

Les divers modes de ramification de *Potamogeton pectinatus* L. (Potamogetonaceae) dans le Léman

Roland KELLER

Institut de Botanique Systématique et de Géobotanique,
Bâtiment de Biologie, Université de Lausanne, 1015 Lausanne, Suisse.
roland.keller@ibsg.unil.ch

RÉSUMÉ

Après quelques rappels sur les études consacrées à la biologie et à la morphologie de *Potamogeton pectinatus* L., l'aspect dynamique du développement de cette espèce est expliqué et illustré. L'accent est mis sur la description de l'organisation végétative, le point le plus remarquable étant la diversité des modes de ramification. Une comparaison avec d'autres plantes Monocotylédones ou aquatiques est donnée afin de proposer un modèle architectural. Quelques particularités de l'espèce sont discutées, elles concernent le comportement stéréotypé de l'organisme vivant en eau calme. Mais ce comportement diffère de celui d'une forme vivant en eau courante.

MOTS CLÉS

Potamogeton,
ramification,
architecture,
Léman.

ABSTRACT

After a brief review on the morphological and biological studies of the pondweed *Potamogeton pectinatus* L., the dynamic aspect of the development of this species is explained and illustrated. The description of the vegetative organization of *Potamogeton pectinatus* L. is emphasized, the most impressive point being the diversity in the modes of ramification. A comparison with other monocotyledonous or aquatic plants is given in order to propose an architectural model. Some peculiarities of the species are discussed, in particular the stereotyped behaviour of the organism living in still waters. But the behaviour of a form living in running water was of another kind.

KEY WORDS

Potamogeton,
branching,
architecture,
Lake of Geneva.

INTRODUCTION

Les Potamots (*Potamogeton* L.) comprennent une centaine d'espèces qui constituent entièrement la famille des Potamogetonaceae (WILLIS 1973 ; MABBERLEY 1993). Le genre *Ruppia* L. est placé par certains auteurs dans la famille des Potamogetonaceae (DAHLGREN, CLIFFORD & YEO 1985) et pour d'autres constituent une famille à part, les Ruppiceae (HUTCHINSON 1973 ; WILLIS 1973 ; CRONQUIST 1981 ; MABBERLEY 1993). D'autre part ces derniers auteurs conservent le genre monotypique à feuilles opposées *Groenlandia* dans *Potamogeton* (*P. densus*).

Les Potamots présentent dans leur ensemble un plan d'organisation très homogène. Ce sont tous des plantes aquatiques d'eau douce ou légèrement salée ; le genre est à distribution cosmopolite. *P. pectinatus* est une espèce à très grande amplitude écologique ; on la trouve dans des eaux douces ou saumâtres, stagnantes ou courantes, dystrophes ou eutrophes et depuis les latitudes équatoriales jusqu'aux régions subarctiques (WIJK 1988).

Chez les Angiospermes aquatiques, les Potamots figurent parmi celles qui sont le mieux adaptées à vivre à de grandes profondeurs. Dans le Léman, ils forment la ceinture de végétation la plus éloignée des rives en s'installant sur des fonds de 2-10 m environ (LACHAVANNE & WATTENHOFER 1975). A l'aide de leur système de ramification souterrain les clones colonisent les fonds lacustres en formant de petits groupements : les herbiers ou « forêts » de Potamots.

Les données plus ou moins anciennes publiées à propos des Potamots proviennent du traitement systématique de HAGSTROEM (1916), de flores régionales (FRYER & BENNETT 1915 ; FERNALD 1932 ; HESS, LANDOLT & HIRZEL 1976 ; HAYNES 1986 ; etc.) et d'études consacrées plus spécifiquement à la morphologie ou à l'anatomie (IRMISCH 1858 ; SAUVAGEAU 1893-1894 ; HEGELMAIER 1870 ; HAGSTROEM 1916 ; SINGH 1965 ; POSLUZNY & SATTLER 1974 ; etc.) ou encore à leur écologie (GRAEBNER 1906).

Les données concernant les premières étapes du développement à partir de la germination sont rares ; il existe cependant des descriptions de plantules non encore ramifiées issues de la germi-

nation (GRAEBNER 1906 ; MUENSCHER 1936). Th. IRMISCH a été le premier auteur à avoir bien décrit et illustré le développement végétatif des Potamots quoique ses observations concernent plutôt les tiges souterraines et les cornes, ces courtes tiges tubérisées assurant la pérennité de nombreuses espèces pendant la saison froide.

Depuis quelques années les Potamots, et surtout *P. pectinatus*, ont suscité un regain d'intérêt en faisant l'objet d'études axées principalement sur leur écologie : stratégies de reproduction (WIJK 1988, 1989), influence de la lumière ou de la température (MADSEN & ADAMS 1989 ; DIJK & VIERSSEN 1991), tolérance à la salinité (WIJK, GOOR & VERKLEY 1988), influence des vagues ou du substrat (KAUTSKY 1987 ; IDESTAM-ALMQUIST & KAUTSKY 1995), tubérisation (DIJK & VIERSSEN 1991) et cycles biologiques (KAUTSKY 1987 ; WIJK 1988 ; WIEGLEB & BRUX 1991).

À l'instar des autres espèces du sous-genre *Coleogeton* (Reichenb.) Raunkiaer la pollinisation de *P. pectinatus* est hydrophile (MUENSCHER 1936) et l'espèce est à reproduction principalement clonale, le succès de la plante ne dépendant que très peu de la germination de ses akènes mais étant redevable de l'abondante production de cornes (WIJK 1989). La tubérisation est induite par les jours longs (DIJK & VIERSSEN 1991) et, jusqu'à un certain point, plus les conditions de la croissance des tiges flottantes s'éloignent de l'optimum, plus forte est la tubérisation (KAUTSKY 1987 ; DIJK & VIERSSEN 1991). Cette propriété de la physiologie de *P. pectinatus* montre sa souplesse d'adaptation qui en fait, selon KAUTSKY (1988), non seulement une plante compétitive mais une plante accumulant de la biomasse en cas de stress. Les cornes souterraines sont de poids spécifique inférieur à celui de l'eau (GRAEBNER 1906) : ils peuvent donc flotter et contribuer à la migration du clone.

On s'attachera ici à approfondir les connaissances de nature organismique sur la croissance et le développement végétatif de *Potamogeton pectinatus* L. L'étude de cette espèce procédera selon la méthode de l'analyse architecturale (HALLÉ & OLDEMAN 1970) qui repose sur la description intégrée de la croissance et du développement des diverses catégories d'axes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Potamogeton pectinatus est une espèce vivant sur des fonds situés entre 1,2 et 5 m dans la région étudiée, soit de l'embouchure du Rhône dans le Léman à son cours dans la ville de Genève. C'est une espèce extrêmement fréquente sur substrats sablonneux et limoneux plus ou moins organiques. Les clones se récoltent facilement car leurs tiges souterraines sont enfouies peu profondément.

Une grande partie des observations d'où sont tirées les illustrations ont été effectuées de début août à mi-septembre 1988 en récoltant des plantes vivant sur des fonds situés à une centaine de mètres à l'est du port de Vidy (ouest de la commune de Lausanne). Par la suite, de 1993 à 1996, d'autres observations de *P. pectinatus* ont été effectuées, notamment sur des plantules issues de cormes (été 1996) et sur la floraison et les nombres d'entre-nœuds des tiges dressées principales. Une forme de morphologie et de physiologie différentes, poussant dans le Rhône à Genève, a été observée et découverte en août 1996.

Quelques observations de *Potamogeton perfoliatus*, une espèce à feuilles larges, vivant par 3-6 m de fond, ont encore été effectuées afin de mettre en évidence certaines particularités de *P. pectinatus*.

La récolte des systèmes d'axes ramifiés de ces Potamots s'est réalisée en plongeant et en s'aidant d'une barre métallique pour dégager du substrat les tiges souterraines.

RÉSULTATS

LES FEUILLES

Les Potamots possèdent deux types de feuilles, assimilatrices ou non. Les feuilles assimilatrices sont bien développées, les feuilles non chlorophylliennes sont réduites à des cataphylles.

La feuille assimilatrice de *P. pectinatus* est formée d'une gaine basale se prolongeant par une lame linéaire possédant le plus souvent trois nervures longitudinales (HAGSTROEM 1916 ; WIJK 1988). Une ligule engainante hyaline surmonte la gaine foliaire (Fig. 1A,C) elle entoure le bourgeon apical (GOEBEL 1932 : 1648). Les dimensions des feuilles restent sensiblement constantes, quel que soit l'ordre de l'axe qui les porte (Fig. 4). *P. perfoliatus* est une espèce à feuilles larges, plus ou moins embrassantes, qui n'engainent pas la tige (Fig. 1D).

La jeune feuille a une préfoliation involuquée (Fig. 1A), selon la terminologie de DAHLGREN & CLIFFORD (1982), caractère peu fréquent chez les

Monocotylédones (existant aussi chez les Commelinaceae, DELANOË & KELLER 1987). Ce mode particulier d'enroulement existerait chez de nombreuses espèces, sinon toutes, de Potamogetonaceae à en juger par les illustrations de la monographie de FRYER & BENNETT (1915) et nos observations de quelques autres espèces.

Les cataphylles sont localisées à la base des rameaux latéraux (souterrains ou flottants). Les préfeuilles sont toujours des cataphylles. Le long d'un rameau latéral, la préfeuille est suivie par une cataphylle (Fig. 1B) qui se développe avant la première feuille.

Les préfeuilles sont, à l'instar de celles des autres Monocotylédones, adossées à l'axe porteur (TROLL 1937). Ces préfeuilles sont hyalines et insérées très près de la base du rameau latéral. Elles ne s'observent que sur de jeunes tiges car elles disparaissent assez tôt.

LA PLANTULE ISSUE DE L'ENTRÉE EN VÉGÉTATION DU CORME

Au mois de mai les cormes ayant hiverné dans le fond lacustre entrent en végétation. La plantule présente une morphologie et une organisation de ses axes à peu près constante, le caractère le plus variable étant le nombre de racines (de 2 à 6) formées sur le premier nœud visible formé (Fig. 1B), caractère positivement corrélé avec la vigueur de la plantule.

L'axe du corne produit deux entre-nœuds longs (de 10 à 20 mm env.) qui suivent quelques d'entre-nœuds courts (dont le nombre n'est pas encore exactement connu), puis la plantule se ramifie de manière quasi constante en une sorte d'étoile à cinq branches (Fig. 1B). Cette « étoile » comporte trois étages de racines, chaque étage appartenant à un entre-nœuds différent. Il n'y a pas de feuilles axillantes, ce qui complique l'interprétation de la structure et fait envisager deux hypothèses alternatives « monopodiale » et « sympodiale » (voir Discussion). Les préfeuilles sont par contre visibles bien qu'elles se décomposent rapidement ; il faut les observer avant la mi-juillet.

Dans le cas de l'hypothèse monopodiale, l'axe plagiotope A_2 est porté par un entre-nœud court (ec) de l'axe A (ou A_1), cela nous donne le

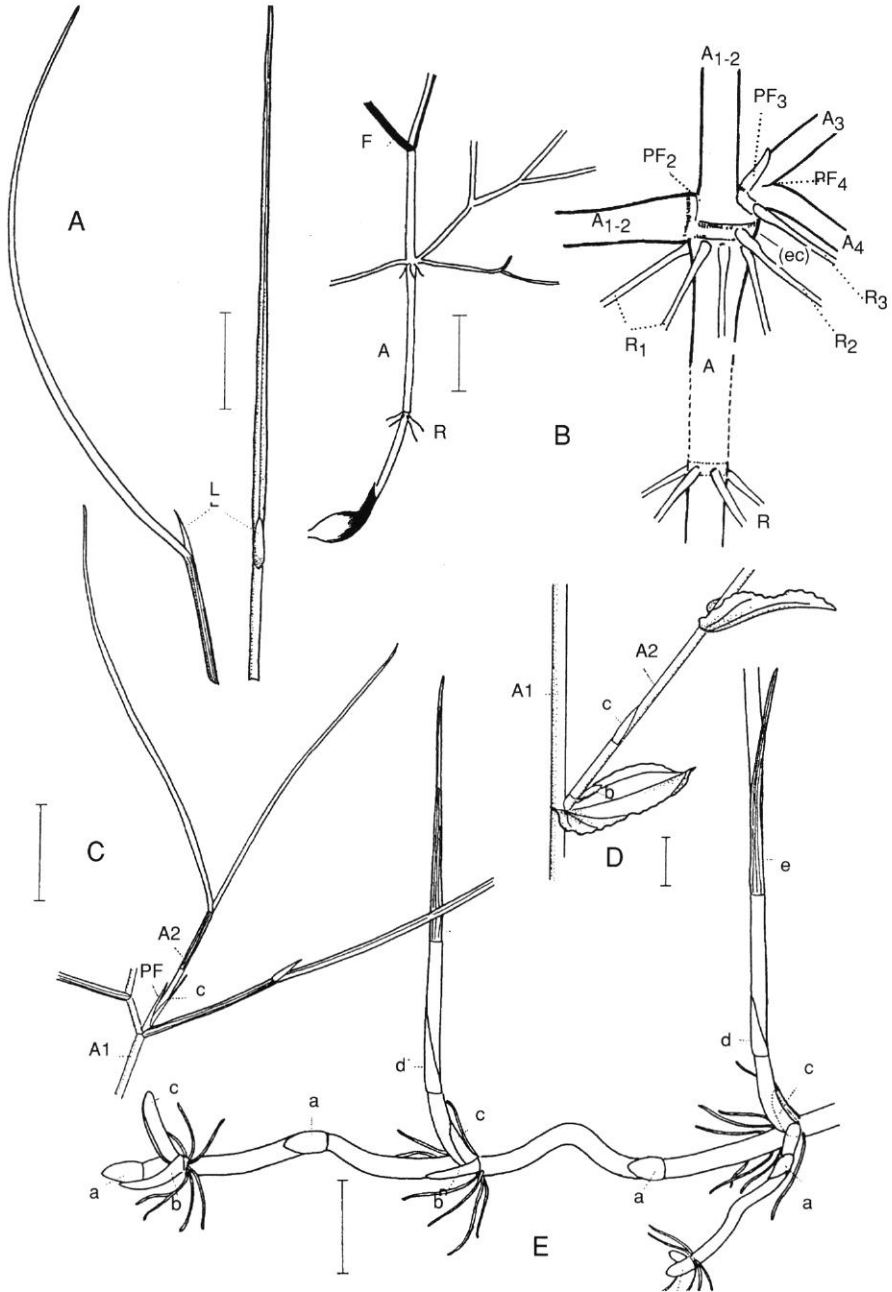


Fig. 1. — *Potamogeton pectinatus* (sauf D : *P. perfoliatus*) : A, feuille et sa ligule (L) ; B, plantule issue d'un corme. Vue d'ensemble : axe (A) issu du corme portant 4 racines (R) sur le premier nœud visible, F est la première feuille chlorophyllienne formée. Détail : axe dressé principal (A₁ ou A₂ selon l'hypothèse, voir texte), axe plagiotrope principal (A₂ ou A₁ selon l'hypothèse), axe latéral dressé (A₃), axe latéral plagiotrope (A₄) ; racines du premier étage (R₁), racines du deuxième étage (R₂), racine du troisième étage (R₃). ec = entre-nœud court portant A₂ (hypothèse monopodiale) ; PF₃ = préfeuille de A₃ ; on trouve ici 6 racines R₁, 2 racines R₂ et 2 racines R₃ (la série 6-4-2 étant aussi fréquemment observée) ; C, un axe d'ordre 2 (A₂) avec préfeuille (PF) et cataphylle (C) ; D, *P. perfoliatus*, un axe d'ordre 2 avec un bourgeon (b) et une cataphylle (c) ; la préfeuille a déjà disparu et la cataphylle axillant le bourgeon n'est pas représentée ; E, tige souterraine sympodiale ; un article porte successivement les cataphylles « a, b, c, d, e » ; la cataphylle « a » est la préfeuille adossée, « b » axille le relais et « c » axille un autre relais (Reservespross). Échelles : 1 cm.

premier mode de ramification (voir Fig. 6E). Le prolongement A_1 de A porte le rameau latéral A_3 qui se ramifie pour donner A_4 ; il y a trois préfeuilles adossées PF_2 , PF_3 et PF_4 correspondant aux axes A_2 , A_3 et A_4 .

Dans le cas de l'hypothèse sympodiale, c'est A qui devient brusquement plagiotrope (A_1) et porte le rameau latéral dressé A_2 en donnant un alternatif premier mode de ramification (voir Fig. 6F). La situation pour les préfeuilles et pour A_3 et A_4 ne change pas avec l'hypothèse sympodiale.

Les descriptions de *P. pectinatus* par les anciens auteurs (IRMISH, HAGSTROEM, FRYER & BENNETT) ne montrent pas ces détails de l'organisation de la plantule et aucune étude sur ce point particulier de morphologie n'a été portée à notre connaissance.

LE MODULE ÉLÉMENTAIRE DE LA PLANTE EN PLEINE CROISSANCE

Le développement de *P. pectinatus* pendant les mois de juin à août s'effectue selon un mécanisme sympodial aboutissant à la juxtaposition de modules élémentaires identiques les uns aux autres du point de vue structurel, ces modules peuvent être considérés comme des « articles » au sens de PRÉVOST (1967).

Le module élémentaire est d'abord souterrain et plagiotrope, il produit un premier entre-nœud (de 1 à quelques mm de long), une cataphylle engainante « a », un long entre-nœud portant distalement une cataphylle engainante « b » et des racines adventives, un 3^e entre-nœud très court portant la cataphylle « c » puis un 4^e entre-nœud (portant la cataphylle « d ») qui se redresse pour se prolonger par la partie dressée du potamo (Fig. 1E). Par la suite l'axe dressé produira uniquement des feuilles jusqu'à la floraison, qui est terminale. C'est d'ailleurs ce qu'avait déjà observé IRMISH voici un siècle et demi !

La ramification du module se déroule aussi de manière très précise : la cataphylle portée distalement par le 1^{er} entre-nœud n'axile pas de bourgeon, la cataphylle portée par le 2^e entre-nœud axile le module élémentaire suivant (deuxième mode de ramification et Fig. 1E, 4) et la cataphylle portée par le 3^e entre-nœud axile un bour-

geon (« Reservespross » d'IRMISCH) qui reproduira une autre séquence d'articles souterrains (troisième mode de ramification et Fig. 1E, 4, 5C) en tous points équivalents aux articles de la génération précédente à ceci près qu'ils sont moins vigoureux et fleuriront plus rarement que les premiers.

La croissance des tiges souterraines se poursuit, article après article, jusqu'à la formation des cormes qui apparaissent dès la mi-juin.

Les racines, au nombre de 10-14 par nœud (pointant vers l'apex des articles) n'apparaissent que sur les 2^{es} nœuds de chaque article (Fig. 1E).

On remarque que le deuxième entre-nœud a une phase d'élongation qui dure plus longtemps que celle du premier mais au début de leur formation, ces deux entre-nœuds ont une longueur semblable (Fig. 1E).

Les extrémités des tiges souterraines présentent des ondulations le long de leurs deux ou trois derniers articles (Fig. 1E, 4). Ces ondulations disparaissent quand l'article vieillit, vraisemblablement quand les entre-nœuds ont terminé leur croissance. Tout se passe comme si l'avance de l'apex du dernier article, freinée par le substrat, n'arrivait pas à précéder assez vite l'élongation des entre-nœuds.

L'ARCHITECTURE DE L'ENSEMBLE ANNUEL

Une partie de l'analyse architecturale a déjà été réalisée lors de la description du caractère sympodial des parties souterraines, poursuivons maintenant cette analyse en examinant la partie apicale d'un clone tout en suivant le cheminement des axes (Fig. 2A,B).

Depuis le sommet S de la plante on observe que les feuilles se suivent de manière alterne-distique et que les entre-nœuds qui les séparent augmentent progressivement de taille. Sur la figure 2C le rameau axillé par la feuille engainante « d » a été dégagé de la gaine pour mettre en évidence la cataphylle « ca. » mais la préfeuille adossée à l'axe A_1 n'y est pas représentée.

La ramification d'un axe dressé (quatrième mode de ramification) peut s'observer dès que celui-ci a produit 3 ou 4 feuilles visibles (feuilles dont les gaines renferment d'autres feuilles plus jeunes). Les tiges dressées de *P. pectinatus* sont

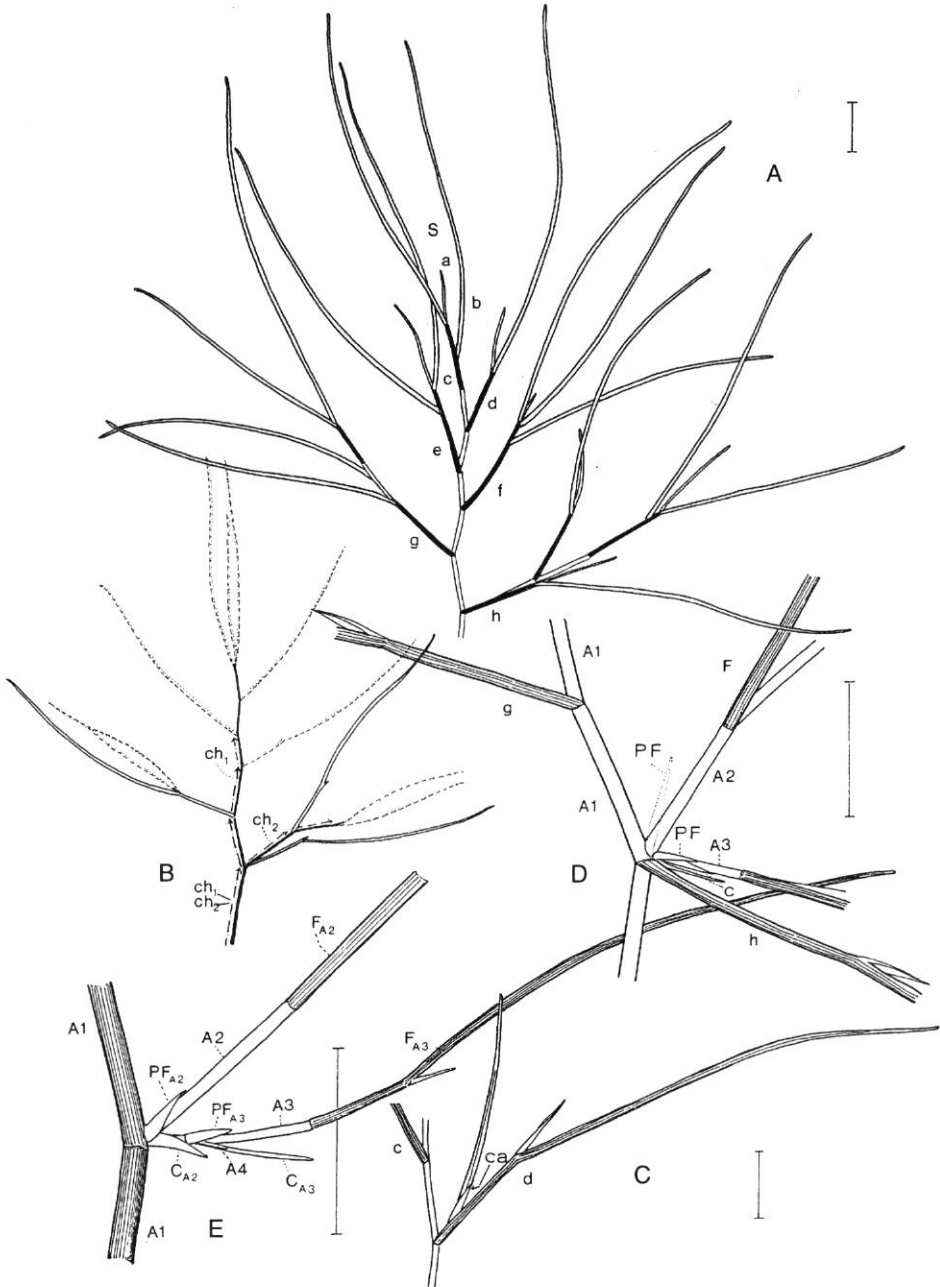


Fig. 2. — *Potamogeton pectinatus* (A1, A2, A3, A4 = axes d'ordre 1, 2, 3, 4) : **A**, extrémité (S) d'une tige dressée ; a, b, ... h : les feuilles de cette tige ; les gaines foliaires sont représentées en noir et les lames foliaires en blanc ; **B**, le même individu dépouillé de la plupart de ses feuilles, ch1 et ch2 sont les deux chemins possibles (voir texte) ; **C**, apparition d'un axe d'ordre 2 ; « ca. » est la cataphylle suivant la préfeuille ; **D**, apparition d'un axe d'ordre 3 ; F est la première feuille assimilatrice de A2 ; « c » est la cataphylle de A2 suivant la préfeuille (PF) dessinée en pointillé ; **E**, ramification en éventail ; apparition d'un axe d'ordre 4 ; PF_{A2} est la préfeuille de A2, C_{A2} est la cataphylle qui suit ; PF_{A3} est la préfeuille de A3 et C_{A3} la cataphylle qui suit. Échelles 1 cm.

donc à ramification continue contrairement à celles de *P. perfoliatus* chez qui de longues séries de nœuds ne développent point de rameaux latéraux.

On constate aussi (Fig. 1C, 2D) que la première feuille assimilatrice F du rameau latéral A2 est orientée du même côté de l'axe que « g », qui est une feuille de la tige principale A1. Il est important de faire cette remarque car c'est à cause de ces orientations identiques que cette espèce est un peu difficile à analyser au premier coup d'oeil. En effet, sur un individu abondamment ramifié on a quelque peine à suivre un monopode : depuis un nœud, deux chemins ch_1 et ch_2 semblent possibles (Fig. 2B) et en observant plus attentivement, on remarque que le monopode suit le chemin où l'on peut compter le plus grand nombre d'entre-nœuds (ou de feuilles), soit ch_1 .

Sur la figure 2D on observe que A2 (axillé par la feuille « h ») a produit un rameau latéral A3 à partir de l'aisselle de sa cataphylle « c » (cinquième mode de ramification). La partie dressée est donc un système ramifié monopodial puisque les tiges en produisent latéralement d'autres de dimensions légèrement plus faibles et que toutes ces tiges se prolongent par un même méristème apical. On assignera l'ordre 1 à l'axe A1, l'ordre 2 à l'axe A2, l'ordre 3 à l'axe A3, etc.

Comme nous l'avons vu, la cataphylle insérée entre la préfeuille et la première feuille d'un axe d'ordre 2 ou 3 axile le premier rameau latéral formé par cet axe. La préfeuille étant adossée, ce premier rameau se trouve de l'autre côté de l'axe qui le porte par rapport à la tige principale. Ce fait morphologique donne une ramification en éventail car A3 forme un angle plus grand avec l'axe principal que A2 et A4 un angle encore plus grand que A3 (Fig. 2D,E). Cet éventail s'étend en outre du côté de l'axe où il y a le plus de place, soit du côté abaxial de A2. Remarquons que la place ne serait pas aussi bien utilisée si c'était les préfeuilles (adossées) qui axillaient les rameaux.

Sur un individu de clone connaissant de bonnes conditions de croissance, les axes d'ordre 2, 3 et 4 apparaissent respectivement dès les 3-4^e, 7-8^e et 10-11^e feuilles visibles sur l'axe principal. Les axes d'ordre 2 ont un développement plus lent (ou se terminant plus tôt) que celui des axes

principaux car ils ne vont pas en augmentant de longueur vers la base de la plante (Fig. 5A,B). Les axes d'ordre 4 ne possèdent que 2-4 feuilles visibles en plus de leur préfeuille. Nous n'avons jamais observé de 5^e ordre.

Mais pendant que le système dressé se ramifie, le système souterrain en fait autant en produisant des séquences supplémentaires de modules axillés par les cataphylles « c ». IRMISCH parle de « Generation » pour une suite de ces séquences. C'est un fait marquant que tous les axes d'une même génération sont dirigés du même côté¹ de la tige principale (Fig. 4, 5C) en formant un angle droit avec celle-ci (cas très rare chez les plantes rhizomateuses, Adrian BELL, comm. pers.). Il existe souvent encore une troisième génération (Fig. 4, 5C) mais nous n'en avons pas observé de quatrième.

La suite des générations successives des tiges souterraines adopte donc un mouvement tournant (Fig. 5C) qui, s'il se perpétuait indéfiniment, décrirait une spirale.

LE PASSAGE AU STADE INFLORESCENTIEL ET LA FORMATION DES RELAIS SYMPODIAUX

L'axe d'ordre 1 produit continuellement des feuilles jusqu'à la floraison qui est terminale (Fig. 5D). Nous n'avons pas observé de floraison sur les axes d'ordre 2, sauf si la tige principale a été sectionnée, ni sur les axes d'ordre 3. Tous les *Potamogeton* ont d'ailleurs une floraison terminale (DAHLGREN, CLIFFORD & YEO 1985).

Quand la plante vit en eau calme elle produit en général une paire de feuilles subopposées juste avant l'inflorescence. Le relais naît de l'aisselle de la feuille inférieure de cette paire (sixième mode de ramification), (Fig. 5D). Il ne se développe en principe qu'un seul relais à la fois, portant un

¹ Ces dispositions unilatérales d'axes d'une même génération sont à mettre en relation avec les propriétés d'antidromie/homodromie des processus de ramifications. A ce sujet IRMISCH note que le sens d'enroulement des cataphylles de *Potamogeton natans* est toujours le même à quelques exceptions près, exceptions dont il ne spécifie pas la nature. Le sens de la déviation d'un axe par rapport à l'axe dont il est issu est probablement en relation avec le sens de l'enroulement de la cataphylle qui l'axile. Les axes latéraux seraient donc tous orientés du même côté de l'axe porteur parce que le sens d'enroulement des cataphylles y serait constant.

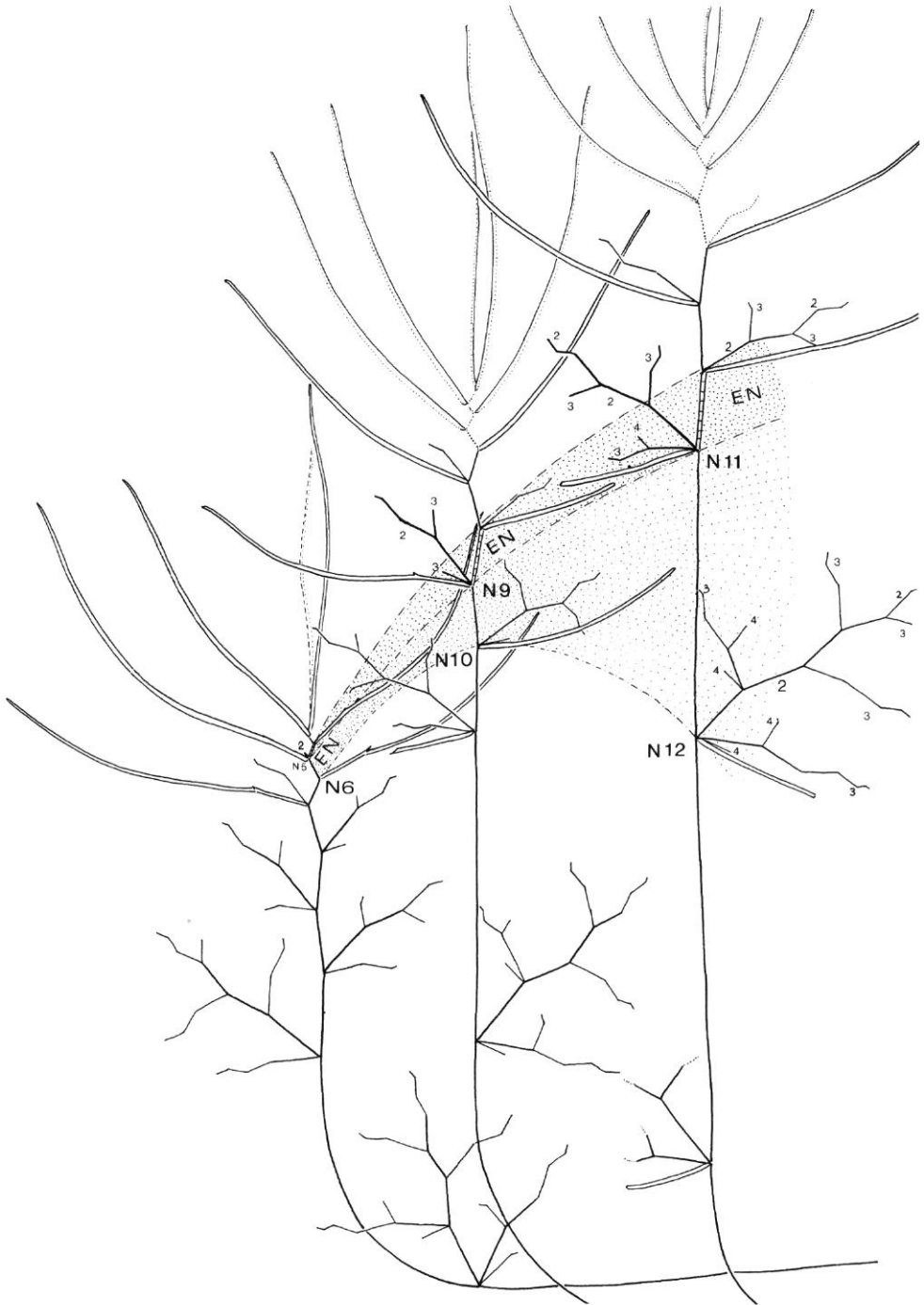


Fig. 3. — *Potamogeton pectinatus* : Extrémité du système flottant à trois stades différents séparés par 4 puis 2 feuilles supplémentaires produites par le méristème apical de A1. Seuls sont représentés les axes et quelques feuilles distales sur A1 ; en pointillé : les feuilles nouvellement formées. Les deux secteurs en pointillé montrent l'élongation de deux entre-nœuds (EN) successifs. 1 = axe d'ordre 1, 2 = axe d'ordre 2, etc. N9, ..., N12 sont les 9^e, ..., 12^e nœuds (dégagés des gaines foliaires) depuis le sommet de la tige.

petit nombre de feuilles, rarement les deux aiselles sont florifères et dans ce cas un des relais domine l'autre. *P. pectinatus* produit en général une seule inflorescence, parfois suivie d'un autre relais sympodial (Fig. 5D) portant aussi une paire de feuilles subopposées et une inflorescence.

Les Potamots du sous-genre *Eupotamogeton* Raunkiaer sont anémophiles et l'inflorescence doit atteindre la surface du plan d'eau pour que la pollinisation ait lieu mais *P. pectinatus* appartient au sous-genre *Coleogeton* qui est à pollinisation hydrophile (FERNALD 1932 ; MUENSCHER 1936) de sorte que cette espèce pourrait produire des graines viables sous l'eau.

Chez *P. pectinatus* et *P. perfoliatus*, l'initiation a lieu bien en dessous de la surface de sorte que le premier épi de fleurs se développe à quelques

dizaines de cm de profondeur.

Si les inflorescences des premiers relais sont encore immergées, ce qui est la règle chez *P. perfoliatus*, une des inflorescences finira souvent par atteindre la surface. Quant à la floraison de *P. pectinatus*, elle se produit, le long des rives observées de 1993 à 1996, presque toujours sous l'eau, habituellement à quelques dizaines de cm de la surface, voire jusqu'à 3 m en dessous !

Lorsque l'on compte le nombre d'entre-nœuds d'une tige dressée entre la cataphylle « c » et la feuille inférieure de la paire de feuilles subopposées qui se trouve à la base du pédoncule de l'inflorescence, on trouve :

— une moyenne de 19,3 entre-nœuds (écart-type = 2,5) sur 15 individus ayant produit une inflorescence ;



Fig. 4. — *Potamogeton pectinatus*, jeune clone : En gros chiffres, les nombres de feuilles des axes principaux ; en petits chiffres : les nombres de feuilles sur les axes principaux des relais de seconde génération ; 2°, 4°, 6°, etc. désignent l'ordre des nœuds comptés sur le sympode plagiotrope principal. PF : une préfeuille. Sur le relais de deuxième génération situé tout à droite est apparu un relais de troisième génération. Pour améliorer le contraste, les gaines foliaires sont représentées en noir et les lames foliaires en blanc.

— une moyenne de 18,5 entre-nœuds (écart-type = 2,6), si l'on tient compte des tiges avec ou sans inflorescences mais qui sont tout de même arrivées jusqu'au stade « feuilles subopposées » (25 individus).

Ces résultats concernent des sites d'observations étalés du Petit Lac (vers Genève) au Haut Lac (vers l'embouchure du Rhône) et des profondeurs variables, de 1 m 20 à 4 m 50, pendant les étés 1995-1996. Il faut noter encore que la plupart des tiges ne fleurissent pas ou alors s'arrêtent pratiquement de croître en hauteur après la formation de la paire de feuilles subopposées.

Une forme, vivant dans le cours du Rhône à Genève, présente un comportement atypique quant au nombre des entre-nœuds produits par la tige principale : ce ne sont pas moins de 40 de ceux-ci qui sont formés sans que n'apparaisse la paire de feuilles subopposées (CHOLLET 1996). D'autre part la morphologie et la physionomie de la plante est assez différente : ses tiges sont plus longues et non ramifiées à la base. La forme vivant en eau calme peut aussi parfois produire un nombre d'entre-nœuds significativement plus élevé (25-27), mais alors on ne voit pas de paires de feuilles subopposées (par exemple quand la colonie s'installe par 5 m de fond, là où les tiges n'ont aucune chance d'atteindre la surface).

LE PASSAGE À LA PHASE DE REPOS (PRODUCTION DES CORMES)

Dès le mois de juillet on observe la formation de cormes ; cette production continue jusqu'à fin août environ. À la fin de l'été les cormes se retrouvent isolés les uns des autres (ou par petits groupes isolés) car les tiges souterraines se décomposent.

Les cormes des Potamots sont de courtes tiges tubérisées ; chez *P. pectinatus* ces cormes sont isolés ou par groupes de deux ou trois (Fig. 5E) correspondant à autant d'articles tubérisés le long du sympode. L'axe du corne est entouré par des cataphylles ; la cataphylle « a » est une préfeuille et la cataphylle « b » axile l'axe du corne-relais (Fig. 5E) ; ce sont surtout les troisième et quatrième entre-nœuds du corne qui s'épaississent (SAUVAGEAU 1893 : 171 ; GRAEBNER 1906 : 488) ; ils portent donc distalement, selon ces

auteurs, les cataphylles « c » et « d ». D'autres entre-nœuds courts, non tubérisés, peuvent encore suivre, et ce fait a son importance dans l'acceptation d'une des deux hypothèses : « monopodiale » ou « sympodiale » (voir Discussion).

DEUX PARTICULARITÉS DU DÉVELOPPEMENT : UNE RAMIFICATION SYLLEPTIQUE GÉNÉRALISÉE ET UNE CROISSANCE INTERCALAIRE TRÈS MARQUÉE

Le développement de *P. pectinatus* se réalise selon un processus de ramification entièrement sylleptique (si la plante n'est pas traumatisée) puisque tous les axes, ceux du système souterrain comme ceux du système flottant, se développent simultanément, chacun avec sa cadence propre de production d'entre-nœuds :

— Dans le système flottant, la ramification suit de très près la formation du dernier entre-nœud car on aperçoit le rameau latéral dès que la 3-4^e feuille est produite (il suffit d'écartier les gaines des dernières feuilles pour s'en rendre compte). La ramification y est donc sylleptique.

— Dans le système souterrain, la ramification fournissant un nouvel article à partir de l'aisselle de la cataphylle « b » est sylleptique car elle se produit presque en même temps que la formation de l'entre-nœud b-c (Fig. 1E). La séquence de ces articles appartient à une même génération.

— Dans le système souterrain, la ramification fournissant un nouvel article à partir de l'aisselle de la cataphylle « c » se produit avec un certain retard sur la croissance de l'article. Cette ramification se réalise dès que la feuille « e » est bien formée (Fig. 1E), c'est-à-dire peu après que la croissance soit devenue orthotrope. On constate donc encore un mode de ramification sylleptique car celle-ci a lieu sur un article qui n'a connu qu'une brève période de ralentissement de croissance (de l'ordre de 24 heures, lors du redressement de l'article).

La croissance intercalaire s'observe très souvent chez les Monocotylédones et le chaume des Gramineae en fournit un exemple très démonstratif, cette croissance provient de l'activité de méristèmes internodaux (FISHER & FRENCH 1978). Ce phénomène atteint une grande ampleur chez les tiges dressées des Potamots.

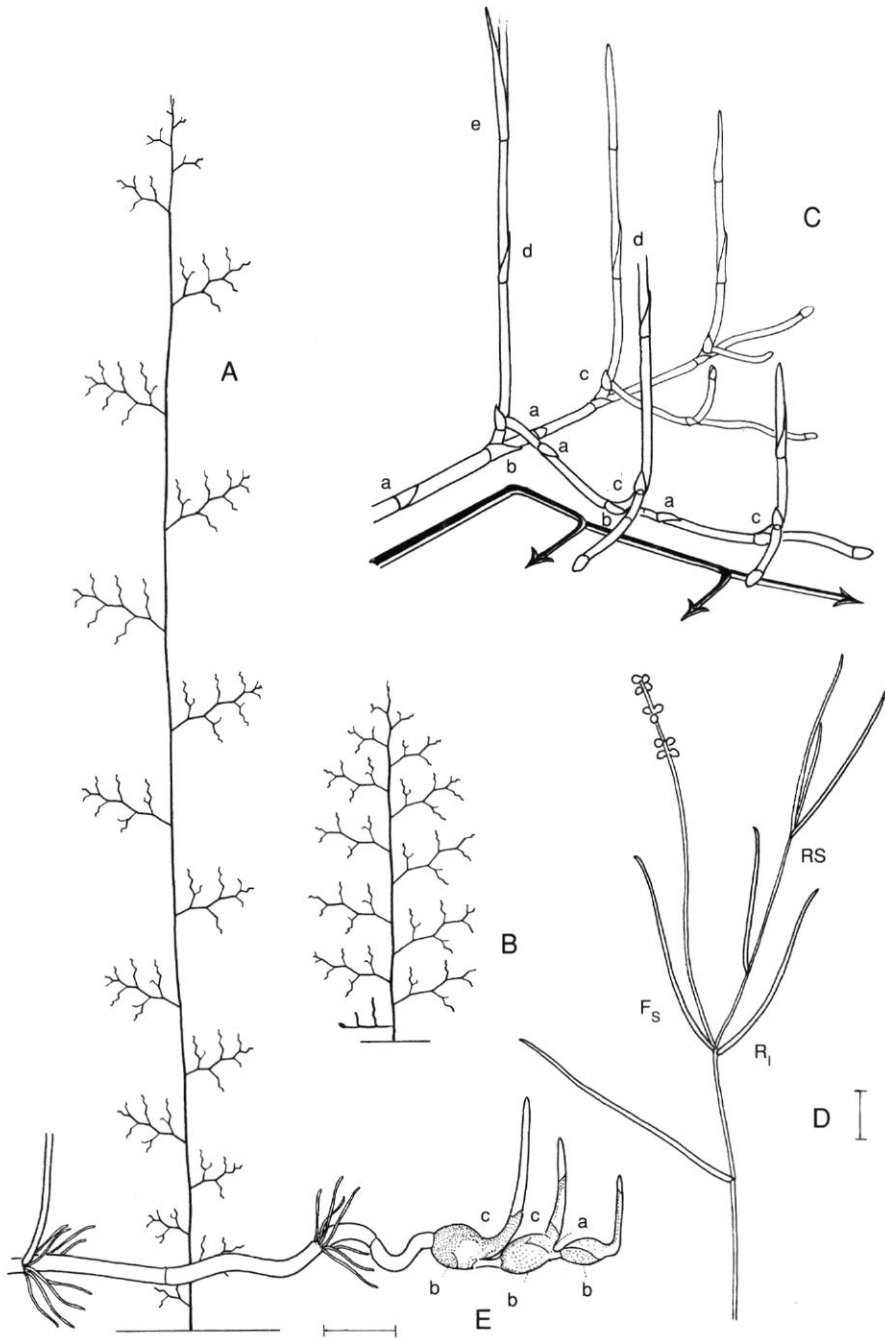


Fig. 5. — *Potamogeton pectinatus* : **A**, individu ayant poussé sous de bonnes conditions : les entre-nœuds de la tige sont longs ; **B**, individu ayant poussé en eau peu ou très profonde : les entre-nœuds de la tige sont courts ; **C**, orientation des générations successives d'axes souterrains ; a, b et c, les cataphylles d'un article. Le système de générations successives de tiges souterraines explore le substrat suivant un mouvement tournant ; **D**, inflorescence terminale et la dernière paire de feuilles subopposées ; F_1 est la feuille inférieure de la paire, F_s est la feuille supérieure, RS est le relais sympodial ; **E**, une série de trois cornes ; les entre-nœuds b-c et c-d sont tubérisés ; la cataphylle « a », qui n'est pas visible, est la préfeuille du sympode. Échelles : 1 cm.

Plastochrone, ramification et croissance intercalaire sont étroitement liés chez *P. pectinatus* ; le résultat de l'intégration de ces processus est illustré par la figure 3 qui représente trois tiges (différentes mais prises sur le même clone) où les longueurs d'entre-nœuds figurent à la même échelle. Seules les feuilles du sommet des tiges ont été représentées pour ne pas charger l'illustration. Les ordres des axes latéraux sont indiqués par les nombres 2, 3 et 4. Les nœuds dégagés sont numérotés depuis l'apex : N5 = 5^e nœud, N6 = 6^e nœud, etc. On remarque que c'est entre les 9^e et 10^e nœuds que la croissance intercalaire de l'entre-nœud s'installe brusquement car l'élongation de l'entre-nœud supérieur est nettement plus faible. Ces valeurs ne sont certainement pas fixes et varient d'un individu à l'autre selon le génotype et les conditions du milieu mais elles montrent les potentialités d'élongation de ce Potamot. Comme la croissance intercalaire concerne plusieurs entre-nœuds successifs (Fig. 3), cela augmente considérablement la potentialité d'élongation de la tige entière.

Selon les conditions du milieu, la croissance intercalaire peut s'installer brusquement et les entre-nœuds des tiges principales peuvent atteindre plus de 10 cm de long (Fig. 5A) de sorte que la tige se comporte un peu comme un stolon vertical. En milieu peu favorable la plante adopte un port plus ramassé (Fig. 5B). La croissance intercalaire des tiges dure nettement plus longtemps que celle des feuilles qui, elles, atteignent rapidement des dimensions constantes pour l'espèce.

La ramification du système flottant se réalise pendant la phase de croissance intercalaire rapide, en dessous d'un certain seuil de vigueur (vitesse d'élongation ?) l'axe ne se ramifie plus. Dans l'état actuel de nos observations, il ne peut être conclu si cette limite supérieure de l'ordre de ramification est un caractère intrinsèque (génétique) de l'espèce ou est lié à des seuils trophiques ou d'intensité lumineuses.

La croissance intercalaire se manifeste aussi sur les tiges souterraines, son caractère y est cependant beaucoup plus défini que sur les tiges flottantes car l'élongation des entre-nœuds cesse dès que l'article a formé sa première feuille assimilatrice (Fig. 1E, 4).

Finalement la croissance intercalaire existe aussi dans le pédoncule de l'inflorescence de sorte que les fruits apparaissent par petits groupes séparés les uns des autres. Comme l'avait déjà constaté ARBER (1920) l'inflorescence peut d'ailleurs s'allonger à tel point qu'elle traîne à la surface de l'eau (sur les hauts fonds bien abrités devant Préverenges). L'axe inflorescentiel atteint souvent le tiers de la longueur de la partie végétative (chez un individu, récolté à 4 m de profondeur le 16 août 1995, l'inflorescence mesurait 30 cm sur un total de 110 cm pour la plante entière).

DISCUSSION

LES MODES DE RAMIFICATION

P. pectinatus est une espèce riche en modalités de ramification avec six modes, voire plus si la plantule issue de la germination d'une graine pouvait être observée.

1. Ramification de l'axe issu du corne, dans le cas de l'hypothèse monopodiale (Fig. 6E) un rameau latéral est porté par un entre-nœud court inséré entre deux entre-nœuds longs et dans le cas de l'hypothèse sympodiale (Fig. 6F) un rameau latéral est inséré sur la courbure d'un axe changeant d'orientation. L'absence de feuilles axillantes, et surtout de la feuille qui devrait axiller A₂ (représentée en pointillé) est bien sûr « responsable » de cette ambiguïté² étant donné que la position des préfeuilles est la même quelle que soit l'hypothèse. Il faudrait pouvoir compter le nombre exact d'entre-nœuds jusqu'à F_a, si par exemple « c-d » était le dernier entre-nœud court formé par l'axe tubérisé du corne, le nœud portant les racines (R) porterait la « feuille absente » « e » tourné du même côté que la préfeuille « a » (du fait de la distichie), c'est-à-dire à gauche de l'axe sur les illustrations, et il s'ensuivrait que F_a serait placée du côté droit de l'axe³, ce qui favoriserait l'hypothèse sympodiale

² Une plantule issue de l'entrée en végétation d'un corne cultivé en serre (octobre 1995) montrait aussi une absence de feuilles axillantes mais un plan d'organisation différent des plantules prélevées *in situ*. D'autre part HAGSTROEM (1916) donne une illustration de cornes se prolongeant par un axe (non encore ramifié) portant quelques nœuds apparemment dépourvus de feuilles.

(Fig. 6F). Des observations de l'anatomie de la plantule restent à entreprendre pour mieux étayer une conclusion.

2. Ramification sur les tiges souterraines à l'aisselle des cataphylles « b », elle contribue à une extension dans une première dimension du plan des tiges souterraines. C'est le mode « standard » de ramification de tous les Potamots.

3. Ramification sur les tiges souterraines à l'aisselle des cataphylles « c », elle contribue à une extension dans une deuxième dimension du plan des tiges souterraines. Ce mode de ramification est responsable de la production d'herbiers gazonnants, il existe peut-être chez d'autres espèces de Potamots à feuilles étroites telle que *P. vaginatus*.

4. Ramification sur les tiges flottantes à l'aisselle des feuilles assimilatrices, elles produisent la plupart des rameaux latéraux le long des axes d'ordre 1, 2 ou 3. C'est ce mode de ramification qui distingue l'espèce de nombreux autres Potamots, en particulier des espèces à feuilles larges telles que *P. perfoliatus* chez qui la tige principale se ramifie rarement de manière monopodiale pour produire tiges latérales à floraison terminale.

5. Ramification sur les axes latéraux issus de l'aisselle de la cataphylle qui suit immédiatement la préfeuille, elle contribue à la ramification en éventail. Ce mode est commun à d'autres Potamots à feuilles étroites : par exemple *P. vaginatus* Turcz. (HAGSTROEM 1916 : 32). Il n'a pas été observé chez des Potamots à feuilles larges tels que *P. perfoliatus* et *P. lucens*.

6. Ramification produisant le système sympodial de la tige principale, cette tige est la seule qui soit florifère chez *P. pectinatus*.

Cette richesse en formes de ramification est assez typique de certaines herbes rhizomateuses. En particulier le mode de ramification en éventail depuis l'aisselle de cataphylles existe chez *Piper* (BLANC & ANDRAOS 1983) sauf que chez ce genre la ramification a lieu à partir d'une cata-

phylle qui est en même temps la préfeuille du rameau latéral.

Il existe une analogie entre les ramifications de la plantule issue du corme et les 5^e et 6^e modes de ramification. Dans le cas de l'hypothèse sympodiale, les axes A_2 , A_3 et A_4 (Fig. 6F) forment une ramification en éventail assez analogue à celle qui a été décrite (le 5^e mode reprenant le processus conduisant à la formation de A_3 et A_4). Dans le cas de l'hypothèse monopodiale, le 6^e mode de ramification (produisant le relais inflorescentiel) reprendrait le processus conduisant à la formation du A_2 (puisque dans les deux cas un rameau latéral est porté par un entre-nœud court inséré entre deux entre-nœuds longs). Quelle que soit l'hypothèse envisagée on constate que l'organisme marche à l'économie en « recopiant » dans un environnement différent un processus déjà éprouvé.

On peut encore pousser plus loin cette démarche unificatrice en cherchant quel pourrait être le plus petit nombre de facteurs associés à la ramification. En premier lieu il convient de comparer les modes de ramification dans les systèmes souterrains et flottants. On sait déjà que pour les deux systèmes, 1) il n'y a pas de ramification à l'aisselle des préfeuilles ; 2) il existe une ramification à l'aisselle de la cataphylle qui suit cette préfeuille (« b » et « C_{A2} » respectivement) ce qui implique un processus commun aux 2^e et 5^e modes de ramification ; 3) lorsqu'il existe un entre-nœud court inséré entre deux entre-nœuds longs, le tropisme affectant l'axe latéral issu du nœud proximal est différent du tropisme affectant l'axe issu du nœud distal. En effet :

— Dans le système souterrain sympodial le relais issu de « c » prend une direction différente (et faisant un angle droit) avec celle du relais issu de « b ».

— Dans le cas de la plantule issue d'un corme, et sous le couvert de l'hypothèse monopodiale, le rameau latéral issu du nœud proximal est plagiotrope alors que celui issu du nœud distal est orthotrope.

— Enfin dans le système inflorescentiel il existe une préséance entre les aisselles des nœuds proximal et distal puisque une des deux aisselles ne produit pas de rameau (anisocladie maximale) ou alors (fréquent chez *P. perfoliatus*) le rameau

³ À remarquer que la position seule de la première feuille développée F_a (voir Fig. 6E,F) ne permet pas de lever l'ambiguïté. En outre l'absence de feuilles axillantes pourrait mener à reconsidérer certains concepts relatifs à la ramification des plantes vasculaires... et faire perdre son sens à cette discussion.

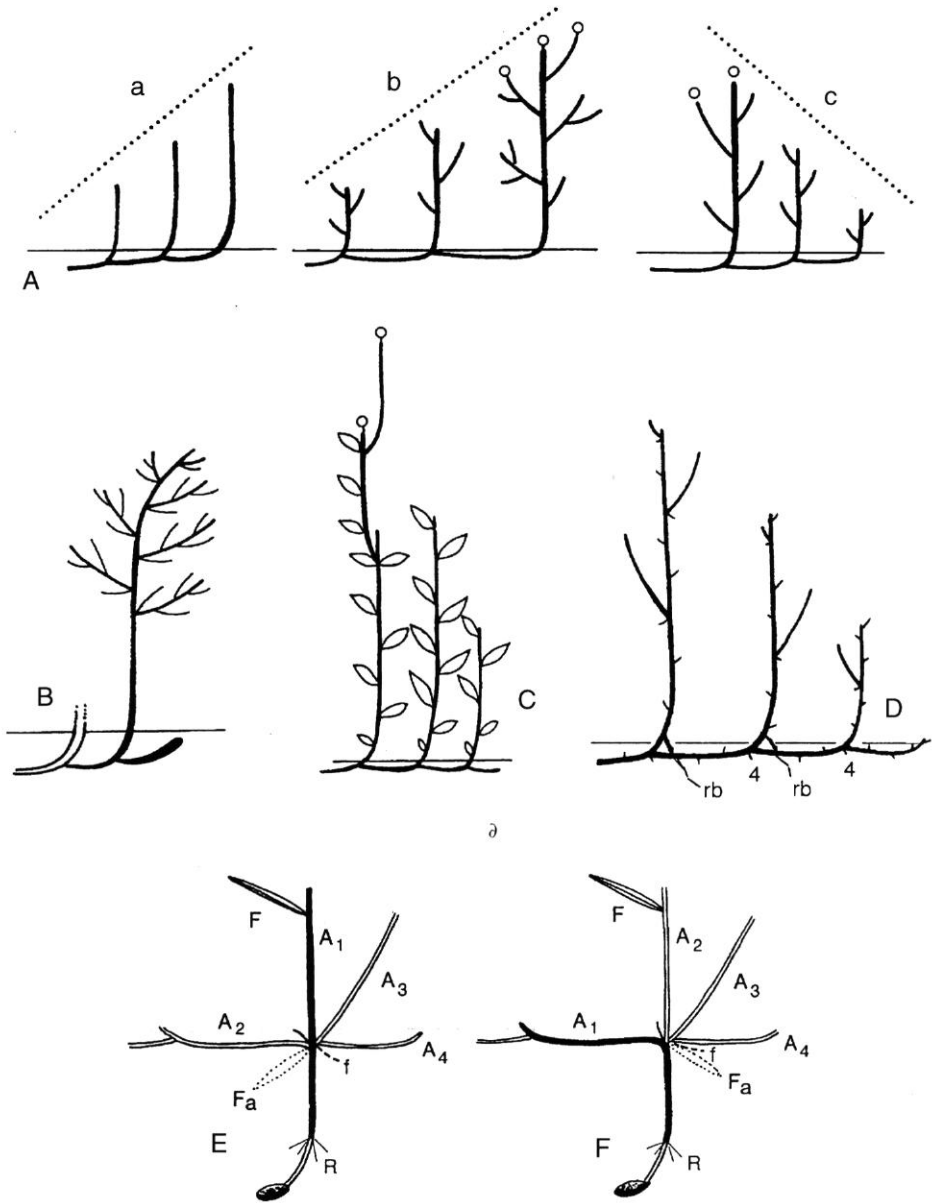


Fig. 6. — Divers taxa et concepts : **Aa**, ramification basitone entraînant une croissance d'établissement typique, chaque article plagiotrope souterrain se redresse, les articles successifs devenant de plus en plus importants ; **Ab**, variante de la ramification basitone où les axes dressés se ramifient, les cercles représentent des inflorescences ; **Ac**, comme « Ab » sauf que les articles proximaux fleurissent les premiers ; **B**, un Bambou conforme au modèle de McClure : la tige souterraine est sympodiale, les tiges dressées sont abondamment ramifiées, la ramification est continue ou diffuse ; **C**, unités de la ramification basitone conformes au modèle de Chamberlain (*Potamogeton perfoliatus*) ; **D**, architecture de *Thalassodendron* sp. (Cymodoceaceae) selon TOMLINSON (1974) ; 4 : les quatrièmes nœuds des articles ; la ramification n'est pas continue sur les tiges dressées ; rb : un rameau issu du premier nœud de la tige dressée ; **E**, ramification d'une plantule issue d'un corne dans le cas de l'hypothèse monopodiale ; A₁ reste orthotrope ; A₂ est porté par A₃ qui est porté par A₂ ; a = préfeuille adossée de A₂ ; en pointillé, F_a, la feuille axillant A₂ ; f = « feuille absente » axillant A₃ ; R = racines ; **F**, ramification d'une plantule issue d'un corne dans le cas de l'hypothèse sympodiale ; A₁ se courbe brusquement pour devenir plagiotrope et porte un A₂ orthotrope ; A₄ est porté par A₃ qui est porté par A₂ ; a = préfeuille adossée de A₂ ; en pointillé, F_a, la feuille axillant A₂ ; La « feuille absente » axillant A₃ est située ici du même côté que F_a ; R = racines.

supérieur domine le rameau inférieur.

LES TAXA LES PLUS PROCHES DE *P. PECTINATUS* DU POINT DE VUE ARCHITECTURAL

L'attribution d'un modèle architectural nécessite en principe la connaissance des premiers stades du développement après la germination de la graine. Ces premiers stades du développement n'ont pas été observés et il n'est d'ailleurs pas sûr qu'ils soient architecturalement semblables à ceux issus des cornes.⁴ Il est toutefois permis de considérer une plante à ramification basitone comme la juxtaposition d'unités architecturales (CREMERS & EDELIN 1995) ; ce sont ces unités que l'on peut comparer avec celles formées par d'autres plantes rhizomateuses.

Certains Bambous (Bambusoideae) (Fig. 6B) ont une architecture qui se rapproche de celle des Potamots mais qui diffère sur des points importants, car : 1) la tige principale conserve une croissance monopodiale pendant la floraison ; 2) bien que la croissance des branches soit syllephtique, celles-ci sont issues de systèmes ramifiés condensés et préformés (HALLÉ, OLDEMAN & TOMLINSON 1978) ; 3) chez *P. pectinatus* ce sont les articles proximaux (Fig. 6Ac) qui fleurissent les premiers, alors que chez un Bambou (Fig. 6Ab,B) les articles proximaux ne peuvent pas fleurir du fait de la croissance d'établissement (TOMLINSON & ESLER 1973).

Parmi les très proches parents de *P. pectinatus*, *P. vaginatus* Turcz. (subg. *Coleogeton*, sect. *Convoluti* Hagstr.) produit aussi le mode de ramification en éventail et vraisemblablement une architecture très semblable à celle de *P. pectinatus*. Les Potamots à feuilles larges forment des tiges flottantes très peu ramifiées ; chez *P. perfoliatus* (subg. *Eupotamogeton* sect. *Axillares* Hagstr.) ces tiges restent d'ailleurs en général non ramifiées jusqu'à l'apparition des axes inflorescentiels (Fig. 6C). *P. perfoliatus* ne réaliserait que quatre des six modes de ramification :

— Premier mode : la plantule issue du corme a une organisation identique à celle de *P. pecti-*

natus, sauf que A_4 est absent ; le même type d'ambiguïté subsiste cependant à propos de A_2 .

— Deuxième mode (propre au rhizome) : mode « standard ».

— Troisième mode (propre au rhizome) : absent.

— Quatrième mode (produisant les rameaux axillés par les feuilles assimilatrices) : quasi-absent.

— Cinquième mode : absent, les rameaux latéraux de *P. perfoliatus* possèdent d'ailleurs deux cataphylles au lieu d'une seule entre la préfeuille et la première feuille assimilatrice (Fig. 1D). Si la ramification « en éventail » devait avoir lieu à l'aisselle de la première cataphylle, la deuxième cataphylle n'axilleraient probablement pas de rameau (sinon cela « coûterait » à l'organisme un mode supplémentaire de ramification).

— Sixième mode (responsable de la production des relais) : il existe aussi à ceci près que c'est la feuille supérieure de la paire subopposée qui est axillante. D'autre part *P. perfoliatus* produit en général plus de trois relais successifs avant d'atteindre la surface.

Certaines espèces de Cymodoceaceae (Najadales *sensu* DAHLGREN et al. 1985) ont un mode de croissance très comparable à celui de *P. pectinatus*. RAYNAL-ROQUES (1981) les classe avec les Potamots à feuilles étroites dans le « schéma physiologique et fonctionnel de *Zostera* » à organes assimilateurs submergés, linéaires, peu denses, échelonnés sur l'organe ancré au sol qui les porte ; à surface assimilatrice bien répartie dans le volume liquide. De plus la description que fait TOMLINSON (1974) de ces plantes aquatiques marines, telles qu'*Amphibolis* et, plus encore, *Thalassodendron*, montre aussi un dimorphisme très marqué entre tiges souterraines et dressées. Les modules de *Thalassodendron* se redressent comme ceux des Potamots (mais après le 4^e nœud) et possèdent un bourgeon latent sur le premier nœud de la tige dressée (Fig. 6D). Ces bourgeons latents peuvent se développer pour produire d'autres rhizomes (rb) et la plante se met à « proliférer ». Il y a toutefois quelques différences avec *P. pectinatus* :

— Les axes dressés monopodiaux ne se ramifient pas à tous les nœuds : « *Erect axes branching monopodially, diffusely and infrequently to produce further leafy shoots, more commonly to produce flo-*

⁴ MUENSCHER (1936) présente une illustration d'une plantule ramifiée issue de la germination d'une graine de *P. americanus* ; cette plantule se compose d'une tige feuillée monopodiale portant un rhizome sympodial à l'aisselle d'une feuille basale.

wers ». (TOMLINSON 1974).

— Le rhizome n'en produit pas systématiquement d'autres à partir de bourgeons axillaires.

— Les tiges sont pérennes et ligneuses (DUARTE, HEMMINGA & MARBÁ 1996) et elles résistent beaucoup mieux aux chocs des vagues (RAYNAL-ROQUES 1981).

QUEL MODÈLE ARCHITECTURAL POUR *P. PECTINATUS* ?

CREMERS & EDELIN (1995) ont décrit une série de sept modèles architecturaux chez les plantes tropicales à ramification basitone, modèles qu'ils considèrent comme des variantes des modèles de Corner, Holttum, Chamberlin, Leeuwenberg, Massart et Petit. Les modèles de Tomlinson et de McClure devraient alors être abandonnés car si, par exemple, le modèle de McClure était appliqué aux plantes à ramification basitone dont les parties aériennes sont conformes au modèle de Roux, alors on serait en droit d'ériger les six autres variantes en à peu près autant de différents modèles architecturaux et cette démarche serait « peu conforme à l'esprit généraliste des recherches architecturales » (CREMERS & EDELIN 1995 : 1501)⁵.

À l'évidence *P. pectinatus* représente, parmi les plantes à ramification basitone, une huitième variante faite d'une partie végétative dressée conforme au modèle de Roux/Attims portant une partie générative en modèle de Holttum/Chamberlain. Quant à *P. perfoliatus*, il correspondrait à la variante, fréquente chez les Monocotylédones, à axes sympodiaux monochasiaux et à modules à floraison terminale.

Il n'est pas encore possible de décrire l'architecture de la forme rhéophyte puisque la floraison

n'a pas été observée. La floraison, si elle se produisait en eau courante, serait en toute vraisemblance terminale. Tout ce qu'on peut dire c'est que la phase monopodiale est prolongée par l'action (mécanique ?) du courant.⁶

NOMBRE D'ENTRE-NOEUDS DE LA TIGE ET FLORAISON

Le nombre d'entre-nœuds produits par une tige dressée est à peu près constant et, de plus, la longueur qu'ils pourraient atteindre reste le plus souvent bien en-deçà de la valeur maximale (de l'ordre 15 cm), de sorte que la plante fleurit presque toujours sous l'eau. Peut-être s'agit-il là d'un phénomène de « floraison automatique » au sens de BARTHÉLÉMY (1988), la plante fleurissant dès qu'elle a atteint un certain stade de développement architectural. Un indice appuyant cette hypothèse provient du fait de l'existence de nombreuses tiges ne fleurissant pas mais atteignant un développement jusqu'au stade « feuilles subopposées » alors que le nombre d'entre-nœuds n'est pas significativement différent de celui des tiges fleuries.

Il faudrait aussi vérifier si une production de graines par apomixie pourrait avoir lieu. De toutes manières le milieu aquatique favorise la sélection en faveur d'une reproduction par voie asexuée (GRACE 1993), sauf, par exemple, pour les Podostemaceae (PHILBRICK & NOVELO 1994).

Ce nombre peu variable d'entre-nœuds concernerait aussi les relais inflorescentiels ; des données suffisamment précises nous manquent pour *P. pectinatus* mais chez *P. perfoliatus* on trouve en général quatre feuilles chlorophylliennes par relais.

CONCLUSION

La discussion précédente ne doit pas faire oublier le contexte général des connaissances acquises sur *Potamogeton pectinatus*.

Cette espèce a connu dans le Léman, dès la fin du siècle dernier, une véritable explosion démographique (FOREL 1901-1904 ; LACHAVANNE & WATTENHOFER 1975 ; LACHAVANNE, JUGE &

⁵ La forte croissance intercalaire, qui permet ici l'apparition de quatre ordres axes, est exactement à l'opposé de ce que fait un Conifère ou une Dicotylédone ligneuse chez qui la croissance des entre-nœuds cesse avant (ou fort peu après) la ramification. Cette différence fondamentale pourrait faire mériter à *P. pectinatus* l'attribution d'un nouveau modèle architectural, ou d'une variante du modèle de McClure dont la définition s'inscrirait alors dans un cadre plus large.

⁶ D'après SAUVAGEAU (1893 : 4), chez *P. rufescens* (syn. *P. alpinus*), l'entre-nœud entre les deux feuilles de cette paire devient aussi long que les autres quand la plante vit dans un cours d'eau rapide.

NOETZLIN 1986). Depuis cette époque, le milieu des rives lémaniques a été perturbé par l'eutrophisation, l'aménagement des rives (digues, enrochements, installations portuaires) ; causes qui ont beaucoup modifié la distribution des nutriments et de l'énergie mécanique associée aux vagues et aux courants.

Plusieurs auteurs se sont attachés à expliquer le caractère compétitif de cette espèce par son autoécologie exprimée selon des paramètres tels que résistance mécanique, aptitude à utiliser les éléments nutritifs, productivité des individus, phénologie ou propriétés physico-chimiques du milieu. L'analyse architecturale montre que l'on peut aussi expliquer en bonne partie les caractères autoécologiques intrinsèques d'une plante. *P. pectinatus* possède une grande souplesse d'adaptation qui s'explique par ses potentialités de ramification et de croissance intercalaire, de sa stratégie d'exploration et d'exploitation. Bien que l'espèce paraisse très variable à tous les auteurs, les populations lémaniques montrent un développement stéréotypé (le Léman serait-il quasiment conquis par un clone unique ?) et la grande variabilité de l'espèce proviendrait de sélections opérées par des écosystèmes différents.

Le fait que les clones des Potamots soient capables de se déplacer sur les fonds n'est pas pour simplifier les études taxonomiques et écologiques des différentes souches d'une même espèce ou de ses hybrides. L'existence de ces nombreuses formes pose bien sûr le problème de la spéciation mais nous ne sommes pas enclin à penser que de la forme rhéophyte mérite un statut taxonomique, certes infraspécifique, particulier. En particulier le taxon *P. helveticus* (Fischer) W. Koch, en forte régression dans le Léman (LACHAVANNE et al. 1986), pourrait n'être qu'une forme de *P. pectinatus* (HAGSTROEM 1916 ; HESS et al. 1976). Les analyses, devenues classiques, de migrations enzymatiques par électrophorèse ou de séquences d'ADN, nucléaire ou mitochondrial, permettraient de mieux discuter de l'origine des nombreuses formes de *P. pectinatus*.

Remerciements

J'exprime toute ma gratitude à Francis HALLÉ, Jean-Bernard LACHAVANNE, Aline RAYNAL-ROQUES et

Adélaïde STORK pour leur patience et leurs heureuses suggestions.

RÉFÉRENCES

- ARBER A. 1920. — *Water Plants. A study of aquatic Angiosperms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BARTHÉLÉMY D. 1988. — *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique*. Thèse de doctorat, Université Montpellier II.
- BLANC P. & ANDRAOS K. 1983. — Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre *Piper* L. (Piperaceae) et les genres affines. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia* 3 : 259-282.
- CHOLLET S. 1996. — *Brève comparaison de deux formes de Potamogeton pectinatus*. Travail de certificat de botanique, Université de Lausanne.
- CREMERS G. & ÉDELIN C. 1995. — Etude de l'architecture aérienne de quelques plantes tropicales à ramification basitone : vers une révision du modèle de Tomlinson. *Canad. J. Bot.* 73 : 1490-1503.
- CRONQUIST A. 1981. — *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- DAHLGREN R.M.T. & CLIFFORD H.T. 1982. — *The Monocotyledons. A comparative study*. Academic Press, London, New York.
- DAHLGREN R.M.T., CLIFFORD H.T. & YEO P.F. 1985. — *The Families of the Monocotyledons*. Springer, Berlin.
- DELANOË O. & KELLER R. 1987. — *Pour une identification des plantes tropicales à l'aide de leurs caractères végétatifs*. Diplôme d'études approfondies, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- DIJK G.M. (VAN) & VIERSSEN W. (VAN) 1991. — Survival of a *Potamogeton pectinatus* L. population under various light conditions in a shallow eutrophic lake (Lake Veluwe) in The Netherlands. *Aquatic Bot.* 39 : 121-129.
- DUARTE C.M., HEMMINGA M.A. & MARBÁ N. 1996. — Growth and population dynamics of *Thalassodendron ciliatum* in a Kenyan back-reef lagoon. *Aquatic Bot.* 55 : 1-12.
- FERNALD M.L. 1932. — The linear-leaved North American species of *Potamogeton*, section *Axillares*. *Mem. Amer. Acad. Arts and Sci.* 17 : 1-183.
- FISHER J.B. & FRENCH J.C. 1978. — Internodal meristems of Monocotyledons. Further studies and a general taxonomic summary. *Ann. Bot.* 42 : 41-50.
- FOREL F.-A. 1901-1904. — *Le Léman, monographie limnologique*. Tome 3. F. Rouge et Cie, Lausanne.
- FRYER A. & BENNETT A. 1915. — *The Potamogeton of the British Isles*. L. Reeves and Co., Ashford, Kent.

- GOEBEL K. 1932. — *Organographie der Pflanzen*. Dritter Teil. Gustav Fischer, Jena.
- GRACE J.B. 1993. — The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms : an aquatic perspective. *Aquatic Bot.* 44 : 159-180
- GRAEBNER P. 1906. — In O. KIRCHNER, E. LOEW & C. SCHROETER. *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas*. Band 1,1. E. Ulmer, Stuttgart.
- HAGSTROEM J.O. 1916. — Critical researches on the Potamogetons. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 55 : 1-281.
- HALLÉ F. & OLDEMAN R.A.A. 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson, Paris.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A. & TOMLINSON P.B. 1978. — *Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis*. Springer, Berlin.
- HAYNES R.R. 1986. — *Potamogeton* in Louisiana. *Proc. Louisiana Acad. Sci.* 31 : 82-90.
- HEGELMAIER F. 1870. — Über die Entwicklung der Blütheile von *Potamogeton*. *Bot. Zeit.* 20 : 281-290, 297-304, 313-318.
- HESS H.E., LANDOLT E. & HIRZEL R. 1976. — *Flora der Schweiz*. Band 1. Birkhäuser Verlag, Basel.
- HUTCHINSON J. 1973. — *The families of flowering plants*. 3^d ed. Clarendon Press, Oxford.
- IRMISCH T. 1858. — *Über einige Arten aus der natürlichen Pflanzenfamilie der Potamen*. C. Bosselmann, Berlin.
- KAUTSKY L. 1987. — Life-cycles of three populations of *Potamogeton pectinatus* L. at different degrees of waves exposures in the Askö area, northern Baltic proper. *Aquatic Bot.* 27 : 177-186.
- KAUTSKY L. 1988. — Life strategies of aquatic bottom soft macrophytes. *Oikos* 53 : 126-135.
- IDESTAM-ALMQUIST J. & KAUTSKY L. 1995. — Plastic responses in morphology of *Potamogeton pectinatus* L. to sediment and above-sediment conditions at two sites in the northern Baltic proper. *Aquatic Bot.* 52 : 205-216.
- LACHAVANNE J.-B., JUGE R. & NOETZLIN A. 1986. — Evolution des macrophytes du Léman (rives genevoises 1972-1984). *Sciences de l'eau* 5 : 419-433.
- LACHAVANNE J.-B. & WATTENHOFER A. 1975. — *Les Macrophytes du Léman*. Conservatoire Botanique, Genève.
- MABBERLEY D.J. 1993. — *The Plant-Book*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MADSEN J.D. & ADAMS M.S. 1989. — The light and temperature dependence of photosynthesis and respiration in *Potamogeton pectinatus* L. *Aquatic Bot.* 36 : 23-31.
- MUENSCHER W.C. 1936. — The germination of seeds of *Potamogeton*. *Ann. Bot.* 5 : 805-821.
- POSLUZNY U. & SÄTTLER R. 1974. — Floral development of *Potamogeton richardsonii*. *Amer. J. Bot.* 61 : 209-216.
- PHILBRICK C.T. & NOVELO A. 1994. — Seed germination of Mexican Podostemaceae. *Aquatic Bot.* 48 : 145-151.
- PRÉVOST M.-F. 1967. — Architecture de quelques Apocynaceae ligneuses. *Mém. Soc. Bot. France Colloque sur la physiologie de l'arbre*, Paris.
- RAYNAL-ROQUES A. 1981. — *Contribution à l'étude biomorphologique des Angiospermes aquatiques tropicales. Essai d'analyse de l'évolution*. Thèse de doctorat. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- SAUVAGEAU M.C. 1893-1894. — Notes biologiques sur les *Potamogeton*. *Journal de Botanique* 8 : 1, 21, 45, 98, 112, 140, 165.
- SINGH V. 1965. — Morphological and anatomical studies in Helobiae. II. Vascular anatomy of the flower of Potamogetonaceae. *Bot. Gaz.* 126 : 137-144.
- TOMLINSON P.B. 1974. — Vegetative morphology and meristem dependence. The foundation of productivity in seagrasses. *Aquaculture* 4 : 107-130.
- TOMLINSON P.B. & ESSLER A.E. 1973. — Establishment growth in woody Monocotyledons native to New Zealand. *New Zealand J. Bot.* 11. 627-644.
- TROLL W. 1937. — *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Erster Band. Borntraeger, Berlin.
- WIEGLEB G. & BRUX H. 1991. — Comparison of life history characters of broad-leaved species of the genus *Potamogeton* L. I. General characterization of morphology and reproductive strategies. *Aquatic Bot.* 39 : 131-146.
- WIJK R.J. (VAN) 1988. — Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycle under field conditions. *Aquatic Bot.* 31 : 211-258.
- WIJK R.J. (VAN) 1989. — Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. III. Reproductive strategies and germination ecology. *Aquatic Bot.* 33 : 271-299.
- WIJK R.J. (VAN), GOOR E. (VAN) & VERKLEY J.A.C. 1988. — Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. II. Autoecological characteristics with emphasis on salt tolerance, intraspecific variations and isoenzyme-patterns. *Aquatic Bot.* 32 : 239-260.
- WILLIS J.C. 1973. — *A Dictionary of The Flowering Plants and Ferns*, Cambridge University Press, Cambridge.

Manuscrit reçu le 20 février 1996 ;
version révisée acceptée le 11 février 1997.