significatives entre les moyennes ont été identifiées par des tests t ou des tests de Welch pour les ANOVA et KW et par le test de Hotelling pour les MANOVA avec un seuil de signification de 0,05. Les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R (version 4.3.2).

5.4.4 Résultats

L'ACP montre que 49,8% de la variance s'explique sur les 2 premiers axes (Figure 5.16). Le traitement HL (forte lumière) est positivement corrélé avec les traits morphologiques, RGR_DM (Relative Growth Rate basé sur la masse sèche), LMF (Leaf Mass Fraction), LDMC (Leaf Dry Matter Content) et BGF (Belowground mass Fraction) et négativement avec les pigments, le carbone (C) et l'azote (N). L'inertie de l'ACP est donnée en Annexe F. En présence de chenilles, les traitements HLD, LL et LLD sont positivement corrélés avec l'efficacité photosynthétique (F_v/F_m) et les ratios entre longueur de la tige principale et longueur totale (tige principale + ramifications) (LR) et entre chlorophylles et caroténoïdes (chl:car), alors qu'en l'absence de chenilles ils étaient corrélés positivement avec le carbone et les ratios C:P et N:P et négativement avec le phosphore et les acy pour HLD et LL et inversement pour LLD. La MANOVA conduite sur les 3 premiers axes permet de mettre en évidence une différence significative pour les 2 traitements avec colorant, HLD et LLD, entre les vases avec et sans chenilles (T^2 Hotelling, $P = 0,03$). Pour les vases avec chenilles et les vases sans chenilles, elle permet de différencier le traitement HL des 3 autres traitements (T^2 Hotelling, $P < 0,01$). Pour les vases avec chenilles, LL et LLD diffèrent également significativement (T^2 Hotelling, $P < 0,02$) mais ni l'un ni l'autre ne diffère de HLD. Les traits LDMC, chl(a+b), car, N, C:N et chl:car expliquent le positionnement des données sur le premier axe, RGR_DM, C, C:P et N:P sur le second et acy et P sur le 3^e axe.

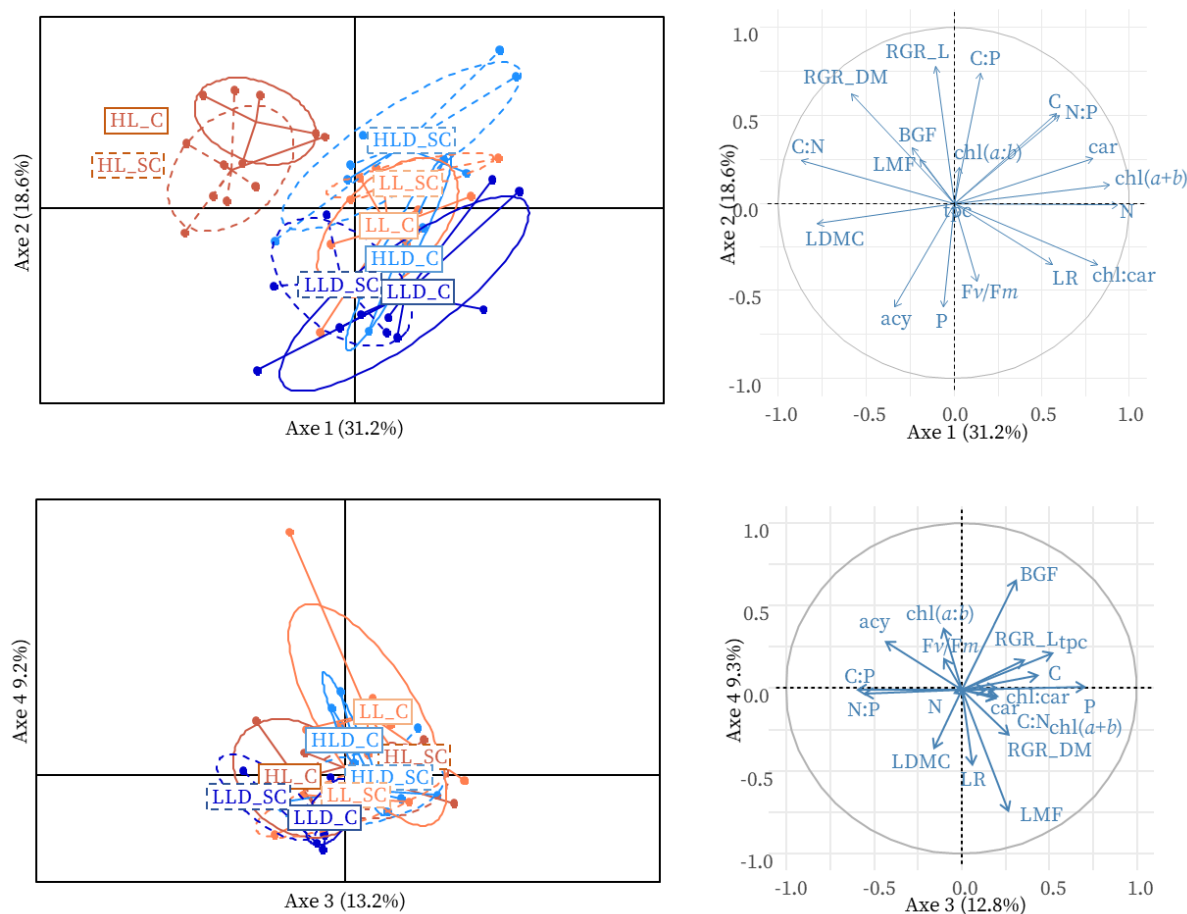


Figure 5.16. Résultats de l'ACP réalisée à partir des traits morphologiques et physiologiques de *M. heterophyllum*, groupés par condition et cercle des corrélations correspondants pour les 4 premiers axes. Condition: HL: Lumière haute; HLD: Lumière haute avec colorant; LL: Lumière basse; LLD: Lumière basse avec colorant. C : avec chenilles ; SC : sans chenille.

Les résultats des ANOVA montrent un effet « chenille » pour les traits RGR_DM et chl:car, en présence de colorant (Table 5.11a). En présence de chenilles, dans la condition HLD, le taux de croissance basé sur la masse sèche (RGR_DM) est significativement réduit (test t, $P = 0,004$) et le ratio chl:car est significativement plus élevé pour la condition LLD (test t, $P = 0,001$), comparés aux vases d'où les chenilles sont absentes (Figure 5.17). Néanmoins, les patrons de réponse obtenus entre les 4 conditions HL, HLD, LL et LLD sont identiques à ceux des vases avec chenilles, tout comme pour les autres traits morphologiques à l'exception de LMF. En présence de chenilles, une différence existe entre les vases ayant reçu du colorant pour le trait LMF, avec une valeur plus élevée pour LLD que pour HLD (test de Welch, $P = 0,031$), alors qu'aucune différence n'avait été observée dans les vases sans chenille entre ces deux conditions (Figure 5.17, Table 5.11b).

L'interaction lumière*chenille*colorant est significative pour les pigments chlorophylliens (chl(a+b)) qui sont présents en plus grande quantité dans les plantes de la condition LLD que

Table 5.11. Résultats des analyses des traits morphologiques et physiologiques mesurés pour les plantes cultivées pour chaque traitement (HL=High Light, HLD=High Light with Dye, LL=Low Light, LLD=Low Light with Dye). Tableau **a** : L'ANOVA à trois facteurs a été utilisée lorsque c'était possible pour analyser les effets de la "lumière", du "colorant", de la présence des « chenilles » et de leurs interactions. Tableau **b** : Les tests de Kruskal-Wallis ont été utilisés pour les traits pour lesquels aucune transformation ne permettait d'atteindre la normalité et/ou l'égalité des variances, sur les traits morphologiques et physiologiques. Les valeurs significatives apparaissent en gras.

a	Lumière		Colorant		Chenille		Lumière* Colorant		Lumière* Chenille		Chenille* Colorant		Lumière*Chenille *Colorant	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
RGR_L	10,66	0,002	12,02	0,001	0,02	0,888	0,94	0,339	0,28	0,599	0,39	0,538	1,47	0,233
RGR_DM	53,01	<0,001	22,42	<0,001	12,30	0,001	1,22	0,276	0,99	0,327	0,28	0,600	5,96	0,019
LDMC	1,68	0,202	2,27	0,140	0,05	0,818	23,03	<0,001	0,26	0,613	1,03	0,318	0,16	0,688
chl(a+b)	11,48	0,002	5,42	0,025	0,14	0,708	30,11	<0,001	1,71	0,198	1,72	0,197	7,42	0,010
chl(a:b)	0,55	0,461	5,89	0,020	1,14	0,293	7,65	0,009	0,14	0,714	3,36	0,074	0,02	0,903
car	4,34	0,044	0,50	0,485	0,02	0,892	20,62	<0,001	0,75	0,393	0,32	0,575	8,05	0,007
chl:car	30,38	<0,001	39,57	<0,001	4,10	0,049	25,38	<0,001	3,85	0,057	9,05	0,005	0,60	0,442
tpc	0,44	0,511	2,62	0,113	1,70	0,200	0,02	0,890	4,45	0,041	2,03	0,162	0,24	0,629
acy	5,93	0,019	0,00	0,992	4,00	0,052	4,02	0,052	1,44	0,238	0,05	0,821	3,06	0,088
Fv/Fm	9,21	0,004	0,03	0,860	3,87	0,056	0,13	0,720	0,03	0,863	1,75	0,194	0,03	0,865
C	3,58	0,066	0,05	0,833	1,11	0,298	15,18	<0,001	2,68	0,110	0,01	0,918	2,06	0,159
N	9,95	0,003	10,72	0,002	0,85	0,362	7,30	0,010	0,24	0,625	0,15	0,703	0,02	0,884
P	1,31	0,259	0,03	0,858	0,21	0,652	0,50	0,485	2,99	0,092	2,27	0,140	3,68	0,062
C:N	4,24	0,046	0,13	0,717	0,16	0,689	0,06	0,810	1,70	0,200	4,65	0,037	6,96	0,012
C:P	34,43	<0,001	18,77	<0,001	1,27	0,267	6,76	0,013	3,02	0,090	0,01	0,930	0,08	0,780
N:P	0,77	0,387	2,23	0,144	0,02	0,903	1,14	0,292	3,11	0,086	1,88	0,178	2,92	0,095

b	Traitement		
	Df	χ^2	P
LR	7	25,971	0,001
LMF	7	21,36	0,003
BGF	7	28,65	<0,001

pour HL (test t, $P = 0,029$) en présence de chenilles, ce qui n'était pas le cas en l'absence de chenille (Figure 4.18, Table 5.11a).

Dans les vases avec chenilles, les teneurs en phosphore sont significativement plus faibles pour la condition HL que pour les autres conditions (test t, $P < 0,014$) (Figure 4.19, Table 5.12a). De même, dans cette condition, la valeur de [P] est significativement plus faible comparée à celle des plantes des vases avec chenille, ce qui se répercute sur les ratios stœchiométriques C:P et N:P, plus faibles pour la condition HL ($P < 0,02$). A l'inverse, la moyenne de [P] dans les 3 autres conditions tend à être plus élevée (de 15 à 19 %, Table 5.12) en présence de chenilles qu'en leur absence. Enfin, en présence de chenilles, il n'existe aucune différence entre les conditions ni pour les teneurs en caroténoïdes, ni pour celles des anthocyanes, ni pour le carbone alors qu'en l'absence de chenilles, ces valeurs étaient inférieures pour les conditions HL et LLD, en comparaison avec HLD et LL (Figure 4.18, Figure 4.19, Table 5.12).

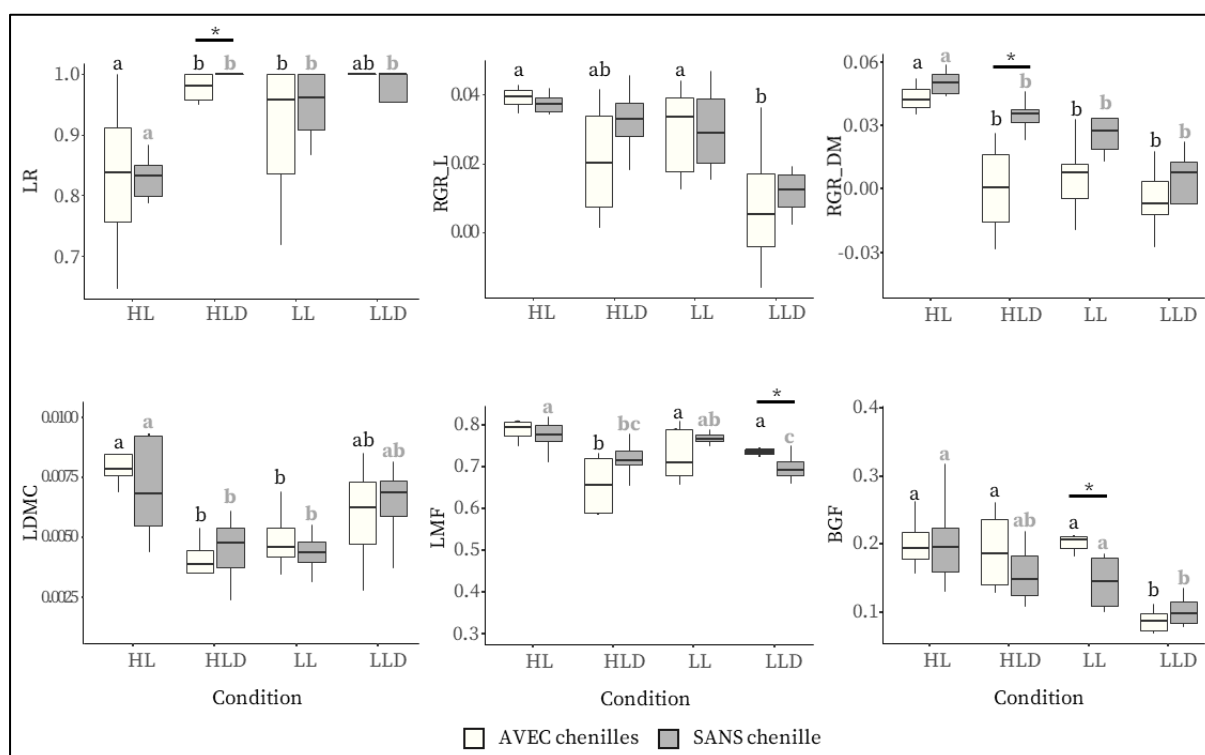


Figure 5.17. Boîte à moustaches représentant les traits morphologiques : Length Ratio (LR), RGR basé sur la longueur totale (RGR_L) et sur la masse sèche (RGR_DM), LDMC (Leaf Dry Matter Content), LMF (Leaf Mass Fraction) et Below-Ground mass Fraction (BGF) à deux intensités de lumière différentes (High/ Low) en présence / absence de colorant et de chenilles. Les lettres noires indiquent les différences significatives entre les différentes conditions pour les vases AVEC chenilles, les lettres grises pour les vases SANS chenilles, les étoiles les différences entre vases AVEC/SANS chenilles.

Table 5.12. Moyennes et écarts-types pour chaque trait morphologique et physiologique mesuré pour les plantes cultivées pour chaque traitement (HL=High Light, HLD=High Light with Dye, LL=Low Light, LLD=Low Light with Dye).

	HL_C		HL_SC		HLD_C		HLD_SC		LL_C		LL_SC		LLD_C		LLD_SC	
	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd
RGR_L	0,04	0	0,04	0,01	0,02	0,02	0,03	0,01	0,03	0,01	0,03	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01
LR	0,83	0,15	0,82	0,06	0,98	0,03	1	0	0,91	0,12	0,95	0,06	1	0	0,95	0,09
LMF	0,79	0,03	0,78	0,03	0,66	0,08	0,72	0,04	0,68	0,16	0,77	0,02	0,74	0,02	0,7	0,04
LDMC	0,01	0	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0,01	0
RGR_DM	0,04	0,01	0,05	0,01	0	0,02	0,03	0,01	0	0,02	0,03	0,01	0	0,01	0	0,03
BGF	0,2	0,04	0,2	0,06	0,19	0,06	0,18	0,09	0,21	0,03	0,15	0,04	0,09	0,02	0,1	0,03
chl a	7,23	0,96	7,01	0,99	9,49	1,15	10,75	1,56	10,56	1,54	11,79	1,98	10,4	2,54	7,68	1,38
chl b	2,37	0,38	2,36	0,31	3,17	0,35	3,55	0,48	3,35	0,54	3,91	0,89	3,54	0,83	2,6	0,5
chl(a+b)	9,6	1,34	9,37	1,29	12,66	1,5	14,31	2,03	13,91	2,06	15,71	2,87	13,94	3,36	10,28	1,88
chl(a:b)	3,06	0,15	2,97	0,09	2,99	0,05	3,03	0,1	3,17	0,17	3,04	0,16	2,93	0,12	2,95	0,08
car	1,72	0,14	1,63	0,21	1,89	0,26	2,19	0,26	2,12	0,27	2,4	0,38	2,03	0,47	1,65	0,24
chl:car	5,57	0,41	5,75	0,28	6,73	0,24	6,54	0,38	6,54	0,15	6,53	0,21	6,86	0,21	6,2	0,32
acy	0,29	0,09	0,22	0,07	0,3	0,19	0,1	0,05	0,3	0,2	0,19	0,11	0,33	0,17	0,38	0,13
tpc	51,97	29,61	69,1	23,87	64,45	4,73	56,28	16,06	74,25	16,47	60,02	23,2	68,17	20,73	40,19	21,34
Fv:Fm	0,77	0,03	0,73	0,05	0,75	0,07	0,74	0,05	0,79	0,03	0,75	0,01	0,79	0,03	0,78	0,01
C	37,6	1,88	37,12	1,99	38,94	2,27	40,16	1,54	38,74	1,66	38	1,97	37,17	3,08	34,48	1,4
N	2,09	0,08	1,91	0,27	2,97	0,66	2,72	0,68	2,79	0,3	2,8	0,36	2,92	0,6	2,78	0,51
P	0,13	0,03	0,2	0,06	0,21	0,01	0,17	0,06	0,21	0,06	0,17	0,05	0,2	0,02	0,17	0,05
C:P	790,65	111,38	525,6	148,25	487,63	36,31	669,01	250,02	500,28	117,59	602,1	148,74	488,54	93,11	545,55	150,96
C:N	21,02	0,85	22,9	2,18	15,73	2,63	18,16	4,06	16,37	1,65	16,05	1,48	15,23	2,14	14,62	2,08
N:P	37,77	6,33	23,16	6,79	31,86	7,14	40,32	22,51	31	8,78	38,05	10,58	33,15	10,34	36,95	6,82

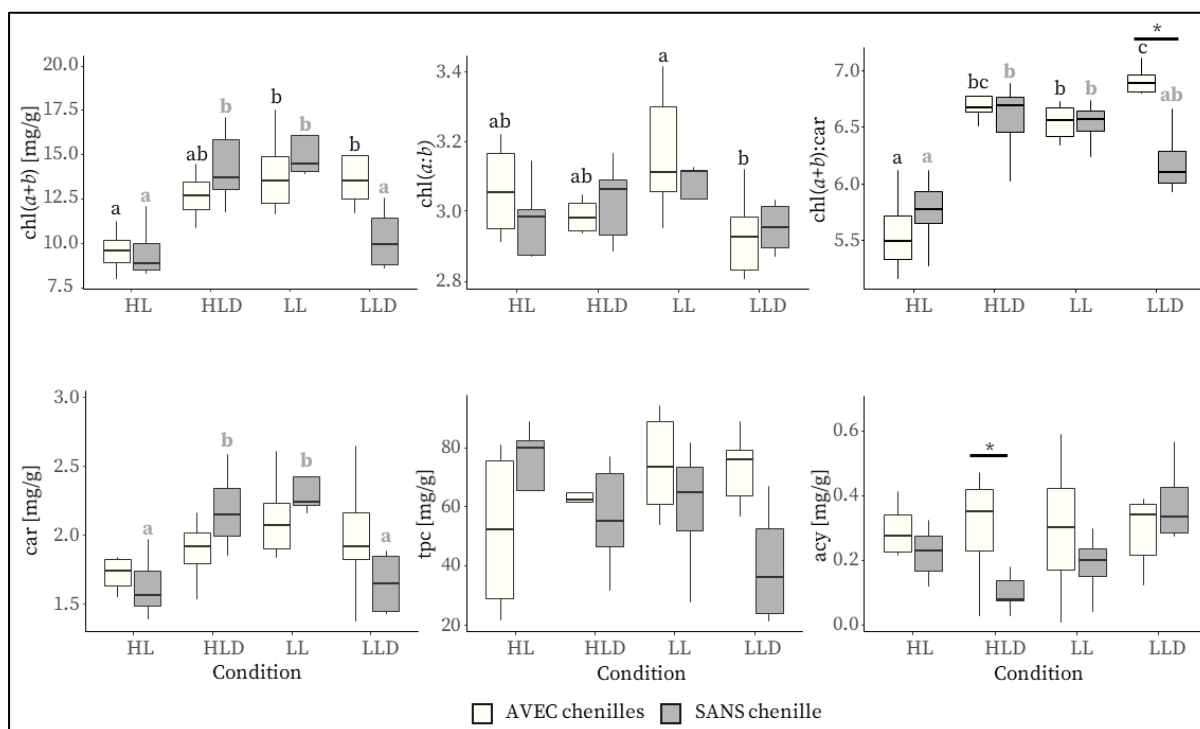


Figure 5.18. Boîtes à moustache représentant les traits physiologiques : chlorophylles ($chl(a+b)$) et ratios associés ($chl(a:b)$ et $chl(a+b):car$), caroténoïdes (car), composés phénoliques (tpc) et anthocyanes (acy) à deux intensités de lumière différentes (High/ Low) en présence / absence de colorant et de chenilles. Les lettres noires indiquent les différences significatives entre les différentes conditions pour les vases AVEC chenilles, les lettres grises pour les vases SANS chenilles, les étoiles les différences entre vases AVEC/SANS chenilles.

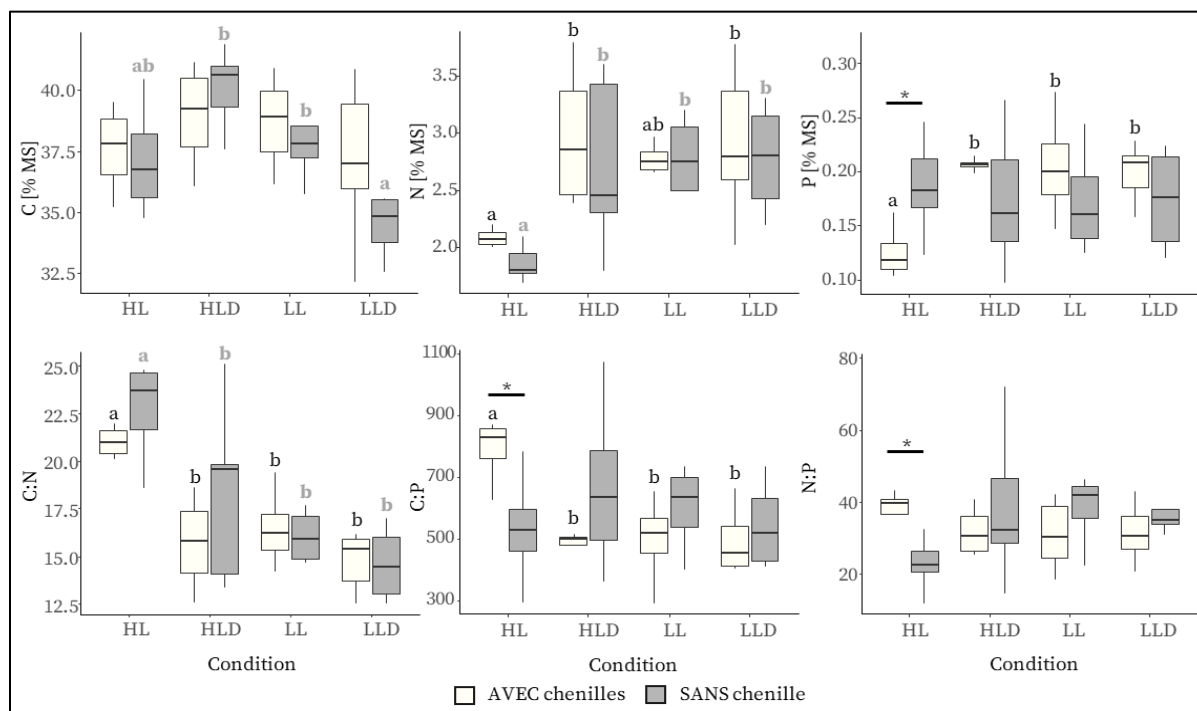


Figure 5.19. Boîtes à moustaches représentant les ressources et les ratios stœchiométriques : carbone (C) azote (N), phosphore (P) à deux intensités de lumière différentes (High/ Low) en présence / absence de colorant et de chenilles. Les lettres noires indiquent les différences significatives entre les différentes conditions pour les vases AVEC chenilles, les lettres grises pour les vases SANS chenilles, les étoiles les différences entre vases AVEC/SANS chenilles.

5.4.5 Discussion

L'herbivorie peut constituer un moyen de contrôle biologique efficace sur le développement de la biomasse de plantes envahissantes (Hill et Coetzee 2017, Newman et al., 2006). Ses impacts négatifs sur la croissance des plantes ont conduit à s'intéresser ici à l'effet combiné de la présence de larves et de l'intensité lumineuse sur le développement de *M. heterophyllum*. La présence des chenilles semble peu affecter les patrons de réponse des traits morphologiques mais a affecté plusieurs traits physiologiques des traitements HL, HLD et LLD. Seules les réponses au traitement LL ne présentaient pas de variation significative entre les vases contenant ou non des chenilles. Alors que la seule présence du colorant avait permis de distinguer 3 groupes de réponses selon la lumière disponible forte (HL), modérée (HLD et LL) ou faible (LLD) (cf. §4.3.1), on ne distingue plus ici que 2 groupes, d'un côté HL, de l'autre HLD, LL, LLD.

Morphologie

Le taux de croissance moyen dans les conditions HLD, LL et LLD est plus faible en présence de *P. stratiotata*, bien que seule la condition HLD montre une différence significative entre les 2 groupes, avec / sans chenilles. La condition LLD montre une croissance moyenne négative dans les vases avec ou sans chenilles (-0,005 et -0,002 g/g/jour, respectivement). Les taux de croissance moyens (RGR_DM) sont quasi-nuls ou très faibles pour les conditions HLD (-0,001 g/g/jour) et LL (0,005 g/g/jour) en présence des herbivores, alors qu'en leur absence les taux de croissance se situaient dans les valeurs connues pour les plantes aquatiques (moyenne 0,03 g/g/jour) (Riis et al., 2012). *P. stratiotata* est connu pour être une espèce non sélective qui broute les plantes natives ou exotiques et a montré une certaine appétence pour *M. heterophyllum* (Grutters et al., 2016). L'absence de différence dans le cas de la condition HL entre le RGR obtenu en présence ou en l'absence de chenilles peut être le fait d'une pression d'herbivorie moins importante avec moins d'herbivores présent dans les vases concernés.

Physiologie

Les plantes des vases avec chenilles dans la condition HL montrent des teneurs en phosphore moindre que celles des vases sans chenilles et des ratios stœchiométriques N:P et C:P plus élevés. Le phosphore disponible a pu être absorbé par les herbivores. Néanmoins, la teneur en phosphore dans les plantes ayant grandi dans la condition HL en présence d'herbivores (moyenne 0,125%) reste au-dessus du minimum de croissance de 0,08 % et proche du seuil de rendement maximum de 0,13 % connu pour d'autres plantes aquatiques (Demars et Edwards, 2007 ; Gerloff et Krombholz, 1966). Il n'est donc pas limitant pour la croissance de la plante. De même, les valeurs des ratios C:P et N:P (ratios molaires moyens de 791 et 38 respectivement) se situent dans des valeurs supérieures aux minima requis pour la crois-

sance, mesurés pour d'autres macrophytes (ratio massique 272 et 11, soit 703 et 24 pour les ratios molaires) (Demars et Edwards, 2007). L'absence de différence significative pour le ratio N:P entre les 4 conditions, que ce soit avec ou sans chenilles, montre une certaine homéostasie des plantes qui, par ce biais, maintiennent leurs mécanismes physiologiques (Wang et al., 2022). De même, la corrélation négative entre N et C:N et P et C:P, visible sur l'analyse en composantes principales, reflète l'absence de relation de N et P avec le contenu en carbone comme cela a déjà été démontré dans d'autres études, le carbone jouant un rôle structural et N et P un rôle biochimique (acide nucléique, acides aminés, ATP) (Demars et Edwards, 2007 ; Duarte, 1992). En présence de chenilles, la teneur en phosphore des plantes est également plus élevée pour les conditions HLD, LL et LLD que pour la condition HL. Cela peut s'expliquer par le fait que les chenilles excrètent des fèces contenant du phosphore qui sera ensuite utilisable par les plantes comme cela a été montré sur plusieurs plantes immergées avec *P. stratiotata* (Grutters et al., 2016). Cette augmentation du phosphore dans les tissus des plantes HLD, LL et LLD peut traduire un investissement plus important de la plante pour maintenir sa biomasse face au stress puisque le phosphore joue un rôle dans la régulation de la tolérance des plantes aux stress abiotiques (Khan et al., 2023). Un nombre plus important de chenilles dans ces vases que dans le vase HL pourrait aussi expliquer en partie la situation.

Dans la condition HLD, les teneurs en anthocyanes (acy) sont plus élevées dans les vases contenant les chenilles qu'en l'absence de chenilles alors qu'aucune différence n'est relevée dans les teneurs en composés phénoliques totaux (tpc). Ces résultats vont à l'inverse de ceux de Fornoff et Gross, qui ont montré que l'herbivorie par *A. ephemera* sur *M. spicatum* n'avait pas d'effet sur la teneur en anthocyanes des tissus mais que la plante se défendait par la synthèse d'autres composés allélopathiques et un renforcement des tissus (augmentation du DMC en particulier) (Fornoff et Gross, 2014). Néanmoins, il a été démontré que les anthocyanes ont un effet protecteur sur les plantes (Chalker-Scott, 1999 ; Landi et al., 2015). En particulier, une augmentation des teneurs en anthocyanes en réponse à l'herbivorie a été montrée chez la plante terrestre *Nocca caerulea* (J. Presl & C. Presl) F.K. Mey., 1973 (Asad et al., 2014).

Les teneurs en chlorophylles *a* et *b* et le ratio chlorophylle/caroténoïdes (chl:car), de même que la fraction foliaire (LMF), sont plus élevées pour le traitement LLD en présence de chenilles qu'en leur absence. Cela peut paraître aller à l'encontre des attentes, puisqu'en présence d'herbivores, les valeurs de ces 3 traits pour LLD se rapprochent des valeurs mesurées pour HLD et LL. La lumière disponible étant déjà très faible dans la condition LLD, la présence de chenilles aurait pu accroître le stress de la plante. En effet, la présence des chenilles peut entraîner une augmentation du carbone organique dissous puis des composés humiques lors de sa décomposition, ce qui va avoir pour effet de colorer l'eau et gêner la photosynthèse

des plantes submergées (Grutters et al., 2016). Cela aurait pu encore diminuer l'intensité lumineuse disponible, qui est déjà sous le seuil de croissance connu pour *M. heterophyllum* pour la condition LLD, inférieure à 20 $\mu\text{mol photons/m}^2/\text{s}$ (Hussner, 2008) et gêner encore plus la plante. Néanmoins, il a été démontré que le broutage des plantes par les herbivores améliore la résilience de la plante en augmentant sa fitness et notamment en augmentant sa capacité photosynthétique : la plante bénéficie ainsi de la relation mutualiste avec un herbivore (Agrawal, 2000 ; McNaughton, 1983).

La présence de chenilles a modifié quelques traits dans les conditions HL, HLD et LLD, alors que la condition LL ne montre pas de différence significative dans ses réponses que les plantes soient ou non en présence de chenilles, ce qui valide seulement partiellement la 1^e hypothèse. Les modifications relevées en présence de colorant n'affectent pas les mêmes traits selon que la lumière est haute ou basse. Comme dans l'analyse précédente, il semble plutôt que la plante réagisse à l'effet combiné de l'herbivorie et de l'intensité lumineuse qu'à un stress imputable au colorant.

L'herbivorie a modifié les réponses des plantes aux changements d'intensité et de qualité de la lumière. Elle a perturbé les patrons de réponse obtenus du fait de la coloration de l'eau, renforçant la croissance de la plante lorsque l'intensité lumineuse était faible. La présence de chenilles a ainsi plutôt été bénéfique aux plantes soumises à une très faible intensité lumineuse. L'analyse en microcosme a permis ici de distinguer les effets de différents facteurs qui sur le terrain étaient masqués du fait de la multitude de mécanismes en jeu dans l'écosystème.

5.5 Quelles indications pour la gestion ?

Ce chapitre a permis de mettre en évidence les réponses morphologiques et physiologiques de *M. heterophyllum* à l'alcalinité, aux nitrates, à la lumière et à l'herbivorie.

La plante a montré peu de changements en réponse à la hausse de l'alcalinité ou de la charge en nitrate, y compris lorsqu'elle est en compétition pour les ressources avec une espèce à fort potentiel proliférant. Au contraire, dans les milieux alcalins avec une forte charge en nitrate, la compétition entre les deux plantes était à l'équilibre. Ces éléments pourraient expliquer le fort développement de ces deux plantes actuellement dans les canaux du nord de la France, où les concentrations en nitrates et l'alcalinité sont élevées. La diminution de la charge en nitrate au niveau du bassin versant pourrait donc être une première solution de gestion.

Les réponses de *M. heterophyllum* aux changements d'intensité lumineuse ont mis en avant que la plante tolérait les faibles intensités lumineuses et qu'une réduction modérée de la quantité de lumière pouvait avoir un effet bénéfique sur sa croissance. En plus de la quantité

de lumière disponible, les plantes adaptent leurs réponses morphologiques et physiologiques à une modification de la qualité de lumière et ces adaptations sont propres à l'espèce (Crane et al., 2022 ; Madsen et Maberly, 1991). Ainsi, si peu d'études à notre connaissance portent sur les réponses des plantes aquatiques aux modifications du spectre lumineux en-dehors de celui provoqué par la profondeur, il semble que la lumière rouge peut notamment faciliter l'accumulation des pigments photosynthétiques et augmenter la surface foliaire chez les plantes terrestres. La lumière bleue quant à elle, peut accroître leur rendement photosynthétique et favoriser l'ouverture des stomates (Li et al., 2021 et références afférentes). Les plantes aquatiques sont cependant soumises à la modification permanente de la qualité et la quantité de lumière disponibles dans les milieux aquatiques, du fait de la réflectance, de la profondeur, des vagues en surface et de la présence de particules en suspension, de phytoplancton ou de zooplancton (Hintz, 2021 ; Madsen et Maberly, 1991). En outre, on peut s'interroger sur l'habitation des plantes à la modification de l'intensité lumineuse. En effet, les rendements photosynthétiques sont plus élevés lorsque les plantes sont exposées à une lumière d'une qualité et d'une intensité semblable à celle dans laquelle elles ont grandi (Walters, 2005). Lorsque la lumière est un facteur limitant, les plantes accoutumées à l'ombre auront donc un avantage compétitif vis-à-vis des autres. Cette dimension pourrait donc être intégrée dans les décisions de gestion lorsque les interventions sont prévues dans des milieux déjà ombragés.

Les différentes expérimentations mises en place ont montré que *M. heterophyllum* était un très bon compétiteur même lorsqu'il évolue dans des conditions qui ne lui sont pas des plus favorables. Il a montré des changements dans ses traits morphologiques qui lui ont permis dans un cas de cohabiter avec une autre espèce, dans l'autre de se protéger ou de se défendre contre l'intensité lumineuse ou de faire face à la présence des herbivores. Les mesures effectuées sur les traits physiologiques ont également révélé peu de sensibilité de *M. heterophyllum* aux différents stress expérimentés. En outre, les expérimentations ont permis de mettre en évidence certains effets contreproductifs des techniques de gestion utilisées aujourd'hui, qui pourraient favoriser la croissance de la plante au lieu de la freiner. La combinaison de la compétition, l'ombrage et l'herbivorie montre la complexité des mécanismes en jeu dans l'écosystème, à prendre en compte dans les réflexions sur l'élaboration de méthodes de gestion. Il reste à envisager de tirer parti de la présence de la plante en prenant en considération les bénéfices qu'elle peut apporter à l'environnement.

CHAPITRE 5



Plantes envahissantes,
milieux artificiels
et services écosystémiques

6.1 Les services écosystémiques, au-delà du phénomène de mode

6.1.1 Les « Services Ecosystémiques », juste mesure ou greenwashing ?

6.1.1.1 La construction du concept de service écosystémique

Les services écosystémiques ont été définis par l'ONU pour l'Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire de 2005 comme « les bénéfices que les humains tirent des écosystèmes », reconnaissant ainsi que « l'espèce humaine, quoique protégée des changements environnementaux par la culture et la technologie, est en fin de compte fondamentalement dépendante du flux de services d'origine écosystémique » (Reid et al., 2005). L'Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire répond alors à un besoin d'information de la part des gouvernements pour la mise en œuvre de quatre conventions internationales visant à la protection de la biodiversité que sont la Convention de Ramsar relative aux zones humides (1971), la Convention sur la conservation des espèces migratrices (Bonn, 1979), la Convention sur la diversité biologique et la Convention des Nations Unies de lutte contre la désertification (Rio, 1992). Les services écosystémiques ainsi définis s'articulent avec les Objectifs de Développement Durable pour le Millénaire, dans la mesure où ils permettent de faire le lien entre la protection de la biodiversité, la réduction de la pauvreté et les partisans d'une économie écologique (Schlaepfer, 2018). Cette définition onusienne a limité à 4 catégories la typologie des services écosystémiques (Figure 6.1) et vise à mettre en lumière, à côté des évidences tangibles, des bénéfices moins facilement mesurables que sont les valeurs culturelles et morales (Chan et al., 2012).

Antérieurement, d'autres « découpages » des services écosystémiques avaient été définis, notamment pour distinguer les fonctions assurées par les écosystèmes (leurs propriétés ou leurs processus) et les services qu'ils produisent, que sont les flux de matière, d'énergie ou d'informations issus du capital naturel qui, combinés au capital social, participent à la production du bien-être humain (Costanza et al., 1997). Depuis 2005, d'autres classifications ont vu le jour poursuivant le même objectif. Il s'agit de mettre en avant la complexité de la notion, présentée parfois sous le terme de « cascade des services écosystémiques » (Haines-Young et Potschin-Young, 2010).

En réalité, les « services écosystémiques » ne seraient qu'une question de sémantique sans différence fondamentale avec des concepts nés antérieurement. En effet, les références à la notion de Services Ecosystémiques (SE) et les tentatives de recensement desdits services sont un processus plus ancien. L'expression apparaît pour la première fois dans la littérature scientifique en 1977 (Maris, 2014). Par la suite, les termes diffèrent selon les auteurs, qui les

abordent comme « services de la nature », « fonctions environnementales », « capital naturel » ou encore « Green National Product » (produit national vert) dès la fin des années 1980. Aujourd'hui, la notion fait débat. D'un côté, l'analyse des services écosystémiques invite à considérer notre rapport à la nature comme un investissement et non plus comme quelque chose de gratuit et d'inépuisable (Harris, 2016). Il n'est plus possible d'ignorer les impacts négatifs des processus de production humains ni considérer le bien-être humain comme la seule résultante du progrès technique (de Groot, 1987). On s'aperçoit, à l'échelle globale, que les générations futures ne vivront pas dans une plus grande prospérité, que certaines populations vivent déjà aux dépens d'autres et même, à l'échelle locale, que les compromis deviennent la norme (Daily et al., 1997). D'un autre côté, si l'approche est nouvelle, elle reste exclusive de la nature et ne pourra pas répondre à la crise actuelle de la biodiversité car il y manque toujours l'idée de réciprocité : on bénéficie des services mais encore faut-il prendre soin de ce qui les fournit (Roche Philip, 2016). En ce sens, on perpétue la pensée judéo-chrétienne et cartésienne qui définit le progrès comme la « croissance continue du pouvoir de domination de l'homme sur la nature » (Maris, 2014 ; Roche et al., 2016), et qui, aujourd'hui encore, réduit la nature à un réservoir de ressources ou à un simple décor (Morizot, 2020). Alors que de nombreuses langues n'ont pas de mot pour désigner la nature, cette séparation sémantique entre humain et non-humain dans la pensée occidentale nous empêcherait de voir toutes les interdépendances entre les deux (Descola, 2017). Finalement, un tel engouement pour ces « services écosystémiques » tendrait à devenir une tyrannie et l'expression finirait par remplacer le terme de « biodiversité » qui lui-même avait remplacé la « nature » (Fall, 2017).



Figure 6.1. Exemple de typologie des services écosystémiques fondée sur l'Evaluation du Milieu.

Source : WWF – Living Planet Report 2016.

Le fait est que l’humanité a cherché à produire divers services écosystémiques, ce qui a conduit à en privilégier un nombre restreint au détriment d’autres (Reid et al., 2005), oubliant que les écosystèmes produisent simultanément de nombreux services interconnectés de manière complexe (Bennett et al., 2009). Cette réduction de la vision des SE à ceux qui intéressent directement l’homme peut se révéler pratique dans les tentatives d’évaluation des services écosystémiques par les chercheurs. Communément, les chercheurs se penchent au maximum sur la relation entre deux services (Bennett et al., 2009). Or il conviendrait d’analyser l’effet des facteurs étudiés sur plusieurs services écosystémiques et sur les interactions entre ces services : comprendre les synergies et les antagonismes pourrait aider à guider la gestion et améliorer la résilience des systèmes (Bennett et al., 2009).

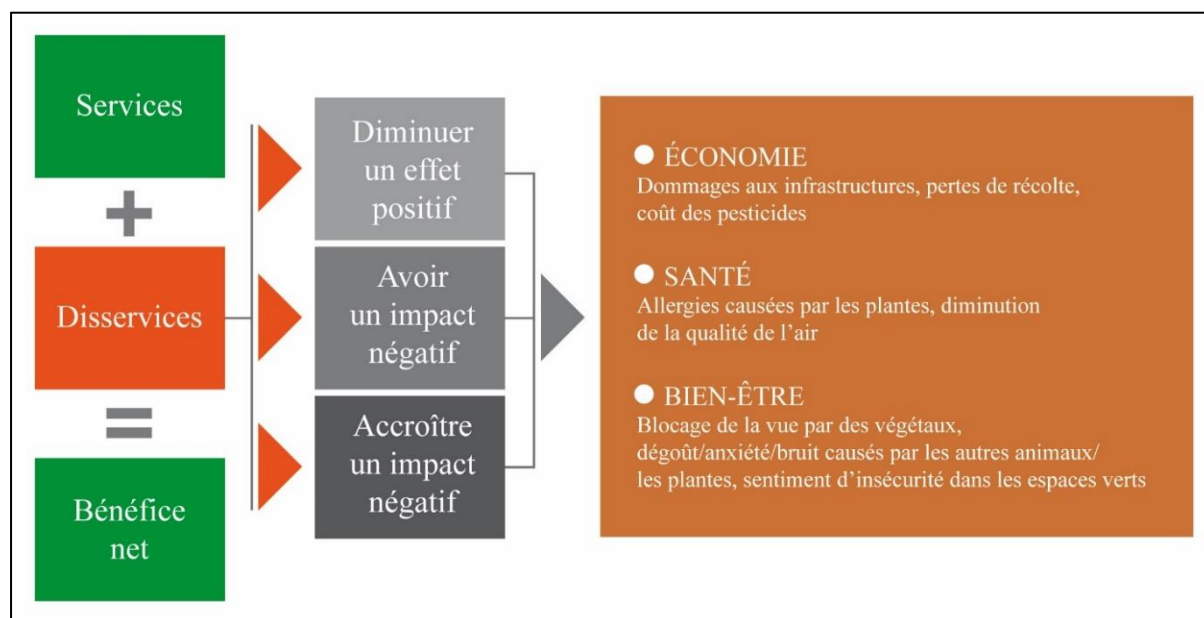


Figure 6.2. Définition et exemples de disservices. D’après von Döhren et Haase (2015) et Wu et al. (2021)

La prise en compte de la complexité des services écosystémiques pourrait venir de l’approche par disservice. Cette notion plus récente invite à considérer que les écosystèmes peuvent générer des fonctions ou des particularités qui produisent des effets réellement négatifs, ou simplement perçus comme tels, pour le bien-être humain (Shackleton et al., 2016) (Figure 6.2). S’attacher à comprendre autant les disservices que les services pourrait être une approche appropriée pour l’étude des systèmes très perturbés par les activités anthropiques (Palta et al., 2016 ; Wu et al., 2021). Cela met en lumière l’existence de conflits entre services et disservices rendus par un écosystème et la nécessité de trouver des compromis de gestion (von Döhren et Haase, 2015).

La notion de bénéfice qu’on tire de la nature permettrait à tout un chacun de mieux appréhender les relations entre eux-mêmes et les écosystèmes. Cependant, deux décennies après

la popularisation du concept de service écosystémique par l'ONU et malgré la prise de conscience accrue de nombreux problèmes environnementaux, les activités anthropiques continuent à avoir un impact négatif sur les écosystèmes à grande échelle. Une des raisons principales est la difficulté à évaluer ces services et/ou disservices.

6.1.1.2 Evaluer la nature : une entreprise présomptueuse ?

En 1997, Costanza et al. mesurent la contribution des écosystèmes au bien-être humain au travers de 17 services écosystémiques (SE), auxquels ils attribuent une valeur annuelle de 33 000 milliards de dollars 1994, valeur qu'ils pensent néanmoins sous-estimée, la plus grande partie des SE ne relevant pas du marché (Costanza et al., 1997). Bien que les évaluations économiques des services écosystémiques existent depuis les années 1970, cette appréciation est le point de départ d'un ample débat autour de la question de la valeur de la nature (Hautereau-Boutonnet et Truilhé-Marengo, 2017). Plusieurs courants voient le jour, selon l'angle sous lequel est prise la notion de valeur. Le terme de « valeur » d'une part renvoie à une approche monétariste et économique avec les valeurs d'option, d'usage ou non-usage par exemple ; d'une autre, du côté du droit, à ce qui est juste (donc moral) ; à la philosophie enfin, dans la mesure où la valeur est pensée par l'homme, donc nécessairement subjective (Hautereau-Boutonnet et Truilhé-Marengo, 2017 ; Maris, 2014 ; Roche et al., 2016). Certains y voient un progrès : le concept de services écosystémiques doit permettre d'intégrer la dette écologique, l'absence de valorisation nous ayant conduit à voir la nature comme inépuisable jusqu'à présent (Harris, 2016). D'autres mettent en avant un risque de simplification : la notion de services écosystémiques suppose que la nature est, tout entière, au service des humains, donc absorbée dans l'économie humaine (Roche Philip, 2016), chaque service étant réduit à une valeur de marché.

Certains services peuvent directement être évalués au travers de leur valeur de marché : l'énergie produite par méthanisation à partir de la biomasse de plantes, l'utilisation des composés chimiques de plantes dans des produits pharmaceutiques ou encore les augmentations de rendements dus à l'amendement des cultures vivrières. Mesurer les bénéfices culturels ou ceux tirés de la filtration de l'eau ou du recyclage des nutriments par une plante est une chose plus complexe. Le développement d'indicateurs ou l'utilisation d'approximations sont alors nécessaires. Pour évaluer par exemple la condition d'un écosystème, il est recommandé d'utiliser des métriques quantitatives dont les changements au cours du temps peuvent être identifiés, comme l'épaisseur d'un sol, la concentration en polluants, ou l'abondance d'espèces envahissantes. Cela suppose généralement que des valeurs de référence soient connues de manière à pouvoir appliquer un score (bon ou mauvais) à la métrique considérée. Cela suppose également de sélectionner soigneusement une ou plusieurs métriques pertinentes pour

évaluer chaque processus écologique (United Nations et al., 2021). Certaines évaluations peuvent également être obtenues au travers d'études sociologiques, fondées sur le prix que les usagers consentent à payer pour avoir accès ou maintenir un service, bien que ceci puisse créer des déséquilibres. Ainsi, après avoir mesuré la valeur des services des paysages finlandais au travers du nombre et des coûts de déplacement à des fins récréatives, Immerzeel et al. (2021) relèvent qu'une valeur importante (16 à 98%) est accordée à l'attrait touristique des sites alors que leurs fonctions essentielles (services de régulation, service support) sont peu prises en considération.

Le risque existe de sous-estimer le nombre de services rendus par un écosystème du fait de leur diversité. Ainsi, les zones humides et déversoirs des cours d'eau périurbains, bien que réceptacles des eaux usées des villes, offrent aussi des services aux populations vulnérables sans-abris, comme un accès à l'eau pour boire ou se laver, et de la végétation qui permet de se rafraîchir ou se protéger, mais présentent dans ce cadre des risques pour leur santé (Palta et al., 2016). Les mesures de la valeur des services écosystémiques dépendent donc du contexte dans lequel l'évaluation est réalisée.

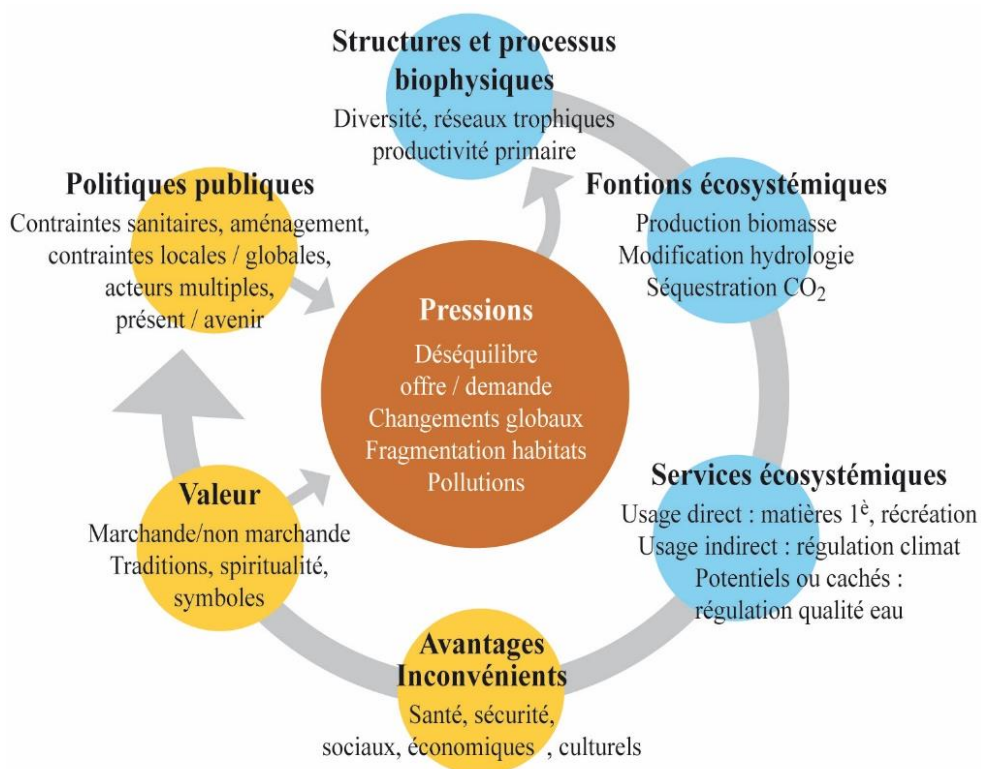


Figure 6.3. Cascade des services écosystémiques. Adapté de Haines-Young et Potschin 2010 et du cadre conceptuel de l'EFEE (2017).

Une autre des difficultés rencontrées lors d'une évaluation des services écosystémiques est de savoir délimiter un écosystème spatialement : se baser sur la typologie des habitats peut

donner une bonne approximation sur la présence d'une espèce qui fournit un service donné mais peut ne pas être suffisant, certaines espèces requérant des habitats de qualité, d'une certaine dimension ou hétérogènes (Vermaat et al., 2015). D'autre part, identifier le fournisseur de service n'est pas aisé non plus, dans la mesure où l'on a tendance à s'intéresser au service final qui procure des bénéfices directs aux humains et non aux processus intermédiaires et qu'une espèce donnée est en relation avec d'autres espèces qui peuvent influencer sur sa capacité à fournir un service donné (Vermaat et al., 2015).

Pour tenter de pallier ces difficultés, au cours des vingt dernières années, les services écosystémiques ont fait l'objet de classements et de développements méthodologiques visant à harmoniser la manière dont ceux-ci sont appréhendés. Plusieurs cadres sont utilisés aujourd'hui, qui reflètent la complexité du concept et de l'évaluation de ces services écosystémiques (Figure 6.3). Ainsi, issu de travaux débutés dans les années 1990, le Système de Comptabilité Economique et Environnementale (SCEE – en anglais SEEA - System of Environmental-Economic Accounting) a été adopté par l'ONU en 2012 comme cadre dans le but de relier les statistiques environnementales aux données économiques. Il s'agit de mesurer à la fois la contribution de l'environnement à l'économie et l'impact de l'économie sur l'environnement. L'objectif est d'harmoniser la comptabilisation des flux et du capital naturel pour les gouvernements. Pour cela, une base de données a été mise en place, le CICES (Common International Classification of Ecosystem Services), qui standardise la description des services.

Parallèlement, en 2007, a également été initié un processus appelé TEEB « The Economics of Ecosystems and Biodiversity ». Cette initiative internationale est destinée à mettre en évidence le coût de la dégradation des écosystèmes et de la perte de biodiversité ainsi que l'échec des politiques de protection, en utilisant une approche qui soit compréhensible par les gestionnaires et les décideurs. Elle participe à alimenter le SCEE par différentes recommandations sur les questions de valorisation économique des écosystèmes. Au niveau européen, à partir de 2012 a été initié le MAES (Mapping and Assessment of Ecosystems and their Services), qui a abouti à un diagnostic des pressions qui pèsent sur les services écosystémiques européens au travers d'un panel d'indicateurs définis pour l'occasion (Maes et al., 2020). Cette évaluation a été déclinée en France sous l'appellation EFESE (Evaluation Française des Ecosystèmes et des Services Ecosystémiques) (Puydarrieux et Beyou, 2017).

Cela donne des cadres de travail mais n'empêche pas une certaine complexité et une diversité des approches, du fait de l'impossibilité de monétiser tous les services écosystémiques. De plus, les techniques d'évaluations sont multiples : prix du marché, méthode des coûts de transports agréant les dépenses d'une personne pour se rendre sur un site donné, méthode d'évaluation contingente à base de questionnaires pour estimer la valeur qu'une personne

attribue à un changement environnemental, etc. Le développement d'indicateurs qui pondèrent ou standardisent les SE n'est pas en reste et l'on peut citer l'Ecosystem Service Index (ESI) (Banzhaf et Boyd 2005). D'autres initiatives, publiques ou privées existent, par exemple des bases de données, telles que GlobalDES (Global Database of regulatory Documents on Ecosystem Services) de l'Université de Genève, dont l'intérêt est de réduire le décalage entre gestionnaires et scientifiques par le regroupement de données socio-économiques et écologiques (Mononen et al., 2016), ou l'Ecosystem Service Value Database (ESVD) qui standardise des données hors du marché (de Groot et al., 2012). Il existe également différents outils de calcul mis à disposition des gestionnaires, comme InVEST (Integrated Valuation of Ecosystem Services and Trade-offs) développé par l'Université de Stanford, ou de cartographie collaborative comme ARIES (ARTificial Intelligence for Ecosystem Services). Ces méthodes mêlent des évaluations monétaires, quantitatives ou basées sur des scores (Banerjee et al., 2020 ; Boerema et al., 2017).

En dépit de toutes ces innovations, toutes ces méthodes font l'objet d'après débats, en ce qu'elles semblent ne jamais embrasser la totalité du problème (Maris, 2014). Conjointement émergent en effet des critiques sur la littérature scientifique qui, soit offre l'évaluation d'un seul SE en se limitant à site particulier, soit utilise des données de terrain ou des données hypothétiques pour établir le coût de gestion actuel et le coût d'un changement de stratégie de gestion, quand elle ne développe pas simplement de nouvelles méthodologies (Brander et al., 2006). Pour pallier en partie ces écueils, certains auteurs demandent d'inclure à la fois les services et les disservices, les arbitrages entre les services et les services produits par les êtres humains (Hautereau-Boutonnet et Truilhé-Marengo, 2017) ou de mettre en regard la capacité de l'écosystème à fournir un service et la demande – la pression – exercée sur ce service et leur évolution au cours du temps (Bagstad et al., 2014). La question reste d'arriver à comparer, regrouper, synthétiser différents types de valeurs, qui ne sont pas toutes directement monétisables, afin que les processus écosystémiques puissent servir de base à la planification et la gestion (Chan et al., 2012).

Le concept de « services écosystémiques » sert aujourd'hui à traduire la biodiversité en termes économiques pour la porter dans les politiques publiques (Norgaard, 2010, cité par Roche et al., 2016). Plus spécialement, chaque terme, service comme écosystème, renvoie à des concepts larges, que de multiples acteurs (associations de conservation de la nature, politiques, industries, scientifiques, etc.) peuvent s'approprier, avec des buts qui sont parfois contradictoires et dont la mise en pratique aboutit à des résultats complexes, éminemment politiques et limités au contexte local (Kull et al., 2015). Il y a donc autant de perceptions des services écosystémiques que de parties prenantes, ce qui les rend dépendants à la fois des échelles spatio-temporelles et des contextes socio-économiques et nuit sans doute à l'élabo-

ration d'une typologie unique (Vaz et al., 2017). C'est le cas pour les services rendus par les milieux aquatiques continentaux.

6.1.2 Services écosystémiques des milieux aquatiques continentaux

Bien que les écosystèmes d'eau douce ne représentent qu'1% de la surface du globe terrestre, ils abritent ~10% des espèces actuellement décrites et fournissent d'importants services écosystémiques : piégeage du carbone, irrigation, production alimentaire, purification de l'eau, etc. (Dudgeon et al., 2006 ; Szabolcs et al., 2022). Or on estime qu'au début des années 2000, environ 2/3 des cours d'eau mondiaux étaient modifiés par l'homme, pour servir de réservoir d'eau douce, pour l'énergie, le contrôle des crues, le transport ou encore la dilution des produits chimiques ; la mise en place de digues ou de barrages venant fragmenter le milieu, modifier sa physico-chimie et ses habitats (Vitousek et al., 1997). Les perspectives de construction de barrages, de retenues d'eau, de multiplication des voies d'eau, de pompage des nappes phréatiques, sont autant de promesses de prolongation des effets sur les écosystèmes aquatiques (Vitousek et al., 1997). Pour les milieux aquatiques d'eau douce plus que dans tout autre milieu, il paraît ainsi nécessaire, de prôner une « écologie de la réconciliation » qui permette l'intégration de compromis entre la biodiversité et la résilience des écosystèmes et la demande exercée par l'homme, d'autant que la modification des écosystèmes d'eau douce a fini par avoir un impact sur les écosystèmes terrestres (Vári et al., 2022).

Tableau 6.1. Aperçu des effets des milieux artificiels sur la biodiversité. D'après Lin et al., 2020.

Effets positifs	Effets négatifs
Participation à la « Trame bleue » et alternative pour les migrations	Corridor de dispersion des EEE
Refuge contre les perturbations liées aux changements globaux ou d'usage	Dégradation de la qualité de l'eau due aux multiples usages et à leur intensité
Habitat de qualité lorsque le régime hydrologique est stable	Manque d'eau dans les périodes de sécheresse provoquant la perte d'espèces
Habitat de qualité et biodiversité pour les canaux anciens et dans lesquels la gestion est limitée	Perturbation des successions dans les canaux plus récents et/ou sous gestion intensive (dragage, arrachage, faucardage)
Refuge potentiel pour les espèces grâce à la gestion hydraulique (niveau d'eau et flux) dans le contexte de changement climatique et d'évènements extrêmes	Limitation des fonctions selon l'usage actuel ou futur et la diversité des parties prenantes

Parmi les milieux aquatiques continentaux, les canaux artificiels et leur biodiversité ont fait jusqu'à présent l'objet de moins d'attention de la part des chercheurs et des gestionnaires que les cours d'eau du fait de leur simplicité apparente et de leur statut réglementaire (Figure 6.4).

Pourtant, leur histoire parfois très ancienne (6000 ans pour la Mésopotamie) fait qu'ils procurent des services immatériels, sociaux ou culturels, en plus de leurs fonctions initiales (irrigation, transport, défense) (Clifford et Heffernan, 2018). Leurs fonctions ont pu évoluer au cours du temps, du transport de fret vers des activités récréatives ou la préservation d'un héritage culturel, certains faisant l'objet d'une inscription au patrimoine mondial de l'UNESCO (Guo et al., 2016 ; Lin et al., 2020) (Tableau 6.1). De nombreuses fonctions ont été recensées pour les canaux d'irrigation en terre : irrigation des cultures, drainage en cas de crue, recharge des nappes et remplissage des cours d'eau, étangs et lacs par infiltration, voire hotspots de biodiversité agissant comme des refuges pour de nombreuses espèces aquatiques ou riveraines (Llausàs et al., 2020). Si les canaux faits de matériaux imperméables, comme ceux qui intéressent la présente étude, semblent à première vue, remplir un nombre plus limité de fonctions, ils doivent néanmoins être considérés comme un élément, parmi d'autres, constitutif d'un paysage aux multiples fonctions et être pris en compte dans les stratégies d'aménagement et de protection de ce dernier (Lin et al., 2020 ; Llausàs et al., 2020) (Tableau 6.1).

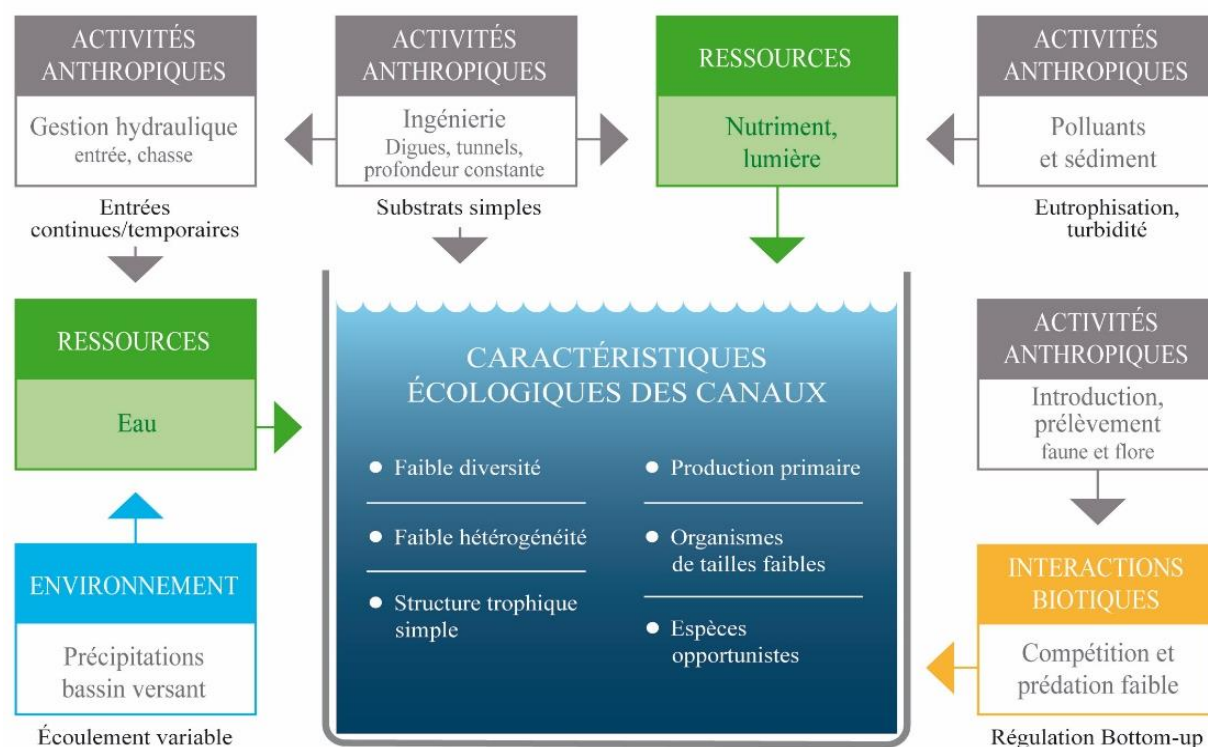


Figure 6.4. Caractéristiques écologiques des canaux, fossés et collecteurs d'eaux pluviales d'après la typologie globale des écosystèmes définies par l'IUCN. Schéma adapté de Kingsford et al. (Keith et al., 2020).

6.1.3 Evaluer l'impact des invasions biologiques sur les services écosystémiques

Depuis le début des années 1990, les chercheurs ont montré que la dynamique des écosystèmes et leur fonctionnement semble majoritairement reposer sur leur biodiversité (Tilman et al., 2014). La fréquence et la diversité des traits à l'intérieur d'une communauté peuvent créer des « points chauds » de services écosystémiques ou permettre de minimiser les disservices (Milanović et al., 2020). Dans ce contexte, les invasions biologiques, une des cinq causes majeures de perte de biodiversité (Roy et al., 2023), pourraient être considérées comme ne procurant que des disservices écosystémiques. De fait, la perception des invasions biologiques par le grand public se limite généralement aux effets visibles et brutaux, aux menaces qui pèsent sur les espèces emblématiques plutôt qu'aux changements graduels souterrains ou aquatiques (Ricciardi et al., 2013 ; Simberloff et al., 2013). Une récente étude sur les proliférations végétales dans le Lac Léman montre ainsi que 60% des personnes interrogées, si elles reconnaissent des effets positifs à la présence des plantes, attendent surtout qu'elles soient gérées de manière à ce qu'on diminue leur abondance et leurs effets néfastes (Wood et al., 2021). Une conclusion similaire a été rendue après l'étude de cinq écosystèmes aquatiques européens envahis par les plantes, pour lesquels la Valeur Economique Totale (TEV) des services était positivement corrélée à l'intensité de la gestion (Vermaat et al., 2023) et généralement liée à la diversité des activités pratiquées sur les sites (Vermaat et al., 2024). Cela montre que l'intégration du niveau de nuisances perçues par les usagers dans les décisions de gestion peut éviter d'investir des sommes considérables à perte dans des projets sans utilité (Simberloff et al., 2013 ; Vermaat et al., 2023) mais ne relate finalement que des perceptions, qu'elles soient esthétiques ou liées à la gêne des activités récréatives. Il est nécessaire que les usagers soient donc correctement informés.

S'il a été plusieurs fois démontré qu'en moyenne, les plantes envahissantes ont tendance à accroître les taux de décomposition, le cycle de l'azote et la production primaire nette (Eviner et al., 2012), ce constat n'est pas généralisable. En réalité, les effets des EEE sur les processus des écosystèmes sont liés au contexte local et notamment aux services qui préexistaient du fait de la présence de plantes indigènes. Ils dépendent du lieu de l'invasion, qui peut gêner un nombre plus ou moins importants de services écosystémiques, du périmètre envahi, de la biomasse de plantes sur la zone envahie et du délai écoulé depuis le début de l'invasion (Eviner et al., 2012 ; Ricciardi et al., 2013 ; Theuerkauf et al., 2017). A cela s'ajoute les changements globaux, qui pourraient rendre certains écosystèmes défavorables aux plantes indigènes mais où les espèces envahissantes pourraient assurer le maintien de certains services écosystémiques (Eviner et al., 2012). La présence des plantes invasives, en ce qu'elles sont résistantes et fournissent certains services écosystémiques, doit être sans cesse réévaluée à l'aune des changements globaux et des pressions anthropiques grandissantes qui induisent des stress

de plus en plus importants pour les écosystèmes. Il a par exemple été montré qu'aux Etats-Unis, 2 espèces envahissantes, l'Hydrille verticillée (*Hydrilla verticillata*) et le roseau commun (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., 1840), ont un effet positif sur les écosystèmes côtiers (Hershner et Havens, 2008), permettant la réinstallation de plantes indigènes, améliorant la qualité de l'eau ou les habitats.

Par ailleurs, la présence d'espèces envahissantes implique la mise en place de plans de gestion pour le maintien de certains services écosystémiques. Il convient de tenir compte du fait que ces méthodes de contrôle ont un impact sur le reste de l'écosystème. Les espèces envahissantes peuvent être tellement bien intégrées dans la dynamique des écosystèmes et des communautés que leur élimination constituera une perturbation importante pour les processus écologiques et en conséquence pour les services écosystémiques (Eviner et al., 2012). Dans le cas de *Salvinia molesta* D.S. Mitchell, la structure des réseaux trophiques qui se créent après des actions de gestion mécaniques peuvent ne pas être les mêmes que ceux créés après un contrôle biologique de la plante (Motitsoe et al., 2022). Dans ce cas, la technique choisie a eu également un impact sur la résilience des écosystèmes à plus ou moins long terme (Motitsoe et al., 2022). D'une manière générale, les actions de gestion mécaniques ont un effet immédiat sur les vitesses d'écoulement, le maintien des sédiments et les habitats et à plus long terme, sur la composition des communautés végétales qui se simplifient, dominées par des espèces à croissance rapide et à forte capacité de dispersion. Elles ont aussi un effet sur les poissons et les invertébrés, immédiatement sur leur abondance et à plus long terme sur la composition des communautés associées aux plantes présentes (Madsen, 2000). Enfin, la gestion mécanique modifie également les biofilms et l'activité microbienne, avec un effet plus ou moins marqué sur la production primaire nette et la respiration de l'écosystème (Paraskevi et al., 2022). Ces réactions et interactions impliquent des changements dans la rétention des nutriments, la biodiversité, le transport de sédiment et finalement les services rendus par ces écosystèmes. Les actions de gestion ne devraient donc pas être occultées dans les évaluations des services et disservices écosystémiques des milieux aquatiques (Vaz et al., 2017) et à l'inverse, toute décision de gestion doit reposer non sur la seule biomasse mais sur les fonctionnalités offertes par la végétation aquatique (Austin et al., 2021).

L'évaluation des services écosystémiques rendus pour les plantes invasives est donc comme les autres évaluations, un élément subjectif, dépendant du contexte et encore difficile à mesurer. Cet état de fait s'observe dans la multiplicité des bilans des services écosystémiques touchés par les plantes envahissantes. Ainsi, de la même façon qu'une typologie des services écosystémiques existe à l'échelle internationale, européenne, nationale, diverses méthodologies sont en cours de développement pour évaluer spécialement l'impact des espèces envahissantes sur les services écosystémiques. Parmi elles par exemple, la méthode EICAT (Envi-

ronmental Impact Classification of Alien Taxa) développée par l’UICN en 2020 vise à prioriser les actions en fonction des espèces et de leurs impacts sur l’environnement pour fournir un cadre aux gestionnaires de milieux. Elle est complétée depuis 2022, par EICAT+ qui doit permettre d’évaluer parallèlement leurs effets positifs (Vimercati et al., 2022). Sa déclinaison pour l’Hexagone est en cours au sein du projet CLEVER (Classification des impacts environnementaux des Espèces Végétales Exotiques Résidentes en France métropolitaine), soutenu par l’OFB (Office français de la biodiversité) et la DREAL (Direction régionale de l’environnement, l’aménagement et du logement) Nouvelle-Aquitaine (CDR-EEE, 2023).

L’approche par service écosystémique doit permettre de mettre en évidence l’impact des EEE et l’impact de l’absence ou du retard de prise en charge de ces EEE pour in fine mettre en place des systèmes de paiement pour les bénéficiaires (sorte d’équivalent de la taxe « carbone ») (Funk et al., 2014). Cependant, l’approche par service écosystémique a besoin de déterminer les processus-clés qui sous-tendent les services, leur évolution et leurs interactions, en cas de changement des conditions environnementales, ainsi que l’impact spécifique des macrophytes présents (Eviner et al., 2012).

Finalement, l’approche par service écosystémiques peut être vue comme le besoin de redéfinir un contrat social (Rey-Valette et al., 2019) qui précise ses valeurs et acte les modalités d’atteinte de l’objectif de bien-être humain. Cela paraît d’autant plus crucial que la pression sur le capital naturel va s’accroître et les services écosystémiques se raréfier à l’avenir et de fait, quelle que soit la façon dont elle est calculée, la valeur de ces derniers risque d’augmenter (Costanza et al., 1997).

6.1.4 Hypothèses de travail

“What humans dislike about invasive species is not their effects on nature per se, but their effects on a particular desired nature.” (Tassin et Kull, 2015). C’est en ces termes que Tassin et Kull concluent leur étude sur la nécessité de développer une approche factuelle des invasions biologiques, dans le contexte actuel de changements globaux qui accroît les déplacements d’organismes végétaux ou animaux et par conséquent, la complexité des écosystèmes. Dans la même perspective, d’autres chercheurs invitent à considérer que les proliférations végétales découlent finalement d’un déséquilibre de l’écosystème. Ce dernier modifie les ressources et habitats disponibles et rend le milieu plus vulnérable à l’arrivée de nouvelles espèces (Davis et al., 2000 ; Folke et al., 2004). A côté des écologues, les sociologues, historiens et géographes mettent également en lumière l’impact possiblement négatif de la terminologie employée pour désigner les espèces transférées par l’homme dans un lieu qui dépasse la portée des mécanismes de dispersion naturelle (Fall, 2021 ; Richardson et Pyšek, 2008). De nom-

breuses études sur les invasions biologiques présentent d'ailleurs des biais d'interprétation, au détriment des espèces exotiques (Warren et al., 2017). L'objet de ce chapitre est donc de démontrer que chercher à éradiquer l'espèce, c'est ne pas se poser la question des effets – potentiellement positifs – qu'elle peut avoir sur l'écosystème. Il s'agit de démontrer que si tous les biens et services, obtenus d'un écosystème donné, sont altérés, la gestion à mettre en œuvre devient un enjeu majeur. Dans le cas présent, comprendre les services écosystémiques suppose de comprendre à la fois les fonctionnalités des milieux artificiels pour lesquels les études et les données biotiques et abiotiques sont limitées et le rôle des espèces exotiques envahissantes lorsqu'elles intègrent un nouveau réseau trophique.

6.2 Cartographie des services écosystémiques concernés par la plante

La plante s'enracine, grandit, se nourrit, respire, s'adapte au milieu et meurt et chacune de ces actions peut avoir un effet sur l'écosystème et sur les services qu'il rend. Sa présence peut dégrader certains services existants, fournir de nouveaux services ou pallier la fourniture de services qui ne seraient plus assurés. Sa productivité et sa biomasse peuvent être faibles ou fortes et les effets sur les services écosystémiques en être modifiés. Une forte biomasse peut gêner les activités anthropiques et déclencher une ou plusieurs actions de gestion qui peuvent être répétées dans le temps. Ces actions de gestion, généralement non sélectives, engendrent des effets sur la plante mais aussi sur le reste de l'écosystème. A partir des données de la littérature, des résultats obtenus dans les chapitres précédents et des données disponibles des gestionnaires, un recensement des services écosystémiques affectés, positivement ou négativement, par la présence de *M. heterophyllum* dans les voies navigables a été réalisé (Figure 5.5). Il paraît pouvoir être généralisé aux macrophytes submergés à potentiel proliférant dans les canaux. Les enjeux sont détaillés ci-après, selon le découpage de l'Evaluation pour le Millénaire (§1.1, Figure 6.1).

6.2.1 Services support

6.2.1.1 Biomasse et productivité

Les effets de la présence des macrophytes, de leur abondance et de leur productivité sur les habitats disponibles, les ressources, la qualité de l'eau et les cycles biogéochimiques, ont été abordés au chapitre 1. Les effets de la présence de *M. heterophyllum* dans les canaux français sur les nitrates disponibles ont été détaillés au chapitre 2. Quelques données ont été recueillies sur la synécologie de l'espèce.

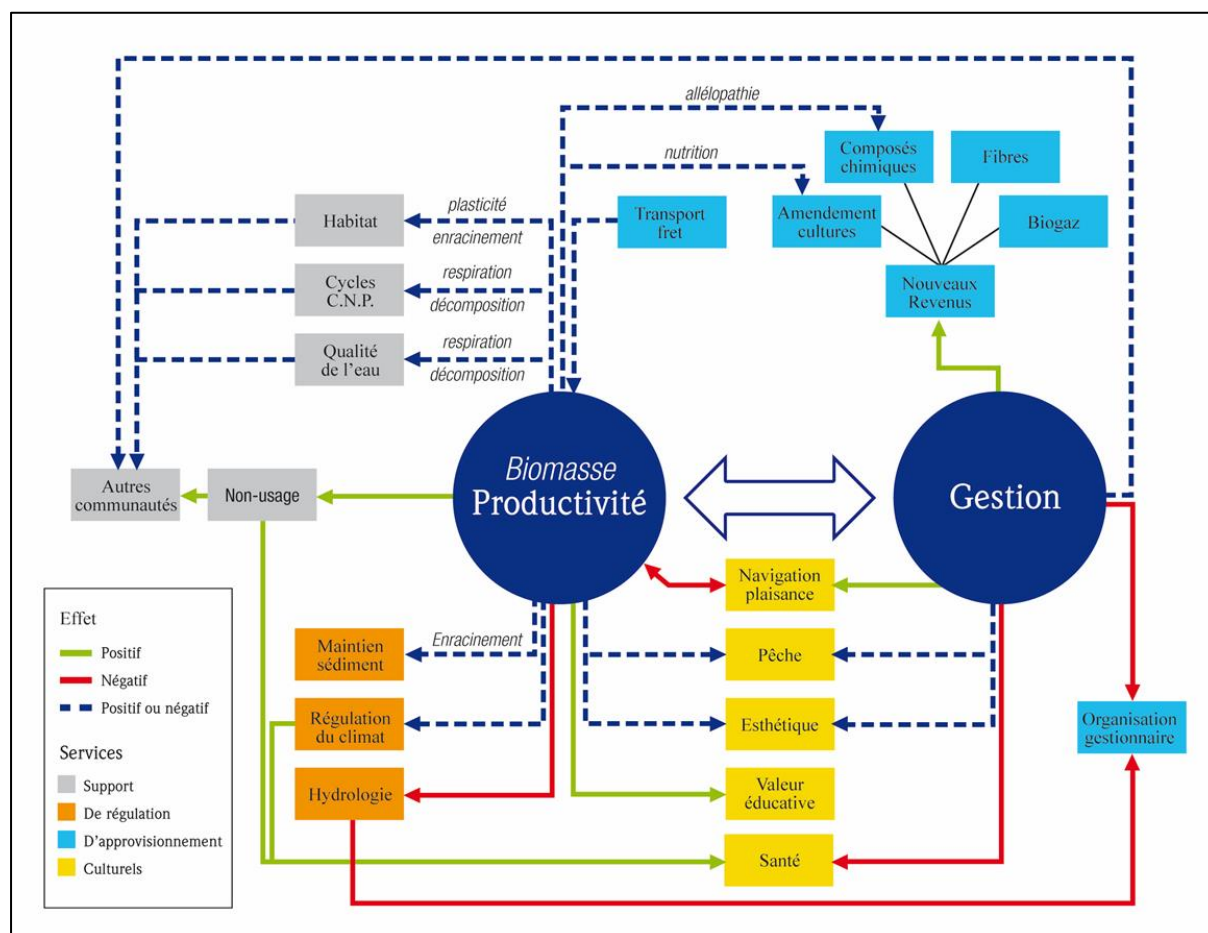


Figure 6.5. Cartographie des services écosystémiques liés à la présence de *M. heterophyllum* dans les voies navigables

Sur les sites d'étude en 2022 et 2023, *M. heterophyllum* recouvrait entre 60 et 100% de la surface disponible, le plus souvent en tapis monospécifiques. Malgré cela et bien que la surface occupée par *M. heterophyllum* ait progressé entre 2017 et 2024, il reste que dans certaines zones, plusieurs espèces de macrophytes immergés ou flottants ont été observés avec une majorité d'espèces polluo-tolérantes et potentiellement envahissantes ainsi que plusieurs espèces exotiques (Annexe G). Les proportions dans lesquelles ces cortèges d'espèces sont présents sont variables. Sur le Canal entre Champagne et Bourgogne par exemple, en 2016, *M. heterophyllum* était vraisemblablement présent sur une centaine de kilomètre, sur 30% de la surface du canal, particulièrement sur le versant Marne, en association notamment avec *P. pectinatus* (~15 %), *P. perfoliatus* (~10 %) et *M. spicatum* (~10 %) (Asconit Consultants, 2016). La présence de *M. heterophyllum* a aujourd'hui été constatée sur l'ensemble des biefs sur les 223 km de voies d'eau, généralement sur toute la largeur du canal. Cependant, des espèces accompagnatrices ont été observées, notamment *M. spicatum*, *Potamogeton* spp. et *N. lutea*, sur 2 biefs parmi les 6 échantillonnés. Dans le Canal de la Marne au Rhin Ouest, dans certains biefs sur la période 2019-2024, *M. heterophyllum* couvrait entre 30 et 50% de la surface et était accom-

pagné de *M. spicatum* (25 à 40%) et *P. perfoliatus* (10-25%). Dans la Somme, une étude du Conservatoire Botanique de Bailleul plus systématique appuie nos observations, concluant à l'alliance entre *M. heterophyllum* et, à la fois les herbiers des eaux stagnantes méso- à eutrophes *Potamion pectinati* et, dans une moindre mesure, les végétations d'eaux courantes moins riches en nutriments de type *Batrachion fluitantis*, où *M. heterophyllum* est présent dans 20 à 40% des cas étudiés (Bertino, 2020).

En 2023, la présence de *C. caroliniana* a été détectée dans deux ports sur la Saône. Il s'agit également d'une espèce exotique envahissante inscrite sur la liste des espèces préoccupantes pour l'Union Européenne (Directive 1143/2014). Dans le port d'Auxonne (21), un peu plus profond que les canaux étudiés (2,50 à 3 m par endroits), *C. caroliniana* partage l'espace disponible avec *M. heterophyllum*. Visuellement, à l'été 2023, elle semble dominer et les mesures effectuées montrent qu'elle peut représenter jusqu'à 60 % de la biomasse totale échantillonnée (Gross et al., 2024). Plus en aval, dans le port de Saint-Jean-de-Losne, de nombreuses tiges flottantes de *C. caroliniana* avaient été recensées en 2023 et quelques tiges enracinées remontées dans les râteliers de mesure de la biomasse sur une des zones d'échantillonnage. A l'été 2024, on la trouve enracinée et qui atteint la surface au niveau des pontons des bateaux et des tiges flottantes portant des fleurs sont présentes dans différents endroits du port (A. Dutartre, com. pers.). A la même date, sa présence sous forme de nombreuses tiges flottantes sur le Canal du Rhône au Rhin, dont l'entrée se situe quelques kilomètres en amont de Saint-Jean-de-Losne, montre qu'elle utilise les bateaux de plaisance pour se disperser (obs. pers.).

Les herbiers de *M. heterophyllum* constituent des habitats, refuges et supports pour les macroinvertébrés. Bien qu'aucune analyse systématique n'ait été effectuée dans le cadre de cette thèse, de nombreux macroinvertébrés ont été observés sur les plantes échantillonnées dans les canaux. Il existe néanmoins une étude sur la macrofaune benthique couvrant la période 2021-2023 sur le port de Saint-Jean-de-Losne qui montre la présence d'espèces plutôt ubiquistes des milieux riches à très riches en nutriments (GREBE, 2023). Les herbiers qui apparaissent à la surface de l'eau pendant l'été quand la plante fleurit sont également le support de ponte de différentes espèces d'odonates notamment du genre *Calopteryx* (obs. pers., Figure 5.8). De même si nombre de poissons ont été observés dans les canaux où *M. heterophyllum* s'est installé, aucune étude sur les poissons n'a été réalisée. On peut néanmoins suppo-



Figure 6.8. Odonate et hampe florale de *M. heterophyllum*. CCB, été 2022. Photo ; H. Groffier.

ser que la densité de certains herbiers peut être préjudiciable aux plus gros poissons alors que les juvéniles peuvent y trouver refuge.

Bien que la diversité des milieux artificiels ne soit pas recensée de manière systématique puisqu'ils échappent à la Directive Cadre sur l'Eau, en 150 ou 200 ans d'existence, une certaine biodiversité a pu s'y développer comme dans d'autres canaux (Willby et al., 2001). S'il est complexe voire impossible d'évaluer les effets de la présence de *M. heterophyllum* sur l'abondance et la richesse des autres communautés faute d'historique, la plante coexiste avec différentes populations de macrophytes, macroinvertébrés, poissons ou crustacés. Or, certaines études invitent à considérer que selon les conditions environnementales locales, les espèces de myriophylle peuvent avoir un effet positif sur la diversité des communautés (Smith et al., 2021). Thum et Lennon (2010) ont d'ailleurs démontré que l'invasion de *M. heterophyllum* dans les lacs états-uniens était associée à une plus grande richesse en macrophytes que les lacs où aucune espèce de myriophylle n'était présente. D'autre part, la présence des plantes peut améliorer la qualité nutritionnelle des poissons, comme cela a été montré avec *E. nuttallii* sur des salmonidés (Zheng et al., 2022). De plus, la présence d'une forte biomasse de plantes, lorsqu'elle empêche la navigation, réduit la turbidité, le bruit, le mouvement, le risque de mortalité et la pollution et donc les stress auxquels sont soumis toutes les communautés animales et végétales des canaux. L'absence de passage de bateau réduit les éclusées, ce qui diminue aussi les mouvements d'eau.

6.2.1.2 Gestion

Les gestions mécanique, chimique voire biologique sont peu ou pas sélectives. Dans les sites où la plante est présente en mélange avec d'autres espèces, toute intervention pendant la période de croissance des plantes implique la coupe ou l'arrachage d'espèces indigènes causant une perte de diversité défavorable à la résilience des milieux (Tilman et al., 2014). Si toute biomasse de plante enlevée peut ouvrir des espaces et permettre à la lumière de mieux pénétrer dans le milieu, ces conditions sont généralement plutôt favorables à la repousse des plantes exotiques, capables de croître plus rapidement que les espèces indigènes (Eller et al., 2015 ; Riis et al., 2012) (§1.2.1). Sur le terrain, la gestion mécanique ne s'accompagne pas toujours de la mise en place de mesures pour empêcher les plantes coupées de se disséminer d'un bief à l'autre, pour des raisons techniques (temps d'installation) ou financières. Même s'il est fait avec attention, le ramassage des plantes flottantes n'est alors pas complet. De cette manière, la pression des propagules déjà forte chez les plantes envahissantes se trouve encore accrue (Thiébaud, 2023).

L'enlèvement de la biomasse de plante suppose de retirer du milieu les macroinvertébrés, leurs larves ainsi que les crustacés et les poissons qui vivent dans les herbiers. Les outils utilisés, la pollution qu'ils engendrent, les enlèvements de plantes, le fait de remuer ou gratter le sédiment a un effet sur différentes communautés végétales et animales et sur les fonctions que ces communautés assurent dans les écosystèmes (Misteli et al., 2023). Ce type de perturbation (pollution, enlèvement d'un niveau trophique, d'un groupe fonctionnel particulier) rend les écosystèmes plus vulnérables et peut amener à dégrader la qualité des services qu'ils rendaient jusqu'à présent au lieu de rétablir ceux qui existaient (Folke et al., 2004).

Diminuer la productivité de *M. heterophyllum* dans les canaux passe alors par une gestion de l'eutrophisation du milieu. Les nutriments disponibles actuellement font que la plante réalise des stockages de « luxe », au-delà de ce qui est optimal pour sa croissance (§2.3, 3.2). Les canaux reçoivent les nutriments des bassins versants, la réflexion sur la gestion doit alors intégrer ces différents acteurs.

6.2.2 Services de régulation

6.2.2.1 Biomasse et productivité

La biomasse de macrophytes et la production primaire ont un effet sur le cycle du carbone, avec des effets sur la régulation du climat. L'activité photosynthétique d'une forte biomasse de plante conduit à une diminution du CO₂ et une augmentation de la production d'O₂ atmosphérique et à la réduction du CH₄ diffus par oxydation (Boerema et al., 2017 ; Thomaz, 2023). Le développement racinaire peut entraîner des pertes d'oxygène susceptibles de réduire la méthanogenèse. La dégradation de la biomasse entraînerait l'émission de CO₂ et de CH₄ du fait des processus de minéralisation (Gremmen et al., 2023). L'effet des macrophytes sur ces processus liés au cycle du carbone sont multiples et complexes et l'impact des macrophytes sur le climat aujourd'hui difficilement évalué (Hilt et al., 2017).

6.2.2.2 Gestion

Au-delà du fait que la mise en place d'opérations de gestion mécanique implique l'émission de gaz à effet de serre (acheminement, fonctionnement du matériel), certaines opérations ont un effet important sur le sédiment, par exemple lorsqu'il s'agit de draguer ou de traîner une lame de coupe ou un râteau sur le fond du canal pour arracher ou couper les plantes. Cela provoque une perturbation de l'activité microbienne et des cycles biogéochimiques, qui entraîne par exemple le relargage de nutriments dans la colonne d'eau et l'émission de méthane ou de CO₂. En outre, des effets synergiques entre les émissions de différents gaz à effet de serre CH₄, CO₂ et N₂O ont récemment été rapportés lors de dragages (Liu et al., 2024).

6.2.3 Services d’approvisionnement

6.2.3.1 Biomasse et productivité

Le seul service d’approvisionnement qu’il semble possible de rattacher aux canaux est le transport de fret. Or la présence de la plante ne gêne généralement pas le passage des péniches. Le transport de fret, destination historique première des canaux, n’est donc pas mis en danger par *M. heterophyllum*.

6.2.3.2 Gestion

La gestion des plantes peut représenter un budget important pour les gestionnaires (~2,2 M€ pour VNF par an en 2022 et 2023 - hors part des salaires des agents pour les travaux en régie). Cependant, la biomasse de plante, lorsqu’elle est gérée, i.e. retirée des canaux pour être évacuée, pourrait avoir plusieurs destinations. En ce sens, sa présence crée des services d’approvisionnement qui n’existaient pas avant son arrivée. Par exemple, compte tenu de son contenu en azote et en phosphore relativement élevé (cf. chapitre 2), l’amendement des cultures agricoles est un premier débouché identifié. La biomasse de *M. heterophyllum* extraite du port de Saint-Jean-de-Losne par faucardage est utilisée en co-compostage dans des champs à proximité (Gross et al., 2024). D’autres débouchés restent à étudier (cf. chapitre 1.3.7) avec cette difficulté que l’approvisionnement ne peut pas être sécurisé. Bien que rares, les phénomènes « boom and bust » sont toujours possibles et peuvent faire disparaître la plante de manière soudaine (§1.3.7). Planter l’espèce ailleurs pour assurer les approvisionnements est interdit (Directive 1143/2014). D’autre part, le remplacement de *M. heterophyllum* par une autre espèce exotique qui n’aura pas les mêmes propriétés, est possible. Par exemple, l’issue de la compétition entre *M. heterophyllum* et *C. caroliniana* dans les ports bourguignons (§5.2.1) n’est pas encore connue.

6.2.4 Services culturels

6.2.4.1 Biomasse et productivité

La plus grande difficulté pour les gestionnaires, liée à la prolifération de *M. heterophyllum*, concerne avant tout la navigation de plaisance. D’un point de vue économique global, le risque est une désaffection des plaisanciers pour la voie d’eau qui pourrait résulter en une perte des revenus du tourisme pour les régions traversées par les canaux. L’évolution de ces revenus est complexe à mesurer car cela touche les régions, les départements, les commerces, les autres activités touristiques.

L'impact monétaire des proliférations est différent selon les gestionnaires concernés. La diminution potentielle de la fréquentation des canaux par les plaisanciers, si les conditions de navigation sont rendues pénibles par les fortes biomasses de plantes, pourrait entraîner une éventuelle perte de revenus pour VNF, qui fait payer une redevance aux usagers. Aujourd'hui, le montant de ces redevances représente environ 2 % du budget global de VNF (environ 13 M € par an) et ne semble globalement pas affecté par la présence de *M. heterophyllum*^{1,2}. Par exemple, en 2023, les loueurs de bateaux de plaisance enregistraient une hausse du nombre de contrats de 24 % par rapport à 2019 (vnf.fr). En revanche, cela peut masquer une disparité entre les canaux et donc des pertes de revenus du tourisme pour certains territoires.

A notre connaissance, *M. heterophyllum* n'est pas présent dans les réservoirs dévolus à l'alimentation en eau des canaux. Certains de ces réservoirs sont aménagés pour les activités nautiques et la baignade. Si la plante devait s'y installer, on pourrait envisager son impact sur ce type de service écosystémique de deux façons. Une trop forte biomasse pourrait provoquer une gêne pour les engins à moteur et une gêne (voire un dégoût) pour la baignade. Deux effets positifs sont néanmoins à mettre en regard de cela. La première est liée à la transparence et à la qualité de l'eau, les effets de filtration de la plante ayant été évoqués précédemment. Ensuite, les composés allélopathiques des plantes tels que les polyphénols, les composés azotés ou les terpènes, peuvent avoir un effet inhibiteur sur les blooms algaux, comme cela a été démontré avec des espèces comme *M. spicatum* et *M. verticillatum* (§1.1). Ils provoquent un stress et perturbent les processus métaboliques des algues (Zhu et al., 2021). Cet effet positif potentiel peut être important dans les lieux de baignade par exemple.

Puisqu'elle est désormais bien présente, la plante peut également servir à attirer l'attention et éduquer, notamment les plus jeunes, sur le sujet général des plantes exotiques envahissantes. La vue d'un canal envahi est un moyen concret d'aborder la cause de leur présence, les impacts négatifs et positifs sur les milieux où elles s'installent. Cela peut servir à transmettre les bons gestes ou réflexes pour éviter la propagation d'espèces exotiques à l'avenir entre les milieux du fait des activités récréatives.

6.2.4.2 Gestion

Lorsque *M. heterophyllum* est présent à une densité importante et sur toute la surface du canal, la navigation de plaisance principale activité des canaux de petit gabarit aujourd'hui est durablement affectée.

¹ <https://www.vnf.fr/vnf/publications/>

² <https://www.vnf.fr/vnf/accueil/qui-sommes-nous-vnf/politiques-publiques/nos-ressources-financieres/>

Pour les gestionnaires, une difficulté majeure peut être l'impact des proliférations sur l'organisation du travail. La nécessité de gérer la plante pour permettre la poursuite de la navigation de plaisance conduit à des investissements importants en argent et en temps. La présence d'une forte biomasse de plante ou l'enlèvement de cette biomasse ont un impact sur les niveaux d'eau des canaux et demande des ajustements dans la régulation hydraulique.

En fonction des moyens alloués, la gestion mise en place pour permettre la navigation de plaisance ou le bon fonctionnement des ouvrages peut impliquer un accroissement de la pénibilité du travail pour les agents de terrain. Ce dernier point est aujourd'hui difficile à évaluer en l'absence de données complètes de suivi des actions de gestion menées. Par exemple, dans le cas de VNF, l'effort de gestion en régie n'est pas chiffré sur la totalité des canaux même si des suivis se développent depuis 2023 (VNF, com. pers.). Il paraîtrait également pertinent d'intégrer dans une évaluation le nombre et le coût des jours d'arrêt maladie liés aux tâches répétitives qu'entraînent les ramassages de plantes aux écluses notamment, dans la mesure où la gestion de la plante occupe la majorité du temps de travail de certaines équipes. Ces données ne sont néanmoins pas disponibles actuellement (VNF, com. pers.).

La question esthétique peut être évoquée dans chacune des activités pratiquées sur ou à proximité des canaux, navigation de plaisance, usage des chemins de halage pour la randonnée pédestre ou comme véloroutes. Il semble qu'aucune étude n'ait encore été menée sur le sujet mais elle dépend de la perception des usagers, qui peut être différente selon qu'ils sont contraints dans leur navigation ou qu'ils profitent du canal à vélo.

6.3 Conclusion

La présence de *M. heterophyllum* dans les canaux peut avoir une incidence sur les 4 types de services écosystémiques définis dans l'Evaluation des Ecosystèmes pour le Millénaire (<https://www.millenniumassessment.org>). Ces impacts sont parfois difficilement mesurables, notamment lorsqu'ils touchent aux fonctions de régulations ou aux fonctions support, qui sont encore mal appréhendées ou difficilement monétisées. Il ressort néanmoins que les effets de la présence de la plante ne sont pas seulement négatifs. Cela met également en évidence que les actions de gestion méritent de faire l'objet de réflexions à une plus grande échelle que celle du bief ainsi que de suivis objectifs (cf. §3.4.3)

L'intérêt qui est porté aux services écosystémiques fournis par les voies navigables peut parfois se heurter à leur côté artificiel. Leur valeur est encore peu reconnue. Pourtant, les gestionnaires des voies navigables peuvent intégrer dans leur réflexion les autres acteurs des milieux aquatiques, comme la DREAL ou les Agences de l'Eau connectés à de nombreuses

autres masses d'eau, artificielles ou naturelles. Selon les gestionnaires, les attentes seront probablement différentes. Cela permet néanmoins de poser la question de savoir à quelle échelle on observe la biodiversité des canaux et quelle importance on lui accorde (Schafft et al., 2021), en gardant à l'esprit que d'autres espèces, présentant des inconvénients pour les activités humaines, peuvent arriver (van Valkenburg, 2011). Ces espèces peuvent être exotiques mais aussi indigènes. Ainsi *M. spicatum*, espèce indigène à fort potentiel proliférant à la même forme de croissance que *M. heterophyllum* et pourrait gêner la navigation de plaisance et l'entretien des canaux de la même manière, en profitant du surplus de nutriments disponibles dans le milieu. Les impacts listés (§5.2) montrent la nécessité d'objectiver les effets de la plante sur l'ensemble des services. Cela inclut de replacer sa présence dans le contexte du bassin versant, la mesurer à l'aune des changements climatiques et notamment de l'avenir de la voie d'eau dans un contexte de pénurie de la ressource.





Conclusions et perspectives

La prolifération des macrophytes exotiques dans les milieux aquatiques d'eau douce, sensibles aux pressions et déjà fortement dégradés, est devenue un enjeu majeur pour les économies tant elle affecte la biodiversité et certains services fournis par ces écosystèmes. Les dégâts causés et le budget alloué aux tentatives de contrôle des plantes envahissantes pèsent de plus en plus fortement sur les économies (Roy et al., 2023). Malgré cela, les succès des actions de gestion sont rares et souvent le fait de la répétition des protocoles au cours du temps mais surtout d'une intervention rapide après la détection d'une espèce exotique. En outre, ces actions sont peu sélectives et leurs impacts sur le reste de l'écosystème sont généralement difficiles à évaluer. Une des clés du succès devient la prédiction de la dispersion des macrophytes afin d'anticiper la gêne qu'elles peuvent occasionner et cibler les efforts de gestion (Vermaat et al., 2023). Cela suppose de comprendre et prendre en compte la biologie et l'éco-physiologie des plantes (Bolpagni et al., 2020).

Dans ce cadre, l'objectif principal de ce travail de thèse était de mieux comprendre l'écologie et l'éco-physiologie de l'espèce *M. heterophyllum*, dont le développement et la dispersion rapide en font un cas emblématique pour les canaux français comme la Jussie peut l'être pour les lacs et marais (Courtois et al., 2023 ; Thouvenot et al., 2013). Plus précisément, il s'agissait de définir sa niche écologique dans les voies navigables de la moitié nord de la France, qu'il occupe depuis une dizaine voire une quinzaine d'années, alors que sa présence est détectée sur des sites toujours plus nombreux dans les canaux et les milieux adjacents, que ces derniers y soient ou non connectés.

7.1 Bilan

En associant des approches terrain et expérimentales, les différents travaux ont permis de recueillir des informations sur la plasticité des traits de *M. heterophyllum* et sa tolérance à différentes conditions, préalables nécessaires à la définition d'action de contrôle de sa biomasse.

Les données collectées sur le terrain ont permis de montrer que l'espèce est capable de s'acclimater à des conditions environnementales variées. Sa plasticité lui permet de répondre à l'hétérogénéité géographique qu'offrent les canaux et la variabilité temporelle qu'impose en particulier la météorologie ainsi qu'aux pressions que représentent les différentes tentatives de gestion mécaniques. Présent dans des milieux parfois différents de ce qui est connu, notamment en Europe, *M. heterophyllum* évolue dans les voies navigables françaises dans des milieux plutôt alcalins. Sa capacité à s'y installer, alors qu'elle est connue pour ne pas être très efficiente dans l'utilisation des bicarbonates pour sa photosynthèse, peut être le fruit d'un

acclimatation à ces milieux appauvris en CO₂ (Hussner et Jahns, 2015). L'efficacité de la plante dans l'utilisation du bicarbonate et son acclimatation à des milieux riches en nutriments laissent supposer qu'elle peut modifier sa niche écologique dans les zones où elle est considérée comme exotique par rapport à la niche qu'elle occupe dans son aire de répartition naturelle et nécessite que les deux niches soient confrontées lorsqu'il s'agit de modéliser sa propagation (Xie et al., 2023). Cela signifie aussi que la plante pourrait répondre différemment à une même méthode de gestion selon le milieu considéré. La combinaison des contraintes abiotiques et biotiques locales peut en effet conduire à des acclimations ou adaptations locales de sa physiologie (Kimball et Baker, 1982), susceptibles de rendre inopérantes les méthodes de gestion.

Certaines fluctuations des conditions environnementales semblent profiter à *M. heterophyllum*, d'autres permettent à d'autres plantes de reprendre un peu de la place disponible, comme cela a été observé sur le CMRO entre l'été 2023, où *M. heterophyllum* fleurissait au-dessus de la surface de l'eau en tapis monospécifique, et l'été 2024, où il était plutôt en bas de la colonne d'eau et coexistait avec plusieurs autres espèces (Figure 6.1). Cette dynamique est encore mal comprise mais est importante pour les milieux ouverts que sont les canaux, alors qu'une espèce exotique peut envahir un lac plusieurs années sans permettre le retour des espèces indigènes (Schneider et al., 2024).



Figure 7.1. Canal de la Marne au Rhin Ouest, Bief 17 versant Moselle. A gauche, juillet 2023, tapis émergé de *M. heterophyllum*. A droite, juillet 2024, tapis immergé de *M. heterophyllum*, taches de *M. spicatum* et *P. perfoliatus*. Photos : H. Groffier.

Les voies navigables sont également des milieux très riches en nutriments et notamment en azote. Toute l'année, quelle que soit la saison, la plante dispose d'assez de nutriments pour maintenir son métabolisme et assurer sa croissance. Elle réalise même un stockage « de luxe » (Gerloff, 1975), y compris l'été où les niveaux d'azote dans le milieu, bien que plus faibles qu'en hiver, restent élevés (§2.3.1). Or, si les espèces pérennes sont connues pour pré-

senter des taux de croissance inférieurs aux autres espèces (Dawson et al., 2011 ; Greulich et Bornette, 2003), leur survie durant l'hiver leur permet de se développer avant les autres espèces au printemps et ainsi d'occuper l'espace laissé vacant par la disparition des autres espèces pendant l'hiver (Hussner et al., 2014). Les nutriments disponibles dans le milieu favoriseraient alors la croissance de *M. heterophyllum* avant les autres macrophytes et son développement excessif.

L'impact de *M. heterophyllum* sur le milieu est visible sur la dynamique des nutriments disponibles dans l'eau et les sédiments. En été, la biomasse de plantes diminue les ressources en azote et phosphore disponibles dans le milieu pour les autres espèces (§2.3.3). A l'inverse, l'hiver les milieux sont plus riches en nutriments, du fait de la moindre biomasse, de la décomposition des plantes et du lessivage des sols du bassin versant par les précipitations. Ces éléments questionnent la période la plus favorable pour retirer la biomasse de plantes du milieu. Retirer en été une forte biomasse de plantes, chargées en nutriments, pourrait permettre de retirer plus de nutriments du milieu qu'en hiver mais cela ne peut suffire à limiter les envahissements (Crocker et al., 2023). En effet, dans le cas présent, il reste en été assez d'azote dans l'eau pour permettre la repousse de *M. heterophyllum* à partir des tiges qui n'auraient pas été enlevées (§2.3.1). Ceci peut expliquer que l'on ne voie plus l'effet d'un faucardage estival 3 semaines après qu'il a été effectué. Un changement des pratiques dans le bassin versant pour traiter les causes de l'eutrophisation, est nécessaire car l'enlèvement de la biomasse du système n'empêche pas, à lui seul, le développement massif des biomasses de plantes exotiques (Coetzee et Hill, 2012 ; Thum et Lennon, 2010).

L'excès de nutriments dans le milieu et leur stockage « de luxe » dans la plante pourraient expliquer que les données collectées ont montré peu de changement dans les teneurs en N et P des plantes entre les saisons (§2.3.2, 2.3.3). Cependant, la capacité des plantes à se régénérer est le résultat d'une interaction favorable entre la quantité de nutriments présents, la lumière disponible et la température (Barko et Filbin, 1983 ; Hussner et Krause, 2007). Décaler les actions de gestion mécaniques en automne ou en hiver permettrait donc de bénéficier de l'affaiblissement de la plante dû à la baisse de luminosité et de la température (van Valkenburg, com. pers.). Au-delà de l'efficacité de gestion, intervenir en dehors de la période de croissance des plantes permettrait de protéger la diversité des macrophytes, en affaiblissant l'espèce pérenne qu'est *M. heterophyllum* sans affaiblir nécessairement les autres espèces. En effet, à cette période, la plupart des plantes indigènes ont disparu et les graines ou les rhizomes dans le sédiment peuvent permettre leur reprise au printemps.

Les effets de la température sur le développement de *M. heterophyllum* méritent d'être approfondis afin de déterminer ses limites de croissance. Les résultats du chapitre 2 ont mis en

évidence une modification de la réponse de *M. heterophyllum* à des températures inférieures à 10° et supérieures à 25° (§ 2.3.3). Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus en mésocosme sur son congénère *M. aquaticum* (Wang et al., 2024). Les taux et hauteurs de croissance ainsi que la biomasse de *M. aquaticum* seraient les plus élevés entre 10 et 25 °C. A l'inverse, les températures supérieures à 30° semblent négativement affecter cette espèce (Wang et al., 2024). Quant à *M. spicatum*, il a un optimum autour de 30-35 °C pour sa photosynthèse nette mais aurait probablement un optimum de croissance plus faible (Grace et Wetzel, 1978). La question de la température est complexe et certains macrophytes paraissent pouvoir moins s'acclimater à la température qu'à la lumière ou l'appauvrissement en CO₂ (Barko et Smart, 1981b), ce qui peut expliquer que la température soit l'un des facteurs qui ait fait varier le plus les traits morphologiques et physiologiques de *M. heterophyllum* sur les sites étudiés (§2.3.3).

Les résultats présentés dans cette thèse laissent penser que la plante trouve un optimum de croissance sous les 25 °C (§2.3.2). Cependant, l'analyse de la distribution mondiale de *M. heterophyllum* a révélé que la présence de la plante serait positivement corrélée à la température du quadrimestre le plus chaud et en particulier avec des températures supérieures à 35 °C (Diogo et al., 2024). Confronter la distribution mondiale au caractère envahissant dans l'analyse du risque semble alors nécessaire pour expliquer sa propagation.

Au-delà de la question de la température, les données collectées sur le terrain et leur variabilité ont donc mis en évidence la difficulté à prédire la distribution et la probabilité d'envahissement des voies navigables. Modéliser la niche écologique *M. heterophyllum* aurait supposé d'identifier un ou plusieurs facteurs stress, quand le travail ici a surtout permis de montrer la plasticité de la plante. La 1^e hypothèse posée, celle d'une niche écologique large, est donc validée (§1.6).

De même, avec les seules données collectées sur le terrain, il est apparu difficile de mesurer l'impact des opérations de gestion sur les traits de la plante (§3.2, 3.3). Les analyses factorielles réalisées en microcosme ont néanmoins pu expliquer en partie que dans les différents cas étudiés, aucune technique n'ait permis de réduire durablement la biomasse ni de modifier les traits de la plante en réponse au stress provoqué par la gestion.

La tolérance de l'espèce à une faible lumière concorde avec de précédentes études sur la plante (Hussner, 2008). Cela signifie que les techniques liées à l'ombrage ont peu de chance de réguler la biomasse de l'espèce dans les canaux. Le cas de l'épandage de colorant semble ainsi se heurter à la tolérance de la plante pour l'ombre. Les résultats obtenus au chapitre 3 (3.1) montrent que les traits de la plante soumise au stress de la coloration de l'eau diffèrent peu des traits des plantes qui n'y sont pas soumises et répondent en revanche aux variations

interannuelles du climat et à la saisonnalité. La 2^e hypothèse est validée : une fois encore, la plasticité de l'espèce semble lui permettre de résister aux stress provoqués par les différentes opérations de gestion. En outre, l'étude a permis de montrer que les actions de gestion doivent être intégrées dans une vision plus globale du fonctionnement de l'écosystème, puisque dans le cas présent, le contrôle biologique par l'herbivorie a pu avoir tendance à renforcer la plante et pourrait rendre la technique de coloration de l'eau contreproductive (§4.4). Pour autant, cela ne signifie pas abandonner toute idée de contrôle biologique, car l'herbivorie peut avoir des effets négatifs sur les plantes qui dépendent à la fois des densités de biomasse, de la partie de la plante attaquée et de la période de l'année (Gross et al., 2001).

Par ailleurs, la mise en concurrence avec d'autres espèces ne signifie pas la mise en danger de la plante qui s'est montrée capable, dans différentes conditions d'alcalinité et de charge en nitrate, de coexister avec un compétiteur important, *M. spicatum*, sans que ses traits morphologiques ou physiologiques soient affectés (§4.2). L'espèce a grandi et s'est développée dans différentes situations définies a priori comme étant des sources de stress. Le fait que les résultats obtenus ne montrent pas de pression de compétition entre les deux espèces peut tenir au fait que les ressources du milieu étaient suffisantes pour ne pas entraîner d'exclusion de *M. heterophyllum* par *M. spicatum*, si on considère qu'elles occupent des niches semblables (Verhoeven et al., 2020). Néanmoins, des stratégies de croissance différentes ont été observées, qui permettent la coexistence des deux espèces et sont distinctes de celles mises en place hors compétition.

La 3^e hypothèse posée (§1.6), qui considérerait qu'une approche de gestion en lien avec la nature pourrait être plus efficace que les contrôles chimiques ou mécaniques existants, n'est que partiellement validée. Les résultats obtenus permettent néanmoins de mieux appréhender les forces (surtout) et les faiblesses de *M. heterophyllum* et de manière pertinente, peuvent être intégrées dans les décisions de gestion.

Chercher l'éradication de la plante n'est pas une option possible vu l'étendue actuelle de son installation dans les canaux. De plus, l'éradication de la plante ne signifierait pas la fin des difficultés pour la gestion des voies navigables : la perspective du vide n'est pas envisageable, *M. heterophyllum* serait remplacé. Il importe alors de surveiller l'arrivée de nouvelles espèces exotiques qui pourraient potentiellement gêner les activités tout autant voire plus que *M. heterophyllum* ne le fait actuellement. Cela passe par une coopération entre les différents gestionnaires des milieux. La difficulté actuelle tient cependant à ce que la plupart des structures surveillent surtout les espèces patrimoniales et sont encore souvent dépourvues de programmes d'inventaire des espèces exotiques. En particulier, la réglementation guide la sur-

veillance et la protection de milieux "labellisés" au titre de conventions de protection de la biodiversité (Parcs Naturels, Zones RAMSAR, ZNIEFF, etc.) et conduit de fait à un défaut de surveillance des autres milieux, qui sont dégradés et donc le plus susceptibles d'être envahis. Actuellement, le caractère artificiel des canaux crée, dans certains endroits, une sorte de « barrière psychologique », qui peut conduire à une sous-estimation du risque de propagation de *M. heterophyllum* dans les milieux naturels. Dans d'autres cas, les échanges systématiques de données qui se mettent progressivement en place (cf. le travail du CBN Franche Comté - Vuilleminot, 2024) peuvent aider à repérer les nouveaux foyers d'implantation pour agir rapidement afin d'éradiquer la plante dans ces endroits et éviter qu'elle ne se propage et continue à agir négativement sur l'équilibre des milieux. Cette surveillance des espèces exotiques est d'autant plus essentielle qu'en 2011 déjà, aux Pays-Bas, des chercheurs mettaient en garde sur la cohabitation possible de plusieurs espèces exotiques, avec deux espèces désormais présentes dans les canaux français, et un titre explicite : « *Cabomba caroliniana* et *Myriophyllum heterophyllum* : une combinaison cauchemardesque » (van Valkenburg, 2011).

Les fonctionnalités des écosystèmes artificiels que sont les voies navigables semblent être actuellement sous-estimées dans les décisions de gestion, ce qui valide notre dernière hypothèse. L'impact des mesures de gestion, dont aucune n'est véritablement sélective, doit être pris en considération dans ce cadre. Outre le fait que dans les voies d'eau laissées à l'abandon ou entretenues pour l'approvisionnement en eau ou le drainage, on observe une forte diversité des espèces et la présence d'espèces à valeur patrimoniale (Willby et al., 2001 ; Willby et Eaton, 1996), les effets de la plante sur la filtration de l'eau et la diversité des communautés, même s'ils ne sont pas mesurés actuellement, devraient être pris en compte. Dans un monde soumis aux changements globaux, la fonctionnalité des canaux ne peut se réduire à l'activité de navigation de plaisance. La gestion à long terme de la plante nécessiterait de prendre en considération une approche de gestion intégrée des bassins versants et l'avenir de la voie d'eau.

7.2 Perspectives

Ces premiers travaux nécessitent d'être approfondis dans plusieurs directions. Ils s'inscrivent en effet dans trois domaines de recherche différents : l'écologie des macrophytes, la biologie des invasions et la gestion des espèces envahissantes.

Ecologie des macrophytes

Dans une première approche, la question s'était posée de la tolérance de *M. heterophyllum* à la salinité qui aurait pu expliquer son absence sur les territoires salins de la Lorraine. La

salinité dans les canaux à cet endroit a été mesurée sur le terrain à maximum 0,3 ‰. En revanche, la plante a été observée à la limite du domaine public fluvial au début de l'estuaire de la Somme où, à marée haute, la salinité a été mesurée à 6 ‰. Elle semble continuer à croître exposée plusieurs semaines de manière permanente à une salinité de 3 ‰ (pers. obs.). La salinité a un effet sur les traits des macrophytes (nombre de ramifications, surface foliaire, production de racines) et peut inhiber leur croissance au moins temporairement (Goodman et al., 2010 ; Thouvenot et Thiébaud, 2018). La tolérance à la salinité dépend de chaque espèce et influence la compétition entre les espèces (Hillmann et La Peyre, 2019 ; van Wijck et al., 1994). La tolérance de *M. heterophyllum* à la salinité peut déterminer les lieux où la plante pourra se développer à l'avenir, soit du fait de l'augmentation de la salinité des eaux en lien avec les changements globaux soit par dispersion dans des milieux naturels par les activités anthropiques (rivières des sites salins lorrains, estuaires, etc.).

Les plantes collectées en 2022 et 2023 dans le cadre de cette thèse ont été séparées en racines, tiges (haute et basse), feuilles et apex. Les résultats présentés dans cette thèse se sont limités aux feuilles, le principal organe dont les traits morphologiques et physiologiques sont étudiés (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Une analyse des autres parties de la plante pourrait apporter des informations supplémentaires sur la physiologie de *M. heterophyllum* et son acclimation aux conditions environnementales. En effet, l'allocation de la biomasse peut varier par exemple pour permettre à la plante de mieux maintenir son ancrage dans le sédiment, en allouant davantage de ressources aux racines (Barrat-Segretain, 2001 ; Bornette et Puijalon, 2011) ou pour résister à l'herbivorie, en diminuant la qualité nutritionnelle de son apex (Fornoff et Gross, 2014).

Pendant les campagnes terrain 2022 et 2023, des tiges supplémentaires de *M. heterophyllum* ont été collectées pour permettre des analyses génétiques des populations présentes dans les différents canaux. Ces analyses permettront de confirmer ou d'infirmer le fait que les différentes populations échantillonnées ne résultent pas d'une hybridation de *M. heterophyllum* avec d'autres espèces, comme cela peut être le cas aux Etats-Unis avec *M. laxum* ou *M. hippuroides*. L'hybridation pourrait en effet expliquer la capacité accrue de dispersion de certains macrophytes et l'élargissement de leur niche écologique (Moody et Les, 2002). Ainsi, en Nouvelle-Angleterre, *M. heterophyllum* montre rarement des comportements invasifs alors que ses hybrides (en particulier *M. heterophyllum* x *M. pinnatum*) prolifèrent quasi-systématiquement (Moody et Les, 2002). Les hybrides de *M. spicatum*, notamment *M. spicatum* x *M. sibiricum*, ont également tendance à montrer plus de résistance aux herbicides que l'espèce elle-même (Thum et al., 2020).

Ecologie des invasions

Les analyses génétiques de *M. heterophyllum* permettraient également de déterminer si les envahissements résultent d'une introduction unique ou sont le fait d'introductions multiples (Thum et al., 2011). Récemment, sept marqueurs ont suffi à caractériser des populations de *M. heterophyllum* installées depuis 5 à 50 ans dans des lacs du Maine aux Etats-Unis (Bernacki, 2024). Il semble que la reproduction clonale et la polyploïdie n'offrent pas une grande diversité génétique même sur un temps long (Bernacki, 2024). Cela pourrait également confirmer que les plantes des canaux français, qui diffèrent des populations allemandes, sont originaires du New Hampshire, étant donné les ressemblances des conditions physico-chimiques entre ces milieux envahis (Thum et Lennon, 2010).

En Europe, aucune reproduction sexuée n'a été observée malgré la production de fleurs (Anderson et al., 2015 ; Le Gloanec et al., 2019) et la diversité génétique serait alors limitée du fait de la reproduction clonale. Cependant, la variation dans les phénotypes de *M. heterophyllum*, si elle ne vient pas d'une dérive génétique, pourrait être liée à des modifications épigénétiques (Banerjee et al., 2020). Ces adaptations épigénétiques augmenteraient les capacités de succès d'invasion d'un nouvel environnement pour les espèces envahissantes, leur permettant de faire face à la pression de sélection (Pérez et al., 2006).

Gestion des espèces exotiques envahissantes

Un moyen de contrôle de la biomasse serait de perturber les masses d'eau là où *M. heterophyllum* est présent. La configuration des canaux rend cela possible : la gestion hydraulique des canaux permet la modification des mouvements d'eau (vitesse et débit), en dehors des périodes d'étiage. Le recours à cette technique se justifie par le fait que l'espèce est souvent décrite dans les plans d'eau et les milieux plutôt stagnants, sans grande variabilité du courant (Anderson et al., 2015). Cependant se pose la question des changements possibles dans les traits de la plante. En effet, en réponse à un stress créé par un mouvement d'eau, les macrophytes investissent dans leurs racines pour améliorer leur ancrage, augmentent la résistance de leurs tiges ou réduisent leur taille (Puijalon et al., 2011 ; Schutten et al., 2005) (Figure 7.2). Au-delà de ces changements possibles pour l'espèce plastique qu'est *M. heterophyllum*, les observations de la plante se multiplient



Figure 7.2. *M. heterophyllum*, tiges et racines. Petite Saône, janvier 2022. Photo : H. Groffier.

dans les parties non canalisées des rivières comme la Marne, la Saône ou la Meuse. L'efficacité des chasses hydrauliques reste à démontrer. La technique implique aussi d'agir en dehors des périodes d'autofragmentation de la plante (notamment à l'automne) afin d'éviter d'agir en faveur de sa dispersion.

Une des difficultés majeures de l'expansion de la distribution de *M. heterophyllum* réside aussi dans ce qu'il s'installe dans des milieux variés. La plante n'est pas exclusivement retrouvée dans les canaux mais aussi dans les cours d'eau et les étangs de pêche à proximité. La question se pose de son arrivée dans des réserves naturelles. Pour éviter cela, la mise en place d'une surveillance est nécessaire, qui concerne les gestionnaires des milieux artificiels et des milieux naturels, car cela touche la Directive Habitat (92/43/EEC). Finalement, sans une approche globale au niveau du bassin versant et de tous ces acteurs, la présence de *M. heterophyllum* ne semble pas pouvoir être réduite ou limitée. Au-delà des professionnels du secteur, la prévention devrait s'adresser aussi au grand public. Cela passe déjà en partie par l'information des plaisanciers avec les actions menées par l'Université de Lorraine (Annexe H) ou les gestionnaires des voies navigables. Cela passerait aussi par des actions d'éducation dans les écoles. Il semble enfin manquer en France d'une campagne permanente d'information et de sensibilisation nationale aux espèces envahissantes pour alerter sur les difficultés qu'elles peuvent poser, à la manière de ce qui peut exister dans les pays anglo-saxons.



Bibliographie

- Adriaens, T., Branquart, E., Gosse, D., Vanderhoeven, S., 2019. Feasibility of eradication and spread limitation for species of Union concern sensu the EU IAS Regulation (EU 1143/2014) in Belgium. Report prepared in support of implementing the IAS Regulation in Belgium. Institute For Nature and Forest Research, Service Public de Wallonie, National Scientific Secretariat on Invasive Alien Species, Belgian Biodiversity Platform.
<https://doi.org/10.21436/17033333>
- Agrawal, A.A., 2000. Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends Plant Sci.* 5, 309–313. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01679-4](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01679-4)
- Aiken, S.G., 1981. A Conspectus of *Myriophyllum* (Haloragaceae) in North America. *Brittonia* 33, 57–69.
<https://doi.org/10.2307/2806578>
- Akasaka, M., Takamura, N., Mitsunashi, H., Kadono, Y., 2010. Effects of land use on aquatic macrophyte diversity and water quality of ponds. *Freshw. Biol.* 55, 909–922. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02334.x>
- Alahuhta, J., Lindholm, M., Baastrop-Spohr, L., García-Girón, J., Toivanen, M., Heino, J., Murphy, K., 2021. Macroecology of macrophytes in the freshwater realm: Patterns, mechanisms and implications. *Aquat. Bot.* 168, 103325. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2020.103325>
- Ali, H., 2010. Biodegradation of Synthetic Dyes—A Review. *Water Air Soil Pollut.* 213, 251–273.
<https://doi.org/10.1007/s11270-010-0382-4>
- Alpert, P., Bone, E., Holzapfel, C., 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 3, 52–66. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00004>
- Al-Sammak, M.A., Hoagland, K.D., Cassada, D., Snow, D.D., 2014. Co-occurrence of the cyanotoxins BMAA, DABA and anatoxin-a in Nebraska reservoirs, fish, and aquatic plants. *Toxins* 6, 488–508. <https://doi.org/10.3390/toxins6020488>
- Amchova, P., Kotolova, H., Ruda-Kucerova, J., 2015. Health safety issues of synthetic food colorants. *Regul. Toxicol. Pharmacol.* 73, 914–922. <https://doi.org/10.1016/j.yrtph.2015.09.026>
- Andersen, M.R., Kragh, T., Sand-Jensen, K., 2017. Extreme diel dissolved oxygen and carbon cycles in shallow vegetated lakes. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284, 20171427. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1427>
- Anderson, L., Fried, G., Gunasekera, L., Hussner, A. et al., 2015. Pest Risk Analysis for *Myriophyllum heterophyllum*. EPPO. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3983.9203>
- Angelstein, S., Schubert, H., 2009. Light acclimatisation of *Elodea nuttallii* grown under ambient DIC conditions. *Plant Ecol.* 202, 91–101. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9500-4>
- Arrêté du 14 février 2018 modifié relatif à la prévention de l'introduction et de la propagation des espèces végétales exotiques envahissantes sur le territoire métropolitain.
- Arts, G.H.P., 2002. Deterioration of atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalisation. *Aquat. Bot.* 73, 373–393. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00031-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00031-1)
- Arts, G.H.P., van Smeden, J., Wolters, M.F., Belgers, J.D.M., Matser, A.M., Hommen, U., Bruns, E., Heine, S., Solga, A., Taylor, S., 2022. Seasonal dynamics of the macrophyte test species *Myriophyllum spicatum* over two years in experimental ditches for population modeling application in risk assessment. *Integr. Environ. Assess. Manag.* 18, 1375–1386. <https://doi.org/10.1002/ieam.4553>
- Asad, S.A., Muhammad, S., Farooq, M., Afzal, A., Broadley, M., Young, S., West, H., 2014. Anthocyanin production in the hyperaccumulator plant *Noccaea caerulea* in response to herbivory and zinc stress. *Acta Physiol. Plant.* 37, 1715. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1715-5>
- Asconit Consultants, 2016. Inventaire des espèces végétales envahissantes et invasives et des espèces animales ayant un impact sur la voie d'eau - Canal entre Champagne et Bourgogne.
- Assises nationales “Plantes Exotiques Envahissantes” : des solutions à long terme. 6 février 2024. Voies Navigables de France, Office Français de la Biodiversité.
- Austin, Å.N., Hansen, J.P., Donadi, S., Bergström, U., Eriksson, B.K., Sundblad, G., Baron, J.S., Eriksson group, 2021. Synergistic effects of rooted aquatic vegetation and drift wrack on ecosystem multifunctionality. *Ecosystems* 24. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00609-9>
- Austin, Å.N., Hansen, J.P., Donadi, S., Kautsky, L., Eklöf, J.S., 2023. Stronger effect of individual species' traits than shading on aquatic plant community productivity and interspecific competition. *Aquat. Bot.* 187, 103647. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2023.103647>

BIBLIOGRAPHIE

- Bagstad, K., Villa, F., Batker, D., Harrison-Cox, J., Voigt, B., Johnson, G., 2014. From theoretical to actual ecosystem services: mapping beneficiaries and spatial flows in ecosystem service assessments. *Ecol. Soc.* 19. <https://doi.org/10.5751/ES-06523-190264>
- Bailey, J., Calhoun, A., 2008. Comparison of Three Physical Management Techniques for Controlling Variable-leaf Milfoil in Maine Lakes. *J. Aquat. Plant Manag.* 46, 163–167.
- Bakker, E., Wood, K., Pagès, J., 2016. Herbivory on freshwater and marine macrophytes: A review and perspective. *Aquat. Bot.* 135, 18–36.
- Ball, B.A., Kominoski, J.S., Adams, H.E., Jones, S.E. et al., 2010. Direct and Terrestrial Vegetation-mediated Effects of Environmental Change on Aquatic Ecosystem Processes. *BioScience* 60, 590–601. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.8.5>
- Banerjee, O., Crossman, N., Vargas, R., Brander, L. et al., 2020. Global socio-economic impacts of changes in natural capital and ecosystem services: State of play and new modeling approaches. *Ecosyst. Serv.* 46, 101202. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101202>
- Barko, J.W., Filbin, G.J., 1983. Influences of light and temperature on chlorophyll composition in submersed freshwater macrophytes. *Aquat. Bot.* 15, 249–255. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(83\)90072-4](https://doi.org/10.1016/0304-3770(83)90072-4)
- Barko, J.W., Smart, R.M., 1986. Sediment-Related Mechanisms of Growth Limitation in Submersed Macrophytes. *Ecology* 67, 1328–1340. <https://doi.org/10.2307/1938689>
- Barko, J.W., Smart, R.M., 1981a. Sediment-based nutrition of submersed macrophytes. *Aquat. Bot.* 10, 339–352. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(81\)90032-2](https://doi.org/10.1016/0304-3770(81)90032-2)
- Barko, J.W., Smart, R.M., 1981b. Comparative Influences of Light and Temperature on the Growth and Metabolism of Selected Submersed Freshwater Macrophytes. *Ecol. Monogr.* 51, 219–235. <https://doi.org/10.2307/2937264>
- Barnes, M.A., Jerde, C.L., Keller, D., Chadderton, W.L., Howeth, J.G., Lodge, D.M., 2013. Viability of Aquatic Plant Fragments following Desiccation. *Invasive Plant Sci. Manag.* 6, 320–325. <https://doi.org/10.1614/IPSM-D-12-00060.1>
- Barrat-Segretain, M.-H., 2001. Biomass allocation in three macrophyte species in relation to the disturbance level of their habitat. *Freshw. Biol.* 46, 935–945. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00728.x>
- Battle, J.M., Mihuc, T.B., 2000. Decomposition dynamics of aquatic macrophytes in the lower Atchafalaya, a large floodplain river. *Hydrobiologia* 123–136. <https://doi.org/10.1023/A:1003856103586>
- Bennett, E.M., Peterson, G.D., Gordon, L.J., 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecol. Lett.* 12, 1394–1404. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01387.x>
- Bernacki, L.E., 2024. A Library of Microsatellite Markers for Efficiently Characterizing the Aquatic Macrophyte *Myriophyllum heterophyllum*. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-4492128/v1>
- Bertino, M., 2020. Etude de l'écologie du Myriophylle hétérophylle (*Myriophyllum heterophyllum* Michx., 1803) et son impact sur les végétations aquatiques de la Haute Vallée de la Somme.
- Beyer, A., 2016. Les grands jalons de l'histoire des voies navigables françaises. *Pour mémoire*. <https://doi.org/halshs-01664447>
- Boerema, A., Rebelo, A.J., Bodi, M.B., Esler, K.J., Meire, P., 2017. Are ecosystem services adequately quantified? *J. Appl. Ecol.* 54, 358–370. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12696>
- Bogutskaya, N., 2020. IUCN Red List of Threatened Species: *Ctenopharyngodon idella*, Grass Carp. IUCN Red List Threat. Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-1.RLTS.T61295A3102796.en>
- Bolpagni, R., Hussner, A., Brundu, G., Lastrucci, L. (Eds.), 2020. Multiple Roles of Alien Plants in Aquatic Ecosystems: from Processes to Modelling, *Frontiers Research Topics*. Frontiers Media SA. <https://doi.org/10.3389/978-2-88966-083-4>
- Bornette, G., Puijalon, S., 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquat. Sci.* 73, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00027-010-0162-7>
- Borzelleca, J.F., Depukat, K., Hallagan, J.B., 1990. Lifetime toxicity/carcinogenicity studies of FD & C blue No. 1 (Brilliant blue FCF) in rats and mice. *Food Chem. Toxicol.* 28, 221–234. [https://doi.org/10.1016/0278-6915\(90\)90034-K](https://doi.org/10.1016/0278-6915(90)90034-K)
- Bottollier-Curtet, M., 2012. Conséquences des invasions végétales sur le fonctionnement des écosystèmes riverains fluviaux. Thèse Biodiversité et écologie. Université Paul Sabatier - Toulouse III.
- Bottollier-Curtet, M., Planty-Tabacchi, A.-M., Tabacchi, E., 2013. Competition between young exotic invasive and native dominant plant species: implications for invasions within riparian areas. *J. Veg. Sci.* 24, 1033–1042. <https://doi.org/10.1111/jvs.12034>

BIBLIOGRAPHIE

- Box, J.D., 1983. Investigation of the Folin-Ciocalteu phenol reagent for the determination of polyphenolic substances in natural waters. *Water Res.* 17, 511–525. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(83\)90111-2](https://doi.org/10.1016/0043-1354(83)90111-2)
- Boyer, J.-P., 2013. Évaluation économique de biens et services environnementaux par la méthode du transfert de bénéfices.
- Brander, L.M., Florax, R.J.G.M., Vermaat, J.E., 2006. The Empirics of Wetland Valuation: A Comprehensive Summary and a Meta-Analysis of the Literature. *Environ. Resour. Econ.* 33, 223–250. <https://doi.org/10.1007/s10640-005-3104-4>
- Bras, A., 2018. Indentification des facteurs sous-tendant l'invasion fulgurante d'un insecte asiatique en Europe, la pyrale du buis : approche génétique et biologique. Thèse Biologie végétale. Université d'Orléans.
- Bretagnolle, V., 2023. Les mégabassines ne résoudront pas la crise de l'eau. CNRS J.
- Brundu, G., 2015. Plant invaders in European and Mediterranean inland waters: profiles, distribution, and threats. *Hydrobiologia* 746, 61–79. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1910-9>
- Buglewicz, E.G., Hergenrader, G.L., 1977. The impact of artificial reduction of light on a eutrophic farm pond. *Trans. Neb. Acad. Sci. Affil. Soc.*
- Cadotte, M.W., Potgieter, L.J., Wang, C.J., MacIvor, J.S., 2021. Invasion theory as a management tool for increasing native biodiversity in urban ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 58, 2394–2403. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13953>
- Caffrey, J., Baars, J.-R., Barbour et al., 2014. Tackling Invasive Alien Species in Europe: the top 20 issues. *Manag. Biol. Invasions* 5, 1–20. <https://doi.org/10.3391/mbi.2014.5.1.01>
- Callaway, R., Ridenour, W., 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front Ecol Env.* 2, 436–443.
- Cavalli, G., Riis, T., Baattrup-Pedersen, A., 2012. Bicarbonate use in three aquatic plants. *Aquat. Bot.* 98, 57–60. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2011.12.007>
- CDR-EEE, 2023. Lancement du Projet CLEVER : Classification des impacts environnementaux des Espèces Végétales Exotiques Résidentes en France métropolitaine. URL <https://cdr-eee.fr/lancement-du-projet-clever-classification-des-impacts-environnementaux-des-especes-vegetales-exotiques-residentes-en-france-metropolitaine>.
- Chalker-Scott, L., 1999. Environmental Significance of Anthocyanins in Plant Stress Responses. *Photochem. Photobiol.* 70, 1–9.
- Chambers, P.A., Lacoul, P., Murphy, K.J., Thomaz, S.M., 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia* 595, 9–26. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9154-6>
- Chan, K.M.A., Satterfield, T., Goldstein, J., 2012. Rethinking ecosystem services to better address and navigate cultural values. *Ecol. Econ.* 74, 8–18. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2011.11.011>
- Chen, J., Cao, T., Zhang, X., Xi, Y., Ni, L., Jeppesen, E., 2016. Differential photosynthetic and morphological adaptations to low light affect depth distribution of two submersed macrophytes in lakes. *Sci. Rep.* 6, 34028. <https://doi.org/10.1038/srep34028>
- Chen, L.-Y., Zhao, S.-Y., Mao, K.-S., Les, D.H., Wang, Q.-F., Moody, M.L., 2014. Historical biogeography of Haloragaceae: An out-of-Australia hypothesis with multiple intercontinental dispersals. *Mol. Phylogenet. Evol.* 78, 87–95. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.04.030>
- Chequer, F.M.D., Dorta, D.J., Palma de Oliveira, D., 2011. Azo Dyes and Their Metabolites: Does the Discharge of the Azo Dye into Water Bodies Represent Human and Ecological Risks?, in: *Advances in Treating Textile Effluent*. p. 164. <https://doi.org/10.5772/1039>
- Clifford, C., Heffernan, J., 2018. Artificial Aquatic Ecosystems. *Water* 10, 1096. <https://doi.org/10.3390/w10081096>
- Coetzee, J.A., Hill, M.P., 2012. The role of eutrophication in the biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*, in South Africa. *BioControl* 57, 247–261. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9426-y>
- Coetzee, J.A., Hill, M.P., Byrne, M.J., Bownes, A., 2011. A Review of the Biological Control Programmes on *Eichhornia crassipes* (C.Mart.) Solms (Pontederiaceae), *Salvinia molesta* D.S.Mitch. (Salviniaceae), *Pistia stratiotes* L. (Araceae), *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc. (Haloragaceae) and *Azolla filiculoides* Lam. (Azollaceae) in South Africa. *Afr. Entomol.* 19, 451–468. <https://doi.org/10.4001/003.019.0202>
- Coldsnow, K.D., Mruzek, J.L., Stoler, A.B., Relyea, R.A., 2023. Sublethal impacts of different road salts on a freshwater macrophyte: Altered productivity, acclimation, and lag effects. *Freshw. Biol.* 1–11. <https://doi.org/10.1111/fwb.14167>
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S. et al., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>

BIBLIOGRAPHIE

- Courtois, P., Martinez, C., Thomas, A., 2023. Spatial priorities for invasive alien species control in protected areas. *Sci. Total Environ.* 878, 162675. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.162675>
- Crane, K., Cuthbert, R., Coughlan, N., Kregting, L., Reid, N., Ricciardi, A., MacIsaac, H., Dick, J., 2022. No time to dye: dye-induced light differences mediate growth rates among invasive macrophytes. *Manag. Biol. Invasions* 13, 288–302. <https://doi.org/10.3391/mbi.2022.13.2.03>
- Crocker, R., Blake, W.H., Hutchinson, T.H., Comber, S., 2023. Aquatic phosphorus behaviour within a UK Ramsar wetland: Impacts of seasonality and hydrology on algal growth and implications for management. *Sci. Total Environ.* 893, 164606. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.164606>
- Cuthbert, R.N., Pattison, Z., Taylor, N.G., Verbrugge, L. et al., 2021. Global economic costs of aquatic invasive alien species. *Sci. Total Environ.* 775, 145238. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145238>
- Dai, M., Xiao, Y., Wang, T., Xu, J., Wang, Y., 2022. Influence of N:P Ratio of Water on Ecological Stoichiometry of *Vallisneria natans* and *Hydrilla verticillata*. *Water* 14, 1263. <https://doi.org/10.3390/w14081263>
- Daily, G., Postel, S., Bawa, K., Kaufman, L., 1997. *Nature's Services: Societal Dependence On Natural Ecosystems*. Bibliovault OAI Repos. Univ. Chic. Press.
- Dale, M.P., Causton, D.R., 1992. Use of the Chlorophyll a/b Ratio as a Bioassay for the Light Environment of a Plant. *Funct. Ecol.* 6, 190–196. <https://doi.org/10.2307/2389754>
- Daly, E.Z., Chabrerie, O., Massol, F., Facon, B. et al., 2023. A synthesis of biological invasion hypotheses associated with the introduction–naturalisation–invasion continuum. *Oikos* e09645. <https://doi.org/10.1111/oik.09645>
- Davis, M.A., al., 2011. Don't judge species on their origins. *Nature* 474, 153:154.
- Davis, M.A., Grime, J.P., Thompson, K., 2000a. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J. Ecol.* 88, 528–534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>
- Davis, M.A., Thompson, K., 2000. Eight Ways to Be a Colonizer; Two Ways to Be an Invader: A Proposed Nomenclature Scheme for Invasion Ecology. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 81, 226–230.
- Dawson, W., Fischer, M., van Kleunen, M., 2011. The maximum relative growth rate of common UK plant species is positively associated with their global invasiveness. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 299–306. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00599.x>
- de Groot, R., Brander, L., van der Ploeg, S., Costanza, R. et al., 2012. Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosyst. Serv.* 1, 50–61. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2012.07.005>
- de Groot, R.S., 1987. Environmental functions as a unifying concept for ecology and economics. *Environmentalist* 7, 105–109. <https://doi.org/10.1007/BF02240292>
- de Mazancourt, C., Schwartz, M.W., 2012. Starve a competitor: evolution of luxury consumption as a competitive strategy. *Theor. Ecol.* 5, 37–49. <https://doi.org/10.1007/s12080-010-0094-9>
- Demars, B.O.L., Edwards, A.C., 2007. Tissue nutrient concentrations in freshwater aquatic macrophytes: high inter-taxon differences and low phenotypic response to nutrient supply. *Freshw. Biol.* 52, 2073–2086. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01817.x>
- Demmig-Adams, B., 1990. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochim. Biophys. Acta BBA - Bioenerg.* 1020, 1–24. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(90\)90088-L](https://doi.org/10.1016/0005-2728(90)90088-L)
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W., 1992. Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms. *Plant Cell Environ.* 15, 411–419. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1992.tb00991.x>
- Denys, L., van Valkenburg, J., Packet, J., Scheers, K., Hoop, E., Adriaens, T., 2014. Attempts to control aquatic *Crassula helmsii* at Huis ter Heide (Tilburg, The Netherlands), with special reference to dye treatment, in: Boets P. et al. (Eds) *Science for the New Regulation. Abstract Book BENELUX Conference on Invasive Species*. Gent, p. 51.
- Descola, P., 2017. *La Composition des Mondes*; entretiens avec Pierre Charbonnier, Flammarion. ed, Collection Champs Essais.
- Diagne, C., Leroy, B., Vaissière, A.-C., Gozlan, R.E. et al., 2021. High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature* 592, 571–576. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6>
- Diogo, I., Sillero, N., Capinha, C., 2024. Predicting the risk of invasion by broadleaf watermilfoil (*Myriophyllum heterophyllum*) in mainland Portugal. *Heliyon* 10. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e34201>
- Directive 2000/60/CE du Parlement européen et du Conseil du 23 octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau, version consolidée du 20/11/2014.
- Directive 2009/128/EC instaurant un cadre d'action communautaire pour parvenir à une utilisation des pesticides compatible avec le développement durable, version consolidée du 26/07/2019.

BIBLIOGRAPHIE

- Dorenbosch, M., Bakker, E.S., 2011. Herbivory in omnivorous fishes: effect of plant secondary metabolites and prey stoichiometry. *Freshw. Biol.* 56, 1783–1797. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02618.x>
- Doyle, R.D., Francis, M.D., Smart, R.M., 2003. Interference competition between *Ludwigia repens* and *Hygrophila polysperma*: two morphologically similar aquatic plant species. *Aquat. Bot.* 77, 223–234. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(03\)00104-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(03)00104-9)
- Drake, D.C., Kelly, D., Schallenberg, M., 2011. Shallow coastal lakes in New Zealand: current conditions, catchment-scale human disturbance, and determination of ecological integrity. *Hydrobiologia* 658, 87–101. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0452-z>
- Drenovsky, R.E., Grewell, B.J., D'Antonio, C.M., Funk, J.L., James, J.J., Molinari, N., Parker, I.M., Richards, C.L., 2012. A functional trait perspective on plant invasion. *Ann. Bot.* 110, 141–153. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs100>
- Duarte, C.M., 1992. Nutrient concentration of aquatic plants: Patterns across species. *Limnol. Oceanogr.* 37, 882–889. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.4.0882>
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M.L.J., Sullivan, C.A., 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol. Rev.* 81, 163–182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Dülger, E., Heidbüchel, P., Schumann, T., Mettler-Altmann, T., Hussner, A., 2017. Interactive effects of nitrate concentrations and carbon dioxide on the stoichiometry, biomass allocation and growth rate of submerged aquatic plants. *Freshw. Biol.* 62, 1094–1104. <https://doi.org/10.1111/fwb.12928>
- Dülger, E., Hussner, A., 2017. Differences in the growth and physiological response of eight *Myriophyllum* species to carbon dioxide depletion. *Aquat. Bot.* 139, 25–31. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.02.008>
- Dutartre, A., 2004. De la régulation des plantes aquatiques envahissantes à la gestion des hydrosystèmes. *Ingénieries Eau Agric. Territ., Cemagref* 87–100.
- Dutartre, A., Haury, J., Peltre, M.C., 2008. Plantes aquatiques d'eau douce : biologie, écologie et gestion. *Sci. Eaux Territ.* 01–08.
- ECHA, Brilliant Blue, EC n. 223-339-8, CAS n. 3844-45-9. <https://chem.echa.europa.eu/100.021.219/dossier-list/reach/dossiers/active?searchText=brilliant%20blue>
- ECHA, Allura red, EC n. 247-368-0, CAS n. 259-17-6. <https://chem.echa.europa.eu/100.043.047/dossier-list/reach/dossiers/active?searchText=Allura%20red>
- ECHA, Sodium Sulphate, EC n. 231-820-9, CAS n. 7757-82-6. <https://chem.echa.europa.eu/100.028.928/overview?searchText=sodium%20sulphate>
- EFSA Panel on Food Additives and Nutrient Sources added to Food (ANS); Scientific Opinion on the re-evaluation of Brilliant Blue FCF (E 133) as a food additive. *EFSA Journal* 2010; 8(11):1853. [36 pp.]. <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2010.1853>
- European Food Safety Authority, 2015. Refined exposure assessment for Allura Red AC (E 129). *EFSA Journal* 2015; 13(2):4007, 33 pp., <https://doi.org/10.2903/j.efsa.2015.4007>
- Eicher, G., 1947. Aniline Dye in Aquatic Weed Control. *J. Wildl. Manag.* 11, 193–197. <https://doi.org/10.2307/3796277>
- Elger, A., Barrat-Segretain, M.H., Willby, N.J., 2006. Seasonal variability in the palatability of freshwater macrophytes: a case study. *Hydrobiologia* 570, 89–93. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0166-4>
- Eller, F., Alnoe, A.B., Bøderskov, T., Guo, W.-Y., Kamp, A.T., Sorrell, B.K., Brix, H., 2015. Invasive submerged freshwater macrophytes are more plastic in their response to light intensity than to the availability of free CO₂ in air-equilibrated water. *Freshw. Biol.* 60, 929–943. <https://doi.org/10.1111/fwb.12547>
- El-Wahab, H.M.F.A., Moram, G.S.E.-D., 2013. Toxic effects of some synthetic food colorants and/or flavor additives on male rats. *Toxicol. Ind. Health* 29, 224–232. <https://doi.org/10.1177/0748233711433935>
- Enders, M., Havemann, F., Ruland, F., Bernard-Verdier et al., 2020. A conceptual map of invasion biology: Integrating hypotheses into a consensus network. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 29, 978–991. <https://doi.org/10.1111/geb.13082>
- England, W.H., Tolbert, R.J., 1964. A seasonal study of the vegetative shoot apex of *Myriophyllum heterophyllum*. *Am. J. Bot.* 51, 349–353. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1964.tb06642.x>
- Eviner, V.T., Garbach, K., Baty, J.H., Hoskinson, S.A., 2012. Measuring the Effects of Invasive Plants on Ecosystem Services: Challenges and Prospects. *Invasive Plant Sci. Manag.* 5, 125–136. <https://doi.org/10.1614/IPSM-D-11-00095.1>
- Falk-Petersen, J., Bøhn, T., Sandlund, O.T., 2006. On the Numerous Concepts in Invasion Biology. *Biol. Invasions* 8, 1409–1424. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-0710-6>

BIBLIOGRAPHIE

- Fall, J.J., 2021. *What is an Invasive Alien Species?: Discord, Dissent and Denialism*, in: Routledge Handbook of Biosecurity and Invasive Species. p. 40.
- Fall, J.J., 2017. L'échelle du monde : construire un monde naturel, in: Frontières en tout genre. PUR.
- Fleming, J., Dibble, E., 2015. Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia* 746. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2026-y>
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S., 2004. Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 557–581. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105711>
- Fornoff, F., Gross, E.M., 2014. Induced defense mechanisms in an aquatic angiosperm to insect herbivory. *Oecologia* 175, 173–185. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2880-8>
- Fournier, A., Barbet-Massin, M., Rome, Q., Courchamp, F., 2017. Predicting species distribution combining multi-scale drivers. *Glob. Ecol. Conserv.* 12, 215–226. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.11.002>
- Fried, G., Affre, L., Albert, A., Antonetti, P. et al., 2024. Analyse de la terminologie relative aux plantes vasculaires exogènes : application à l'inventaire des archéophytes et néophytes de France hexagonale. *Naturae* 2024. <https://doi.org/10.5852/naturae2024a4>
- Funk, J.L., Matzek, V., Bernhardt, M., Johnson, D., 2014. Broadening the Case for Invasive Species Management to Include Impacts on Ecosystem Services. *BioScience* 64, 58–63. <https://doi.org/10.1093/biosci/bit004>
- Gallien, L., Münkemüller, T., Albert, C.H., Boulangeat, I., Thuiller, W., 2010. Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here?: Predicting potential distributions of invasive species. *Divers. Distrib.* 16, 331–342. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00652.x>
- Gerloff, G., 1975. Nutritional ecology of nuisance aquatic plants, Corvallis, Oregon : National Environmental Research Center, Office of Research and Development, U.S. Environmental Protection Agency. ed.
- Gerloff, G., Krombholz, P., 1966. Tissue analysis as a measure of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants. *Limnol Ocean.* 11, 529–537.
- Gilardone, M., Gross, E.M., 2021. Synthèse 5 - Ecrire les plantes invasives, in: *Ecrire Les Plantes - Une Approche Interdisciplinaire*. p. 240. Ed. Le Bord de l'Eau.
- Goodman, A.M., Ganf, G.G., Dandy, G.C., Maier, H.R., Gibbs, M.S., 2010. The response of freshwater plants to salinity pulses. *Aquat. Bot.* 93, 59–67. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2010.03.004>
- Grace, J., Wetzel, R.G., 1978. The Production Biology of Eurasian Watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.): A Review. *J. Aquat. Plant Manag.* 16.
- Greaver, T.L., Clark, C.M., Compton, J.E., Vallano, D. et al., 2016. Key ecological responses to nitrogen are altered by climate change. *Nat. Clim. Change* 6, 836–843. <https://doi.org/10.1038/nclimate3088>
- GREBE, 2023. Gare d'eau de Saint-Jean-de-Losne. Suivi de la macrofaune benthique dans le cadre d'une expérimentation de biotraitement. État post-traitement 2023.
- Gremmen, T., van Dijk, G., Postma, J., Colina, M. et al., 2023. Factors influencing submerged macrophyte presence in fresh and brackish eutrophic waters and their impact on carbon emissions. *Aquat. Bot.* 187, 103645. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2023.103645>
- Greulich, S., Bornette, G., 2003. Being evergreen in an aquatic habitat with attenuated seasonal contrasts – a major competitive advantage? *Plant Ecol.* 9–18. <https://doi.org/10.1023/A:1023923418919>
- Gross, E.M., Groffier, H., Pestelard, C., Hussner, A., 2020. Ecology and Environmental Impact of *Myriophyllum heterophyllum*, an Aggressive Invader in European Waterways. *Diversity* 12, 127. <https://doi.org/10.3390/d12040127>
- Gross, E.M., Johnson, R.L., Hairston Jr, N.G., 2001. Experimental evidence for changes in submersed macrophyte species composition caused by the herbivore *Acentria ephemerella* (Lepidoptera). *Oecologia* 127, 105–114. <https://doi.org/10.1007/s004420000568>
- Gross, E.M., Meyer, H., Schilling, G., 1996. Release and ecological impact of algicidal hydrolysable polyphenols in *Myriophyllum spicatum*. *Phytochemistry* 41, 133–138. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(95\)00598-6](https://doi.org/10.1016/0031-9422(95)00598-6)
- Gross, E.M., Noël, R., Mistral, D., Mahdjoub, M.A., Groffier, H., 2024. Suivi scientifique du projet de gestion du myriophylle hétérophylle dans le port de Saint-Jean-de-Losne, Côte D'Or (21). Rapport d'étude 2021–2023. Université de Lorraine.
- Gross, E.M., Nuttens, A., Paroshin, D., Hussner, A., 2018. Sensitive response of sediment-grown *Myriophyllum spicatum* L. to arsenic pollution under different CO₂ availability. *Hydrobiologia* 812, 177–191. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2956-7>

BIBLIOGRAPHIE

- Grutters, B.M.C., Gross, E.M., Bakker, E.S., 2016. Insect herbivory on native and exotic aquatic plants: phosphorus and nitrogen drive insect growth and nutrient release. *Hydrobiologia* 778, 209–220. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2448-1>
- Grutters, B.M.C., Pollux, B.J.A., Verberk, W.C.E.P., Bakker, E.S., 2015. Native and Non-Native Plants Provide Similar Refuge to Invertebrate Prey, but Less than Artificial Plants. *PLOS ONE* 10, e0124455. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124455>
- Grzybowski, M., Burandt, P., Glińska-Lewczuk, K., Lew, S., Obolowski, K., 2022. Response of Macrophyte Diversity in Coastal Lakes to Watershed Land Use and Salinity Gradient. *Int. J. Environ. Res. Public. Health* 19, 16620. <https://doi.org/10.3390/ijerph192416620>
- Guo, Q., Gao, Y., Song, C., Zhang, X., Wang, G., 2023. Morphological and transcriptomic responses/acclimations of erect-type submerged macrophyte *Hydrilla verticillata* both at low-light exposure and light recovery phases. *Ecol. Evol.* 13, e10583. <https://doi.org/10.1002/ece3.10583>
- Guo, Q., Wu, J., Xiao, L., 2016. Promoting ecosystem services through ecological planning in the Xianghe Segment of China's Grand Canal. *Int. J. Sustain. Dev. World Ecol.* 23, 365–371. <https://doi.org/10.1080/13504509.2015.1117995>
- Haines-Young, R., Potschin-Young, M., 2010. The links between biodiversity, ecosystem service and human well-being, in: *Ecosystem Ecology: A New Synthesis*. pp. 110–139. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511750458.007>
- Halstead, J.M., Michaud, J., Hallas-Burt, S., Gibbs, J.P., 2003. Hedonic Analysis of Effects of a Nonnative Invader (*Myriophyllum heterophyllum*) on New Hampshire (USA) Lakefront Properties. *Environ. Manage.* 32, 391–398. <https://doi.org/10.1007/s00267-003-3023-5>
- Hanlon, S.G., Hoyer, M.V., Cichra, C.E., Jr, D.E.C., 2000. Evaluation of macrophyte control in 38 Florida lakes using triploid grass carp. *J Aquat Plant Manage* 48–54.
- Harrahy, E.A., Edwards, D.S., Hedman, C.J., 2014. Persistence of 2,4-D and its Effects on Benthic Macroinvertebrates Following Spring Treatment of Eurasian Watermilfoil, *Myriophyllum spicatum* L. in Two Lakes in South-eastern Wisconsin, USA. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 92, 404–409. <https://doi.org/10.1007/s00128-014-1206-9>
- Harris, E., 2016. Measure the value of nature – before it's too late. Interview UN web-TV. <https://www.un.org/en/climatechange/elliott-harris-measure-value-nature>
- Hartleb, C.F., Madsen, J.D., Boylen, C.W., 1993. Environmental factors affecting seed germination in *Myriophyllum spicatum* L. *Aquat. Bot.* 45, 15–25. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(93\)90049-3](https://doi.org/10.1016/0304-3770(93)90049-3)
- Hastwell, G.T., Daniel, A.J., Vivian-Smith, G., 2007. Predicting invasiveness in exotic species: do subtropical native and invasive exotic aquatic plants differ in their growth responses to macronutrients?: Invasive aquatic plants and growth traits. *Divers. Distrib.* 14, 243–251. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00367.x>
- Haury, J., Cazaubon, A., Barrat-Segretain, M.H., Elger, A., Thiébaud, G., 2008. Analyse multi-compartiments et rôles fonctionnels des macrophytes dans les hydrosystèmes. *Sci. Eaux Territ.* 79–90.
- Haury, J., Muller, S., 2008. Les communautés de macrophytes : typologie, dynamique et production. *Sci. Eaux Territ.* 37–50.
- Hautereau-Boutonnet, M., Truilhé-Marengo, E., 2017. *Quelle(s) valeur(s) pour la biodiversité ?* Editions Mare Martin.
- Heidbüchel, P., Hussner, A., 2019. Fragment type and water depth determine the regeneration and colonization success of submerged aquatic macrophytes. *Aquat. Sci.* 81, 6. <https://doi.org/10.1007/s00027-018-0603-2>
- Heidbüchel, P., Jahns, P., Hussner, A., 2019a. Chlorophyll fluorometry sheds light on the role of desiccation resistance for vegetative overland dispersal of aquatic plants. *Freshw. Biol.* 64, 1401–1415. <https://doi.org/10.1111/fwb.13313>
- Heidbüchel, P., Sachs, M., Hamzehian, N., Hussner, A., 2020. Go with the flow: Fragment retention patterns shape the vegetative dispersal of aquatic plants in lowland streams. *Freshw. Biol.* 65, 1936–1949. <https://doi.org/10.1111/fwb.13590>
- Heidbüchel, P., Sachs, M., Stanik, N., Hussner, A., 2019b. Species-specific fragmentation rate and colonization potential partly explain the successful spread of aquatic plants in lowland streams. *Hydrobiologia* 843, 107–123. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04041-y>
- Hellmann, J.J., Byers, J.E., Bierwagen, B.G., Dukes, J.S., 2008. Five Potential Consequences of Climate Change for Invasive Species. *Conserv. Biol.* 22, 534–543. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x>
- Hill, M.P., Coetzee, J., 2017a. The biological control of aquatic weeds in South Africa: Current status and future challenges. *Bothalia* 47. <https://doi.org/10.4102/abc.v47i2.2152>

BIBLIOGRAPHIE

- Hillmann, E.R., La Peyre, M.K., 2019. Effects of salinity and light on growth and interspecific interactions between *Myriophyllum spicatum* L. and *Ruppia maritima* L. *Aquat. Bot.* 155, 25–31. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2019.02.007>
- Hilt, S., Brothers, S., Jeppesen, E., Veraart, A.J., Kosten, S., 2017. Translating Regime Shifts in Shallow Lakes into Changes in Ecosystem Functions and Services. *BioScience* 67, 928–936. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix106>
- Hilt, S., Ghobrial, M.G.N., Gross, E.M., 2006a. In Situ Allelopathic Potential of *Myriophyllum Verticillatum* (haloragaceae) Against Selected Phytoplankton Species1. *J. Phycol.* 42, 1189–1198. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00286.x>
- Hilt, S., Gross, E.M., Hupfer, M., Morscheid, H., Mählmann, J., Melzer, A., Poltz, J., Sandrock, S., Scharf, E.-M., Schneider, S., van de Weyer, K., 2006b. Restoration of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes – A guideline and state of the art in Germany. *Limnologica* 36, 155–171. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2006.06.001>
- Hilt, S., Köhler, J., Kozerski, H.-P., van Nes, E.H., Scheffer, M., 2011. Abrupt regime shifts in space and time along rivers and connected lake systems. *Oikos* 120, 766–775. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18553.x>
- Hintz, N.H., 2021. Highlighting Theodor W. Engelmann’s “Farbe und Assimilation” [Color and Assimilation]. *Limnol. Oceanogr. Bull.* 30, 121–126. <https://doi.org/10.1002/lob.10470>
- Hipsey, M.R., Hamilton, D.P., Hanson, P.C., Carey, C.C., Coletti, J.Z., Read, J.S., Ibelings, B.W., Valesini, F.J., Brookes, J.D., 2015. Predicting the resilience and recovery of aquatic systems: A framework for model evolution within environmental observatories. *Water Resour. Res.* 51, 7023–7043. <https://doi.org/10.1002/2015WR017175>
- Hobbs, R.J., Humphries, S.E., 1995. An Integrated Approach to the Ecology and Management of Plant Invasions. *Conserv. Biol.* 9, 761–770. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09040761.x>
- Hu, W., Wei, W., Ye, C., Li, C., Zheng, Y., Shi, X., Chang, M., Chen, H., 2021. Determining the Optimal Biomass of Macrophytes during the Ecological Restoration Process of Eutrophic Shallow Lakes. *Water* 13, 3142. <https://doi.org/10.3390/w13213142>
- Hulme, P.E., 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *J. Appl. Ecol.* 46, 10–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>
- Hussner, A., 2008. Ökologische und ökophysiologische Charakteristika aquatischer Neophyten in Nordrhein-Westfalen. Inaugural-Dissertation Mathematisch-Naturwissenschaftlichen. Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf
- Hussner, A., Heidbüchel, P., Coetzee, J., Gross, E.M., 2021. From introduction to nuisance growth: a review of traits of alien aquatic plants which contribute to their invasiveness. *Hydrobiologia* 848, 2119–2151. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04463-z>
- Hussner, A., Hoelken, H.P., Jahns, P., 2010. Low light acclimated submerged freshwater plants show a pronounced sensitivity to increasing irradiances. *Aquat. Bot.* 93, 17–24. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2010.02.003>
- Hussner, A., Hofstra, D., Jahns, P., 2011. Diurnal courses of net photosynthesis and photosystem II quantum efficiency of submerged *Lagarosiphon major* under natural light conditions. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 206, 904–909. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.05.008>
- Hussner, A., Jahns, P., 2015. European native *Myriophyllum spicatum* showed a higher HCO₃⁻ use capacity than alien invasive *Myriophyllum heterophyllum*. *Hydrobiologia* 746, 171–182. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1976-4>
- Hussner, A., Krause, T., 2007. Zur Biologie des aquatischen Neophyten *Myriophyllum heterophyllum* Michaux in Düsseldorf Stadtgewässern. *Acta Biol. Benrodis* 14, 67–75.
- Hussner, A., Mettler-Altmann, T., Weber, A.P.M., Sand-Jensen, K., 2016. Acclimation of photosynthesis to super-saturated CO₂ in aquatic plant bicarbonate users. *Freshw. Biol.* 61, 1720–1732. <https://doi.org/10.1111/fwb.12812>
- Hussner, A., Stiers, I., Verhofstad, M.J.J.M., Bakker, E.S. et al., 2017. Management and control methods of invasive alien freshwater aquatic plants: A review. *Aquat. Bot.* 136, 112–137. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.08.002>
- Hussner, A., van Dam, H., Vermaat, J.E., Hilt, S., 2014. Comparison of native and neophytic aquatic macrophyte developments in a geothermally warmed river and thermally normal channels. *Fundam. Appl. Limnol. Arch. Für Hydrobiol.* 185, 155–165. <https://doi.org/10.1127/fal/2014/0629>
- Ibáñez, C., Caiola, N., Barquín, J., Belmar, O., Benito-Granell, X., Casals, F., Fennessy, S., Hughes, J., Palmer, M., Peñuelas, J., Romero, E., Sardans, J., Williams, M., 2022. Ecosystem-level effects of re-oligotrophication and N:P imbalances in rivers and estuaries on a global scale. *Glob. Change Biol.* 1–19. <https://doi.org/10.1111/gcb.16520>

BIBLIOGRAPHIE

- Immerzeel, B., Vermaat, J.E., Riise, G., Juutinen, A., Futter, M., 2021. Estimating societal benefits from Nordic catchments: An integrative approach using a final ecosystem services framework. *PLOS ONE* 16, e0252352. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252352>
- James, C.S., Eaton, J.W., Hardwick, K., 1999. Competition between three submerged macrophytes, *Elodea canadensis* Michx, *Elodea nuttallii* (Planch.) St John and *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss. *Hydrobiologia* 415, 35–40. <https://doi.org/10.1023/A:1003802205092>
- Jeppesen, E., Søndergaard, Martin, Søndergaard, Morten, Christoffersen, K. (Eds.), 1998. The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes, Ecological Studies. Springer, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0695-8>
- Jiang, X., Wang, M., He, D., Zhu, J., Yang, S., Fang, F., Yang, L., 2024. Submerged macrophyte promoted nitrogen removal function of biofilms in constructed wetland. *Sci. Total Environ.* 914, 169666. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.169666>
- Johnson, R.L., Gross, E.M., Hairston, Jr., N.G., 1997. Decline of the invasive submersed macrophyte *Myriophyllum spicatum* (Haloragaceae) associated with herbivory by larvae of *Acentria ephemerella* (Lepidoptera). *Aquat. Ecol.* 31, 273–282. <https://doi.org/10.1023/A:1009960131857>
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1997. Positive and Negative Effects of Organisms as Physical Ecosystem Engineers. *Ecology* 78, 1946–1957. <https://doi.org/10.2307/2265935>
- June-Wells, M., Gallagher, F., Gibbons, J., Bugbee, G., 2013. Water chemistry preferences of five nonnative aquatic macrophyte species in Connecticut: a preliminary risk assessment tool. *Lake Reserv. Manag.* 29, 303–316. <https://doi.org/10.1080/10402381.2013.857742>
- Kennedy, T.L., Horth, L.A., Carr, D.E., 2009. The effects of nitrate loading on the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* and two common, native macrophytes in Florida. *Aquat. Bot.* 91, 253–256. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.06.008>
- Khan, F., Siddique, A.B., Shabala, S., Zhou, M., Zhao, C., 2023. Phosphorus Plays Key Roles in Regulating Plants' Physiological Responses to Abiotic Stresses. *Plants* 12, 2861. <https://doi.org/10.3390/plants12152861>
- Kimball, K., Baker, A., 1982. Variations in the mineral content of *Myriophyllum heterophyllum* Michx related to site and season. *Aquat. Bot.* 14, 139–149.
- Koleszár, G., Lukács, B.A., Nagy, P.T., Szabó, S., 2022. Shade tolerance as a key trait in invasion success of submerged macrophyte *Cabomba caroliniana* over *Myriophyllum spicatum*. *Ecol. Evol.* 12, e9306. <https://doi.org/10.1002/ece3.9306>
- Kueffer, C., Pyšek, P., Richardson, D.M., 2013. Integrative invasion science: model systems, multi-site studies, focused meta-analysis and invasion syndromes. *New Phytol.* 200, 615–633. <https://doi.org/10.1111/nph.12415>
- Kuehne, L.M., Olden, J.D., Rubenson, E.S., 2016. Multi-trophic impacts of an invasive aquatic plant. *Freshw. Biol.* 61, 1846–1861. <https://doi.org/10.1111/fwb.12820>
- Kull, C.A., Arnauld de Sartre, X., Castro-Larrañaga, M., 2015. The political ecology of ecosystem services. *Geoforum* 61, 122–134. <https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2015.03.004>
- Landi, M., Tattini, M., Gould, K.S., 2015. Multiple functional roles of anthocyanins in plant-environment interactions. *Environ. Exp. Bot.*, Functional roles of secondary metabolites in plant-environment interactions 119, 4–17. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.05.012>
- Le Gloanec, V., Fernez, T., Ferreira, L., Saint-Val, M., Didier, B., 2019. Observations récentes d'espèces aquatiques nouvelles ou remarquables pour la Champagne-Ardenne. *Nouv. Arch. Flore Jurassienne Nord-est Fr.*
- Lebreton, A., 2013. *Myriophyllum heterophyllum* Michaux [Haloragaceae] en Haute-Vienne (Limousin, France), et situation de cette plante invasive en France et en Europe. *EPPO Bull.* 43, 180–192.
- Les, D.H., Mehrhoff, L.J., 1999. Introduction of Nonindigenous Aquatic Vascular Plants in Southern New England: A Historical Perspective. *Biol. Invasions* 1, 281–300. <https://doi.org/10.1023/A:1010086232220>
- Li, J., Yi, C., Zhang, C., Pan, F., Xie, C., Zhou, W., Zhou, C., 2021. Effects of light quality on leaf growth and photosynthetic fluorescence of *Brasenia schreberi* seedlings. *Heliyon* 7, e06082. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e06082>
- Lichtenthaler, H.K., Babani, F., Navrátil, M., Buschmann, C., 2013. Chlorophyll fluorescence kinetics, photosynthetic activity, and pigment composition of blue-shade and half-shade leaves as compared to sun and shade leaves of different trees. *Photosynth. Res.* 117, 355–366. <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9834-1>

BIBLIOGRAPHIE

- Lichtenthaler, H.K., Buschmann, C., Döll, M., Fietz, H.-J., Bach, T., Kozel, U., Meier, D., Rahmsdorf, U., 1981. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynth. Res.* 2, 115–141. <https://doi.org/10.1007/BF00028752>
- Lin, H.-Y., Cooke, S.J., Wolter, C., Young, N., Bennett, J.R., 2020. On the conservation value of historic canals for aquatic ecosystems. *Biol. Conserv.* 251, 108764. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108764>
- Liu, L., Yang, K., Liu, W., Li, L., Yuan, H., Han, Y., Zhang, E., Zheng, Y., 2024. The Aeration and Dredging Stimulate the Reduction of Pollution and Carbon Emissions in a Microcosm Study. <https://doi.org/10.2139/ssrn.4883008>
- Llausàs, A., Ribas Palom, A., Ricart, S., Roset, D., 2020. What future for decommissioned historic irrigation canals? Crafting new identities in the Lower Ter (Spain). *Landsc. Res.* 45, 601–614. <https://doi.org/10.1080/01426397.2020.1766004>
- Lobato-de Magalhães, T., Murphy, K., Efremov, A., Davidson, T.A. et al., 2023. How on Earth did that get there? Natural and human vectors of aquatic macrophyte global distribution. *Hydrobiologia* 850, 1515–1542. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05107-0>
- LOI n° 2006-1772 du 30 décembre 2006 sur l'eau et les milieux aquatiques. Version consolidée du 14 juillet 2010. <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000000649171/>
- LOI n° 2016-1087 du 8 août 2016 pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages, version consolidée du 30 décembre 2019, <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT0000033016237>
- Lynch Jr., W.E., 2006. Dyes and Aquatic Plant Management. Extension Factsheet A-16-06. Ohio State Univ. https://medina.osu.edu/sites/medina/files/imce/AGNR/Handouts/AquaticPlantMngmt_Dyes_A_16_06.pdf
- Maberly, S.C., Berthelot, S.A., Stott, A.W., Gontero, B., 2015. Adaptation by macrophytes to inorganic carbon down a river with naturally variable concentrations of CO₂. *J. Plant Physiol., Plant Physiology meets Biodiversity* 172, 120–127. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.07.025>
- Maberly, S.C., Spence, D.H.N., 1983. Photosynthetic Inorganic Carbon use by Freshwater Plants. *J. Ecol.* 71, 705–724. <https://doi.org/10.2307/2259587>
- Madsen, J., 2000. Advantages and Disadvantages of Aquatic Plant Management Techniques. *LakeLine* 20.
- Madsen, T.V., Hahn, P., Johansen, J., 1998. Effects of inorganic carbon supply on the nitrogen requirement of two submerged macrophytes, *Elodea canadensis* and *Callitriche cophocarpa*. *Aquat. Bot.* 62, 95–106. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(98\)00087-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00087-4)
- 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. *Freshw. Biol.* 26, 175–187. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1991.tb01727.x>
- Madsen, T.V., Sand-Jensen, K., 1994. The interactive effects of light and inorganic carbon on aquatic plant growth. *Plant Cell Environ.* 17, 955–962. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1994.tb00324.x>
- Madsen, T.V., Sand-Jensen, K., 1987. Photosynthetic Capacity, Bicarbonate Affinity and Growth of *Elodea canadensis* Exposed to Different Concentrations of Inorganic Carbon. *Oikos* 50, 176–182. <https://doi.org/10.2307/3565998>
- Maes, J., Teller, A., Erhard, M., Condé, S. et al., 2020. Mapping and assessment of ecosystems and their services: an EU wide ecosystem assessment in support of the EU biodiversity strategy. Publications Office of the European Union.
- Maheu-Giroux, M., de Blois, S., 2007. Landscape ecology of *Phragmites australis* invasion in networks of linear wetlands. *Landsc. Ecol.* 22, 285–301. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9024-z>
- Maris, V., 2014. *Nature à vendre : Les limites des services écosystémiques*. Editions Quae.
- Marko, M.D., White, J.C., 2018. Direct Comparison of Herbicidal or Biological Treatment on *Myriophyllum spicatum* Control and Biochemistry. *Front. Plant Sci.* 9, 1814. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01814>
- McLaughlin, J., Fortin, G., Bourque, D., Guyondet, T., 2015. Paramètres environnementaux conditionnant l'établissement d'une espèce aquatique envahissante (*Ciona intestinalis*), Île-du-Prince-Édouard, Canada: Paramètres environnementaux et espèce envahissante. *Can. Geogr.* 59, 504–518. <https://doi.org/10.1111/cag.12204>
- McNaughton, S.J., 1983. Compensatory Plant Growth as a Response to Herbivory. *Oikos* 40, 329–336. <https://doi.org/10.2307/3544305>
- McNeely, J.A., al., 2000. Global strategy for addressing the problem of invasiv alien species. Global Invasive Species Programme.

BIBLIOGRAPHIE

- Mikulyuk, A., Kujawa, E., Nault, M.E., Van Egeren, S. et al., 2020. Is the cure worse than the disease? Comparing the ecological effects of an invasive aquatic plant and the herbicide treatments used to control it. *FACETS* 5, 353–366. <https://doi.org/10.1139/facets-2020-0002>
- Misteli, B., Pannard, A., Aasland, E., Harpenslager, S.F. et al., 2023. Short-term effects of macrophyte removal on aquatic biodiversity in rivers and lakes. *J. Environ. Manage.* 325, 116442. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.116442>
- Mononen, L., Auvinen, A.-P., Ahokumpu, A.-L., Rönkä et al., 2016. National ecosystem service indicators: Measures of social–ecological sustainability. *Ecol. Indic.* 61, 27–37. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.03.041>
- Moody, M., Les, D., 2010. Systematics of the Aquatic Angiosperm Genus *Myriophyllum* (Haloragaceae). *Syst. Bot.* 35, 121–139.
- Moody, M.L., Les, D.H., 2002. Evidence of hybridity in invasive watermilfoil (*Myriophyllum*) populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 14867–14871. <https://doi.org/10.1073/pnas.172391499>
- Morizot, B., 2020. *Raviver les braises du vivant ; un front commun*, Editions Actes Sud, Domaine du Possible.
- Motitsoe, S.N., Hill, J.M., Coetzee, J.A., Hill, M.P., 2022. Invasive alien aquatic plant species management drives aquatic ecosystem community recovery: An exploration using stable isotope analysis. *Biol. Control* 173, 104995. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.104995>
- Moura, R.F., Queiroga, D., Vilela, E., Moraes, A.P., 2021. Polyploidy and high environmental tolerance increase the invasive success of plants. *J. Plant Res.* 134, 105–114. <https://doi.org/10.1007/s10265-020-01236-6>
- Muñoz Escobar, M., Voyevoda, M., Fühner, C., Zehnsdorf, A., 2011. Potential uses of *Elodea nuttallii*-harvested biomass. *Energy Sustain. Soc.* 1:4.
- Murphy, K., Efremov, A., Davidson, T.A., Molina-Navarro, E. et al., 2019. World distribution, diversity and endemism of aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.* 158, 103127. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2019.06.006>
- Murphy, K.J., Robson, T.O., Arsenovi, M., van der Zwerde, W., 1990. Aquatic weed problems and management in Europe, in: Pieterse, A.H., Murphy, Kevin J (Eds.), *Aquatic Weeds: The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation*. Oxford University Press, p. 0. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198541813.003.0015>
- Murphy, K.J., 2002. Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe. *Aquat. Bot.* 73, 287–324. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00028-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00028-1)
- Murphy, K.J., Eaton, J.W., 1983. The effects of pleasure-boat traffic on macrophyte growth in canals. *J. Appl. Ecol.* 20, 713–729. <https://doi.org/10.2307/2403122>
- Murray, J.R., Hackett, W.P., 1991. Dihydroflavonol Reductase Activity in Relation to Differential Anthocyanin Accumulation in Juvenile and Mature Phase *Hedera helix* L. *Plant Physiol.* 97, 343–351. <https://doi.org/10.1104/pp.97.1.343>
- Muthukrishnan, R., Sleith, R.S., Karol, K.G., Larkin, D.J., 2018. Prediction of starry stonewort (*Nitellopsis obtusa*) invasion risk in upper Midwest (USA) lakes using ecological niche models. *Aquat. Bot.* 151, 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2018.08.001>
- Neijnsens, F.K., Moreira, H., de Jonge, M.M.J., Linssen, B.B.H.P., Huijbregts, M.A.J., Geerling, G.W., Schipper, A.M., 2024. Effects of nutrient enrichment on freshwater macrophyte and invertebrate abundance: A meta-analysis. *Glob. Change Biol.* 30, e17094. <https://doi.org/10.1111/gcb.17094>
- Némery, J., Garnier, J., 2016. The fate of phosphorus. *Nat. Geosci.* 9, 343–344. <https://doi.org/10.1038/ngeo2702>
- Newman, J., Duenas, M., 2017. Information on measures and related costs in relation to species included on the Union list: *Myriophyllum heterophyllum*. (Technical note No. 07.0202/2016/739524/SER/ENV.D.2). prepared by IUCN for the European Commission.
- Newman, J.R., Duenas, M.A., 2010. Information Sheet 7: *Elodea canadensis* (Canadian Waterweed). Natural Environment Research Council - Centre for Ecology and Hydrology. https://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/10424/3/N010424_leaf-let.pdf
- Newman, R.M., 1991. Herbivory and Detritivory on Freshwater Macrophytes by Invertebrates: A Review. *J. North Am. Benthol. Soc.* 10, 89–114. <https://doi.org/10.2307/1467571>
- Nino, F.D., Thiébaud, G., Muller, S., 2005. Response of *Elodea Nuttallii* (Planch.) H. St. John to Manual Harvesting in the North-East of France. *Hydrobiologia* 551, 147–157. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-4457-y>
- Nuttens, A., Chatellier, S., Devin, S., Guignard, C., Lenouvel, A., Gross, E.M., 2016. Does nitrate co-pollution affect biological responses of an aquatic plant to two common herbicides? *Aquat. Toxicol.* 177, 355–364. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2016.06.006>

BIBLIOGRAPHIE

- Oduor, A.M.O., Leimu, R., van Kleunen, M., 2016. Invasive plant species are locally adapted just as frequently and at least as strongly as native plant species. *J. Ecol.* 104, 957–968. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12578>
- O'Hare, M.T., Baattrup-Pedersen, A., Baumgarte, I., Freeman, A. et al., 2018. Responses of Aquatic Plants to Eutrophication in Rivers: A Revised Conceptual Model. *Front. Plant Sci.* 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00451>
- Palta, M., du Bray, M.V., Stotts, R., Wolf, A., Wutich, A., 2016. Ecosystem Services and Disservices for a Vulnerable Population: Findings from Urban Waterways and Wetlands in an American Desert City. *Hum. Ecol.* 44, 463–478. <https://doi.org/10.1007/s10745-016-9843-8>
- Panov, V.E., Alexandrov, B., Arbačiauskas, K., Binimelis, R. et al., 2009. Assessing the risks of aquatic species invasions via european inland waterways: from concepts to environmental indicators. *Integr. Environ. Assess. Manag.* 5, 110–126. https://doi.org/10.1897/IEAM_2008-034.1
- Paraskevi, M., Pau, G.-G., Ada, P., Annette, B.-P., Tenna, R., 2022. Weed cutting in a large river reduces ecosystem metabolic rates in the case of River Gudenå (Denmark). *J. Environ. Manage.* 314, 115014. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115014>
- Patel, A.G., Glassner-Shwayder, K., Eder, T., 2010. Halting the Invasion: Maintaining the Health of the Great Lakes and Mississippi River Basins by Preventing Further Exchange of Aquatic Invasive Species. *Environ. Pract.* 12, 342:356.
- Paterson, I.D., Motitsoe, S.N., Coetzee, J.A., Hill, M.P., 2023. Recent post-release evaluations of weed biocontrol programmes in South Africa: a summary of what has been achieved and what can be improved. *BioControl.* <https://doi.org/10.1007/s10526-023-10215-4>
- Peltier, W.H., Welch, E.B., 1970. Factors Affecting Growth of Rooted Aquatic Plants in a Reservoir. *Weed Sci.* 18, 7–9.
- Peltre, M.C., Dutartre, A., Barrat-Segretain, M.H., Dandelot, S., 2008. Biologie des macrophytes à potentiel proliférant. *Sci. Eaux Territ.* 109–123.
- Peltre, M.C., Muller, S., Ollivier, M., Dutartre, A., Barbe, J., Haury, J., Trémolières, M., 2002a. Les proliférations végétales en France : caractères biologiques et écologiques des principales espèces et milieux propices. II. Impact sur les écosystèmes et intérêt pour le contrôle des poliférations. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 259–280. <https://doi.org/10.1051/kmae:2002035>
- Peltre, M.C., Muller, S., Ollivier, M., Dutartre, A., Barbe, J., Haury, J., Tremolieres, M., 2002b. Les proliférations végétales en France : caractères biologiques et écologiques des principales espèces et milieux propices. I. Bilan d'une synthèse bibliographique. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 237–258. <https://doi.org/10.1051/kmae:2002034>
- Pérez, J.E., Nirchio, M., Alfonsi, C., Muñoz, C., 2006. The Biology of Invasions: The Genetic Adaptation Paradox. *Biol. Invasions* 8, 1115–1121. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-8281-0>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S. et al., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61, 167. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Pessina, A., Humair, L., Naderi, R., Röder, G., Seehausen, M.L., Rasmann, S., Weyl, P., 2024. Investigating the host finding behaviour of the weevil *Phytobius vestitus* for the biological control of the invasive aquatic weed *Myriophyllum aquaticum*. *Biol. Control* 192, 105509. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2024.105509>
- Petrizzella, A., Manschot, J., van Leeuwen, C.H.A., Grutters, B.M.C., Bakker, E.S., 2018. Mechanisms of Invasion Resistance of Aquatic Plant Communities. *Front. Plant Sci.* 9, 134. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00134>
- Pietsch, W., Jentsch, H., 1984. Zur Soziologie und Ökologie von *Myriophyllum heterophyllum* Mich. in Mitteleuropa. *Gleditschia* 12, 303–335.
- Pinay, G., Gascuel, C., Ménesguen, A., Souchon, Y., Le Moal, M. (coord), 2017. Eutrophisation. Manifestations, causes, conséquences et prédictibilité. Rapport de l'Expertise scientifique collective.
- Piola, F., 2023. Espèces végétales nouvelles : de la présomption de culpabilité à la biologie de la conciliation. Présenté lors des Premières Journées d'échange nationales sur les interaction des végétaux aquatiques avec leur environnement, Le Bourget du Lac, 28-29 septembre 2023.
- Polce, C., Cardoso, A.C., Deriu, I., Gervasini, E., Tsiamis, K., Vigiak, O., Zulian, G., Maes, J., 2023. Invasive alien species of policy concerns show widespread patterns of invasion and potential pressure across European ecosystems. *Sci. Rep.* 13, 8124. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-32993-8>
- Porra, R.J., Thompson, W.A., Kriedemann, P.E., 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochim. Biophys. Acta BBA - Bioenerg.* 975, 384–394. [https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(89\)80347-0](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(89)80347-0)

BIBLIOGRAPHIE

- Pot, R., 2023. Removing nuisance aquatic macrophytes with a rakeboat. Presented at 16th International Symposium on Aquatic Plants, Antwerp.
- Pot, R., 2020. Monitoring Oranjekanaal, http://www.roelfpot.nl/publicaties/MonitoringOranjekanaal2020_eind.pdf.
- Prabha, S.P., Karthik, C., Chandrika, S.H., 2019. Phytol – A biosurfactant from the aquatic weed *Hydrilla verticillata*. *Biocatal. Agric. Biotechnol.* 17, 736–742. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2019.01.026>
- Puijalon, S., Bouma, T.J., Douady, C.J., van Groenendael, J. et al., 2011. Plant resistance to mechanical stress: evidence of an avoidance–tolerance trade-off. *New Phytol.* 191, 1141–1149. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03763.x>
- Puydarrieux, P., Beyou, W., 2017. Cadre conceptuel - EFSE, Commissariat général au développement durable. Ministère de l'Environnement, de l'Energie et de la Mer.
- Pyke, C.R., Thomas, R., Porter, R.D., Hellmann, J.J., Dukes, J.S., Lodge, D.M., Chavarria, G., 2008. Current Practices and Future Opportunities for Policy on Climate Change and Invasive Species. *Conserv. Biol.* 22, 585–592. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00956.x>
- Pyšek, P., Richardson, D.M., 2006. The biogeography of naturalization in alien plants. *J. Biogeogr.* 33, 2040–2050. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01578.x>
- Qiu, X., Mei, X., Razlutskiy, V., Rudstam, L.G., Liu, Z., Tong, C., Zhang, X., 2019. Effects of common carp (*Cyprinus carpio*) on water quality in aquatic ecosystems dominated by submerged plants: a mesocosm study. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 28. <https://doi.org/10.1051/kmae/2019017>
- Radbourne, A.D., Ryves, D.B., Madgwick, G., Anderson, N.J., 2020. The Influence of Climate Change on the Restoration Trajectory of a Nutrient-Rich Deep Lake. *Ecosystems* 23, 859–872.
- Ramus, J., 1983. A physiological test of the theory of complementary chromatic adaptation. II. Brown, green and red seaweeds. *J. Physiol.* 19, 173–178. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1983.00173.x>
- Règlement (UE) 1143/2014, 2014. Règlement (UE) 1143/2014 du Parlement européen et du Conseil relatif à la prévention et à la gestion de l'introduction et de la propagation des espèces exotiques envahissantes, Journal officiel de l'Union européenne.
- Règlement d'exécution (UE) 2016/1141 de la Commission du 13 juillet 2016 adoptant une liste des espèces exotiques envahissantes préoccupantes pour l'Union conformément au règlement (UE) n° 1143/2014 du Parlement européen et du Conseil, version consolidée du 02/08/2024.
- Règlement d'exécution (UE) 2019/1262 de la Commission du 25 juillet 2019 modifiant le règlement d'exécution (UE) 2016/1141 pour mettre à jour la liste des espèces exotiques envahissantes préoccupantes pour l'Union.
- Reid, A.J., Carlson, A.K., Creed, I.F., Eliason, E.J. et al., 2019. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biol. Rev.* 94, 849–873. <https://doi.org/10.1111/brev.12480>
- Reid, W.V., Mooney, H.A., Cropper, A., Capistrano, D., 2005. Ecosystems and human well-being: synthesis; a report of the Millennium Ecosystem Assessment, *The Millennium Ecosystem Assessment series*. Island Press, Washington, DC.
- Rey-Valette, H., Rocle, N., Vye, D., Mineo-Kleiner, L. et al., 2019. Acceptabilité sociale des mesures d'adaptation au changement climatique en zones côtières : une revue de dix enquêtes menées en France métropolitaine. *Vertigo - Rev. Électronique En Sci. Environ.* <https://doi.org/10.4000/vertigo.26537>
- Ribaudo, C., Tison-Rosebery, J., Buquet, D., Jan, G. et al., 2018. Invasive Aquatic Plants as Ecosystem Engineers in an Oligo-Mesotrophic Shallow Lake. *Front. Plant Sci.* 9, 1781. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01781>
- Ricciardi, A., Hoopes, M.F., Marchetti, M.P., Lockwood, J.L., 2013. Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecol. Monogr.* 83, 263–282.
- Ricciardi, A., Palmer, M.E., Yan, N.D., 2011. Should Biological Invasions Be Managed as Natural Disasters? *BioScience* 61, 312–317. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.4.11>
- Richardson, D.M., Pyšek, P., 2008. Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. *Divers. Distrib.* 14, 161–168. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00464.x>
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Simberloff, D., Rejmánek, M., Mader, A.D., 2008. Biological invasions – the widening debate: a response to Charles Warren. *Prog. Hum. Geogr.* 32, 295–298. <https://doi.org/10.1177/0309132507088313>
- Richardson, R., Haug, E., Netherland, M., 2016. Response of seven aquatic plants to a new arylopicolinate herbicide. *J. Aquat. Plant Manag.* 54, 26–31.
- Richter, D., Gross, E.M., 2013. *Chara* can outcompete *Myriophyllum* under low phosphorus supply. *Aquat. Sci.* 75, 457–467. <https://doi.org/10.1007/s00027-013-0292-9>

BIBLIOGRAPHIE

- Riis, T., Olesen, B., Clayton, J.S., Lambertini, C., Brix, H., Sorrell, B.K., 2012. Growth and morphology in relation to temperature and light availability during the establishment of three invasive aquatic plant species. *Aquat. Bot.* 102, 56–64. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.05.002>
- Robson, H.J., Jones, V.J., Brooks, S.J., Sayer, C.D., Douse, A., Hilton, G.M., 2023. Borrowing from the palaeolimnologists toolkit; the use of lake sediment cores in diagnosing the causes of freshwater species decline. *Front. Conserv. Sci.* 4.
- Roche P., Geijzendorffer I., Levrel H., Maris V. 2016. *Valeurs de la biodiversité et services écosystémiques : perspectives interdisciplinaires*, Update Sciences & Technologies. Éditions Quæ, Versailles, 220 p.
- Roketenetz, L.D., 2015. Investigation of inter- and intraspecific genetic variability of *Euhychiopsis lecontei*, a biological control agent for the management of eurasian watermilfoil (Philosophy). University of Akron.
- Rolan-Menard, M., Vivier, A., Reyjol, Y., Boutet-Berry, L., Bouchard, J., 2019. Guide pour l'élaboration de suivis d'opérations de restauration hydromorphologique en cours d'eau. Portail Tech. OFB. URL <https://professionnels.ofb.fr/fr/doc-guides-protocoles/guide-lelaboration-suivis-doperations-restauration-hydromorphologique-en>.
- Roy, H.E., Pauchard, A., Stoett, P., Renard Truong et al., 2023. IPBES Invasive Alien Species Assessment: Summary for Policymakers. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.8314303>
- Sadeghi, R., Zarkami, R., Van Damme, P., 2014. Modelling habitat preference of an alien aquatic fern, *Azolla filiculoides* (Lam.), in Anzali wetland (Iran) using data-driven methods. *Ecol. Model.* 284, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.04.003>
- Sand-Jensen, K., Bruun, H.H., Baastrup-Spohr, L., 2017. Decade-long time delays in nutrient and plant species dynamics during eutrophication and reoligotrophication of Lake Fure 1900–2015. *J. Ecol.* 105, 690–700.
- Santamaría, L., 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica* 23, 137–154. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(02\)01146-3](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(02)01146-3)
- Santamaría, L., Figuerola, J., Pilon, J.J., Mjelde, M., Green, A.J., de Boer, T., King, R.A., Gornall, R.J., 2003. Plant Performance across Latitude: The Role of Plasticity and Local Adaptation in an Aquatic Plant. *Ecology* 84, 2454–2461.
- Sarat, E., Blotti re, D., Dutartre, A., Soubeyran, Y., 2018. Les esp ces exotiques envahissantes dans les milieux aquatiques: connaissances pratiques et exp riences de gestion. Agence fran aise pour la biodiversit , Montpellier.
- Schafft, M., Wegner, B., Meyer, N., Wolter, C., Arlinghaus, R., 2021. Ecological impacts of water-based recreational activities on freshwater ecosystems: a global meta-analysis. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 288, 20211623. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1623>
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.-L., Moss, B., Jeppesen, E., 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol. Evol.* 8, 275–279. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90254-M](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90254-M)
- Schlaepfer, M., 2018. On the importance of monitoring and valuing all forms of biodiversity. *PLOS Biol.* 16, e3000039. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000039>
- Schlaepfer, M.A., Sax, D.F., Olden, J.D., 2011. The Potential Conservation Value of Non-Native Species: Conservation Value of Non-Native Species. *Conserv. Biol.* 25, 428–437. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01646.x>
- Schneider, S.C., Coetzee, J.A., Galvanese, E.F., Harpenslager, S.F., Hilt, S., Immerzeel, B., K hler, J., Misteli, B., Motitsoe, S.N., Padial, A.A., Petruzzella, A., Schechner, A., Thi baut, G., Thi mer, K., Vermaat, J.E., 2024. Causes of macrophyte mass development and management recommendations. *Sci. Total Environ.* 931, 172960. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.172960>
- Schnitzler, A., Hale, B.W., Alsum, E.M., 2007. Examining native and exotic species diversity in European riparian forests. *Biol. Conserv.* 138, 146–156. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.010>
- Schoelynck, J., Wolters, J.-W., Teuchies, J., Brion, N., Puijalon, S., Horemans, D.M.L., Keirsebelik, H., Bervoets, L., Blust, R., Meire, P., 2020. Experimental evidence for the decline of submerged vegetation in freshwater ecosystems by the invasive Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*). *Biol. Invasions* 22, 627–641. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02118-2>
- Schutten, J., Dainty, J., Davy, A.J., 2005. Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. *J. Ecol.* 93, 556–571. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.00980.x>
- Schwarzl nder, M., Hinz, H.L., Winston, R.L., Day, M.D., 2018. Biological control of weeds: an analysis of introductions, rates of establishment and estimates of success, worldwide. *BioControl* 63, 319–331. <https://doi.org/10.1007/s10526-018-9890-8>

BIBLIOGRAPHIE

- Shackleton, C.M., Ruwanza, S., Sinasson Sanni, G.K., Bennett, S., De Lacy, P., Modipa, R., Mtati, N., Sachikonye, M., Thondhlana, G., 2016. Unpacking Pandora's Box: Understanding and Categorising Ecosystem Disservices for Environmental Management and Human Wellbeing. *Ecosystems* 19, 587–600. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9952-z>
- Shackleton, R.T., Richardson, D.M., Shackleton, C.M., Bennett et al., 2019. Explaining people's perceptions of invasive alien species: A conceptual framework. *J. Environ. Manage., The human and social dimensions of invasion science and management* 229, 10–26. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.04.045>
- Sheldon, F., 2005. Incorporating Natural Variability into the Assessment of Ecological Health in Australian Dryland Rivers. *Hydrobiologia* 552, 45–56. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1504-7>
- Sheldon, S.P., Creed, R.P., 2003. The effect of a native biological control agent for Eurasian watermilfoil on six North American watermilfoils. *Aquat. Bot.* 76, 259–265. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(03\)00055-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(03)00055-X)
- Simberloff, D., Gibbons, L., 2004. Now you See them, Now you don't! – Population Crashes of Established Introduced Species. *Biol. Invasions* 6, 161–172. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000022133.49752.46>
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V. et al., 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* 28, 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Simberloff, D., Souza, L., Nuñez, M.A., Barrios-Garcia, M.N., Bunn, W., 2012. The natives are restless, but not often and mostly when disturbed. *Ecology* 93, 598–607. <https://doi.org/10.1890/11-1232.1>
- Simmons, B.I., Blyth, P.S.A., Blanchard, J.L., Clegg et al., 2021. Refocusing multiple stressor research around the targets and scales of ecological impacts. *Nat. Ecol. Evol.* 5, 1478–1489. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01547-4>
- Sims, C., Finnoff, D., 2013. When is a “wait and see” approach to invasive species justified? *Resour. Energy Econ.* 35, 235–255. <https://doi.org/10.1016/j.reseneeco.2013.02.001>
- Skovsholt, L.J., Riis, T., Matheson, F., Hawes, I., 2023. Growth response to nitrate enrichment helps facilitate success of an alien Potamogeton in New Zealand streams. *Heliyon* 9, e15528. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e15528>
- Sleith, R.S., Wehr, J.D., Karol, K.G., 2018. Untangling climate and water chemistry to predict changes in freshwater macrophyte distributions. *Ecol. Evol.* 8, 2802–2811. <https://doi.org/10.1002/ece3.3847>
- Smith, S., Küpper, F.C., Trinder, C., Louca, V., 2021. Assessing watermilfoil invasion effects on native macrophyte communities in North American lakes using a novel approach for macrophyte sampling. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 1. <https://doi.org/10.1051/kmae/2020043>
- Søndergaard, M., Johansson, L.S., Andersen, P., Jeppesen, E., 2024. Ecosystem changes in eight Danish lakes after zebra mussel invasion. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-024-05542-1>
- Souza, F.A., Dziedzic, M., Cubas, S.A., Maranhão, L.T., 2013. Restoration of polluted waters by phytoremediation using *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc., Haloragaceae. *J. Environ. Manage.* 120, 5–9. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.01.029>
- Szabó, S., Csizsár, A., Koleszár, G., Oláh, V., Birk, S., Peeters, E.T.H.M., 2024. Density-dependent facilitation and inhibition between submerged and free-floating plants. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-024-05491-9>
- Szabolcs, M., Kapusi, F., Carrizo, S., Markovic et al., 2022. Spatial priorities for freshwater biodiversity conservation in light of catchment protection and connectivity in Europe. *PLOS ONE* 17, e0267801. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0267801>
- Tan, B.-C., He, H., Gu, J., Li, K.-Y., 2019. Effects of nutrient levels and light intensity on aquatic macrophyte (*Myriophyllum aquaticum*) grown in floating-bed platform. *Ecol. Eng.* 128, 27–32. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.12.011>
- Tassin, J., Kull, C.A., 2015. Facing the broader dimensions of biological invasions. *Land Use Policy* 42, 165–169. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2014.07.014>
- Tassin, J., Thiébaud, G., Dutartre, A., 2011. Objectiver la perception des invasions biologiques. *Rev. d'Écologie Terre Vie* 66, 195–198. <https://doi.org/10.3406/revec.2011.1587>
- Tavalire, H.F., Bugbee, G.E., LaRue, E.A., Thum, R.A., 2012. Hybridization, cryptic diversity, and invasiveness in introduced variable-leaf watermilfoil. *Evol. Appl.* 5, 892–900. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2012.00267.x>
- te Beest, M., Le Roux, J.J., Richardson, D.M., Brysting, A.K., Suda, J., Kubesova, M., Pysek, P., 2012. The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Ann. Bot.* 109, 19–45. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr277>

BIBLIOGRAPHIE

- Thiébaud, G., 2023. Impact of Mechanical Removal on the Regeneration and Colonization Abilities of the Alien Aquatic Macrophyte *Egeria densa*. *Life* 13, 2004. <https://doi.org/10.3390/life13102004>
- Thierner, K., Schneider, S.C., Demars, B.O.L., 2021. Mechanical removal of macrophytes in freshwater ecosystems: Implications for ecosystem structure and function. *Sci. Total Environ.* 782, 146671. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146671>
- Thomaz, S., Cunha, E., 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: Methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnol. Bras.* 22, 218–236. <https://doi.org/10.4322/actalb.02202011>
- Thomaz, S.M., 2023. Ecosystem services provided by freshwater macrophytes. *Hydrobiologia* 850, 2757–2777. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04739-y>
- Thouvenot, L., Haury, J., Thiébaud, G., 2013. Seasonal plasticity of *Ludwigia grandiflora* under light and water depth gradients: An outdoor mesocosm experiment. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 208, 430–437. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.07.004>
- Thouvenot, L., Thiébaud, G., 2018. Regeneration and colonization abilities of the invasive species *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* under a salt gradient: implications for freshwater invasibility. *Hydrobiologia* 817, 193–203. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3576-1>
- Thum, R.A., Chorak, G.M., Newman, R.M., Eltawely, J.A. et al., 2020. Genetic diversity and differentiation in populations of invasive Eurasian (*Myriophyllum spicatum*) and hybrid (*Myriophyllum spicatum* × *Myriophyllum sibiricum*) watermilfoil. *Invasive Plant Sci. Manag.* 13, 59–67. <https://doi.org/10.1017/inp.2020.12>
- Thum, R.A., Lennon, J.T., 2010. Comparative ecological niche models predict the invasive spread of variable-leaf milfoil (*Myriophyllum heterophyllum*) and its potential impact on closely related native species. *Biol. Invasions* 12, 133–143. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9437-0>
- Thum, R.A., Lennon, J.T., 2006. Is Hybridization Responsible for Invasive Growth of Non-indigenous Water-milfoils? *Biol. Invasions* 8, 1061–1066. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5228-4>
- Thum, R.A., Sperry, B.P., Chorak, G.M., Leon, R.G., Ferrell, J., 2023. Confusion and ambiguity concerning the terms “resistance” and “tolerance” in aquatic plant management. *Weed Sci.* 71, 279–283. <https://doi.org/10.1017/wsc.2023.28>
- Thum, R.A., Zuellig, M.P., Johnson, R.L., Moody, M.L., Vossbrinck, C., 2011. Molecular markers reconstruct the invasion history of variable leaf watermilfoil (*Myriophyllum heterophyllum*) and distinguish it from closely related species. *Biol. Invasions* 13, 1687–1709. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9927-0>
- Tilman, D., Isbell, F., Cowles, J.M., 2014. Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45, 471–493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Tiron, M., Lucaci, I., Nita-Lazar, M., Stefania, G., 2020. Considerations on the Toxicity of Brilliant Blue FCF Aqueous Solutions before and after Ozonation. *Rev. Chim.* 71, 356–365. <https://doi.org/10.37358/RC.20.4.8075>
- Tkaczyk, A., Mitrowska, K., Posyniak, A., 2020. Synthetic organic dyes as contaminants of the aquatic environment and their implications for ecosystems: A review. *Sci. Total Environ.* 717, 137222. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137222>
- Trémolières, M., Combrout, I., Thiébaud, G., Haury, J., 2008. Réponse des communautés végétales aux conditions environnementales : perturbations ou contraintes. *Sci. Eaux Territ.* 63–77.
- Udo, N., Darrot, C., Tarayre, M., Atlan, A., 2016. Histoire humaine et naturelle d'une invasion biologique [Human and natural history of a biological invasion]. *Rev. Ethnoécologie* article 2724. <https://doi.org/10.4000/ethnoecologie.2724>
- UNEP, 2011. Strategic Plan for Biodiversity 2011-2020 - Further information related to the technical rationale for the Aichi biodiversity targets, including potential indicators and milestones. Presented at the COP10, Nagoya (Japan), p. 31.
- United Nations, et al., 2021. System of Environmental-Economic Accounting— Ecosystem Accounting (SEEA EA). White cover publication, pre-edited text subject to official editing.
- Vadstrup, M., Madsen, T.V., 1995. Growth limitation of submerged aquatic macrophytes by inorganic carbon. *Freshw. Biol.* 34, 411–419. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1995.tb00899.x>
- van de Weyer, K., Sümer, G., Hueppe, H., Petruck, A., 2014. Das Konzept PHOENIX See: Nachhaltiges Management von Makrophyten-Massenentwicklungen durch eine Kombination nährstoffarmer Standortbedingungen und Bepflanzung mit Armleuchteralgen. *Korresp. Wasserwirtsch.* 2014, 25–29. <https://doi.org/10.3243/kwe2014.01.002>

BIBLIOGRAPHIE

- van Valkenburg, J.L.C.H., 2011. *Cabomba caroliniana* and *Myriophyllum heterophyllum* a nightmare combination. Presented at the Robson Meeting February 2011.
- van Wijck, C., Grillas, P., de Groot, C.J., Ham, L.T., 1994. A comparison between the biomass production of *Potamogeton pectinatus* L. and *Myriophyllum spicatum* L. in the Camargue (southern France) in relation to salinity and sediment characteristics. *Vegetatio* 113, 171–180.
- Vári, Á., Podschun, S.A., Erős, T., Hein, T. et al., 2022. Freshwater systems and ecosystem services: Challenges and chances for cross-fertilization of disciplines. *Ambio* 51, 135–151. <https://doi.org/10.1007/s13280-021-01556-4>
- Vaz, A.S., Kueffer, C., Kull, C.A., Richardson, D.M. et al., 2017. Integrating ecosystem services and disservices: insights from plant invasions. *Ecosyst. Serv.* 23, 94–107. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2016.11.017>
- Verhoeven, M.R., Glisson, W.J., Larkin, D.J., 2020. Niche Models Differentiate Potential Impacts of Two Aquatic Invasive Plant Species on Native Macrophytes. *Diversity* 12, 162. <https://doi.org/10.3390/d12040162>
- Vermaat, J.E., Eilers, J., Helmus, M.R., 2015. The role of biodiversity in the provision of ecosystem services, in: Bouma, J.A., van Beukering, P.J.H. (Eds.), *Ecosystem Services: From Concept to Practice*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25–39. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107477612.004>
- Vermaat, J.E., Thiemer, K., Immerzeel, B., Schneider, S.C. et al., 2023. Mass development of aquatic plants: Effects of contrasting management scenarios on a suite of ecosystem services. *J. Appl. Ecol.* 00, 1–14. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14539>
- Vimercati, G., Probert, A.F., Volery, L., Bernardo-Madrid, R. et al., 2022. The EICAT+ framework enables classification of positive impacts of alien taxa on native biodiversity. *PLOS Biol.* 20, e3001729. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001729>
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277, 494–499.
- von Döhren, P., Haase, D., 2015. Ecosystem disservices research: A review of the state of the art with a focus on cities. *Ecol. Indic.* 52, 490–497. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.12.027>
- Vuilleminot, M., 2024. Bilan stationnel du myriophylle hétérophylle (*Myriophyllum heterophyllum* Michx.) en Franche-Comté ; rapport final. Conservatoire botanique national de Franche-Comté – Observatoire régional des Invertébrés.
- Walters, R.G., 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *J. Exp. Bot.* 56, 435–447. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri060>
- Walther, G.-R., Roques, A., Hulme, P.E., Sykes, M.T. et al., 2009. Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol. Evol.* 24, 686–693. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.008>
- Wang, J., Yu, D., Wang, Q., 2008a. Growth, biomass allocation, and autotranslocation responses to root and shoot competition in *Myriophyllum spicatum* as a function of sediment nutrient supply. *Aquat. Bot.* 89, 357–364. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.04.001>
- Wang, J., Yu, D., Xiong, W., Han, Y.-Q., 2008b. Above- and belowground competition between two submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 607, 113–122. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9371-7>
- Wang, L., Rao, Q., Su, H., Ruan, L., Deng, X., Liu, J., Chen, J., Xie, P., 2022. Linking the network topology of plant traits with community structure, functioning, and adaptive strategies of submerged macrophytes. *Sci. Total Environ.* 850, 158092. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158092>
- Wang, N., Luo, C., Wu, X., Chen, L., Ge, X., Huang, C., Lin, X., Zhu, S., 2024. Effects of water temperature on growth of invasive *Myriophyllum aquaticum* species. *Aquat. Invasions* 19, 153–167. <https://doi.org/10.3391/ai.2024.19.2.124920>
- Warren, R.J.I., King, J.R., Tarsa, C., Haas, B., Henderson, J., 2017. A systematic review of context bias in invasion biology. *PLOS ONE* 12, e0182502. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182502>
- Webb, D.A., 1985. What are the criteria for presuming native status? *Watsonia* 15, 231–236.
- Webber, B.L., Scott, J.K., 2012. Rapid global change: implications for defining natives and aliens: Global change and defining natives. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 305–311. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00684.x>
- Wegner, B., Kronsbein, A.L., Gillefalk, M., van de Weyer, K., Köhler, J., Funke, E., Monaghan, M.T., Hilt, S., 2019. Mutual Facilitation Among Invading Nuttall's Waterweed and Quagga Mussels. *Front. Plant Sci.* 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00789>
- Weiss, C.M., 1969. Relation of Phosphates to Eutrophication. *J. Am. Water Works Assoc.* 61, 387–391.
- Wersal, R.M., Cheshier, J.C., Madsen, J.D., Gerard, P.D., 2011. Phenology, starch allocation, and environmental effects on *Myriophyllum aquaticum*. *Aquat. Bot.* 95, 194–199. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2011.05.012>

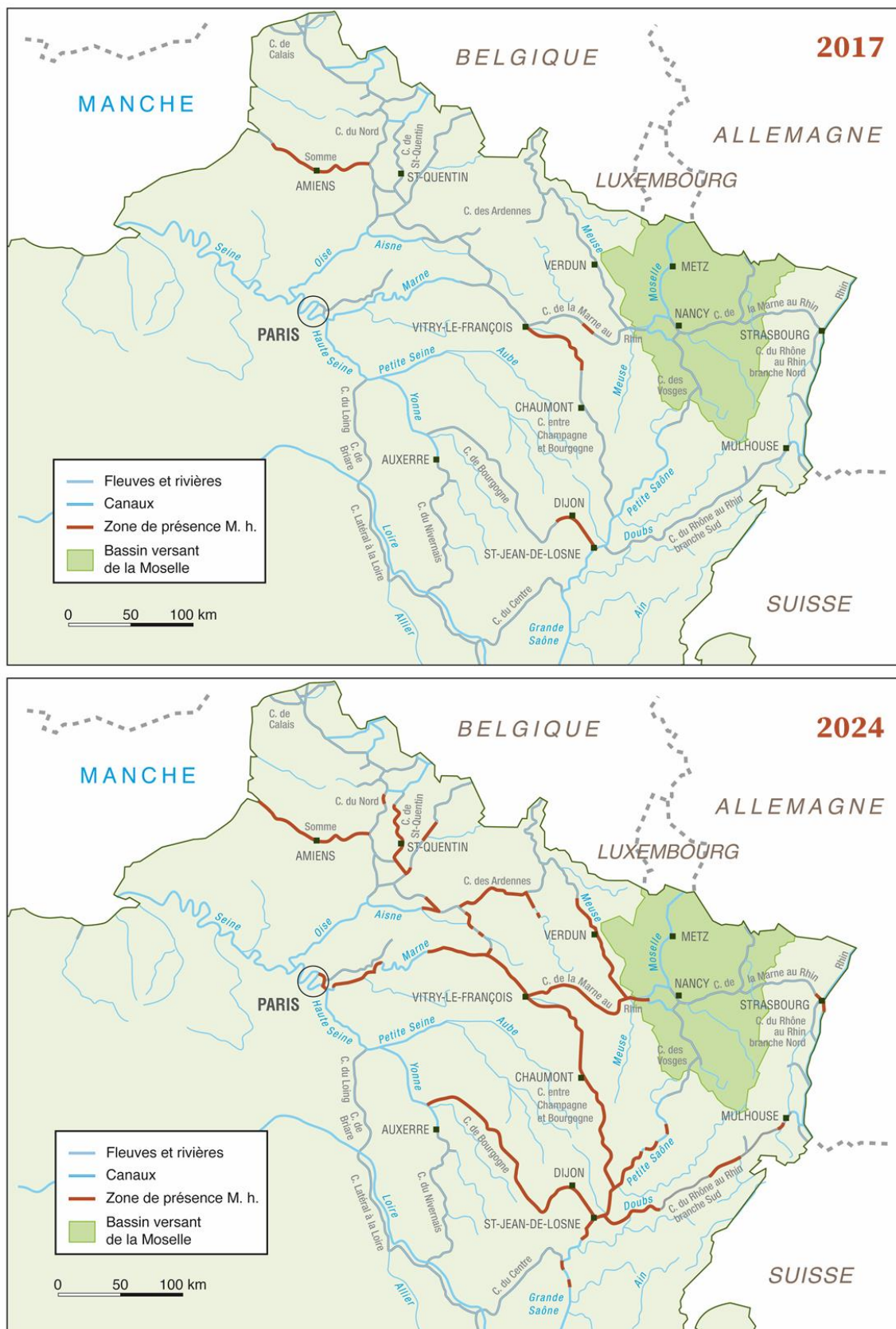
BIBLIOGRAPHIE

- Willby, N.J., Eaton, J.W., 1996. Backwater habitats and their role in nature conservation on navigable waterways. *Hydrobiologia* 340, 333–338. <https://doi.org/10.1007/BF00012777>
- Willby, N.J., Pygott, Eaton, 2001. Inter-relationships between standing crop, biodiversity and trait attributes of hydrophytic vegetation in artificial waterways: Biodiversity-standing crop relationships in aquatic plants. *Freshw. Biol.* 46, 883–902. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00722.x>
- Wimmer, W., 1997. *Myriophyllum heterophyllum* Michaux in Niedersachsen und Bremen sowie seine Bestimmung im vegetativen Zustand. *Boch. Floristische Rundbriefe* 31, 23–31.
- Wimmer, W., Sprick, P., 2000. Funde von Rüsselkäfern (Coleoptera: Curculionidae) an *Myriophyllum*-Arten in Niedersachsen unter besonderer Beachtung von *Myriophyllum heterophyllum* MICHAUX. *Braunschweiger Naturkundliche Schriften* 6, 123–130.
- Wu, S., Li, B.V., Li, S., 2021. Classifying ecosystem disservices and valuating their effects - a case study of Beijing, China. *Ecol. Indic.* 129, 107977. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107977>
- Xiao, C., Wang, X., Xia, J., Liu, G., 2010. The effect of temperature, water level and burial depth on seed germination of *Myriophyllum spicatum* and *Potamogeton malaianus*. *Aquat. Bot.* 92, 28–32. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.09.004>
- Xie, J., Gao, Y., Xu, X., Chen, T., Tian, L., Zhang, C., Chao, J., Han, T., 2023. Effects of Decomposition of Submerged Aquatic Plants on CO₂ and CH₄ Release in River Sediment–Water Environment. *Water* 15, 2863. <https://doi.org/10.3390/w15162863>
- Xu, Z., Mahmood, K., Rothstein, S.J., 2017. ROS Induces Anthocyanin Production Via Late Biosynthetic Genes and Anthocyanin Deficiency Confers the Hypersensitivity to ROS-Generating Stresses in Arabidopsis. *Plant Cell Physiol.* 58, 1364–1377. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx073>
- Yu, D., Wang, D., Li, Z., Funston, A.M., 2002. Taxonomic revision of the genus *Myriophyllum* L. (Haloragaceae) in China. *Rhodora, New England Botanical Club* 104, 396–421.
- Zefferman, E.P., 2015. Experimental Tests of Priority Effects and Light Availability on Relative Performance of *Myriophyllum spicatum* and *Elodea nuttallii* Propagules in Artificial Stream Channels. *PLOS ONE* 10, e0120248. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120248>
- Zehnsdorf, A., Hussner, A., Eismann, F., Röncke, H., Melzer, A., 2015. Management options of invasive *Elodea nuttallii* and *Elodea canadensis*. *Limnologica* 51, 110–117. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2014.12.010>
- Zheng, Z., Nie, Z., Zheng, Y., Tang, X., Sun, Y., Zhu, H., Gao, J., Xu, P., Xu, G., 2022. Effects of Submerged Macrophytes on the Growth, Morphology, Nutritional Value, and Flavor of Cultured Largemouth Bass (*Micropterus salmoides*). *Molecules* 27, 4927. <https://doi.org/10.3390/molecules27154927>
- Zhu, X., Dao, G., Tao, Y., Zhan, X., Hu, H., 2021. A review on control of harmful algal blooms by plant-derived allelochemicals. *J. Hazard. Mater.* 401, 123403. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.123403>



Annexes

Annexe A – Evolution de la présence de *M. heterophyllum* (2017-2024)



Source données : <https://www.vnf.fr/sigfed/wms?>, base de données EEE VNF et observations terrain

Annexe B – Sites d'échantillonnage pour le suivi scientifique de *Myriophyllum heterophyllum*

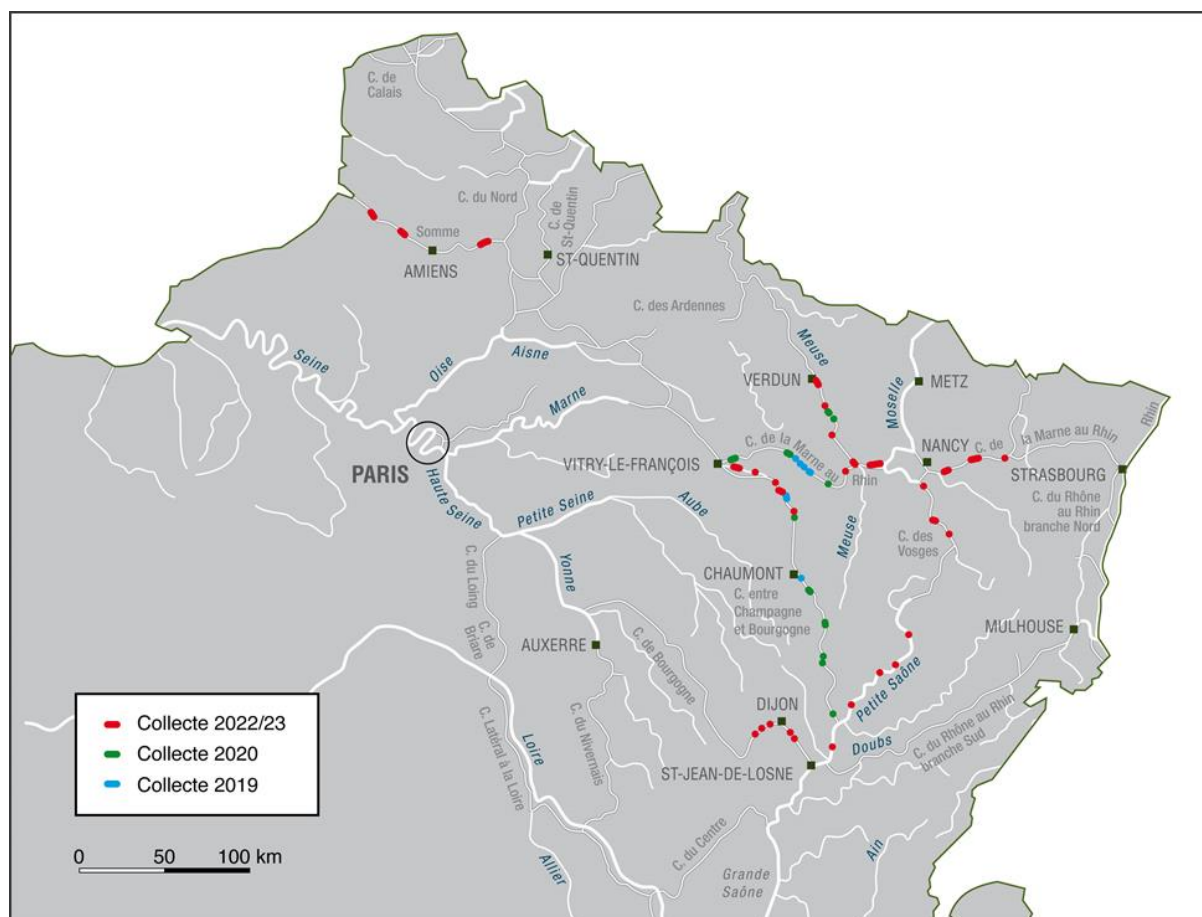


Figure B1. Situation des lieux d'échantillonnage selon les années. Le Canal de la Marne au Rhin à l'Est de Nancy et le Canal des Vosges sont les canaux « témoins ».

ANNEXES

Tableau B1. Dates et coordonnées des sites échantillonnés en 2022 et 2023.

Région	Canal	Abrégé canal	Versant	Bief	Code	Coordonnées		Date d'échantillonnage	
						x	y	2022	2023
Grand-Est	Canal entre Champagne et Bourgogne	CCB	Marne	44	CCB44M	48°43'	5°15'	23-juin	6-juin
				51	CCB51M	48°54'	5°09'		
				52	CCB52M	48°54'	5°08'		
				54	CCB54M	48°58'	5°04'		
				60	CCB60M	48°63'	4°92'		
				68	CCB68M	48°68'	4°68'		
	Canal de la Marne au Rhin - Ouest	CMRO	Moselle	12	CMRO12MO	48°68'	5°62'	11-juil.	21-juin
				15	CMRO15MO	48°67'	5°78'		
				17	CMRO17MO	48°67'	5°80'	19-juil.	
				22	CMRO22MO	48°67'	5°85'		
	Canal de la Meuse	CM	-	5	CM5	48°74'	5°63'	19-juil.	12-juin
				9	CM9	48°85'	5°51'		
				13	CM13	48°96'	5°11'		
				18	CM18	49°12'	5°41'		
	Canal de la Marne au Rhin - Est	CMRE	-	7	CMRE7	48°67'	6°82'	20-juin	20-juin
				16	CMRE16	48°67'	6°59'		
				22	CMRE22	48°63'	6°37'		
	Canal des Vosges	CDV	Moselle	20	CDV20MO	48°26'	6°41'	20-juin	20-juin
				33	CDV33MO	48°39'	6°26'		
				45	CDV45MO	48°57'	6°18'		
Burgogne-Franche-Comté	Canal de Bourgogne	CB	Saone	39	CB39S	47°30'	4°82'	30-juin	27-juin
				44	CB44S	47°31'	4°89'		
				53	CB53S	47°32'	5°00'		26-juin
				61	CB61S	47°26'	5°07'		
				65	CB65S	47°23'	5°11'		
	Petite Saône	PS	-	5	PS5	47°68'	6°04'	29-juin	26-juin
				13	PS13	47°56'	5°73'		
				18	PS18	47°32'	5°45'		
				19	PS19	47°30'	5°41'		
				20	PS20	47°19'	5°38'		
Hauts-de-France	Canal de la Somme	SOM	-	8	SOM8	49°94'	2°81'	28-fév 24-août 07-déc	20-mars 28-août 27-nov
				9	SOM9	49°93'	2°81'		
				10	SOM10	49°92'	2°75'		
				11	SOM11	49°92'	2°72'		
				21	SOM21	49°99'	2°05'	24-août	28-août
				24	SOM24	50°10'	1°82'		
				canal maritime	SOMMAR	50°17'	1°66'		

ANNEXES

Tableau B2. Dates et coordonnées des sites échantillonnés en 2019 et 2020.

Région	Canal	Abrégé canal	Versant	Bief	Code	Coordonnées		Date d'échantillonnage	
						x	y	2019	2020
Grand-Est	Canal entre Champagne et Bourgogne	CCB	Marne	17	CCB17M	48°04'	5°21'	-	30-juin
				44	CCB44M	48°43'	5°15'	23-mars	30-juin
				49	CCB49M	48°50'	5°12'	24-mars	-
				50	CCB50M	48°52'	5°11'	25-mars	-
				51	CCB51M	48°54'	5°08'	26-mars	-
				52	CCB52M	48°58'	5°04'	27-mars	-
			Saône	60	CCB60M	48°63'	4°92'	-	2-juil.
				1	CCB1S	47°76'	5°36'	-	30-juin
				9	CCB9S	47°73'	5°32'	-	30-juin
				41	CCB41S	47°36'	5°41'	-	30-juin
	Canal de la Marne au Rhin - Ouest	CMRO	Marne	5	CMRO5M	48°58'	5°43'	-	2-juil.
				18	CMRO18M	48°65'	5°34'	12-avr.	-
				22	CMRO22M	48°68'	5°32'	13-avr.	-
				23	CMRO23M	48°68'	5°31'	14-avr.	-
				25	CMRO25M	48°70'	5°30'	15-avr.	-
				29	CMRO29M	48°72'	5°26'	16-avr.	-
				34	CMRO34M	48°73'	5°20'	-	2-juil.
				46	CMRO46M	48°80'	5°07'	-	13-mars
				52	CMRO52M	48°81'	4°99'	-	13-mars
				54	CMRO54M	48°81'	4°77'	-	13-mars
			Moselle	69	CMRO69M	48°73'	4°66'	-	2-juil.
				12	CMRO12MO	48°68'	5°62'	-	2-juil.
	Canal de la Meuse	CM	-	5	CM5	48°74'	5°63'	-	21-juil.
				9	CM9	48°85'	5°51'	-	21-juil.
				11	CM11	48°94'	5°51'	-	21-juil.
				13	CM13	48°96'	5°11'	-	8-juil.
	Canal des Ardennes	CA	Aisne	18	CA18A	49°49'	4°70'	-	8-juil.
				19	CA19A	49°49'	4°69'	-	8-juil.

Tableau B3. Dates d'échantillonnage du port de Saint-Jean-de-Losne.

Région	Canal	Abrégé canal	Site	Code	Coordonnées		Date d'échantillonnage		
					x	y	2021	2022	2023
Bourgogne-Franche-Comté	Petite Saône	PS	Port de Saint-Jean-de-Losne	SJLA	47.103°	5.260°		28-janv.	
				SJLB	47.106°	5.259°	13-avr.	31-mars	28-fev.
							6-juil.	11-mai	27-avr.
								16-juin	5-juil.
								20-juil.	7-sept.
				SJLC	47.105°	5.262°		14-sept.	21-nov.
								29-nov.	

Annexe C – Chimie des eaux et sédiments des différents canaux

Tableau C.1 Physico-chimie des sédiments pour chaque canal échantillonné : nombre d'échantillons (n), valeurs moyennes, écart-type, minima et maxima pour les sites dans lesquels M. heterophyllum s'est installé (sites MH) et pour les sites considérés comme témoins.

paramètre	unité	CCB					CM					CMRO					CB				PS					SOM					
		n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max	n	noyenn	sd	min	max	n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max
DMC	densité	17	0,55	0,11	0,31	0,78	7	0,72	0,09	0,6	0,8	10	0,5	0,21	0,2	0,77	10	0,61	0,1	0,48	0,78	47	0,46	0,1	0,33	0,81	28	0,54	0,08	0,43	0,71
		g/l	12	1,42	0,15	1,2	1,67	7	1,67	0,23	1,35	1,91	6	1,39	0,19	1,2	1,72	10	1,45	0,2	1,18	1,86	53	1,22	0,26	0,63	1,75	28	1,36	0,17	1,15
mo	mg/g	17	0,07	0,03	0,01	0,14	8	0,1	0,04	0,03	0,17	10	0,08	0,04	0,04	0,17	9	0,07	0,02	0,04	0,12	62	0,12	0,04	0,04	0,25	28	0,08	0,03	0,02	0,16
CEC	meq/100g	12	12,21	2,54	7,9	15,2	8	9,41	9,35	1,9	28,6	6	8,27	3,48	3,3	12,5	10	13,5	4,63	3,6	18,6	61	21,08	6,56	4,2	38,7	25	12,49	3,59	6,8	18,6
C	%	12	9,51	1,38	6,9	11,4	8	8,31	1,86	5,67	10,34	6	9,42	2,44	6,32	12,42	10	9,51	0,99	8,13	11,31	62	8,62	3,3	1,13	16,41	28	8,8	3,13	2,69	12,64
N	%	12	0,27	0,08	0,14	0,38	8	0,18	0,09	0,08	0,31	6	0,36	0,19	0,14	0,63	10	0,27	0,1	0,1	0,48	62	0,42	0,16	0,11	1,12	28	0,3	0,11	0,12	0,47
P	%	17	0,07	0,05	0,03	0,2	8	0,03	0,01	0,01	0,06	10	0,1	0,09	0,01	0,25	10	0,05	0,01	0,02	0,06	62	0,1	0,05	0,02	0,21	28	0,06	0,04	0,01	0,17
C:N		12	44,8	15,18	31,1	84,4	8	67,38	41,99	30,5	150,8	6	36,1	12,14	22,7	52,7	10	47,94	25,91	27,5	118,9	62	24,09	7,42	12	41,2	28	35,71	9,1	23,7	65,8
N:P		12	14,27	6,19	6,09	26,75	8	13,85	6,44	8,42	26,55	6	29,92	19,21	13,05	56,78	10	15,63	11,77	4,09	44,62	62	11,06	9,81	2,17	78,13	28	15,06	11,15	1,77	52,34
C:P		12	607,1	248,4	243,32	971,67	8	953,04	795,7	277,16	2599,3	6	1004,2	684,37	519,86	2280,1	10	611,11	292,7	381,16	1226,6	62	253,24	190,91	46,07	1335,6	28	543,03	415,3	69,9	1681,5

paramètre	unité	CMRE					CDV				
		n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max
DMC		6	0,68	0,1	0,52	0,78	6	0,75	0,11	0,55	0,83
densité	g/l	6	1,58	0,17	1,44	1,91	6	1,75	0,16	1,61	2,01
mo	mg/g	6	0,07	0,04	0,02	0,12	6	0,06	0,03	0,02	0,09
CEC	meq/100g	6	16,15	7,12	8,1	26,8	6	8,4	7,61	1,1	21,9
C	%	6	3,9	1,86	1,9	6,2	6	1,3	1,29	0,32	3,67
N	%	6	0,24	0,19	0,09	0,59	6	0,16	0,12	0,07	0,4
P	%	6	0,07	0,05	0,03	0,16	6	0,04	0,02	0,02	0,07
C:N		6	24,95	13,74	12,3	44,3	6	8,4	4,35	3,6	15,2
N:P		6	9,78	7,62	1,51	22,72	6	8,23	4,41	2,93	13,23
C:P		6	174,27	82,59	60,51	278,53	6	64,75	41,88	15,62	139,55

Tableau C.2. Physico-chimie des eaux de surface pour chaque canal échantillonné : nombre d'échantillons (n), valeurs moyennes, écart-type, minima et maxima pour les sites dans lesquels *M. heterophyllum* s'est installé (sites MH) et pour les sites considérés comme témoins

paramètre	unité	CCB					CM					CMRO					CB					PS					SOM				
		n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max
pH		23	8,09	0,2	7,73	8,49	11	8,04	0,43	7,51	8,96	18	8,23	0,49	7,16	9,36	10	7,96	0,22	7,65	8,25	62	7,99	0,24	7,48	8,49	31	8,12	0,19	7,64	8,5
Conductivité	μS/cm	23	336,22	62,49	238	470	8	324,25	41,15	280	396	18	372,68	69,19	187,3	451	10	306	34,55	242	358	59	485,46	114,62	261	732	31	584,94	94,12	428	758
Alcalinité	mM	18	2,87	0,27	2,44	3,4	12	2,88	0,56	1,99	1,9	13	2,32	0,8	1,15	3,6	10	2,69	0,36	2,22	3,18	59	3,29	0,76	1,96	5,37	31	4,56	0,89	3,26	6,23
Cl ⁻	mg/l	23	13,23	6,87	5,66	31,25	12	16,39	8,61	6,32	31,3	18	12,31	7,14	4,1	30,4	10	12,39	4,74	0,07	17,15	62	48,9	43,43	6,29	163,66	31	50,36	10,11	28,63	63,54
NO ₃ ⁻	mg/l	23	6,59	3,24	1,3	13,1	12	5,83	3,79	0,63	13,7	18	6,45	6,26	0	14,9	10	1,29	0,93	0,05	2,79	62	5,79	5,1	0	18,52	31	10,88	8,28	0	26,29
PO ₄ ³⁻	mg/l	17	0	0,01	0	0,03	8	0,01	0,01	0	0,02	14	0	0	0	0,01	5	0,01	0,03	0	0,06	61	0,04	0,06	0	0,23	31	0,02	0,04	0	0,18
SO ₄ ²⁻	mg/l	23	14,13	3,42	10,02	22,42	12	41,69	13,9	16,19	59	18	36,6	31,18	8	98,24	10	15,36	1,55	12,13	17,34	62	31,06	11,53	16,14	69,76	31	48,52	20,88	13,29	94,12
Ca ²⁺	mg/l	23	54,39	8,69	41,3	74,5	12	63,66	19,53	32,4	111,54	18	66,46	32,91	27,6	147,6	10	52,41	10,97	39,9	74,2	59	76,33	16,77	40,4	107,4	31	84,16	19,97	49,7	123,1
Mg ²⁺	mg/l	23	5,34	2,11	3,08	12,61	12	7,66	2,17	4,05	10,95	18	8,08	4,2	3,77	17,74	10	4,03	0,34	3,7	4,62	59	6,46	2,4	4,04	14,15	31	17,41	6,5	5	23,2
Na ⁺	mg/l	23	5,29	2,02	3,15	11,58	12	8,68	3,56	2,73	13,85	18	7,71	6	2,15	18,91	10	7,67	1,16	6,18	9,06	59	20,73	16,1	2,96	59,8	31	23,28	13,23	1,75	39,7
K ⁺	mg/l	23	5,84	6,21	0,81	19,99	12	3,66	2,58	1,38	7,31	18	3,28	2,91	0,73	11,51	10	2,72	1,16	1,18	4,47	59	4,79	2,01	1,14	10,31	31	6,45	1,72	3,09	9,15
NH ₄ ⁺	mg/l	23	0,12	0,16	0	0,42	12	0,01	0,02	0	0,05	16	0,15	0,19	0,01	0,56	10	0,06	0,02	0,02	0,09	62	0,05	0,05	0	0,18	31	0,02	0,03	0	0,11
NO ₂ ⁻	mg/l	10	0,03	0,02	0,01	0,06	4	0	0	0	0,01	10	0,02	0,02	0	0,05	5	0,01	0,02	0	0,04	35	0,03	0,04	0	0,25	15	0,01	0,02	0	0,09
DIC	mg/l	18	24,76	5,74	15,27	33,52	12	27,02	10,22	13,68	44,33	12	23,72	9,6	16,36	42,71	10	21,14	5,31	13,17	30,08	50	34,31	15,33	12,61	71	31	47,21	20,49	22,11	101
DOC	mg/l	12	2,61	0,44	1,87	3,23	8	3,15	1,06	2,05	5,15	8	3,84	2,15	1,63	8,57	10	3,62	1,13	2,24	5,73	50	3,04	0,88	1,37	5,57	31	3,38	1,54	1,8	7,55
TDP	μg/l	17	8,37	6,39	0,9	20,78	12	17,75	37,2	0,15	134,2	13	6,44	5,89	0,71	18,84	10	8,8	5,3	2,27	16,17	52	21,94	21,44	1,51	126,01	30	13,13	9,05	3,43	33,16
TP	μg/l	18	18,64	42,65	2,39	188,21	12	32,92	80,32	0,17	287,06	13	24,04	60,08	2,56	223,6	10	24,68	41,37	4,48	141,33	53	20,45	17,91	2,67	125,14	31	12,94	9,5	0	39,8
O ₂	mg/l	23	11,55	2,29	7,47	17,04	8	11,38	1,66	8,98	13,76	17	10,89	3,71	0	17,02	10	8,75	1,83	5,77	12,55	59	9	3,19	3,17	16,68	31	11,75	2,71	7,15	18,07
Saturation O ₂	%	23	139,15	25,53	92,8	194,5	8	140,7	23,16	109,4	176,4	17	126,03	31,52	77,2	200	10	108,01	25,38	69,3	158,5	59	87,95	37,23	2,3	169,2	31	113,95	18,01	73,8	151,4

paramètre	unité	CMRE					CDV				
		n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max
pH		6	7,8	0,23	7,39	8	8	7,79	0,25	7,6	8,36
Conductivité	μS/cm	6	388,83	208,2	139	637	8	246,7	88,35	144,2	394
Alcalinité	mM	6	2,21	0,89	0,97	3,18	8	1,18	0,4	0,76	1,96
Cl ⁻	mg/l	6	12,92	4,76	7,11	18,27	8	17,75	3,87	10,5	21,42
NO ₃ ⁻	mg/l	6	0,58	1,2	0	3,02	8	1,79	1,13	0	3,85
PO ₄ ³⁻	mg/l	6	0,02	0,02	0	0,05	6	0,07	0,07	0	0,17
SO ₄ ²⁻	mg/l	6	101,53	86,35	11,56	217,52	8	39,24	29,92	7,3	88,32
Ca ²⁺	mg/l	6	37,12	21,93	7,7	65,9	8	21,33	9,45	11,3	35,7
Mg ²⁺	mg/l	6	29,52	32,23	1,79	90,97	8	5,35	3,3	1,88	10,01
Na ⁺	mg/l	6	6,55	2,55	3,73	10,28	8	14,78	7,76	3,13	23,1
K ⁺	mg/l	6	5,22	2,05	3,9	9,3	8	5,64	1,29	4,29	7,97
NH ₄ ⁺	mg/l	6	0,05	0,04	0	0,11	6	0,07	0,05	0,03	0,15
NO ₂ ⁻	mg/l	3	0	0	0	0,01	3	0,02	0,02	0	0,05
DIC	mg/l	6	18,28	5,58	12,11	25,16	6	9,1	2,99	5,65	14,07
DOC	mg/l	6	7,24	1,83	5,33	9,92	6	4,75	1,78	2,97	7,21
TDP	μg/l	6	16,77	7,09	7	23,45	7	15,73	8,39	5,25	27,09
TP	μg/l	6	36,62	48,42	11,77	135,07	8	22,47	11,65	7,12	43,12
O ₂	mg/l	6	7,31	1,08	5,72	8,83	6	8,22	1,61	6,77	11,36
Saturation O ₂	%	6	53,53	30,83	25,8	88,5	6	68,35	50,54	25,4	145,9

Tableau C.3. Physico-chimie des eaux interstitielles pour chaque canal échantillonné : nombre d'échantillons (n), valeurs moyennes, écart-type, minima et maxima pour les sites dans lesquels *M. heterophyllum* s'est installé (sites MH) et pour les sites considérés comme témoins.

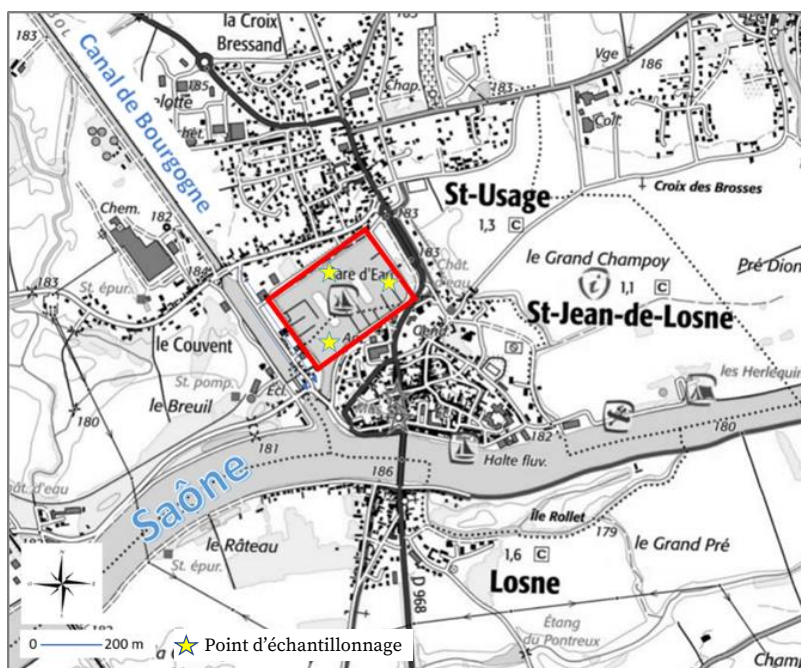
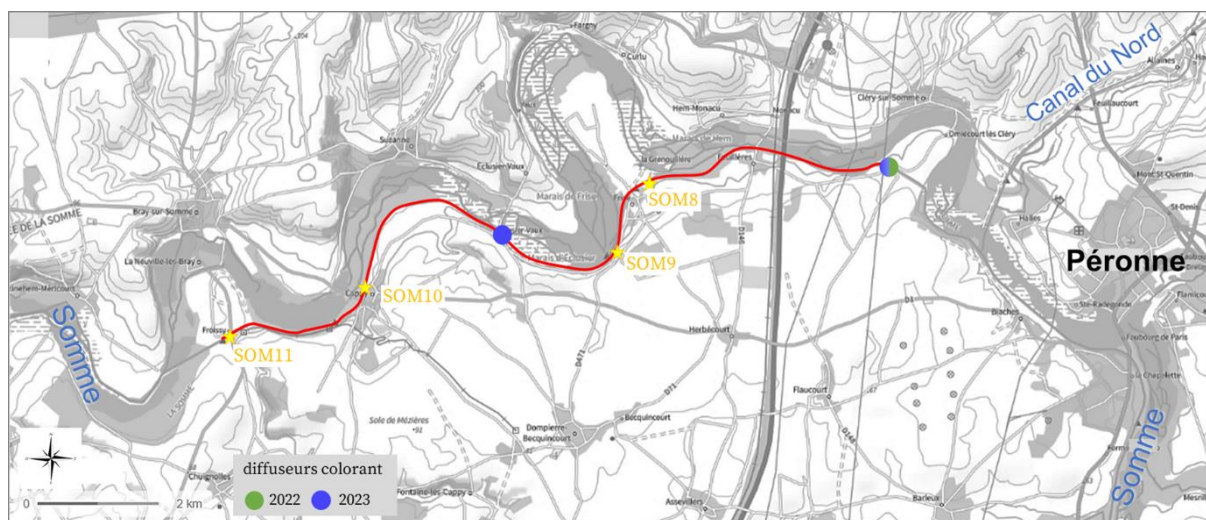
paramètre	unité	CCB					CM					CMRO					CB					PS					SOM				
		n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max
pH		11	7,3	0,26	6,65	7,66	8	7,8	0,36	7,22	8,42	6	7,32	0,46	6,83	8,04	10	7,58	0,15	7,33	7,74	41	7,47	0,4	6,87	8,55	26	7,67	0,34	7	8,33
Conductivité	µS/cm	11	450,73	40,33	364	523	8	467,38	47,93	396	539	6	479,5	186,08	295	794	10	448,2	51,19	356	545	41	626,93	125,15	374	860	27	668,07	93,4	511	881
Cl ⁻	mg/l	22	10,88	3,81	5,91	21,4	10	15,73	5,31	7,71	27,5	13	12,61	7,03	4,5	23,01	10	22,14	18,26	11,37	72,65	47	33,35	20,29	2,91	95,03	27	52,15	10,91	31,61	64,57
NO ₃ ⁻	mg/l	22	0,44	1,32	0	6,3	10	0,32	0,32	0	0,8	13	0,1	0,11	0	0,4	10	0,12	0,19	0	0,53	47	0,15	0,22	0	1,13	27	0,2	0,14	0	0,42
PO ₄ ²⁻	mg/l	17	0,01	0,01	0	0,04	8	0,24	0,41	0	1,12	10	0,07	0,12	0	0,4	10	0	0	0	0	47	0,08	0,17	0	0,8	27	0,43	0,56	0	1,77
SO ₄ ²⁻	mg/l	22	11,34	13,44	1,03	61,5	10	31,11	16,09	5,71	61,3	13	30,08	39,29	2,06	134,15	10	2,83	1,95	0,68	6,58	47	15,34	22,87	0,47	149,07	27	35,7	32,2	1,27	104,25
Ca ²⁺	mg/l	17	71,8	10,65	58,4	94	10	74,92	16,64	39,5	97,26	9	74,13	37,26	26	127,9	10	76,92	14,77	47,2	104,4	44	98,97	32,91	40,2	173,9	27	95,3	14,78	72,1	134,4
Mg ²⁺	mg/l	17	6,12	1,88	3,36	9,65	10	8,62	3,73	4,62	17,02	8	15,63	15,01	3,7	51,2	10	5,95	1,71	4,07	9,31	44	7,2	3,02	3,33	14,2	27	18,66	6,15	6,7	27,5
Na ⁺	mg/l	17	6,43	2	3,78	12,15	10	9,12	2,94	3,8	13,14	9	11,09	5,75	2,91	19,21	10	10,12	1,95	7,88	13,53	44	15,15	7,85	4,3	38,7	27	23,16	14,01	1,95	41,7
K ⁺	mg/l	17	2,47	0,59	1,46	3,84	10	2,98	1,03	1,46	4,47	9	4,3	2,23	2,31	8,85	10	3,1	0,99	1,86	4,59	44	5,41	2,02	2,11	10,11	27	8,03	2,38	3,12	12,04
NH ₄ ⁺	mg/l	22	1,21	1,61	0,03	6,32	10	0,79	0,69	0	2,24	13	2,9	4,95	0,12	18,53	10	1,61	0,74	0,48	2,74	47	2,91	1,54	0,28	7,32	27	2,49	1,83	0	7,92
NO ₂ ⁻	mg/l	11	0,02	0,02	0	0,06	4	0	0	0	0,01	7	0,05	0,09	0	0,26	5	0	0	0	0	26	0,02	0,04	0	0,17	16	0	0,01	0	0,04
TDP	µg/l	16	37,8	42,45	2,43	154	10	57,2	77,1	5,48	267,67	10	45,99	54,59	0	164,78	10	58,89	48,19	21,04	160,29	44	84,83	130,52	8,04	612,43	28	207,25	224,94	9,29	1161,3

paramètre	unité	CMRE					CDV				
		n	mean	sd	min	max	n	mean	sd	min	max
pH		5	7,61	0,41	7,23	8,22	4	7,78	0,15	7,67	8
Conductivité	µS/cm	5	671,6	140,7	552	895	4	498	146,3	289	627
Cl ⁻	mg/l	5	17,34	6,55	8,43	24,62	4	21,74	2,88	17,51	23,66
NO ₃ ⁻	mg/l	5	0,04	0,04	0	0,1	4	0,21	0,21	0	0,44
PO ₄ ²⁻	mg/l	5	0,12	0,1	0	0,25	4	0,26	0,21	0,08	0,54
SO ₄ ²⁻	mg/l	5	109,1	107,7	3,2	233,35	4	35,84	30,3	8,89	76,5
Ca ²⁺	mg/l	5	58,52	16,66	36,1	78,8	4	46,45	19,01	22,4	66,7
Mg ²⁺	mg/l	5	18,08	12,35	3,93	36,7	4	13,01	6,06	5,87	20,4
Na ⁺	mg/l	5	7,48	1,82	4,59	9,27	4	17,86	4,67	11,13	21,84
K ⁺	mg/l	5	3,78	0,81	2,6	4,51	4	4,8	0,55	4,22	5,54
NH ₄ ⁺	mg/l	5	1,15	0,63	0,38	1,94	4	1,31	0,71	0,61	2,27
NO ₂ ⁻	mg/l	2	0,01	0,02	0	0,02	2	0	0	0	0
TDP	µg/l	6	65,44	36,19	8,72	100,78	5	47,01	31,71	19,22	99,49



Annexe D

Configuration des sites concernés par la gestion par épandage de colorant en 2022 et 2023



Sites d'expérimentation de gestion
par coloration de l'eau en 2022 et
2023 (en rouge).

Ci-dessus : biefs 8 à 11 du Canal
de la Somme.

Ci-contre, port de Saint-Jean-de-
Losne sur la Saône.

Fond de carte : Geoportail.

Annexe E – Synthèse des données écotoxicologiques relatives aux colorants alimentaires employés dans les expérimentations de gestion

Trois éléments sont répertoriés ci-dessous : l'expérimentation dans la Somme est concernée par le bleu Brillant et le sulfate de sodium, celle du port de Saint-Jean-de-Losne utilise en mélange le bleu Brillant et le rouge Allura. Les données sont tirées des conclusions des études de risques de l'Agence Européenne des Produits Chimiques (ECHA) et des avis de l'Autorité Européenne de Sécurité des Aliments (EFSA).

Bleu Brillant

L'ECHA conclut qu'« il est très probable que la substance d'essai ne présente pas de nocivité aiguë pour les organismes aquatiques ». Lors d'essais aigus, les CL50/CE50 sur des poissons, des daphnies et des *Lemna gibba* ont été évaluées comme étant supérieures à 100 mg/L. En cas d'exposition chronique, les CSEO et CE10 pour la daphnie et *Lemna gibba* ont été déterminées comme étant > 10 mg/L.

Pour la santé humaine, l'EFSA a conclu en 2015 que les données disponibles sur l'absorption, la distribution, le métabolisme, l'excrétion, la génotoxicité, la toxicité subchronique, reproductive, développementale et à long terme, ainsi que la cancérogénicité, justifiaient d'abaisser la Dose Journalière Admissible à 6 mg/kg poids/jour, valeur qui n'est actuellement en moyenne pas dépassée dans l'alimentation.

Rouge Allura

D'après les données de l'ECHA, le Rouge Allura (E129) est considéré comme ayant un faible potentiel de bioaccumulation (sur la base d'un logKow ≤ 3) et il n'existe donc aucune étude concernant les sédiments. L'évaluation de la toxicité à court terme pour les poissons, les invertébrés aquatiques, les algues et les cyanobactéries montre une CL / EC/ ErC > 100mg/l. Il est donc considéré comme non toxique. Il est également non toxique pour les micro-organismes (EC50 = 1375 mg/l - 10000 mg/l).

Parmi les effets signalés sur la santé humaine, Tsuda et al. (2001) font état d'effets sur la migration de l'ADN nucléaire dans le test Comet in vivo chez la souris. En outre, une étude de McCann et al. (2007) conclut que l'exposition à un mélange comprenant du Rouge Allura entraîne une augmentation de l'hyperactivité chez les enfants de 8 à 9 ans. Malgré cela, l'EFSA n'a pas relevé la DJA de 7 mg/kg de poids corporel par jour car elle considère qu'aucune des estimations d'exposition ne dépasse cette valeur dans aucune population.

Sulfate de sodium

La fiche REACH de l'ECHA mentionne un effet sur l'exposition à long terme des invertébrés aquatiques du sulfate de sodium au travers notamment d'une étude sur la baisse de fécondité de *Ceriodaphnia dubia* cultivée à 1 000 mg/l : le sulfate a affecté la reproduction de *C. dubia* différemment selon les générations.

La mousse aquatique *Fontinalis antipyretica* a été exposée à des concentrations élevées de sulfate pendant 21 jours et une baisse significative de la concentration en chlorophylle a été détectée pour la première fois à 400 mg/l, la première différence significative de poids sec a été détectée à 600 mg/l et une croissance moindre dans les eaux de dureté moyenne jusqu'à 600 mg/L de sulfate. La réduction substantielle de la toxicité des sulfates dans les eaux de dureté croissante suggère que la chimie de l'eau joue un rôle important dans la toxicité des sulfates.

Annexe F – Données supplémentaires - Effets de l'herbivorie

Tableau F.1. Inertie des variables de l'ACP réalisée sur les traits morphologiques et physiologiques de *M. heterophyllum*, dans le cadre de l'étude des effets de l'herbivorie, du colorant et de la disponibilité lumineuse.

	Axe1	Axes1:2	Axes1:3	Axes1:4	Axes1:5	Axes1:6	Axes7:19
RGR_L	1,0	60,7	73,6	76,9	78,0	79,9	20,1
LR	31,5	43,5	43,9	65,2	66,4	72,2	27,9
LMF	3,8	9,9	17,1	71,9	80,4	86,7	13,3
LDMC	60,3	61,7	64,5	77,5	79,8	84,0	16,0
RGR_DM	33,9	72,0	79,3	87,0	87,1	87,2	12,8
RMF	5,7	15,4	25,2	69,4	71,5	75,0	25,0
chl(a+b)	79,0	80,1	84,5	84,7	87,7	87,7	12,3
chl(a:b)	0,1	4,3	5,5	19,8	75,2	77,4	22,6
car	62,6	69,0	73,1	73,4	81,6	81,7	18,3
chl:car	66,6	79,2	81,4	81,4	85,3	86,6	13,4
acy	11,1	46,1	65,5	74,0	76,5	78,6	21,4
tpc	0,0	0,7	28,7	33,7	49,3	86,1	13,9
Fv/Fm	1,7	21,5	22,7	26,5	43,7	76,3	23,7
P	0,3	35,2	85,5	85,6	88,4	92,7	7,3
C	34,1	59,9	79,1	79,8	80,4	82,2	17,8
N	87,4	87,4	87,6	87,7	87,8	87,8	12,2
C:P	2,3	57,0	93,3	93,3	94,7	96,5	3,5
C:N	75,7	81,6	86,0	86,0	86,1	86,2	13,8
N:P	36,1	60,9	92,6	92,7	94,4	95,1	4,9

Annexe G – Biodiversité sur les sites échantillonnés

Tableau E1. Recensement des macrophytes dans les sites étudiés où *M. heterophyllum* était présent ("sites MH") et n'a pas été observé ("sites témoins") au cours des campagnes de terrain 2022 et 2023.

Région	Canal	Code site	2022	2023
<u>Sites MH</u>				
Grand-Est	Canal Champagne Bourgogne	CCB54M	<i>M. spicatum</i> , <i>P. amphibium</i>	<i>Potamots</i> sp., <i>V. spiralis</i> , <i>Ranunculus</i> sp., <i>M. spicatum</i>
		CCB60M	<i>N. lutea</i>	<i>N. lutea</i>
	Canal de la Meuse	CM5	<i>M. spicatum</i>	<i>M. spicatum</i> , <i>P. lucens</i> , <i>Ranunculus</i> sp.
		CM9		<i>M. spicatum</i> , <i>Potamogeton</i> sp.
		CM13	<i>M. spicatum</i> , <i>potamogeton</i> sp., <i>Ranunculus</i> sp., <i>V. spiralis</i>	<i>P. perfoliatus</i>
		CM18	<i>M. spicatum</i>	<i>C. demersum</i> , <i>M. spicatum</i>
	Canal de la Marne au Rhin Ouest	CMRO15MO		<i>M. spicatum</i>
		CMRO17MO	<i>M. spicatum</i>	<i>M. spicatum</i> , <i>S. pectinata</i>
		CMRO22MO	<i>M. spicatum</i>	<i>C. demersum</i> , <i>M. spicatum</i> , <i>N. marina</i> , <i>Potamogeton</i> sp.
Hauts-de-France	Canal de la Somme	SOM8		<i>N. lutea</i>
		SOM9	<i>M. spicatum</i> , <i>N. lutea</i>	<i>C. demersum</i> , <i>M. spicatum</i>
		SOM10		<i>M. spicatum</i>
		SOM11		<i>M. spicatum</i>
		SOM21		<i>M. spicatum</i>
		SOM24		<i>C. demersum</i>
		SOMMAR	<i>V. spiralis</i> , <i>C. demersum</i> , <i>E. nuttallii</i> , <i>nénuphars</i>	<i>C. demersum</i> , <i>E. nuttallii</i> , <i>N. lutea</i> , <i>V. spiralis</i>
Bourgogne Franche-Comté	Canal de Bourgogne	CB39S	<i>C. demersum</i> , <i>M. spicatum</i> , <i>Potamogeton</i> sp.	<i>C. demersum</i> , <i>M. spicatum</i> , <i>N. lutea</i> , <i>V. spiralis</i>
		CB44S	<i>M. spicatum</i> , <i>Potamogeton</i> sp.	<i>M. spicatum</i>
		CB53S	<i>M. spicatum</i> , <i>N. lutea</i> , <i>Ranunculus</i> sp.	<i>M. spicatum</i>
		CB61S	<i>M. spicatum</i>	
		CB65S		<i>M. spicatum</i> , <i>N. marina</i>
	Petite Saône	PS5	<i>M. spicatum</i>	
		PS13	<i>Lemna</i> sp.	
		PS18	<i>M. spicatum</i>	
		PS19	<i>C. demersum</i> , <i>M. spicatum</i> , <i>N. lutea</i>	<i>C. demersum</i> , <i>M. spicatum</i> , <i>N. lutea</i> , <i>Lemna</i> sp.
PS20		<i>C. demersum</i> , <i>M. spicatum</i> , <i>N. lutea</i> , <i>N. marina</i> , <i>Potamogeton</i> sp.	<i>M. spicatum</i> , <i>N. lutea</i> , <i>N. marina</i> , <i>P. perfoliatus</i> , <i>Ranunculus</i> sp., <i>V. spiralis</i>	
<u>Sites témoins</u>				
Grand-Est	Canal de la Marne au Rhin Est	CMRE7	<i>C. demersum</i> , <i>M. spicatum</i>	<i>E. nuttallii</i> , <i>S. pectinata</i>
		CMRE16	<i>E. nuttallii</i> , <i>M. spicatum</i> , <i>P. crispus</i>	<i>C. demersum</i> , <i>E. nuttallii</i> , <i>M. spicatum</i> , <i>N. marina</i> , <i>P. crispus</i>
		CMRE22	<i>C. demersum</i> , <i>M. spicatum</i>	<i>M. spicatum</i>
	Canal des Vosges	CDV33MO		<i>E. nuttallii</i> , <i>M. spicatum</i> , <i>N. marina</i>
		CDV45MO		<i>C. demersum</i> , <i>E. nuttallii</i>

Annexe H – Flyer réalisé à destination des plaisanciers en septembre 2023 (4 pages)

Quelques autres espèces de plantes aquatiques rencontrées dans les canaux

Locale et potentiellement envahissante

Cornifle

Ceratophyllum demersum L.



Observée p. ex. dans le CMRO, le canal Champagne-Bourgogne, la Saône, le CMRE

Potamogeton perfolié

Potamogeton perfoliatus L.



Observée p. ex. dans le canal de la Marne au Rhin ouest et dans la Petite Saône

Exotique et envahissante

Élodée de Nuttall

Elodea nuttallii (Planch.) H.St.John



Observée p. ex. dans le Canal des Ardennes, des Vosges et le Canal Marne au Rhin Ouest

Eventail de Caroline

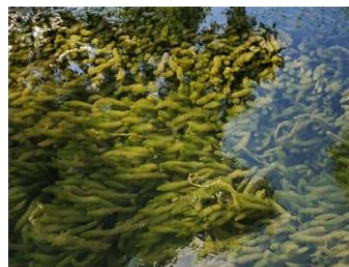
Cabomba caroliniana A.Gray



Observée p. ex. dans le canal de Bourgogne et dans certains ports de la Petite Saône

Myriophylle hétérophylle (*Myriophyllum heterophyllum* MICHX., 1803)

Originnaire du sud-est des États-Unis, le Myriophylle hétérophylle a envahi les canaux français de petit gabarit depuis une dizaine d'années



Tapis immergé de M. hétérophylle



Tapis émergé de M. hétérophylle

Forme immergée



Les feuilles sont verticillées plutôt par 4 ou 5. Elles sont beaucoup plus longues que les entrenœuds. Elles sont souples et très fines.



Un élément de reconnaissance est l'existence d'un léger décalage dans les verticilles, en particulier pour les feuilles à la base de la tige.

Plante pérenne, dont la forme immergée est dite en « queue de renard », avec des tiges vigoureuses ; les entrenœuds sont verts à rouges.

Forme émergée



Présence
• de 4 stigmates majoritairement rouges
• de bractées majoritairement laminées, non découpées et légèrement dentelées.
Elle peut atteindre 35 cm au-dessus de la surface.

Forme semi-terrestre



Dans les déchets d'arrachage laissés sur les berges ou dans les biefs vidés, la plante peut développer une forme semi-terrestre et survivre ainsi plusieurs semaines à plusieurs mois.

H. Groffier - septembre 2023

H. Groffier - septembre 2023

Myriophylle à épis (*Myriophyllum spicatum* L.)



Tapis immergé de M. à épis



M. à épis émergeant

Forme immergée



E.M. Gross



Les feuilles sont légèrement rigides et plutôt verticillées par 4.



Au moins pour leur partie inférieure, les feuilles sont plus courtes que les entrenœuds.

Forme émergée



H. Tinguy CC BY-SA 4.0

Présence de bourgeons rouges aux extrémités de la plante.
Verticilles à 4 fleurs le long de la pointe.

H. Groffier - septembre 2023

Trois espèces de Myriophylle présentes dans les canaux

L'espèce hétérophylle est exotique, les deux autres sont locales.

Le Myriophylle verticillé se rencontre plus rarement que les 2 autres espèces. Il se distingue par le fait que ses verticilles sont bien alignés, contrairement aux « pseudo-verticilles » de l'hétérophylle.

Myriophylle hétérophylle

Myriophylle à épis

Myriophylle verticillé

Forme immergée



G. Engel CC BY-SA 4.0



Verticille détail



Forme émergée



A. Hussner



M. Jones CC BY-NC



G. Kamphuis CC BY-SA 4.0

H. Groffier - septembre 2023

RÉSUMÉ

Les plantes aquatiques exotiques envahissantes ont un impact sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes mais également sur les multiples usages des milieux aquatiques. Parmi elles, *M. heterophyllum*, originaire du sud-est des Etats-Unis, s'est installée dans les voies navigables de la moitié nord de la France. L'objectif de ce travail de recherche était de mieux comprendre les facteurs écologiques et physiologiques qui expliquent la propagation accélérée de *M. heterophyllum* et son impact sur ces milieux artificiels, afin de parvenir à en améliorer la gestion. L'analyse des données environnementales et des traits de la plante a permis de montrer que *M. heterophyllum* s'acclimate à une vaste gamme de conditions, dans des milieux plutôt alcalins. Sa large niche écologique, sa plasticité et le fait qu'elle bénéficie de nutriments en excès dans les milieux en font une compétitrice importante. Que ce soit au travers d'expérimentations au laboratoire ou du suivi d'expériences de gestion sur le terrain, il n'a pas été possible de mettre en évidence de solution efficace pour contrôler / réguler la prolifération de l'espèce. Malgré tout, sa présence, qui influence nombre de services écosystémiques, a confirmé le besoin de développer de nouvelles démarches et de reconsidérer les méthodes actuelles de contrôle de sa biomasse. Le rôle de l'eutrophisation ouvre notamment de nouvelles perspectives de gestion qui nécessiteraient d'intégrer les différents acteurs du bassin versant dans la réflexion.

ABSTRACT

Invasive alien aquatic plants have an impact on biodiversity and ecosystems functioning and may disrupt human activities. These include *M. heterophyllum*, originated to the south-eastern part of the United States, that has established in the artificial waterways of the northern half of France. The aim of this research was to get a better understanding of the ecological and physiological factors that explain the fast spread of *M. heterophyllum* and of its impact on these artificial environments, to improve their management. Analyses of environmental data and plant traits studies showed that the plant acclimates to a wide range of conditions in rather alkaline environments. *M. heterophyllum* appeared to be an important competitor notably through plasticity and a wide ecological niche, combined with access to nutrient in excess in the environment. Whether through laboratory experiments or assessment of management experiments in the field, identifying an effective solution for controlling/regulating the proliferation of the species has not been possible. Despite that, its presence, which influences numerous ecosystem services, confirmed the need to develop new approaches and reconsider current methods of control. In particular, the role of eutrophication offers new prospects for management, which would require to involve catchment-scale stakeholders.