

**Direction des bibliothèques**

**AVIS**

Ce document a été numérisé par la Division de la gestion des documents et des archives de l'Université de Montréal.

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

**NOTICE**

This document was digitized by the Records Management & Archives Division of Université de Montréal.

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal

**LE CONTENU EN AZOTE DE *VALLISNERIA AMERICANA*, UN ÉLÉMENT  
INTÉGRATEUR DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIALE ET TEMPORELLE DU LAC  
ST-PIERRE, UN LAC FLUVIAL DU FLEUVE ST-LAURENT**

par

Catherine Blanchet

Département de sciences biologiques

Faculté des arts et sciences

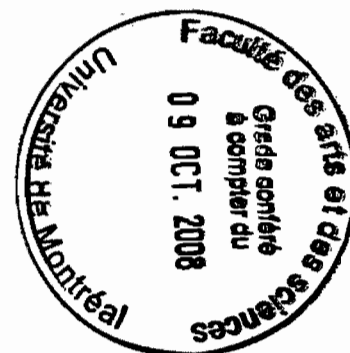
Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures

en vue de l'obtention du grade de

Maître ès science (M. Sc.)

Avril 2008

© Catherine Blanchet, 2008



Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

**LE CONTENU EN AZOTE DE *VALLISNERIA AMERICANA*, UN ÉLÉMENT  
INTÉGRATEUR DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIALE ET TEMPORELLE DU LAC  
ST-PIERRE, UN LAC FLUVIAL DU FLEUVE ST-LAURENT**

présenté par :  
Catherine Blanchet

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Antonella Cattaneo  
Président-rapporteur

Roxane Maranger  
Directrice de recherche

Jacques Brisson  
Membre du jury

## RÉSUMÉ

Des charges croissantes en azote (N), découlant de l'usage intensif des terres agricoles, pénètrent les écosystèmes aquatiques par lessivage. Les lacs et les rivières sont des sites importants pour la rétention et la transformation de cet excès de N. Bien que la dénitrification soit le mécanisme de rétention prédominant, l'assimilation par les plantes peut également être importante. Les macrophytes submergés peuvent servir d'éléments intégrateurs de la disponibilité de N dans les écosystèmes aquatiques grâce à la variabilité de leur ratio C:N. L'utilisation des macrophytes pour l'étude des changements spatiaux et temporels des nutriments est connue lors d'études dans différents systèmes, mais peu commune dans un seul écosystème. Dans cette étude, nous utilisons les ratios C:N de *Vallisneria americana* pour évaluer les changements spatiaux et temporels de la disponibilité de N dans le lac St-Pierre (LSP), un lac fluvial du fleuve St-Laurent. Les contenus en N des plantes récoltées au début de la période de croissance en juillet étaient élevés et homogènes alors que les nutriments étaient abondants. Lors de la période avec des débits plus faibles, chacune des rives a présenté une augmentation des ratios C:N dans le sens de l'écoulement des eaux suivant la décroissance de DIN. Les valeurs des plantes mesurées dans un seul écosystème en août couvraient l'ensemble des valeurs retrouvées dans la littérature. L'assimilation des plantes fut également responsable de 10,7% du N retenu dans l'ensemble du LSP et peut influencer le moment de la dénitrification, seule voie de sortie permanente de l'écosystème pour N.

**MOTS CLÉS:** macrophyte, *Vallisneria americana*, nutriment, ratio C:N, rétention, patrons spatiaux et temporels, consommation de luxe, assimilation

## ABSTRACT

The global nitrogen (N) cycle has been greatly altered by human activities, primarily fertilizer synthesis and use, doubling the amount of N naturally fixed in the terrestrial environment. A large part of this N applied on land enters aquatic ecosystems via run-off. Lakes and rivers are per unit area the most important sites on the landscape for the retention and transformation of this excess N. Although denitrification is the predominant retention term, plant assimilation may also be important. Interestingly, submerged macrophytes can serve as an integrative proxy of the N availability in aquatic ecosystems given they can alter their stoichiometric C:N ratios by storing excess N. Although this is well known across systems studies, using vascular plants to look at spatial and temporal changes in nutrients in a single aquatic system is rare. In this study we used the C:N ratios of *Vallisneria americana* to assess the spatial and temporal change in N availability in lake St. Pierre (LSP), a fluvial lake of the St. Lawrence River. Plant N content was elevated and spatially homogeneous during early growth in July when nutrients were replete. However both shores had increasing C:N ratios along the axis of flow following the decreasing DIN during the low flow period. The C:N ratios measured in the plants in this one ecosystem during August spanned the range of ratios observed in the literature. Plant assimilation was also responsible for 10,7% of the N retained in LSP likely influencing the timing of denitrification, the only permanent N removal pathway.

**KEYWORDS :** macrophyte, *Vallisneria americana*, nutrient, C:N ratio, retention, spatial and temporal patterns, luxury consumption, plant uptake

## TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ .....	i
ABSTRACT .....	ii
TABLE DES MATIÈRES .....	iii
LISTE DES TABLEAUX .....	v
LISTE DES FIGURES .....	vi
LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS .....	vii
REMERCIEMENTS.....	ix
<b>CHAPITRE 1</b> .....	<b>1</b>
<b>I. INTRODUCTION GÉNÉRALE</b> .....	<b>1</b>
1.1 PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE .....	2
1.2 MACROPHYTES COMME COMPOSANTES MÉTABOLIQUES ET STRUCTURELLES DES ÉCOSYSTÈMES AQUATIQUES.....	3
1.3 CONSOMMATION DE LUXE ET HOMÉOSTASIE CHEZ LES AUTOTROPHES .....	5
1.4 VARIABILITÉ DES RATIOS C:N CHEZ LES AUTOTROPHES .....	7
1.5 INTERACTIONS ENTRE LES MACROPHYTES SUBMERGÉS ET LES NUTRIMENTS DANS LES ÉCOSYSTÈMES AQUATIQUES .....	9
1.6 FACTEURS AYANT UNE INFLUENCE SUR L'ASSIMILATION DE N CHEZ LES PLANTES .....	11
1.7 MORPHOLOGIE DES SYSTÈMES AQUATIQUES ET INFLUENCE SUR LES DYNAMIQUES DE N.....	13
1.8 MISE EN CONTEXTE DE L'ÉTUDE .....	16
1.9 OBJECTIFS DE L'ÉTUDE .....	17
<b>CHAPITRE 2</b> .....	<b>20</b>
<b>SPATIAL HETEROGENEITY OF THE NITROGEN CONTENT IN PLANTS OF LAKE   ST-PIERRE, A FLUVIAL LAKE OF THE ST-LAWRENCE RIVER</b> .....	<b>20</b>
2.1 SUMMARY .....	21
2.2 INTRODUCTION .....	22
2.3 METHODS .....	24
2.3.1 STUDY AREA .....	24
2.3.2 SAMPLING .....	25

2.3.3 STATISTICAL ANALYSIS .....	28
2.4 RESULTS .....	28
2.4.1 WATER MASS PROPERTIES .....	28
2.4.2 SPATIAL PATTERNS .....	29
2.4.3 TEMPORAL PATTERNS .....	31
2.4.4 PLANT N ALLOCATION AND N LIMITATION .....	31
2.5 DISCUSSION .....	32
2.6 CONCLUSION.....	39
2.7 ACKNOWLEDGMENTS .....	40
2.8 TABLES .....	42
2.9 FIGURES .....	44
3. CONCLUSIONS GÉNÉRALES .....	49
4. RÉFÉRENCES.....	55
5. ANNEXE I	
CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES ET CHIMIQUES DU	
LAC ST-PIERRE POUR LES ÉTÉS 2005 ET 2006 .....	67
6. ANNEXE II	
POURCENTAGE D'AZOTE ET DE CARBONE ET RATIOS C:N	
POUR <i>VALLISNERIA AMERICANA</i> AU LAC ST-PIERRE.....	68

**LISTE DES TABLEAUX****CHAPITRE 2.**

TABLE 1.....	40
Physical characteristics of lake St. Pierre. Mean (minimum – maximum) values of total nitrogen (TN), nitrates and nitrites ( $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ ), ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ), total phosphorus (TP) and conductivity in the water column of the three water masses in 2005 and 2006. Light attenuation coefficient (K) were measured in 2006. * Denotes average light attenuation coefficients for 2000 and 2001.	
TABLE 2.....	41
Average N content (% DW) in shoots and roots of <i>Vallisneria americana</i> measured in stations of the south shore of the lake St. Pierre in 2005 and 2006. Bold characters indicate values below Gerloff and Krombholz (1966) threshold of 1.3% N DW.	



## LISTE DES FIGURES

### CHAPITRE 1.

FIGURE 1.....	6
Relation entre la biomasse des plantes aquatiques et la concentration d'un élément nutritif essentiel dans les tissus de la plante (Modifié de Wetzel 2001).	

### CHAPITRE 2.

FIGURE 1.....	42
Map of lake St. Pierre (46°12'2,57"N, 72°49'19,22"W) with sampling stations of the North shore (1N to 5N) and South shore (1S to 5S) for 2005 and 2006. Stations identified in the box represent the stations sampled during the different months in 2006. The limits of North, Central and South water masses are demarked with dark lines.	
FIGURE 2.....	43
C:N ratios (mean $\pm$ SD) of <i>Vallisneria americana</i> and integrated summer DIN concentrations ( $\mu\text{g/L}$ ) at different sites along the axis of flow of the North (A) and South (B) shore of lake St. Pierre in August 2005. Different letters denote a significant difference among sites using a LSD test in a One-way ANOVA.	
FIGURE 3.....	44
Relationship between log C:N ratios of <i>Vallisneria americana</i> and integrated summer DIN concentrations ( $\mu\text{g/L}$ ) of the North and South shore of the lake St. Pierre in august 2005.	
FIGURE 4.....	45
C:N ratios (mean $\pm$ SD) of <i>Vallisneria americana</i> for the months of July (A), August (B) and October (C) 2006 at stations along the South shore of lake St. Pierre. Different letters denote a significant difference among sites using a LSD test in a One-way ANOVA.	
FIGURE 5.....	46
Relationship between %N DW of the shoots and roots of <i>Vallisneria americana</i> for plants collected on both shores of the lake St. Pierre in August 2005 and 2006. Dotted line represents the 1:1 relationship.	

**LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS**

ADP	: adénosine diphosphate
ANOVA	: analyse de variance
ATP	: adénosine triphosphate
C:N	: ratio stoichiométrique carbone : azote
C:N:P	: ratio stoichiométrique carbone : azote : phosphore
C:P	: ratio stoichiométrique carbone : phosphore
CO <sub>2</sub>	: dioxyde de carbone
Cond.	: Conductivité
CV	: coefficient de variation
df	: degree of freedom (degré de liberté)
DIC	: dissolved inorganic carbon (carbone inorganique dissous)
DIN	: dissolved inorganic nitrogen (azote inorganique dissous)
DNA	: desoxyribonucleic acid (acide désoxyribonucléique)
DW	: dry weight (masse sèche)
g DW m <sup>-2</sup>	: gramme de masse sèche par mètre carré
K	: coefficient d'atténuation de la lumière
LSP	: Lac Saint-Pierre
MENVQ	: ministère de l'environnement du Québec
n/a	: non applicable
NADP	: nicotinamide adénine dinucléotide phosphate
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	: ammonium
NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	: nitrite
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	: nitrate
p	: probabilité

$p\text{CO}_2$	: pression partielle de dioxyde de carbone
$R^2$	: coefficient de détermination
SAV	: submerged aquatic macrophyte (macrophyte aquatique submergée)
SD	: standard déviation (écart-type)
sp.	: espèce
TDN	: total dissolved nitrogen (azote total dissous)
TN	: total nitrogen (azote total)
TP	: total phosphorus (phosphore total)
<i>V.americana</i>	: <i>Vallisneria americana</i> (Vallisnérie d'amérique)
$\mu\text{g/L}$	: microgramme par litre
$\mu\text{S/cm}$	: micro siemens par centimètre

## REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier Roxane pour m'avoir accueillie dans son labo et pour la confiance et la liberté qu'elle m'a accordées au cours de ce projet. Ces moments passés à discuter, questionner, corriger et réfléchir ont développé mon esprit critique, ma rigueur et certainement ma façon de voir la science.

Merci à Laure Tall et Gabriel Maltais-Landry avec qui j'ai partagé de nombreuses discussions et bons moments. Votre support autant scientifique que personnel a été grandement apprécié et ce n'aurait pas été aussi agréable sans vous.

Un gros merci à Dominic, qui nous a fourni non seulement une aide technique incommensurable mais qui a aussi su répondre à tous les «As-tu un truc pour..?», «comment on...?» et «ca marche plus!». Il est aussi l'inventeur de l'incroyable machine à amalgames dentaires broyeuse de plantes, sans qui je serais toujours assise avec mon mortier à maudire toutes les plantes de l'univers.

Le travail aurait été beaucoup plus long et beaucoup moins agréable sans l'aide de tout ceux qui ont contribué à l'échantillonnage et au travail au labo : Geneviève Morin-Dion, Mélissa Laniel, Dan Nguyen, Morgan Botrel et Véronique Riel.

Merci à Marie et à Richard, qui depuis longtemps m'ont suivi et m'ont soutenu dans mon parcours. Je ne pourrais jamais être suffisamment reconnaissante de tout le bien et le soutien que vous m'avez offert. Merci aussi pour l'aide pour les versions finales, celle-ci et les autres.

Merci à Dji, mon homme moderne, avec qui j'ai partagé une bonne partie de la route. Merci pour ton soutien, les belles discussions et ton accompagnement au cours de mon parcours quelques fois sinueux.

Un dernier merci à plusieurs personnes que j'ai également croisé lors de mon parcours et qui m'ont donné un coup de main toujours apprécié : Ginette Méthot, Maud Demarty, Kyle Simpson, Diane Lacasse et la bijouterie Chayer.

## **CHAPITRE 1**

### **INTRODUCTION GÉNÉRALE**

### 1.1 Problématique générale

L'effet combiné de l'utilisation excessive de fertilisants ainsi que des combustibles fossiles a grandement altéré le cycle global de l'azote (N). Les écosystèmes terrestres se voyant imposer une charge deux fois plus importante de N depuis le début du vingtième siècle (Galloway *et al.* 2002), relarguent par lessivage, une fraction importante de ce N dans les écosystèmes aquatiques (Carpenter *et al.* 1998, Boedeltje *et al.* 2005). Une fois arrivée dans les lacs et les rivières, la fraction de l'azote n'étant pas perdue par advection peut avoir de multiples destins, tels la sédimentation, la dénitrification ou l'assimilation par les plantes (Saunders et Kalff 2001). Plusieurs études se sont penchées sur la rétention de N dans les écosystèmes d'eau douce et suggèrent qu'une proportion importante de N qui y pénètre peut y être retenue (Saunders et Kalff 2001, Seitzinger *et al.* 2002, Seitzinger *et al.* 2006). Malgré le fait que les plantes vasculaires submergées ne représentent qu'un stockage temporaire pour N, ce sont des éléments intégrateurs des concentrations en nutriments du système puisque ce sont des organismes sessiles ayant la capacité d'absorber les différents nutriments et qu'elles sont présentes pour la majeure partie de la période estivale (Canfield *et al.* 1983, Schneider and Melzer 2003).

Les macrophytes submergés influencent à plusieurs niveaux la dénitrification et jouent ainsi un rôle clé dans la dynamique de N des écosystèmes aquatiques. La transformation de l'azote par la dénitrification constitue la seule voie de sortie permanente de N de l'écosystème. Bien que les macrophytes ne soient qu'un stockage temporaire, ils absorbent une quantité importante de l'azote disponible dans le milieu. De plus, ils favorisent les processus de la dénitrification au niveau des

sédiments en fournissant aux bactéries hétérotrophes, par l'intermédiaire de leurs exsudats, des sources labiles de carbone (C). Les sédiments pouvant atteindre leur capacité de stockage maximale de N, ils peuvent ainsi limiter la quantité de N pouvant y être dénitrifié par les microbes présents dans les sédiments. Les macrophytes, au moment de leur décomposition, peuvent à leur tour fournir le N et le C emmagasinés dans leurs tissus au cours de leur croissance, augmentant la quantité disponible dans les sédiments. Les plantes jouent un rôle de puit temporaire de N et permettent une deuxième chance à N, assimilé par les plantes, d'être dénitrifié, ce qui modifie non seulement la quantité, mais également le moment où celui-ci peut être dénitrifié (Mulholland *et al.* 2008). Les macrophytes stimulent aussi indirectement la dénitrification au niveau de la colonne d'eau en fournissant aux épiphytes une surface d'attache qui fourniront à leur tour des nutriments et un environnement propice pour la dénitrification par les bactéries (Weisner *et al.* 1994).

## **1.2 Macrophytes comme composantes métaboliques et structurelles des écosystèmes aquatiques**

Les macrophytes submergés sont des ingénieurs écologiques au niveau des écosystèmes, puisqu'ils sont des composantes métaboliques et structurelles importantes pour les lacs et les rivières. Ils ont le potentiel de modifier la physico-chimie de la colonne d'eau et des sédiments, en plus de créer et de transformer des habitats pour d'autres organismes (Chambers *et al.* 1999, Trelenberg, 2004). Les plantes submergées ont la capacité de modifier leur milieu en réduisant le débit de l'eau et en agissant comme barrière, réduisant ainsi l'énergie du vent et des courants

(Barko et James 1998, Chambers *et al.* 1999, Madsen et Cedergreen 2002). Elles favorisent ainsi la sédimentation de la matière en suspension, ce qui diminue la turbidité de l'eau et favorise une meilleure pénétration de la lumière dans l'eau permettant une production primaire plus importante pour tous les autotrophes mais plus spécifiquement ceux qui se trouvent en plus de profondeur comme certains macrophytes et épiphytes qui y sont rattachés (Madsen et Cedergreen 2002).

Les plantes aquatiques vasculaires modifient également la dynamique de l'oxygène dans les écosystèmes aquatiques, tant dans la colonne d'eau que dans les sédiments (Caraco *et al.* 2006). Ces changements peuvent être d'une courte durée (moins d'une journée) ou sur une échelle de temps plus longue (plusieurs mois). De façon générale, les plantes aquatiques augmentent la quantité d'oxygène dans l'eau au cours du processus de la photosynthèse. On observe chez les plantes un cycle circadien pendant lequel elles rejettent de l'oxygène dans leur milieu lorsqu'elles effectuent la photosynthèse le jour et elles absorbent de l'oxygène, en plus petite quantité, la nuit par le processus de respiration, modifiant ainsi les concentrations dans le milieu (Kalff 2002).

Les macrophytes submergés ont également le potentiel de modifier la composition minérale des sédiments en contrôlant les flux des nutriments entre les sédiments et la colonne d'eau (Barko et James 1998, Madsen et Cedergreen 2002) et en accumulant au sol la matière en suspension riche en éléments nutritifs (Sand-Jensen 1998). Ils agissent comme des puits de phosphore (P) dans les sédiments en quantité proportionnelle à la biomasse des macrophytes (Rooney et Kalff 2003). De plus, par le biais de leur système lacunaire qui transporte les gaz dans leur organisme,



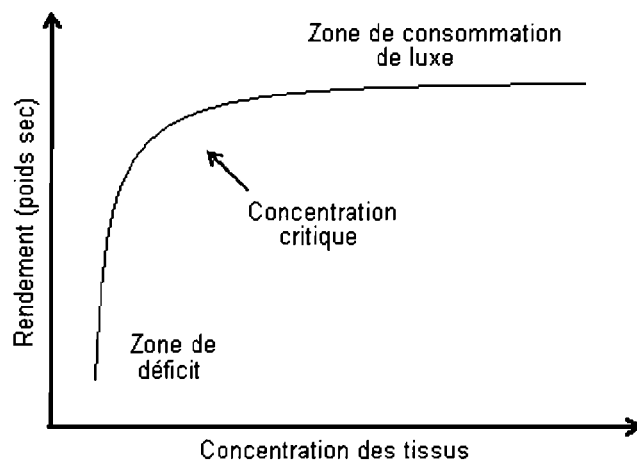
les plantes amènent l'oxygène jusqu'à leurs racines et génèrent de petites zones oxygénées dans les sédiments. Celles-ci sont importantes dans la régulation de nombreux phénomènes redox comme la dénitrification et la nitrification et peuvent, en plus, concentrer certains éléments comme le fer ou le phosphore. Ces nutriments deviennent subséquentement disponibles pour les plantes (Wigand et Stenvenson 1997).

### **1.3 Consommation de luxe et homéostasie chez les autotrophes**

Chez les autotrophes, l'acquisition et la perte de différents éléments nutritifs comme C, N ou P ne sont pas parfaitement couplés; le contenu stœchiométrique est le résultat de la respiration, de l'exsudation et de la perte des feuilles et des racines. Ces organismes ne sont pas contraints d'être strictement homéostatiques et ne montrent pas obligatoirement une croissance équilibrée. L'homéostasie est un processus de régulation interne permettant de contrôler la composition de l'organisme malgré les variations du milieu extérieur et ce processus permet de maintenir une croissance équilibrée, c'est-à-dire une équivalence entre la perte et le gain d'un certain élément (Sterner et Elser 2002). Ainsi, chez les autotrophes, il est possible d'observer une variation du contenu interne de certains éléments et ce, parmi différents organismes d'une même espèce lorsqu'il y a une variation dans leurs milieux environnants.

Lorsqu'un autotrophe est placé dans un milieu où un élément comme N, P ou la lumière limite sa croissance et une fois ses besoins métaboliques comblés, il peut stocker les autres éléments nutritifs disponibles dans son organisme en quantité

supérieure à ce qui lui est nécessaire pour sa croissance immédiate. C'est le phénomène de la consommation de luxe (fig.1) (Gerloff et Krombholz 1966, Sterner et Elser 2002). On observe ainsi un déséquilibre entre le taux de croissance et l'absorption nette de nutriments et une diminution du ratio carbone : azote (C:N) ou carbone : phosphore (C:P) (Wetzel 2001).



**Figure 1** : Relation entre la biomasse des plantes aquatiques et la concentration d'un élément nutritif essentiel dans les tissus de la plante. (Modifié de Wetzel 2001)

Ces éléments qui ne sont pas requis immédiatement pour le métabolisme ou la structure sont stockés principalement dans les vacuoles et dans le cytoplasme. Ceux-ci ont un fort potentiel de variation de leur contenu dû à l'accumulation de divers éléments comme N que l'on retrouve sous formes de nitrate, d'acides aminés ou de composés organiques ou du P qui est retrouvé sous forme d'acides phytiques, de phosphates inorganiques ou de poly-phosphates (Sterner et Elser 2002, Rhee 1978).

Selon l'étude de Xie *et al.* (2005) sur *Vallisneria* sp., ce macrophyte vasculaire aurait la capacité d'augmenter sa concentration en N jusqu'à 20,2% lorsque placé dans des conditions favorables et riches en N biodisponible. Ces ressources stockées peuvent ensuite être utilisées lorsque l'élément devient limitant ou lorsque l'élément actuellement limitant deviendra disponible, permettant ainsi une poussée de croissance.

#### **1.4 Variabilité des ratios C:N chez les autotrophes**

Le carbone est un élément clé dans la structure des végétaux puisqu'il est utilisé dans la construction des molécules de cellulose et de lignine et verra son importance relative augmenter avec le besoin grandissant de charpente des plantes. Ainsi, un autotrophe unicellulaire ne nécessitant aucune structure rigide aura un plus faible ratio C:N ou C:P qu'une plante terrestre nécessitant une structure plus robuste pour s'ériger vers le haut et supporter l'effet de la gravité (Sterner et Elser 2002, Baird et Middleton 2004). Les macrophytes submergés se trouvent entre ces deux groupes, nécessitant une bonne structure constituée de C, mais plus faible que celles des végétaux terrestres puisqu'ils vivent dans une matrice plus visqueuse minimisant ainsi l'effet de la gravité (Baird et Middleton, 2004, Duarte 1992). Chaque espèce ayant une constitution particulière, elle aura également un besoin en C lui étant propre (Sterner et Elser 2002). Par contre, ces besoins sont très similaires chez les plantes ayant des structures ou des environnements similaires (Duarte 1992).

La grande variabilité des besoins structuraux occasionne une grande amplitude des ratios C:N dans le règne végétal. Redfield (1963) a établi un des ratios les plus connus avec les autotrophes unicellulaires et le phytoplancton, leur attribuant un ratio C:N:P moyen de 106:16:1. Les plantes marines benthiques ont pour leur part un ratio de médian de 550:30:1 (Atkinson et Smith 1983). En plus de démontrer le plus grand besoin de C chez les plantes benthiques par rapport au phytoplancton, il a été démontré que le ratio Atkinson a un plus grand potentiel de variation que le ratio Redfield (Atkinson et Smith 1983, Baird et Middleton 2004), suggérant une plus forte variabilité des ratios C:N chez les plantes benthiques comparativement au phytoplancton. À l'autre extrême, les végétaux terrestres ont des ratios complètement différents, avec une proportion de carbone beaucoup plus élevée. À titre d'exemple, le pommier a un ratio C:N moyen de 165 : 1 (Sterner et Elser 2002).

En plus des degrés considérables de variabilité observés entre les différentes espèces (Atkinson et Smith 1983, Duarte et Kalff 1990, Duarte 1992), certaines études ont également mis de l'avant les variations pour une seule espèce, mais située dans différents systèmes (Villar *et al.* 1996, Shardendu et Ambasht 1991).

Les variations des contenus en éléments nutritifs chez les macrophytes submergés ne dépendent pas seulement des concentrations du milieu. À différents moments de leur croissance, les plantes ont des besoins métaboliques qui varient et qui peuvent modifier l'assimilation de nutriments et ainsi influencer leur ratio C:N. Les plantes aux débuts de leur croissance ont un fort besoin de N puisque celui-ci sert à la synthèse de protéines, à la fabrication d'acides nucléiques, d'ATP, d'ADP et de NADP (Sterner et Elser 2002, Tripathi *et al.* 1991). Ces processus sont beaucoup plus

actifs chez les jeunes pousses que chez les plantes plus vieilles puisque ces dernières ont une croissance réduite qui se résume à quelques méristèmes encore actifs et des feuilles plus vieilles qui font de la photosynthèse et de la respiration mais qui ne croissent plus (Sterner et Elser 2002, Gusewell 2004).

### **1.5 Interactions entre les macrophytes submergés et les nutriments dans les écosystèmes aquatiques**

La variabilité du contenu en nutriments des plantes dans un milieu aquatique a incité Canfield *et al.* (1983) à réexaminer l'indice trophique des lacs afin de considérer le potentiel total de nutriments dans un lac. Ainsi, il a soutenu que le contenu en nutriments des macrophytes aquatiques devrait faire partie intégrante de l'indice d'eutrophisation des systèmes aquatiques puisque ceux-ci pouvaient comprendre une fraction non-négligeable du contenu en nutriments du milieu. Les critères conventionnels pour mesurer l'indice trophique de lacs ne tiennent pas compte des nutriments, de la biomasse ou de la production qui sont associées aux macrophytes et donc, l'indice peut-être sous-estimé, surtout dans les milieux où on observe une forte biomasse de macrophytes.

Les macrophytes submergés, ayant les feuilles dans la colonne d'eau et les racines ancrées dans les sédiments, ont longtemps donné lieu à de nombreux débats sur la région responsable de l'absorption des nutriments. De nombreuses études ont soutenu que l'assimilation de N et P avait lieu au niveau des racines (Carignan et Kalff 1980, Chambers *et al.* 1989, Huebert et Gorham 1983) tandis que d'autres

études ont insisté sur le fait que l'absorption des nutriments pouvait également avoir lieu au niveau des feuilles (Nichols et Keeney 1976, Xie *et al.* 2005). Nous savons maintenant que ces deux affirmations sont véridiques et que, selon le milieu et la disponibilité de nutriments, la majorité des macrophytes submergés s'ajustent afin d'optimiser la prise de nutriments (Demars *et al.* 2007, Kalff 2002). L'ammonium étant la source de N préférée pour les macrophytes submergés et cet ion étant principalement disponible dans les sédiments, les plantes favoriseront ainsi l'assimilation par les racines (Kalff 2002, Wetzel 2001). Par contre, dans un milieu où les concentrations de N biodisponible sont élevées également dans la colonne d'eau, l'assimilation peut également se faire par les feuilles (Nichols et Keeney 1976, Xie *et al.* 2005, Boedeltje *et al.* 2005). La proportion d'absorption entre les racines et les feuilles dépend simplement de la biodisponibilité des nutriments dans la colonne d'eau par rapport à celle dans l'eau interstitielle des sédiments (Pelton *et al.* 1998, Barko *et al.* 1991). De façon générale, les plantes favorisent l'absorption de nutriments du milieu le plus riche. C'est-à-dire, dans les lacs oligotrophes où les concentrations en nutriments dans la colonne d'eau sont faibles, les macrophytes favoriseront l'absorption de N et P par les racines puisque la source de nutriments est plus importante dans les sédiments. Par contre, dans les lacs à tendance eutrophes, où la colonne d'eau est riche en nutriments, ou dans des lacs où les sédiments sont pauvres en nutriments, les macrophytes favoriseront l'absorption par les feuilles. Les plantes peuvent également combiner l'absorption par les racines et par les feuilles.

### 1.6 Facteurs ayant une influence sur l'assimilation de N chez les plantes.

L'équilibre stœchiométrique des plantes vasculaires submergées est soumis aux influences de nombreux facteurs physiques et chimiques. Ces facteurs ont la capacité d'influencer positivement ou négativement l'assimilation des nutriments et ainsi modifier les ratios C:N. Le phosphore est, avec l'azote, un élément inorganique majeur qui promeut la croissance des plantes (Tripathi *et al.* 1991). En plus de sa forte propension à limiter leur développement (Schindler 1977), P peut également influencer négativement l'assimilation de N (Berge *et al.* 1997). Pour ce qui est de l'azote, toutes les formes présentes dans l'eau ne peuvent être assimilées par les plantes : seul l'azote inorganique dissous (DIN) est biodisponible pour les macrophytes submergés. Le DIN est composé majoritairement de nitrates et d'ammonium, mais, bien que les plantes soient capables d'assimiler ces deux formes d'azote inorganique, l'ammonium est la source préférablement utilisée par la majorité des macrophytes submergés (Kalff 2002, Boedeltje *et al.* 2005). Les sources de fortes concentrations de DIN sont anthropiques puisqu'elles découlent majoritairement de l'utilisation d'engrais et de fumiers pour engraisser les terres agricoles ( $\text{NH}_4^+$ ) et de l'augmentation de la densité humaine sur les bassins versants ( $\text{NO}_3^-$ ) (Kalff 2002). À l'inverse, les forêts non perturbées entraînent le lessivage de formes inorganiques d'azote (Howarth *et al.* 1996).

Le phosphore est l'élément qui montre la plus grande variabilité de sa concentration à l'intérieur d'une espèce de plantes aquatiques, suivi par l'azote et le carbone. Le C étant relié principalement aux fonctions structurelles, il varie très peu et ainsi, les variations des ratios C:N ou C:P chez une espèce sont dominées par les

variations de N ou de P (Duarte et Kalff 1990). Gerloff et Krombholz (1966) ont établi les seuils critiques sous lesquels la plante était en carence de N et de P. Ils ont étudié plus particulièrement la vallisnérie et ont établi ses seuils à 1,3% du poids sec pour N et à 0,13% du poids sec pour P. Des concentrations en nutriments dans les tissus des plantes en dessous de ceux-ci indiquent chez la vallisnérie une carence et une obstruction au rendement optimal de la plante.

Bien que la concentration de carbone chez les plantes aquatiques soit moins encline à varier entre les organismes d'une même espèce, elle peut tout de même être influencée par la disponibilité dans l'écosystème. Le carbone étant surtout utilisé sous forme de carbone inorganique dissous (DIC), les plantes accapareront principalement le CO<sub>2</sub> dissous dans la colonne d'eau qui sera absorbée lors de la photosynthèse (Kalff 2002). Ainsi, la variation de  $p\text{CO}_2$  peut influencer l'établissement du ratio C:N chez les macrophytes submergés (Overath *et al.* 1991). Une augmentation de  $p\text{CO}_2$  entraîne une augmentation de l'activité enzymatique aux sites de fixation du carbone et peut également augmenter les taux de photosynthèse (Kalff 2002). On observe alors une augmentation de la proportion de C accaparée par les plantes par rapport aux autres nutriments comme N. Cet effet de dilution des nutriments induit une augmentation du ratio C:N (Overath *et al.* 1991). Les faibles concentrations en DIC sont souvent observées aux endroits ayant de denses lits de macrophytes et qui ont de faibles vitesses et où la surface de l'eau est calme. Ainsi les plantes faisant de la photosynthèse absorbent le CO<sub>2</sub> disponible et les conditions ne favorisent pas la diffusion rapide du CO<sub>2</sub> dans la colonne d'eau (Kalff 2002).



L'intensité lumineuse, par le biais de la photosynthèse, joue un rôle déterminant dans l'acquisition et la fixation de N et donc, dans l'établissement du ratio C:N chez les plantes. Les pigments chlorophylliens, lieux réactionnels de la photosynthèse, contiennent des noyaux tétrapyrroliques contenant chacun plusieurs atomes de N, et ces derniers fournissent à la plante les composés métaboliques nécessaires pour sa croissance (Kirk 1994, Yongke 2005). Les plantes dans un milieu de croissance sujet à une forte luminosité dépendent d'un moins grand nombre de ces centres réactionnels pour subvenir à leurs besoins métaboliques, ainsi un nombre plus faible d'atomes de N est séquestré pour la photosynthèse. On observe donc un lien franc entre l'augmentation de l'intensité lumineuse et l'augmentation du ratio C:N (Sterner et Elser 2002, Cronin et Lodge 2003, Li *et al.* 2005).

Le débit peut également être un élément important dans l'assimilation de N par les plantes aquatiques. Un fort débit aura un effet multiplicatif sur la charge de nutriments imposée à la plante. C'est-à-dire que, malgré une faible concentration en nutriments dans la colonne d'eau, une plante soumise à un fort débit se voit imposer une charge plus forte en nutriments. Ainsi, une augmentation du débit peut entraîner une diminution du ratio C:N pour une concentration de nutriments équivalente.

### **1.7 Morphologie des systèmes aquatiques et influences sur les dynamiques de N**

La morphologie des systèmes aquatiques influence le sort de N qui y pénètre. Ainsi, les rivières ayant un débit rapide et un faible temps de séjour retiennent une fraction plus faible de N qui y pénètre. Le N restant n'ayant pas été retenu passera par

advection à une autre masse d'eau située en aval. D'autre part, puisqu'ils possèdent des cuves retenant l'eau et un débit plus faible, les lacs ont un temps de résidence de l'eau généralement plus élevé. De par ce fait, les lacs ont un plus grand potentiel de rétention de N que les rivières et une fraction plus faible sera exportée en aval (perdu par advection). Sanders et Kalff (2001) ont caractérisé cette rétention en attribuant un potentiel de rétention de N de 2% pour les rivières contre 34% pour les lacs objets de leur étude.

Il est également possible de retrouver une forte hétérogénéité hydrologique à l'intérieur même d'un écosystème aquatique. Certaines zones peuvent comporter un fort débit tandis que d'autres régions, des eaux stagnantes. Des zones ayant des biomasses de plantes aquatiques importantes ou un long temps de résidence des eaux peuvent favoriser la sédimentation et la dénitrification. Ces différents facteurs peuvent ainsi influencer de différentes façons les processus de rétention à l'intérieur de l'écosystème et favoriser une variabilité des dynamiques dans le système. De plus, l'entrée de tributaires portant de fortes charges de nutriment dans un écosystème peut également influencer l'hétérogénéité spatiale, non seulement de la physico-chimie mais également des processus biologiques puisque ces nutriments peuvent favoriser à leur tour l'assimilation par les plantes et la dénitrification.

Selon cette même étude de Saunders et Kalff (2001), la rétention de N dans les écosystèmes aquatiques serait en majeure partie causée par la sédimentation et la dénitrification qui accaparent respectivement 37% et 63% du N retenu. L'importance des plantes est jugée négligeable mis à part leur effet bénéfique sur la sédimentation et la dénitrification (Cornwell *et al.* 1999, Saunders et Kalff 2001). D'autres études

sur l'importance des macrophytes et sur la rétention de N dans les lacs (Marion et Paillisson 2003, Van Donk 1993) et les rivières (Clarke 2002, Wilcock *et al.* 2002) ont souligné la capacité de rétention de N par les plantes, mais cette fraction reste néanmoins négligeable.

La séquestration par les plantes permet, lors de leur sénescence, de donner une deuxième chance aux bactéries dénitrifiantes de retourner l'azote sous forme gazeuse dans l'atmosphère. De plus, le processus de la dénitrification a la possibilité de s'étendre sur toute la durée pendant laquelle les plantes resteront dans le système aquatique et ce, même pendant l'hiver, augmentant ainsi le potentiel de dénitrification. Van Donk (1993), a démontré que dans un lac bio-manipulé où les charges en azote étaient très importantes et où la biomasse de macrophytes était forte, les plantes avaient une forte capacité de stockage, soit 86% du N était retenu dans le système. De plus, à la sénescence des macrophytes, seulement 30% de cet azote fut relargué dans la colonne d'eau, la différence ayant été perdue soit par dénitrification ou par sédimentation.

Les plantes vasculaires submergées ont une période de croissance qui s'échelonne sur une grande partie de la saison estivale et reflètent ainsi, par leur composition, la disponibilité des nutriments au cours de cette période. De plus, ce sont des organismes sessiles et qui sont ainsi des éléments intégrateurs de la concentration de nutriments pour un endroit donné de l'écosystème. Pour sa part, le phytoplancton possède des taux de renouvellement beaucoup plus rapides et il a la capacité de se mouvoir dans la colonne d'eau et dans l'écosystème (Kalf 2002).

Ainsi, son contenu en nutriments ne peut être considéré comme représentatif d'une région de l'écosystème ou de la période estivale.

### **1.8 Mise en contexte de l'étude**

De nombreuses études ont fait état de la grande hétérogénéité de l'écosystème du lac St-Pierre (LSP), un large lac fluvial du fleuve Saint-Laurent, autant de par son hydrologie (Hudon *et al.* 2005), sa physico-chimie (Martin *et al.* 2005, Hudon et Carignan 2008) que par la densité des organismes photosynthétiques qui y sont implantés (Vis *et al.* 2007, Vis *et al.* 2008). À ce, s'ajoute de hauts taux de dénitrification et d'assimilation par les plantes qui convergent en une forte variabilité des concentrations d'azote inorganique dissous. Plusieurs études démontrent également le potentiel de variations des ratios C:N chez les macrophytes submergés selon des conditions environnementales (Villar *et al.* 1996, Shardendu and Ambasht 1991). Ainsi, l'agencement de ces différents facteurs qui varient non seulement de façon spatiale, mais également de façon temporelle au cours de la période estivale, font du LSP un milieu propice à l'étude des macrophytes submergés comme éléments intégrateurs de l'hétérogénéité spatiale et temporelle de l'azote de cet écosystème complexe.

### 1.9 Objectif de l'étude

Peu d'études se sont penchées sur la variabilité spatiale et temporelle des contenus en N des macrophytes submergés à l'intérieur d'un seul écosystème aquatique. L'objectif de cette étude étant donc de cerner les dynamiques des ratios C:N chez *Vallisneria americana* dans différentes régions du Lac St-Pierre (LSP). Le choix de *V. americana* comme plante d'étude allait de soi puisque c'est la plante dominante, couvrant 80 % du LSP (St-Cyr *et al.* 1994). De plus, elle s'implante sur l'ensemble du LSP peu après le début et demeure jusqu'à la toute fin de la période estivale. L'utilisation de *V. americana* nous a également permis de supprimer l'effet de la variabilité des contenus en N possibles entre les différentes espèces cernant seulement les variations dues au milieu de croissance.

Compte tenu de la forte charge en N apportée par les tributaires dans le LSP, mais également de la décroissance des concentrations de DIN le long de l'axe de l'écoulement des eaux notre hypothèse est que cette forte variabilité des concentrations de DIN sera reflétée par une forte fluctuation des ratios C :N de *V. americana* sur l'ensemble du LSP. La rive sud étant sujette aux plus fortes variations de DIN, on devrait pouvoir y observer de plus grands écarts entre les ratios mesurés en amont par rapport à ceux mesurés en aval. Les fortes charges de N biodisponible apportées par les tributaires permettra aux plantes d'effectuer de la consommation de luxe et d'accumuler N ce qui sera reflété par de faibles ratios C :N contrairement aux plantes en aval, sujettes à de très faibles concentration en N et enclines à des carences en N et ainsi des ratios C :N plus élevés. De plus, les hautes concentrations de nutriments apportées par le lessivage printanier devraient également favoriser

l'assimilation de N par les plantes aquatiques au début de la période estivale. La conjoncture entre l'important apport de nutriments et des forts besoins métaboliques des plantes au début de la période de croissance des plantes, se traduira par de faibles ratios C:N. Subséquemment, nous sommes portés à croire que les ratios C:N chez *V. americana* varieront non seulement spatialement sur l'étendue du LSP, compte tenu de l'hétérogénéité du milieu lui-même, mais également selon le moment de la saison en raison des variations des concentrations en N et des variations des besoins métaboliques. Bien que d'autres facteurs tels la luminosité ou la concentration en phosphore puissent influencer l'assimilation de N par les macrophytes submergés, il est juste de croire que, contrairement aux concentrations en DIN, ces facteurs sont relativement constants sur l'ensemble du LSP et ainsi n'influenceront pas la variabilité des ratios C:N.

La présente étude se rapporte aux données recueillies sur deux années consécutives, 2005 et 2006, au lac St-Pierre. En premier lieu, les résultats d'une évaluation de l'hétérogénéité spatiale des ratios C:N de la *V. americana* sur l'ensemble de l'écosystème, en prenant en considération l'intégration des nutriments pour l'ensemble de la période de croissance des macrophytes, sont présentés. Ces résultats sont présentés avec les données récoltées en 2005. Les ratios C:N y sont reportés pour l'ensemble de la rive nord et de la rive sud. En second lieu, les résultats d'une approche temporelle des ratios C:N au cours de la période de croissance de 2006 seront abordés. Les analyses étant concentrées sur les herbiers de la rive sud, nous avons évalué les patrons de ces ratios au début, au point culminant et à la fin de la période de croissance. Finalement, afin de voir globalement les incidences du

contenu en azote des plantes, nous considérons la rétention totale de l'azote par les macrophytes submergés pour l'ensemble du lac St-Pierre à l'aide de bilan de masses déjà établis pour cet écosystème.

## **CHAPITRE 2**

# **SPATIAL AND TEMPORAL HETEROGENEITY OF THE NITROGEN CONTENT IN PLANTS OF LAKE ST. PIERRE, A FLUVIAL LAKE OF THE ST. LAWRENCE RIVER**

Catherine Blanchet and Roxane Maranger\*


Département de Sciences biologiques,

Université de Montréal,

C.P. 6128, succ. Centre-ville

Montréal, QC, Canada H2C 3J7

Phone: 514 343-7779

Email: 

\*corresponding author



## 2.1 Summary

1- Submerged aquatic macrophytes are non-homeostatic organisms in that they can store excess nutrients such as nitrogen (N) in their tissues and have a wide range of stoichiometric ratios. Given that N concentrations can be highly variable in space and time, submerged aquatic plants may reflect this important spatial and temporal heterogeneity through their C:N ratios within a single ecosystem.

2-*Vallisneria americana*, the dominant aquatic vascular plant in lake St. Pierre, a large fluvial lake of the St. Lawrence River, was sampled at several sites along the axis of flow of the North and South shores in 2005 and 2006. The C:N ratios of the whole plant, their roots and leaves at different sites and dates were compared to the N concentrations of the water column to assess both spatial and temporal changes of the N content of this prototypic submerged aquatic macrophyte.

3- Distinctive spatial patterns in C:N ratio patterns were observed in different months of the growing season. Low and constant C:N ratios were observed in all sites in July whereas the ratios were very different among sites in August and October.

4- Statistically-significant differences for C:N ratios of *V. americana* were observed between stations located upstream and downstream for both shores of the fluvial lake for August. The South shore showed greater variability with almost a 3-fold difference in the C:N ratios of plants collected upstream as compared with those collected downstream. Ratios typically increased along the axis of flow as the gradient of mean summer dissolved inorganic nitrogen dropped.

5- We estimate that 10.7% of the total N retained in the lake was bound in macrophytes. Given that aquatic vegetation acts as a temporary N storage term, the

relative importance of plants in N retention in lakes could impact the timing for other important processes such as denitrification.

## **2.2 Introduction**

Excessive use of both nitrogen (N) and phosphorus (P) in land fertilizer has led to an increase in the amount of nutrients entering aquatic ecosystems via runoff (Carpenter *et al.* 1998, Boedeltje *et al.* 2005). Once in the receiving waters, both nutrients are required by plants for growth (Schindler 1977) and excessive algal uptake of both nutrients results in eutrophication and reduced water quality (Smith 1999, Bennett *et al.* 2001). Interestingly, P has no permanent loss pathway from a lake other than advection, whereas N can be processed by numerous microorganisms and exits the system in gaseous forms via denitrification.

Modelling studies suggest that a large fraction of N that enters freshwater aquatic ecosystems is retained (Seitzinger *et al.* 2002, Seitzinger *et al.* 2006, Mulholland *et al.* 2008, Harrison *et al.* personal communication, Washington State University). Nitrogen that is not advected from a river reach or exported from a lake has multiple fates including sedimentation, denitrification, or plant assimilation (Saunders and Kalff 2001). Submerged aquatic vegetation (SAV) likely serves as an integrative proxy of spatial and temporal availability of nutrients in aquatic ecosystems (Canfield *et al.* 1983). Given its considerably longer turnover time (Kalff 2002), its capability of storing variable amounts of N and its sessile nature (Canfield *et al.* 1983, Schneider and Melzer 2003), SAV is more representative of system productivity than planktonic algae. When the plants senesce and decompose, part of

the N retained may be transformed into gaseous forms by denitrifying bacteria and so would be lost permanently from the aquatic ecosystem. Therefore vascular plants may act as an important temporary internal storage sink for N and are predicted to influence the timing and capacity for denitrification.

The increased amount of N available for SAV as a function of higher inputs will likely induce a change in the plants' stoichiometric ratios (Sterner and Elser 2002). N is used by macrophytes for the synthesis of nucleic acids, proteins, ATP, ADP and NADP. Given that submerged macrophytes are nonhomeostatic organisms, once these primary needs are met, the plant stores N via luxury consumption (Gerloff and Kromholz 1966, Leigh and Wyn-Jones 1985, Sterner and Elser 2002). This additional N stored by the plants is typically used when this resource becomes limiting. The factors regulating the nutrient content of SAV have been the subject of many studies (Boedeltje *et al.*, 2005, Overath *et al.*, 1991, Xie *et al.*, 2005). The storage of excess N is primarily controlled by light and nutrient availability where the C:N ratios of plants decrease under low light conditions and in systems with higher nitrogen concentrations (Sterner and Elser 2002). Dissolved inorganic carbon (DIC) and P availability also regulate the vascular plant capacity to store excess N (Berge *et al.*, 1997, Overath *et al.*, 1991).

The amount of excess N stored by SAV can be quite impressive. A study by Xie *et al.* (2005) showed that *Vallisneria* sp. could enhance its N concentration by up to 20.2 %. Although a considerable amount of variability in the C:N ratios has been reported among plant species (Atkinson and Smith, 1983, Duarte and Kalff, 1990, Duarte 1992, Tripathi *et al.*, 1991) and within a species among systems (Villar *et al.*, 1996, Shardendu and Ambasht, 1991), few studies have considered the importance of

the spatial and temporal variability of N content or the C:N ratios in plants within an ecosystem. Given that light and nutrient availability varies considerably over space and time in a single system, vascular plants may serve as an important proxy for these spatial and temporal dynamics because that they are spatially fixed and have relatively long periods of growth. Therefore, the focus of this study was to evaluate the C:N ratio of *Vallisneria americana* at different locations of Lake St. Pierre (LSP), a large fluvial lake of the St. Lawrence River with extensive stands of submerged macrophytes. The combination of high nutrient loads, hydrological changes over the summer, elevated rates of denitrification and uptake of N by plants results in highly variable concentrations of dissolved inorganic nitrogen (DIN) in LSP, with a pronounced decrease in concentrations along the axis of flow (Hudon and Carignan 2008, Tall and Maranger personal communication, Université de Montréal). How these changes in N concentrations influence the C:N ratios of SAV has yet to be determined and is the focus of the present study.

## **2.3 Methods**

### *2.3.1 Study area*

LSP (Fig. 1) is the last and largest (300 km<sup>2</sup>) fluvial lake of the St. Lawrence River system. It has a unique hydrology in that the main tributaries feeding the lake differ greatly in their chemical characteristics and barely mix laterally (Frenette *et al.* 2006, Vis *et al.* 2007), forming a complex aquatic ecosystem with a great spatial heterogeneity. The average depth of the system is approximately 3 m. The deep navigational channel (>12 m) created by humans and running through the center of

the lake, however, has greatly impacted the hydrology of the system in that it concentrates 70% of the water flow of the LSP. Primarily fed by the clear waters of lake Ontario, the central water mass has lower average nutrient and DOC concentrations than the waters flowing along the North and South shores (Vis *et al.* 2007). The North and the South shore have brownish waters that are very rich in nutrients (North shore TP 30-60  $\mu\text{g L}^{-1}$ , TN  $\sim 500 \mu\text{g L}^{-1}$ , South shore TP  $\sim 50 \mu\text{g L}^{-1}$ , TN  $\sim 700 \mu\text{g L}^{-1}$ , Vis *et al.* 2007). The North shore is fed mostly by the Ottawa River while the main tributaries entering the South shore of the lake, the Richelieu, Yamaska and St-François Rivers are heavily impacted by agriculture and provide nutrient-rich waters to this section of the LSP (Vis *et al.* 2007).

The slow flowing, shallow waters (<3 m) and the gently-sloped shores of this nutrient rich ecosystem make it a favourable habitat for submerged and emergent macrophytes, which cover approximately 80% of the total lake surface area (Vis *et al.* 2007). The SAV is dominated mostly by *V. americana* Michx., *Potamogeton Richardsonii* Richardsonii (A. Bennett) Rydb and *Stuckenia pectinata* (L.) Boerner (Vis *et al.*, 2003).

### 2.3.2 Sampling

Sampling was carried out over a two year period. In the summer of 2005, 25 sites were sampled 5 times between June and September and water was collected for nutrients (TN, TDN,  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ ,  $\text{NH}_4^+$  and TP). Conductivity, dissolved oxygen, temperature and pH were measured using a YSI Probe. Stations were located on 5 transects spread out in the three water masses (Fig.1). From the 25 stations sampled, 11 were chosen for plant collection in mid-August on the north and south shore where

most of the LSP plant biomass is located. Five sites on the North shore (1N to 5N) and six sites on the South shore (1S to 5S) where evenly spread out with an additional station in the tributaries plume on the south shore to capture the dynamics of the high nutrient load. Nutrient analysis and physico-chemical characteristics recorded in June and July, prior to plant collection, to enabled us to characterize more comprehensively the changing conditions during the growth period of the sampled plants. Plant samples were collected by gently removing them either by hand or using a rake *V. americana*, also known as wild celery, was chosen for plant nutrient analysis due to its high abundance and its ubiquitous distribution in LSP. *V. americana* is a late succession species and the plant typically grows between the months of July and September in waters of eastern Quebec (Fassett 1960). However it should be noted that we collected fresh plant material in October 2006.

In the summer of 2006, the sampling efforts were concentrated only on the South and central water masses of the LSP since the highest heterogeneity of DIN occurred in these regions. Sampling was conducted on three occasions during the summer. Overall, three stations were sampled in the central water mass and five stations in the South water mass in July, August and October (Fig. 1). Samples were taken as described above for several physical and chemical variables. Light attenuation was also determined for the sampling sites using a LI-COR LI-190 Sensor.

For each site of plant sampling in 2005 and 2006, three independent samples of *V. americana* plants were carefully taken and placed in a sealed plastic bag with a sufficient amount of lake water to prevent them from drying. Great care was taken to collect the root system. Within a few hours of collection, each sample was carefully

hand washed to remove epiphytes, detritus and dead leaves. Plant samples collected in 2005 were separated in three sections: apex, center and roots while samples of summer 2006 were divided in roots and leaves. All samples were freeze-dried and reduced to fine homogenous powder. Carbon and nitrogen analysis were conducted with a Carlo Erba EA 1108 Elemental Analyser using acetanilide and atropine as calibration standards. Results in percentage of nitrogen and carbon content were converted in molar carbon:nitrogen (C:N) dry weight ratios for each section of the plants (Cronin and Lodge 2003, Duarte 1992). To estimate the C:N ratio of the entire plant, five independent plants of *V. americana* were selected randomly from the lake. They were then divided in three sections as described previously and each of these sections of the plants was weighed. The weight proportions of the apex, the center and the roots were 10,0%, 53,5% and 36,5% respectively. These proportions along with the corresponding C:N ratios of each section, enabled us to estimate the C:N ratio of the entire plant. The leaves corresponded to the sum of the apex and central sections. Spatial and temporal patterns were all done with ratios of entire plants.

All water samples were collected in acid-cleaned bottles. Samples for nitrates and nitrites ( $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ ), ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) and total dissolved nitrogen (TDN) were filtered on a Nalgene SFCA 0.45 $\mu\text{m}$  acrodisc filter.  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  and  $\text{NH}_4^+$  were measured by automated flow injection analysis (Lachat methods 10-107-04-1-B and 10-107-06-1-F), and total nitrogen (TN) and TDN were measured as  $\text{NO}_3^-$  after alkaline persulfate digestion of 50 mL samples at 120°C (D'Elia *et al.* 1977). Total phosphorus (TP) was measured using the molybdenum blue method (Stainton *et al.* 1977) on a Astoria analyzer (method # A050), after autoclaving 50 mL samples with

0.5 g of potassium persulfate for 1 h at 120°C. Dissolved inorganic nitrogen (DIN) is the sum of  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  and  $\text{NH}_4^+$ .

### 2.3.3 Statistical analysis

The C:N ratios of *V. americana* among the different sites of the LSP were compared using one-way ANOVA followed by a comparison of means performed by the LSD test. Heterogeneity of variance and normality was tested prior to analysis to ensure that ANOVA assumptions were met. All analyses were considered significant to a 0.05 level and performed with SPSS version 15.0 for Windows. The analyses were conducted separately for each sampling date and for each shore. To infer a link between the C:N ratios of *V. americana* and the summer integrated DIN concentration ( $\mu\text{g/L}$ ), a linear regression was performed. The C:N ratios were log transformed prior to analysis to linearize the data and meet normality assumptions.

## 2.4 Results

### 2.4.1 Water mass properties

Overall, the three different water masses of LSP had different nutrient characteristics and distinctive average conductivities supporting the notion of minimal lateral exchange among the masses (Table 1). The South and North water mass had generally higher and more variable nutrient concentrations than those of the central water mass (Table 1). The highest overall N concentrations were measured at station 2S-a in the South mass located near the inlet of two important agricultural tributaries (Fig. 1). These elevated concentrations tended to decrease markedly along the axis of flow of the South shore. Of all the nitrogen forms,  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$



concentrations were the most variable along both shores but changes were more pronounced in the South mass with values ranging from 722  $\mu\text{g/L}$  upstream to 0  $\mu\text{g/L}$  downstream in 2005 and 3100  $\mu\text{g/L}$  upstream to 3  $\mu\text{g/L}$  downstream in 2006 (Table 1, Annexe 1). Phosphorus concentrations were elevated in all three water masses with mean summer concentrations ranging from 20.9  $\mu\text{g/L}$  to 54.2  $\mu\text{g/L}$  (Table 1, Annexe 1). Considering that total phosphorus concentrations were overall high and far less variable compared to DIN, with coefficients of variation (CV) of 29% and 107% respectively, and therefore phosphorus was not considered limiting in this system.

#### 2.4.2 Spatial patterns

In 2005, we observed great spatial heterogeneity in the C:N ratios of *V. americana* at stations sampled in both the North and South shores (Fig. 2 A and B). Indeed individual ratios of plants ranged from 14.2 to 36.0, which match the ranges typically observed in the literature in studies among systems and among species studies (Duarte, 1992). The variability of these ratios among the plant samples was more pronounced in the South shore as compared to the North shore with a CV of 30.0 % and 16.3% respectively. Despite a reduced range in C:N ratios in plants collected at stations located on the North shore (Fig. 2A), there was a significant difference between the relative nitrogen content of the plants located at the upstream sites (sites 1N and 2N) relative to those at the downstream site (site 5N) (one way ANOVA  $F=12.26$ ,  $df=4, 8$ ,  $p<0.05$ ). Average summer DIN concentrations also varied considerably, decreasing more than an order of magnitude along the axis of flow from

an average summer concentration of  $189 \mu\text{gN L}^{-1}$  at station 1N to  $15 \mu\text{gN L}^{-1}$  at site 5N.

We observed substantial spatial heterogeneity in both the C:N content of the plants and the average DIN concentrations of the water column among the stations sampled in the South mass (Fig. 2B). The C:N ratios of *V. americana* were significantly different (one way ANOVA,  $F=21.61$ ,  $df=5, 14$ ,  $p<0.001$ ) among sampling sites and there was an impressive 2.5-fold difference between the ratios of the plants collected upstream and downstream. Lower ratios, suggesting higher relative N content, were measured for plants located near the outlet of the St-Francois and Yamaska Rivers (2S-a) where DIN concentrations were the highest. The C:N ratios increased along the axis of water flow as the mean summer DIN concentration dropped. The highest average ratio was measured in station 4S where serious N depletion in the water column also occurred. The extreme sites of the South shore, 1S and 5S, did not follow this ascending trend along the axis of flow as their ratios were lower than that of station 4S despite their similar average DIN concentrations (Fig. 2B).

Given the substantial variability observed in both the C:N ratios of the SAV and in average summer DIN concentrations in LSP, we sought to determine if the C:N ratio of *V. americana* could be predicted from the DIN concentrations measured in the water column. We found a moderately strong negative relationship between these two variables where the change in the mean summer DIN concentrations explained 49% of the variability in the C:N ratios of the plants in 2005 by using the following equation:  $\log \text{C:N Val} = -0.0008 [\text{DIN}] + 1.43$  ( $p<0.001$ ,  $n=35$ , Fig. 3). Therefore, average summer DIN concentrations in the water column predicted

reasonably well the C:N ratios of these submerged plants mid-way in their growing season for 2005.

#### 2.4.3 Temporal patterns

The C:N ratios of *V. americana* located at different sites along the axis of flow were also measured at different dates during the 2006 growing season in the South mass. We found that the spatial patterns of the C:N ratios were markedly different if we compared the values observed at the different stations in July, at the beginning of their growing season, to those observed in August and October 2006 (Figs 4 A-C). Ratios in July showed no significant differences among the different sampling sites ( $p=0.34$ , Fig. 4A) and the C:N ratios were lower overall compared to those measured later in the summer. We saw significant spatial variability in the C:N ratios measured in August 2006 ( $F=112.79$ ,  $df=4, 8$ ,  $p<0.001$ , Fig. 4B) and the pattern we observed was virtually identical to the pattern of increasing ratios along the axis of flow observed in August 2005 (Fig. 2B). Fewer stations were sampled in October 2006 but the plants collected at those stations appeared healthy and the pattern in the spatial variability in C:N ratios observed (one way ANOVA:  $F=19.9$ ,  $df=2, 7$ ,  $p<0.05$ , Fig 4C) were similar to the ones in August of that same year.

#### 2.4.4 Plant N allocation and N limitation

We examined the differences in the %N content of the different sections of the plants for the months of August in 2005 and 2006 and in July 2006 where a threshold of 1.3% N would suggest severe N limitation and impinge on plant growth (Gerloff and Kromholz, 1966). In August 2005, the lower %N in plants from station 3S

reflected N limitation in the roots whereas station 4S showed limitation in both roots and leaves (Table 2). The same pattern was observed at station 3S and 4S in 2006. Nitrogen also showed signs of limitation in terms of % N dry weight (DW) in the roots of site 5S in 2006, despite the relatively lower C:N ratios observed at that site (Fig. 4). Patterns of N depletion were similar for the months of August for both years while plants collected in July did not show any sign of N limitation, consequent with high DIN concentrations in the water column.

We also examined the relationship between %N in the roots versus %N in the leaves of *Vallisneria* (Fig. 5) for the summers of both 2005 and 2006. We found a moderately good correspondence between the two variables where the %N DW in the roots explained 38% of the variability of the %N content in the leaves using the following equation: %N DW leaves = 0.67 %N DW roots + 0.89 (  $p < 0.001$ ,  $n = 47$ , Fig. 5). Although there is a great deal of scatter in this relationship, it is interesting to note that when the %N of the roots were below the threshold of 1.3% N, the plants tended to have higher relative %N content in their leaves.

## 2.5 Discussion

In this study we observed impressive spatial heterogeneity and important temporal variation in the C:N content in *Vallisneria* in Lake St. Pierre, with C:N ratios ranging between 11.7- 43.3, a range that is typically observed across species and across systems (Boedeltje *et al.* 2005, Cronin and Lodge 2003, Duarte 1992, Li *et al.*, 2005). Although ambient N concentrations influence accumulation in plants, other factors such as light and phosphorus availability are also known to directly

affect the C:N ratios of macrophytes (Sterner and Elser 2002, Yongke *et al.* 2005, Berge *et al.* 1997). Light was not considered to be limiting in LSP given the high average light penetration for both shores and the shallow average depth of the system (Vis *et al.* 2007, Table 1). Autoshading may have occurred at station 2S where plant biomass was almost 3 times higher than average biomass for the lake (Vis *et al.* 2007), potentially contributing to the lower C:N ratios of the plants observed there. However 2S was also the site of highest N inputs so the possibility of reduced light as a function of autoshading was likely relatively less important given the high availability of N. Phosphorus can also limit plant N uptake (Berge *et al.* 1997), but P concentrations are elevated throughout LSP (Table 1) and did not limit plant N uptake as the relationship between C:N ratios and P was shown to be nonexistent ( $R^2=0$ ) (Sterner and Elser 2002). Thus the spatial and temporal variability in the availability of DIN appeared to be the main driver for the wide range of C:N ratios observed in *Vallisneria* in this lake.

For both years sampled, the spatial variability in the C:N ratios of *V. americana* during the month of August was closely related to the average summer DIN concentrations of the water column. Aquatic plants likely acquire nutrients primarily through their roots (Carignan and Kalff 1980, Barko and Smart 1981, Barko and Williams 1998). However, some studies have shown that nutrient uptake through foliage can be equally or even more important than root uptake for submerged aquatic macrophytes particularly under conditions of elevated water column nutrient concentrations (Denny 1972, Madsen and Cedergreen 2002). Although we cannot claim that the plants in LSP acquired nutrients through their leaves, the moderately strong correspondence between the C:N ratios and water

column DIN suggests that N concentrations in the water reflected what was available to the plants, be it through leaf uptake or root uptake. Indeed the N concentrations in the water column likely reflected those available to the plants through the roots if N diffused to the sediments as a function of a concentration gradient (Vanderborgh and Billen 1975).

Although %N content or plant C: N ratios may reflect the relative amount of bioavailable N to the plants, there are obvious limits to this approach. Plants have a minimal N requirement to maintain cell function and a maximum internal nutrient content to avoid toxic effects of high concentration of both N or P (Gusewell 2004). Therefore there are physiological constraints that impinge on the strength of the relationship no matter what the scale of study.

Despite these physiological constraints, the similarity of the relationships observed in our single ecosystem compared to the among system study of Demars and Edwards (2007) reflects the great spatial variability in DIN concentrations of LSP. The repeatable pattern in space of the C:N ratios of *V. americana* measured in mid-August of 2005 and 2006 suggests that the spatial N depletion events and the resulting change in plant C:N ratios are commonplace for this system. Plants with the lowest ratios (stations 2S-a and 2S-b) are located directly in the nutrient plume of the point source inputs from the Yamaska and St-Francois rivers, two inlets heavily influenced by agricultural development (MENVQ 2003). This area of the lake is also considered a high depositional zone (Carignan and Lorrain 2000), in part mediated by the local thick macrophyte stands that reduce water flow, enhance sediment accumulation (Benoy and Kalff 1999) and consequently increase nutrient inputs to the sediments (Rooney *et al.* 2003). Therefore nutrients in this zone of the system

were not only elevated in the water column of the South shore throughout the sampling period but also most likely very high in the sediments as well.

The water column N depletion that occurred along the axis of flow of the South mass was the result of autotrophic uptake and denitrification losses. However, these processes were likely exacerbated by the reduced flow conditions that resulted in a higher hydrologic residence time in the South mass of the river as compared with the other sections (Vis *et al.* 2007, Hudon and Carignan 2008, Tall and Maranger personal communication, Université de Montréal). High N retention as a function of a change in water residence time is well known in across system studies (Sanders and Kalff 2001, Harrison *et al.* personal communication, Washington State University). Indeed plants collected in the depleted N zone (sites 3S and 4S) were clearly limited by the availability of N in mid August. The %N of the leaves and roots at those sites were lower than the threshold of 1.3% N required for minimal growth efficiency of *V.americana* (Gerloff and Krombholz 1966). However the plants sampled at the extreme sites of the South shore, 1S and 5S, did not follow the pattern of depletion along the axis of flow as observed among stations 2S to 4S. One of the possible reasons why we observed lower ratios at site 1S, is that this site was subject to higher nutrient load than other stations with similar DIN concentration in the LSP. Flow rate at that site was higher as compared with the depleted downstream sites (0,08 m/s versus 0 m/s) despite the low average DIN concentrations allowing for great benthic exchange of N. The slightly lower C:N ratios of site 5S could also be explained by higher N loads as compared with the depleted sites in the hydrologic dead zones. As water levels change during the course of the summer, the center water mass may constrict or spread thus exposing these plants to the waters of both the Central and

South water mass, resulting in the occasional “fertilizing” of site 5S (Frenette *et al.*, 2006, Vis *et al.* 2007). Despite having overall lower average DIN concentrations, the faster flowing waters of the Central water mass never became depleted even during the mid-summer and could have periodically supplied N to *Vallisneria* resulting a higher N content and lower C:N ratio.

The pattern of increasing C:N ratios with decreasing DIN concentrations in the water column was also observed in the North shore, although it was far less dramatic than the pattern in the South mass. There are two possible explanations for this. The North shore does receive some minor nutrient inputs from three smaller tributaries. These additional inputs may have supplemented N along the flow path tempering the pattern of N depletion. However the most likely explanation is that depletion is not extensive over time as this area of the lake does not experience the same extent of reduced hydrologic flow as observed in the South (Vis *et al.* 2007, Hudon and Carignan 2008).

In July 2006 in the South Mass, the %N in both the roots and leaves were high and C:N ratios were among the lowest measured in the system. Spatially there were no significant differences in the C:N ratios of the plants among the stations sampled at that particular time. *V. americana* is a late succession species with a growth period beginning around mid July and extending into the early or late fall. *Vallisneria*, like all plants have particularly high N requirements in the early stages of growth. Biochemical processes like protein synthesis, DNA replication or transcription are more active in the early stages of plant growth whereas growth is typically reduced to a few active meristems in older plants with older leaves performing photosynthesis and respiration (Gusewell 2004). In early July, the  $\text{NO}_3^-$  concentrations were



relatively high and spatially homogeneous in the South mass thus supporting the high plant requirements during these early stages of growth. Although we do not know precisely when  $\text{NO}_3^-$  becomes depleted in the South mass, the plants responded strongly in the month of August, particularly at Stations 3S and 4S. The excess N appeared to be allocated into the leaves first, likely to support photosynthetic requirements (Dudley *et al.* 2001). Eventually however, both the roots and the leaves became severely depleted of N.

Freshwater aquatic ecosystems are known to be efficient sites for nitrogen retention in the terrestrial landscape (Seitzinger *et al.* 2006). It is generally assumed that vegetation uptake in lakes is negligible and that denitrification is responsible for most of the N retention (Saunders and Kalff 2001). Therefore few studies have quantified the relative amount of N retained by the submerged vegetation in aquatic ecosystems. There is some evidence however that plant assimilation may be of equal or even of greater importance than denitrification in some ecosystems (Clarke 2002). The relative importance of plants may be a function of system hydrology, morphometry, plant biomass and/or the concentration and stoichiometry of essential elements. Plants also act as temporary N sinks in aquatic systems and the total amount of N retained will be a function of the stoichiometric ratios of the plants and their biomass. When the plants senesce and decompose, the N contained in their tissues will likely eventually be denitrified. A fraction of the N stored in plants will remain in the system, but an important fraction may also be exported from the system by sloughing (St-Cyr *et al.* 1994, Manny *et al.* 1991). So plant N assimilation will ultimately influence the timing and location of permanent N removal.

Using a mass balance approach, we estimated the amount of N retained by the SAV in the different water masses of LSP. We estimate that the total amount of N retained in the different water masses of lake St. Pierre during the summer months was  $4.8 \times 10^6$  gN d<sup>-1</sup>,  $15.6 \times 10^6$  gN d<sup>-1</sup>, and  $5.9 \times 10^6$  gN d<sup>-1</sup> in the North, Central and South mass respectively (details in Tall and Maranger). This N has multiple fates including denitrification, sedimentation and plant uptake (Saunders and Kalff 2001). We were able to estimate the amount retained by plants using our N content estimates and the biomass and productivity estimates for LSP reported by Vis et al. (2007). The submerged macrophyte biomass per unit area is highly variable in LSP. The average plant biomass in the South Mass of 86.5 gDW m<sup>-2</sup> is nearly twice that of the North and the Central mass with an average of 50.0 gDW m<sup>-2</sup> and 45.9 gDW m<sup>-2</sup> respectively (Vis et al. 2007). Overall, submerged macrophytes assimilated  $2.8 \times 10^6$  gN d<sup>-1</sup> or 10.7% of the total amount of N retained for the entire lake. Submerged macrophyte retention was greatest in the South mass where 17% of the total amount retained was sequestered by macrophytes. The high retention of the South shore is a consequence of the high biomass of this region of the LSP.

The fraction assimilated by macrophytes was half of what was observed in the South in the Central Mass at 8.4% and 10% in the North. Moreover, this estimation is only for submerged macrophytes which represent only 35 % of the total autotrophic biomass in the LSP (Vis *et al.* 2007). Therefore plant uptake was a substantial retention term in this lake, and on par with denitrification at least in the South Mass (Tall and Maranger personal communication, Université de Montréal). Although our current estimates do take the spatial variability of the average plant biomass among water masses into account, unfortunately we do not have the required

information to take the spatial variability of macrophytes biomass within each water mass into account. So although we were able to account for the variability in the N content which varied 3 fold, spatial biomass estimates in combination with our N content estimates would have more accurately accounted for total plant sequestration. Given that the biomass is likely higher at sites with lower C:N ratios, our reported values of macrophyte N retention may be a slight underestimate.

## 2.6 Conclusions

The C:N content of submerged macrophytes was highly variable in Lake St. Pierre with the range in ratios of this one ecosystem spanning the range of values typically observed in the literature in across system studies for aquatic plants. This remarkable spatial heterogeneity was a function of spatial nutrient dynamics impacted by system hydrology, making macrophytes an excellent bioindication of temporal and spatial ecosystem N dynamics. Submerged plants likely influenced ecosystem level N dynamics in LSP in several ways. First directly through plant assimilation. Submerged macrophytes alone sequestered 8-17% of the N retained among the masses. Secondly the important biomass of the plants and their elevated N content likely influenced the rate and timing of denitrification (Mulholland *et al.* 2008). Denitrification plays an important role in the retention of N in the LSP (Tall et Maranger personal communication, Université de Montréal), although the role of plants in influencing denitrification is unclear (Piña-Ochoa and Álvarez-Cobelas 2006). Macrophytes should favour denitrification by supplying high quality carbon to denitrifying bacteria

in sediments or by creating periodic episodes of hypoxia through respiration in thick stands during the night. The timing of denitrification could also be affected in a system like LSP, where a large fraction of the N temporarily stored in plant biomass will be denitrified at a later date, or in a different location (Riis and Sand-Jensen 2006). The spatial differences in the N quality of the plants may also impact plant herbivory as plants with higher N content have been shown to be preferentially browsed at least in terrestrial ecosystems (Tripler *et al.* 2002). Future studies should consider the important role of macrophyte N content in ecosystem level N biogeochemistry and in food web dynamics.

**Acknowledgments :** The authors would like to thank L. Tall, G. Maltais-Landry, G. Morin-Dion, S. Hamelin, M. Laniel and Pourvoirie Roger Gladu for field assistance. Helpful background information was provided by R. Carignan, C. Hudon, A. Cattaneo, A.M. Tourville and C. Vis which facilitated logistics. We are also very grateful to D. Bélanger for technical assistance and to N. Price and K. Simpson for the use and training of the CHN analyser. Funding for this research was provided by an NSERC Discovery grant and an FQRNT Strategic professor grant to RM. This work is a contribution to the GRIL (Groupe Interuniversitaire en Limnologie et environnement aquatique).

## TABLES AND FIGURES

**TABLE 1**

Physical characteristics of lake St. Pierre. Mean (minimum – maximum) values of total nitrogen (TN), nitrates and nitrites ( $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ ), ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ), total phosphorus (TP) and conductivity in the water column of the three water masses in 2005 and 2006. Light attenuation coefficient (K) were measured in 2006. \* Denotes average light attenuation coefficients for 2000 and 2001 (Vis *et al.* 2007).

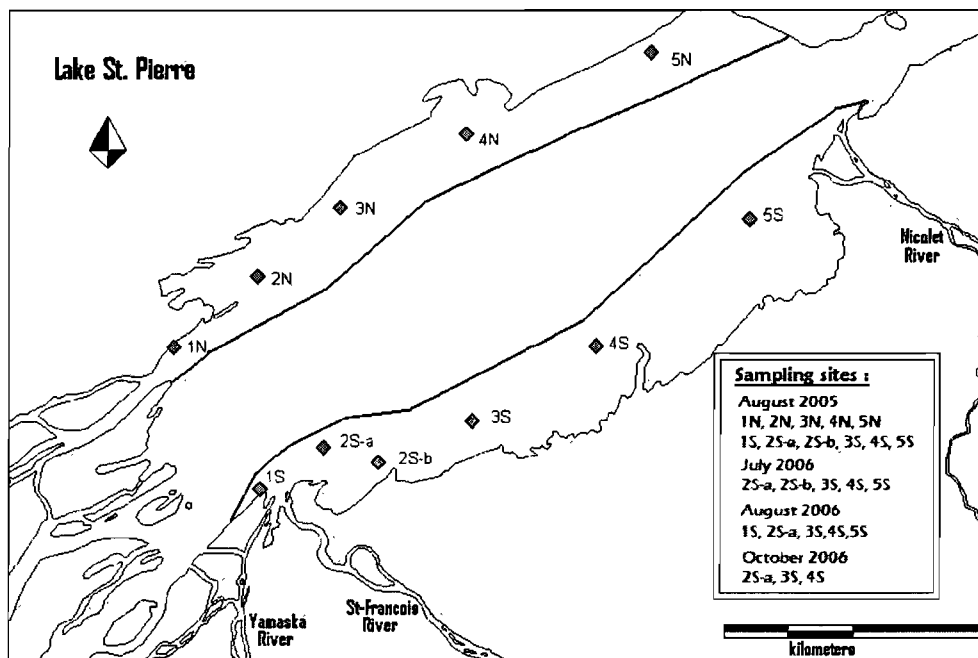
Water mass	TN $\mu\text{g/L}$	$\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ $\mu\text{g/L}$	$\text{NH}_4^+$ $\mu\text{g/L}$	TP $\mu\text{g/L}$	Conductivity $\mu\text{S/cm}$	K m <sup>-1</sup>	
2005	North	515 (293-643)	198 (0-303)	24.5 (3.2-57.0)	33.2 (20.0-60.0)	141 (105-197)	2.4*
	Central	419 (340-508)	140 (0-268)	11.5 (4.2-19.4)	20.9 (17.5-25.1)	191 (168-240)	1.6*
	South	588 (338-1235)	142 (0-722)	18.4 (3.7-70.8)	32.5 (15.3-55.6)	161 (110-216)	2.9*
2006	North	827 (682-1105)	362 (292-495)	51.6 (27.6-77.9)	49.6 (37.5-84.9)	116 (68-163)	n/a
	Central	645 (408-873)	320 (155-487)	23.4 (15.8-32.4)	24.0 (20.3-31.8)	164 (133-197)	2.4 (2.0-2.6)
	South	1056 (430-4248)	508 (3-3100)	37.5 (7.0-116.1)	43.8 (16.5-153.5)	108 (67-199)	2.6 (2.1-3.1)

**TABLE 2**

Average N content (% DW) in leaves and roots of *Vallisneria americana* measured in stations of the South shore of the lake St. Pierre in 2005 and 2006. Bold characters indicate values below Gerloff and Kromholz (1966) threshold of 1.3% N DW.

		%N					
		1S	2S-a	2S-b	3S	4S	5S
August 2005	leaves	2.06	3.22	2.83	1.88	<b>1.26</b>	2.05
	roots	<b>1.94</b>	<b>2.93</b>	<b>2.43</b>	<b>1.29</b>	<b>1.28</b>	2.181
July 2006	leaves	n/a	3.57	3.14	3.04	3.04	3.38
	roots	n/a	<b>2.83</b>	<b>2.42</b>	2.59	3.00	2.29
October 2006	leaves	2.61	n/a	2.73	2.43	<b>1.13</b>	<b>1.29</b>
	roots	2.63	n/a	2.56	<b>1.18</b>	<b>0.90</b>	2.38

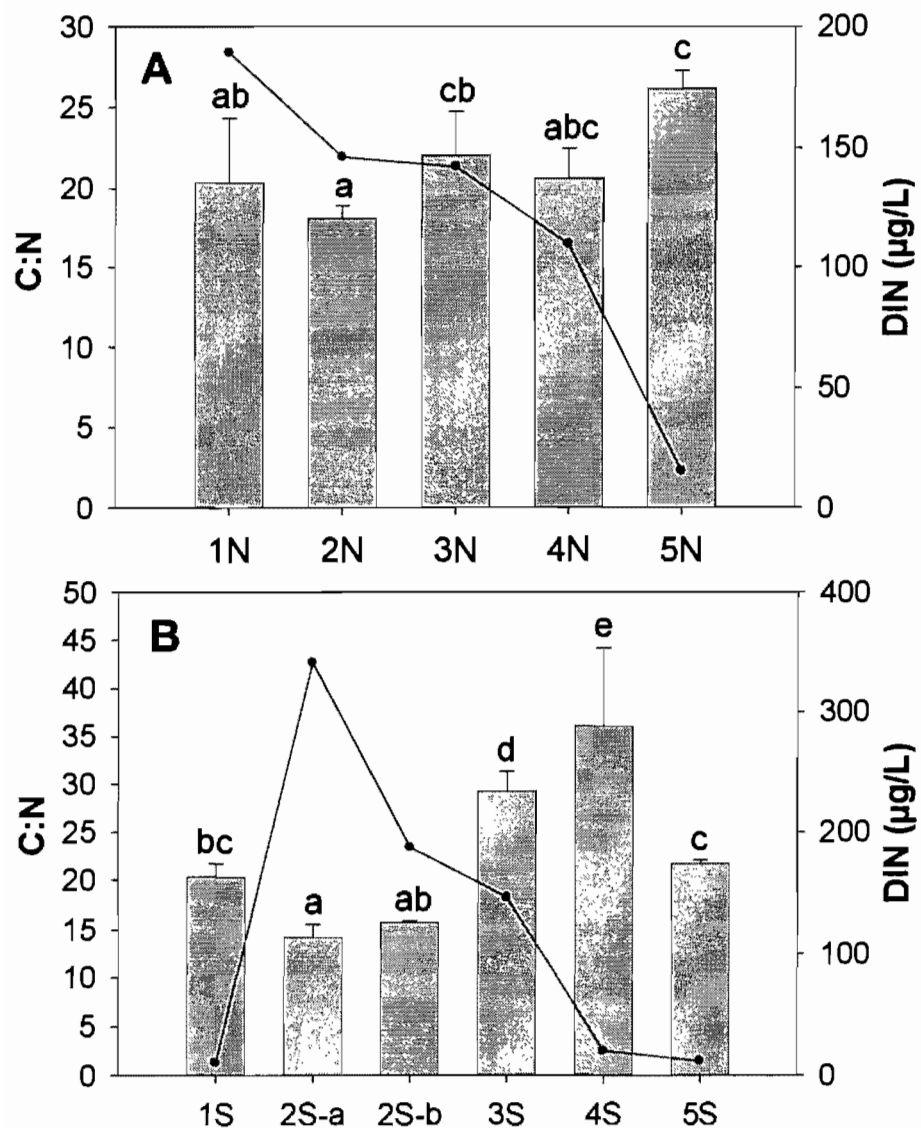
FIGURE 1



Map of lake St. Pierre ( $46^{\circ}12'2,57''N$ ,  $72^{\circ}49'19,22''W$ ) with sampling stations of the North shore (1N to 5N) and South shore (1S to 5S) for 2005 and 2006. Stations identified in the box represent the stations sampled during the different months in 2006. The limits of North, Central and South water masses are demarked with dark lines.

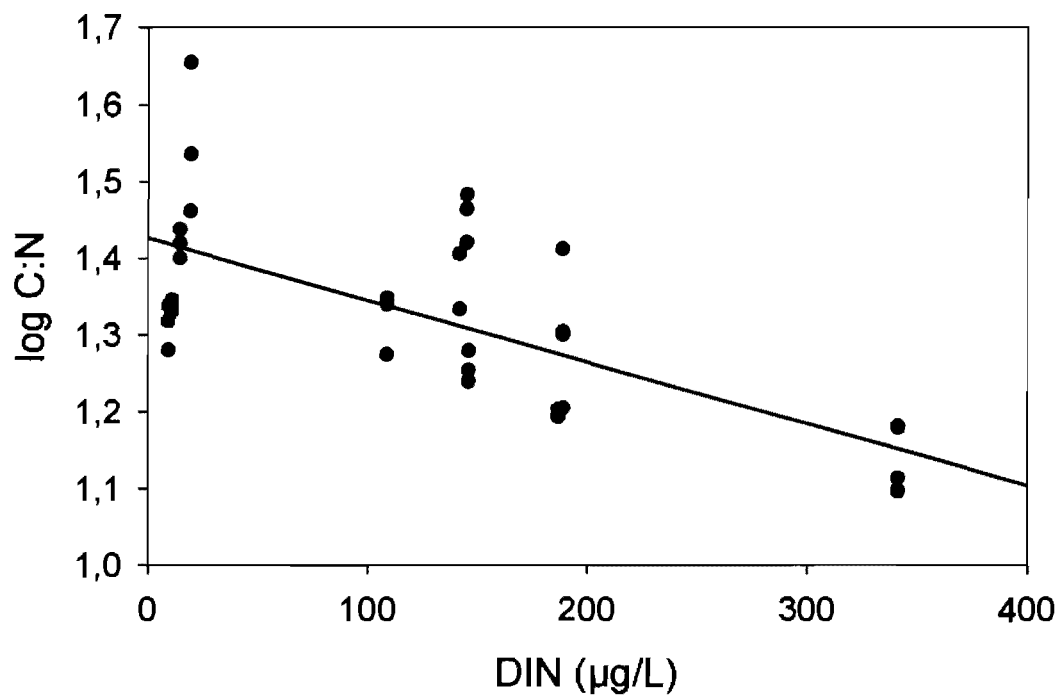


FIGURE 2 A AND B



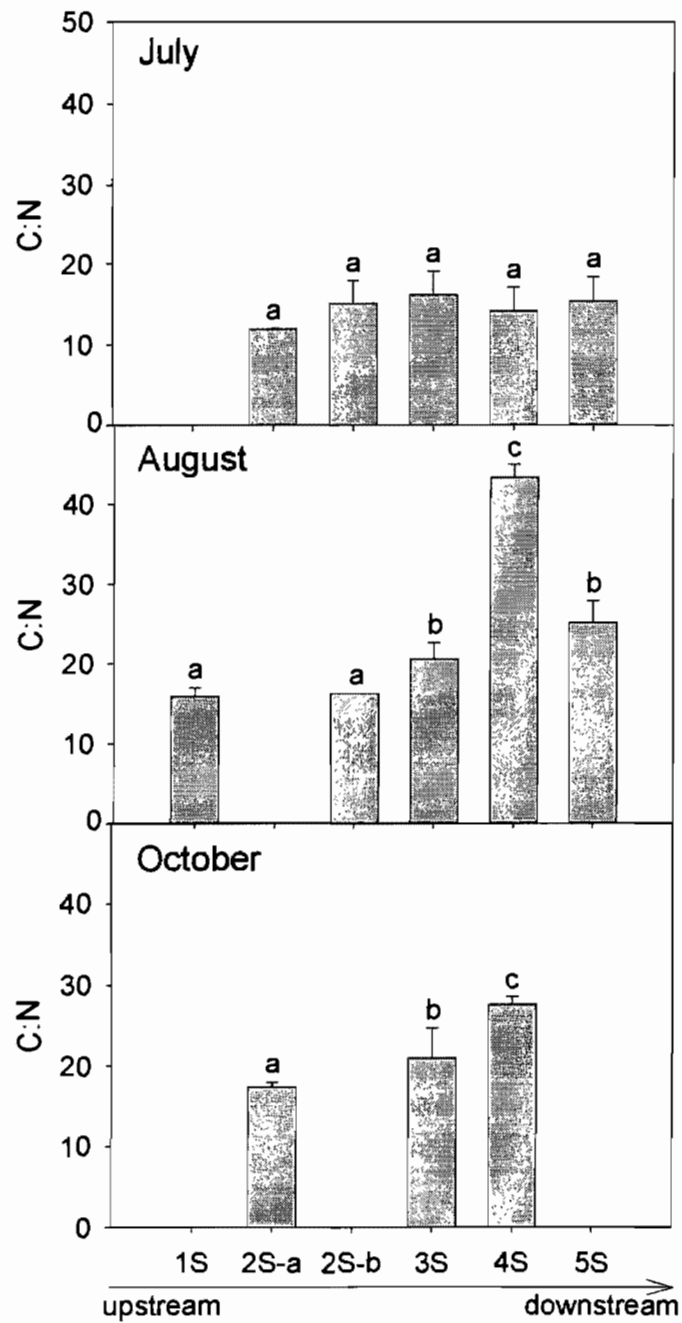
C:N ratios (mean  $\pm$  SD,  $n=35$ ) of *Vallisneria americana* in August and integrated summer DIN concentrations ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) at different sites along the axis of flow of the North (A) and South (B) shore of lake St. Pierre in 2005. Different letters denote a significant difference among sites using a LSD test in a One-way ANOVA.

FIGURE 3



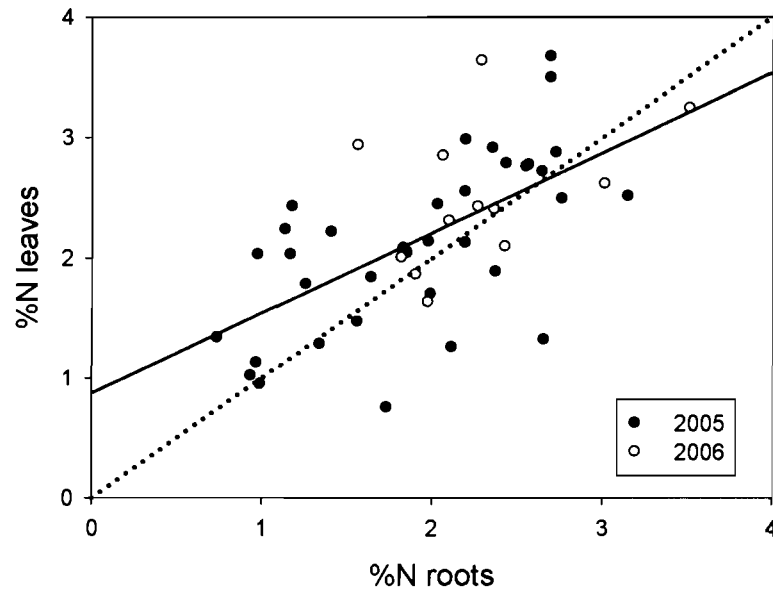
Relationship between log C:N ratios of *Vallisneria americana* and integrated summer DIN concentrations ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) of the North and South shore of the lake St. Pierre in august 2005 ( $R^2=0.49$ ,  $p<0.001$ ,  $n=35$ ).

FIGURE 4



C:N ratios (mean  $\pm$  SD) of *Vallisneria americana* for the months of July , August and October 2006 at stations along the South shore of lake St. Pierre. Different letters denote a significant difference among sites using a LSD test in a One-way ANOVA.

FIGURE 5



Relationship between %N DW of the leaves and roots of *Vallisneria americana* for plants collected on both shores of the lake St. Pierre in August 2005 and 2006 ( $R^2=0.38$ ,  $p<0.001$ ,  $n=47$ ). Dotted line represents the 1:1 relationship

## **CHAPITRE 3**

### **CONCLUSIONS GÉNÉRALES**

### 3. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans un contexte global où de grands bouleversements anthropiques ont grandement altéré les milieux aquatiques, le cycle de l'azote (N) est certainement un excellent exemple de perturbation qui a grandement modifié le fonctionnement des écosystèmes à petite et à grande échelle (Carpenter *et al.* 1998, Galloway *et al.* 2003). Les macrophytes submergés se sont révélés d'excellents éléments intégrateurs de la concentration en azote inorganique dissous (DIN) présent au cours de leur période de croissance. Le LSP soumis à une intensification de l'agriculture et à des charges ponctuelles en N (Hudon et Carignan 2008) présente d'importantes variations d'azote inorganique dissous (DIN) qui se reflètent par une grande variabilité des ratios carbone : azote (C:N) de *Vallisneria americana*. Vu l'impact croissant des humains sur les écosystèmes aquatiques, les macrophytes submergés représentent ainsi d'excellentes sentinelles pour l'évaluation de ces charges croissantes en nutriments et pourraient être utilisés comme témoins puisqu'ils ont l'avantage que leur contenu en N représente l'ensemble de la période estivale et non seulement un relevé ponctuel.

L'assimilation de N par les macrophytes submergés représente également une fraction importante du processus de rétention sur l'ensemble du LSP. Ces résultats vont à l'encontre de ce qui est présenté dans l'article de Saunders et Kalff (2001), où les plantes submergées sont considérées comme un apport négligeable de la rétention. De plus, dans les régions du LSP où la biomasse est élevée, l'assimilation est d'importance équivalente à la dénitrification (Tall et Maranger communication personnelle, Université de Montréal) processus souvent considéré comme le plus important en termes de rétention. Une fraction importante des nutriments des écosystèmes aquatiques pouvant être stockés temporairement dans les macrophytes

met en évidence l'idée de Canfield (1983) de considérer la proportion de nutriments retenus par ceux-ci dans l'évaluation de l'indice trophique des lacs.

De plus faibles ratios C:N ont également été mesurés au début de la période de croissance chez *Vallisneria americana*, influencés par des besoins métaboliques accrus et une forte charge printanière en nutriments. De plus, la présente étude est basée sur des résultats obtenus avec *V. americana* qui s'est avérée comme excellente espèce indicatrice des teneurs en N de la saison. Par contre, des études ultérieures pourraient envisager d'évaluer la variabilité des teneurs en azotes entre les différentes espèces de macrophytes submergés dans un même site afin d'évaluer si elles possèdent toutes le même potentiel intégrateur. Ainsi, la variabilité de l'assimilation de N à différents moments de la saison tout comme entre les différentes espèces de plantes représenté des facteurs d'influence sur le potentiel de rétention de l'azote dans un écosystème aquatique. Il serait possible que de faibles teneurs en azote chez certaines espèces de macrophytes pourraient augmenter leur potentiel d'envahissement d'un système en leur conférant un avantage compétitif leur permettant de croître dans des écosystèmes plus pauvres ou de s'établir de façon prépondérante.

Néanmoins, la variabilité de la biomasse des macrophytes a un plus grand impact sur la rétention que les variabilités des ratios C:N puisque l'incidence de la variabilité des teneurs en N ne peut qu'avoir un impact considérable si les biomasses sont importantes. Or, il ne faut pas négliger les autres autotrophes présents dans le LSP qui ont une importance relative deux fois plus importante en termes biomasse que les macrophytes submergés, augmentant ainsi significativement le N retenu par

l'ensemble des autotrophes. Ainsi, les macrophytes émergents, les épiphytes et le phytoplancton (Vis *et al.* 2007) sont des plantes qui utilisent également les nutriments présents dans le LSP et la proportion de N qu'ils acquièrent peut également avoir une influence sur la rétention de N de l'écosystème.

Malgré le fait que les macrophytes constituent un puit important de N, cette fraction de l'azote ne représente qu'un stockage temporaire pour l'écosystème. Ce N peut alimenter les bactéries dénitrifiantes par le biais des exsudats racinaires ainsi que lors de la sénescence des plantes. Les macrophytes submergés ont ainsi la capacité d'augmenter la quantité de N retourné en phase gazeuse via la dénitrification en augmentant le substrat disponible pour les bactéries, mais également de prolonger la période au cours de laquelle ces transformations peuvent être effectuées. Les plantes mortes persistant dans l'écosystème ont la possibilité continuer à alimenter la dénitrification et ce, même au cours de la période hivernale. Les macrophytes submergés sont, somme toute, des éléments favorisant la rétention de N dans les écosystèmes aquatiques en intervenant de façons directe et indirecte sur la rétention de N.

Les plantes submergées sont aussi des éléments importants dans la structure des écosystèmes puisqu'elles constituent des milieux importants pour les habitats des invertébrés phytophages (Tessier *et al.* 2008). La variabilité du contenu en éléments nutritifs chez les macrophytes submergés pourrait ainsi avoir un impact sur la valeur nutritive qu'elle procure aux herbivores qui les consomment. Dans des écosystèmes terrestres, l'augmentation de la densité d'insectes herbivores a été positivement corrélée avec N dans les tissus des plantes (Peeters, 2002). Ainsi, certains herbivores choisissent préférentiellement des plantes ayant des teneurs élevées en N, leur permettant



de combler plus facilement leur besoins métaboliques (Tripler *et al.* 2002, Wheeler *et al.* 1998). Par contre, en milieu aquatique les épiphytes sont généralement préférés par les insectes phytophages mais, les plantes submergées sont tout de même, en plus faible proportion, encline à être consommées par des herbivores vertébrés et invertébrés.

La consommation de luxe a comme avantage de permettre aux plantes d'avoir une réserve de nutriments, mais peut également être un désavantage si elle entraîne un intérêt marqué de la part des herbivores. De plus, à biomasses équivalentes, un écosystème dont les plantes ont de plus fortes teneurs en N et P pourrait avoir une plus grande capacité de support pour des herbivores comparativement à un écosystème comportant des plantes plus faibles en nutriments. Les macrophytes submergés étant consommés par des espèces différentes, ils peuvent ainsi influencer les compositions des communautés ou l'abondance des herbivores situés à différents niveaux trophiques. Une région où les macrophytes présentent une forte teneur en azote peut ainsi être appelée à devenir un endroit riche en sauvagines, en poissons et en invertébrés profitant des avantages des fortes teneurs en azotes des plantes ou en prédateurs profitant de fortes densités de ces herbivores.

Ce travail est une étape de plus afin de mieux saisir l'impact de l'augmentation de N dans les écosystèmes aquatiques et comprendre les rôles des macrophytes submergés dans le cycle global de N. Éventuellement, ces résultats pourraient être intégrés à une étude à plus grande échelle où la variabilité des ratios C:N des macrophytes submergés pourrait être étudiée dans des écosystèmes aquatiques de différentes envergures, sélectionnés dans un gradient de nutriments. En

considérant la variabilité possible des teneurs en N entre les différentes espèces de plantes, nous pourrions regarder l'hétérogénéité spatiale des ratios C:N entre les sites d'un même lac ainsi que entre les différents lacs. Lorsque comparés au LSP, les lacs plus petits démontreront probablement une plus faible hétérogénéité spatiale tout comme les lacs sujet à des sources diffuses de nutriments.

#### 4. RÉFÉRENCES

- Atkinson, M.J. and Smith, S.V. (1983) C-N-P Ratios of Benthic Marine Plants. *Limnology and Oceanography*, 28, 568-574.
- Baird, M.E. and Middleton, J.H. (2004) On relating physical limits to the carbon : nitrogen ratio of unicellular algae and benthic plants. *Journal of Marine Systems*, 49, 169-175.
- Barko, J.W. and James, W.F. (1998) Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation, and resuspension. In: *The Structuring Role of Submerged macrophytes in lakes*. Springer, New York, pp.423.
- Barko, J.W. and Smart, R.M. (1981) Sediment-based nutrition of submersed macrophytes. *Aquatic Botany*, 10, 339-352.
- Barko, J.W., Smart, R.M. and Mcfarland, D.G. (1991) Interactive effects of environmental-conditions on the growth of submersed aquatic macrophytes. *Journal of Freshwater Ecology*, 6, 199-207.
- Barko, J.W. and William, F.J. (1998) Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation, and resuspension. In: *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer, New York, pp.423
- Bennett, E.M., Carpenter, S.R. and Caraco, N.F. (2001) Human impact on erodable phosphorus and eutrophication: a global perspective. *Bioscience*, 51, 227-234.
- Benoy, G.A. and Kalff, J. (1999) Sediment accumulation and Pb burdens in submerged macrophyte beds. *Limnology and Oceanography*, 44, 1081-1090.
- Berge, D., Fjeld, E., Hindar, A. and Kaste, O. (1997) Nitrogen retention in two Norwegian watercourses of different trophic status. *Ambio*, 26, 282-288.

- Boedeltje, G., Smolders, A.J.P. and Roelofs, J.G.M. (2005) Combined effects of water column nitrate enrichment, sediment type and irradiance on growth and foliar nutrient concentrations of *Potamogeton alpinus*. *Freshwater Biology*, 50, 1537-1547.
- Canfield, D.E., Langeland, K.A., Maceina, M.J., Haller, W.T., Shireman, J.V. and Jones, J.R. (1983) Trophic state classification of lakes with aquatic macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40, 1713-1718.
- Caraco, N., Cole, J., Findlay, S. and Wigand, C. (2006) Vascular plants as engineers of oxygen in aquatic systems. *Bioscience*, 56, 219-225.
- Carignan, R. and Kalff, J. (1980) Phosphorus sources for aquatic weeds - water or sediments. *Science*, 207, 987-989.
- Carignan, R. and Lorrain, S. (2000) Sediment dynamics in the fluvial lakes of the St. Lawrence River: accumulation rates and characterization of the mixed sediment layer. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57, 63-77.
- Carpenter, S.R., Caraco, N.F., Correll, D.L., Howarth, R.W., Sharpley, A.N. and Smith, V.H. (1998) Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications*, 8, 559-568.
- Chambers, P. (1999) Management issues in aquatic macrophyte ecology: a Canadian perspective. *Revue canadienne de botanique / Canadian journal of botany*, 77, 471-487.

- Chambers, P.A., Prepas, E.E., Bothwell, M.L. and Hamilton, H.R. (1989) Roots versus shoots in nutrient-uptake by aquatic macrophytes in flowing waters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46, 435-439.
- Clarke, S.J. (2002) Vegetation growth in rivers : influences upon sediment and nutrient dynamics. *Progress in Physical Geography*, 26, 159-172.
- Cornwell, C.C., Kemp, W.M. and Kana, T.M. (1999) Denitrification in coastal ecosystems: methods, environmental controls, and ecosystem level controls, a review. *Aquatic Ecology*, 33, 41-54.
- Cronin, G. and Lodge, D.M. (2003) Effects of light and nutrient availability on the growth, allocation, carbon/nitrogen balance, phenolic chemistry, and resistance to herbivory of two freshwater macrophytes. *Oecologia*, 137, 32-41.
- D'elia, C.F., Steudler, P.A. and Corwin, N. (1977) Determination of total nitrogen in aqueous samples using persulfate digestion. *Limnology and Oceanography* 22, 760-764.
- De Brabandere, L., Frazer, T.K. and Montoya, J.P. (2007) Stable nitrogen isotope ratios of macrophytes and associated periphyton along a nitrate gradient in two subtropical, spring-fed streams. *Freshwater Biology*, 52, 1564-1575.
- Demars, B.O.L. and Edwards, A.C. (2007) Tissue nutrient concentrations in freshwater aquatic macrophytes: high inter-taxon differences and low phenotypic response to nutrient supply. *Freshwater Biology*, 52, 2073-2086.
- Denny, P. (1972) Sites of nutrient absorption in aquatic macrophytes. *Journal of Ecology*, 60, 819-829.

- Duarte, C.M. (1992) Nutrient concentration of aquatic plants - patterns across species. *Limnology and Oceanography*, 37, 882-889.
- Duarte, C.M. and Kalff, J. (1990) Biomass density and the relationship between submerged macrophyte biomass and plant-growth form. *Hydrobiologia*, 196, 17-23.
- Dudley, B.J., Gahnstrom, A.M.E. and Walker, D.I. (2001) The role of benthic vegetation as a sink for elevated inputs of ammonium and nitrate in a mesotrophic estuary. *Marine Ecology-Progress Series*, 219, 99-107.
- Fassett, N.C. (1960) *A manual of aquatic plants*, University of Wisconsin Press, Madison, pp.392.
- Frenette, J.J., Arts, M.T., Morin, J., Gratton, D. and Martin, C. (2006) Hydrodynamic control of the underwater light climate in fluvial Lac Saint-Pierre. *Limnology and Oceanography*, 51, 2632-2645.
- Galloway, J.N., Aber, J.D., Erisman, J.W., Seitzinger, S.P., Howarth, R.W., Cowling, E.B. and Cosby, B.J. (2003) The nitrogen cascade. *Bioscience*, 53, 341-356.
- Galloway, J.N., Cowling, E.B., Seitzinger, S.P. and Socolow, R.H. (2002) Reactive nitrogen: Too much of a good thing? *Ambio*, 31, 60-63.
- Gerloff, G.C. and Krombholz, P.H. (1966) Tissue analysis as a measure of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants. *Limnology and Oceanography*, 11, 529-537.
- Gusewell, S. (2004) N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243-266.
- Howarth, R.W., Billen, G., Swaney, D., Townsend, A., Jaworski, N., Lajtha, K., Downing, J.A., Elmgren, R., Caraco, N., Jordan, T., Berendse, F., Freney, J.,

- Kudeyarov, V., Murdoch, P. and Zhu, Z.L. (1996) Regional nitrogen budgets and riverine N and P fluxes for the drainages to the North Atlantic Ocean: Natural and human influences. *Biogeochemistry*, 35, 75-139.
- Hudon, C. and Carignan, R. (2008) Hydrological influence on water quality in Lake Saint-Pierre (St. Lawrence River, Quebec, Canada). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65, 1165-1180.
- Hudon, C., Gagnon, P., Amyot, J.P., Letourneau, G., Jean, M., Plante, U., Rioux, D. and Deschenes, M. (2005) Historical changes in herbaceous wetland distribution induced by hydrological conditions in Lake Saint-Pierre (St. Lawrence River, Quebec, Canada). *Hydrobiologia*, 539, 205-224.
- Huebert, D.B. and Gorham, P.R. (1983) Biphasic mineral-nutrition of the submersed aquatic macrophyte *Potamogeton pectinatus* L. *Aquatic Botany*, 16, 269-284.
- Kalff, J. (2002) *Limnology*, Prentice Hall, Upper Saddle River, pp.592.
- Kirk, J.T.O. (1994) *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*, Cambridge University Press, Cambridge, pp.509.
- Leigh, R.A. and Wyn-Jones, R.G. (1985) Cellular compartmentation in plant nutrition: the selective cytoplasm and the promiscuous vacuole. In: *Advances in plant nutrition*. Praeger Scientific, New York, p. 249-277.
- Li, Y.K., Yu, D., Xu, X.W. and Xie, Y.G. (2005) Light intensity increases the susceptibility of *Vallisneria spiralis* to snail herbivory. *Aquatic Botany*, 81, 265-275.
- Lodge, D.M. (1991) Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquatic Botany*, 41, 195-224.

- Madsen, T.V. and Cedergreen, N. (2002) Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich stream. *Freshwater Biology*, 47, 283-291.
- Manny, B.A., Nichols, S.J. and Schloesser, D.W. (1991) Heavy-metals in aquatic macrophytes drifting in a large river. *Hydrobiologia*, 219, 333-344.
- Marion, L. and Paillisson, J.M. (2003) A mass balance assessment of the contribution of floating-leaved macrophytes in nutrient stocks in an eutrophic macrophyte-dominated lake. *Aquatic Botany*, 75, 249-260.
- Martin, C., Frenette, J.J. and Morin, J. (2005) Changes in the spectral and chemical properties of a water mass passing through extensive macrophyte beds in a large fluvial lake (Lake Saint-Pierre, Quebec, Canada). *Aquatic Sciences*, 67, 196-209.
- Menvq (2003) Ministère de l'environnement du Québec. Synthèse des informations environnementales disponibles en matière agricole au Québec. M.D. (L'environnement), pp. 143.
- Mulholland, P.J., Helton, A.M., Poole, G.C., Hall, R.O., Hamilton, S.K., Peterson, B.J., Tank, J.L., Ashkenas, L.R., Cooper, L.W., Dahm, C.N., Dodds, W.K., Findlay, S.E.G., Gregory, S.V., Grimm, N.B., Johnson, S.L., Mcdowell, W.H., Meyer, J.L., Valett, H.M., Webster, J.R., Arango, C.P., Beaulieu, J.J., Bernot, M.J., Burgin, A.J., Crenshaw, C.L., Johnson, L.T., Niederlehner, B.R., O'brien, J.M., Potter, J.D., Sheibley, R.W., Sobota, D.J. and Thomas, S.M. (2008) Stream denitrification across biomes and its response to anthropogenic nitrate loading. *Nature*, 452, 202-U246.



- Nichols, S.J. and Keeney (1976) Nitrogen nutrition of *Myriophyllum spicatum*: uptake and translocation of  $^{15}\text{N}$  by shoots and roots. *Freshwater Biology*, 6, 145-154.
- Overath, R.D., Titus, J.E., Hoover, D.T. and Grise, D.J. (1991) The influence of field site and natural sediments on the growth and tissue chemistry of *Vallisneria spiralis* L. *Journal of Freshwater Ecology*, 6, 135-145.
- Peeters, P.J. (2002) Correlations between leaf constituent levels and the densities of herbivorous insect guilds in an Australian forest. *Austral Ecology*, 27, 658-671.
- Pelton, D.K., Levine, S.N. and Braner, M. (1998) Measurements of phosphorus uptake by macrophytes and epiphytes from the LaPlatte river (VT) using  $\text{P-}^{32}$  in stream microcosms. *Freshwater Biology*, 39, 285-299.
- Pina-Ochoa, E. and Alvarez-Cobelas, M. (2006) Denitrification in aquatic environments: A cross-system analysis. *Biogeochemistry*, 81, 111-130.
- Redfield, A.C., Ketchum, B.A. and Richards, F.A. (1963) The influence of organisms on the chemical composition of sea-water. In: *Comparative and Descriptive Oceanography*. M.N. Hill, New York, p. 26-77.
- Rhee, G.-Y. (1978) Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition and nitrate uptake. *Limnology and Oceanography*, 23, 10-25.
- Riis, T., Sand-Jensen, K. (2006) Dispersal of plant fragments in small streams. *Freshwater Biology*, 51, 274-286.
- Rooney, N. and Kalff, J. (2003) Submerged macrophyte-bed effects on water-column phosphorus, chlorophyll a, and bacterial production. *Ecosystems*, 6, 797-807.

- Rooney, N., Kalff, J. and Habel, C. (2003) The role of submerged macrophyte beds in phosphorus and sediment accumulation in Lake Memphremagog, Quebec, Canada. *Limnology and Oceanography*, 48, 1927-1937.
- Sand-Jensen, K. (1998) Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams. *Freshwater Biology*, 39, 663-679.
- Saunders, D.L. and Kalff, J. (2001) Nitrogen retention in wetlands, lakes and rivers. *Hydrobiologia*, 443, 205-212.
- Schindler, D.W. (1977) Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, 195, 260-262.
- Schneider, S. and Melzer, A. (2003) The trophic index of macrophytes (TIM) - a new tool for indicating the trophic state of running waters. *International Review of Hydrobiology*, 88, 49-67.
- Seitzinger, S., Harrison, J.A., Bohlke, J.K., Bouwman, A.F., Lowrance, R., Peterson, B., Tobias, C. and Van Drecht, G. (2006) Denitrification across landscapes and waterscapes: A synthesis. *Ecological Applications*, 16, 2064-2090.
- Seitzinger, S.P., Styles, R.V., Boyer, E.W., Alexander, R.B., Billen, G., Howarth, R.W., Mayer, B. and Van Breemen, N. (2002) Nitrogen retention in rivers: model development and application to watersheds in the northeastern USA. *Biogeochemistry*, 57, 199-237.
- Shardendu and Ambasht, R.S. (1991) Relationship of nutrients in water with biomass and nutrient accumulation of submerged macrophytes of a tropical wetland. *New Phytologist*, 117, 493-500.

- Smith, V. (1999) Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental pollution*, 100, 179-196.
- St-Cyr, L., Campbell, P.G.C. and Guertin, K. (1994) Evaluation of the role of submerged plant beds in the metal budget of a fluvial lake. *Hydrobiologia*, 291, 141-156.
- Stainton, M.P., Capel, M.J. and Armstrong, F.A.J. (1977) The chemical analysis of fresh water. *Can. Fish. Mar. Serv. Misc. Spec. Publ*, 2nd ed.
- Sterner, R.W. and Elser, J.J. (2002) Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. *Princeton University Press*, Princeton, pp.584.
- Tessier, C., Cattaneo, A., Pinel-Alloul, B., Hudon, C. and Borcard D. (2008) Invertebrate communities and epiphytic biomass associated with metaphyton and emergent and submerged macrophytes in a large river. *Aquatic Sciences*, 70, 10-20.
- Trelenberg, J. (2004) *Macrophyte-flow interactions in aquatic plants*. University of Northern British Columbia, Prince George, pp.223.
- Tripathi, B.D., Srivastava, J. and Misra, K. (1991) Nitrogen and phosphorus removal-capacity of 4 chosen aquatic macrophytes in tropical fresh-water ponds. *Environmental Conservation*, 18, 143-147.
- Tripler, C.E., Canham, C.D., Inouye, R.S. and Schnurr, J.L. (2002) Soil nitrogen availability, plant luxury consumption, and herbivory by white-tailed deer. *Oecologia*, 133, 517-524.

- Vanderborght, J.P. and Billen, G. (1975) Vertical distribution of nitrate concentration in interstitial water of marine sediments with nitrification and denitrification. *Limnology and Oceanography*, 20, 953-961.
- Vandonk, E., Gulati, R.D., Iedema, A. and Meulemans, J.T. (1993) Macrophyte-related shifts in the nitrogen and phosphorus contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake. *Hydrobiologia*, 251, 19-26.
- Villar, C.A., Cabo, L.D. and Bonetto, C.A. (1996) Macrophytic primary production and nutrient concentrations in a deltaic floodplain marsh of lower Parana River. *Hydrobiologia*, 330, 59-66.
- Vis, C., Cattaneo, A. and Hudon, C. (2008) Shift from chlorophytes to cyanobacteria in benthic macroalgae along a gradient of nitrate depletion. *Journal of Phycology*, 44, 38-44.
- Vis, C., Hudon, C. and Carignan, R. (2003) An evaluation of approaches used to determine the distribution and biomass of emergent and submerged aquatic macrophytes over large spatial scales. *Aquatic Botany*, 77, 187-201.
- Vis, C., Hudon, C., Carignan, R. and Gagnon, P. (2007) Spatial analysis of production by macrophytes, phytoplankton and epiphyton in a large river system under different water-level conditions. *Ecosystems*, 10, 293-310.
- Weisner, S.E.B., Eriksson, P.G., Graneli, W. and Leonardson, L. (1994) Influence of macrophytes on nitrate removal in wetlands. *Ambio*, 23, 363-366.
- Wetzel, R.G. (2001) *Limnology: lake and river ecosystems 3rd Ed.*, Academic press, San Diego, pp.1006.
- Wheeler, G.S., Van, T.K. and Center, T.D. (1998) Herbivore adaptations to a low-nutrient food: Weed biological control specialist *Spodoptera pectinicornis*

- (Lepidoptera : Noctuidae) fed the floating aquatic plant *Pistia stratiotes*.  
*Environmental Entomology*, 27, 993-1000.
- Wigand, C., Stevenson, J.C. and Cornwell, J.C. (1997) Effects of different submersed macrophytes on sediment biogeochemistry. *Aquatic Botany*, 56, 233-244.
- Wilcock, R.J., Scarsbrook, M.R., Costley, K.J. and Nagels, J.W. (2002) Controlled release experiments to determine the effects of shade and plants on nutrient retention in a lowland stream. *Hydrobiologia*, 485, 153-162.
- Xie, Y.H., An, S.Q. and Wu, B.F. (2005) Resource allocation in the submerged plant *Vallisneria natans* related to sediment type, rather than water-column nutrients. *Freshwater Biology*, 50, 391-402.
- Yongke, L., Yu, D. and Yonghong, X. (2005) Light intensity increases the susceptibility of *Vallisneria natans* to snail herbivory. *Aquatic Botany*, 81, 265-275.

## **ANNEXES**

## ANNEXE I

## Caractéristiques physiques et chimiques du Lac St-Pierre pour les étés 2005 et 2006

Date	STN	TN $\mu\text{g L}^{-1}$	$\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ $\mu\text{g L}^{-1}$	$\text{NH}_4^+$ $\mu\text{g L}^{-1}$	TP $\mu\text{g L}^{-1}$	Cond, $\mu\text{S cm}^{-1}$
Août 2005	1N	454,77	92,78	21,50	n/a	0,105
	2N	292,70	6,32	5,86	n/a	0,105
	3N	345,40	9,14	10,09	n/a	0,107
	4N	340,10	4,70	11,77	n/a	0,109
	5N	516,57	2,82	11,19	n/a	0,108
	1S	338,06	1,55	8,19	n/a	0,152
	2S-a	461,12	0,00	4,46	n/a	0,150
	2S-B	478,10	32,69	19,12	n/a	0,157
	3S	429,28	0,00	16,31	n/a	0,148
	4S	563,42	4,44	13,05	n/a	0,153
Juillet 2006	5S	520,75	4,68	18,58	n/a	0,140
	2S-a	34,94	423,00	57,21	30,4	0,111
	2S-B	42,36	388,47	38,47	36,8	0,114
	3S	30,16	382,67	13,63	26,2	0,115
	4S	23,76	114,68	16,53	20,7	0,115
Août 2006	5S	36,50	498,56	27,05	31,7	0,131
	1S	545,30	120,96	10,97	59,6	0,110
	2S-B	430,19	7,49	8,66	23,8	0,081
	3S	484,11	3,18	10,36	16,5	0,076
	4S	487,46	4,55	7,17	16,8	0,068
Octobre 2006	5S	631,02	130,41	11,64	32,9	0,067
	2S-a	960,15	486,70	28,96	69,6	0,267
	3S	997,69	448,97	29,57	65,9	0,248
	4S	1049,98	457,03	19,91	74,0	0,258

Date	STN	No. Plante	%N				%C				C:N			
			Apex	Centre	Racine	Entière	Apex	Centre	Racine	Entière	Apex	Centre	Racine	Entière
Août 2005	1N	1	1,71	2,18	2,43	2,22	33,52	38,47	38,50	37,98	22,81	20,62	18,50	20,06
		2	4,16	3,52	2,29	3,14	52,82	38,47	41,24	40,92	14,79	12,74	21,01	15,96
		3	1,99	3,14	1,57	2,45	36,83	36,84	38,32	37,37	21,58	13,69	28,55	19,90
		4	2,69	1,40	1,98	1,74	25,28	36,99	37,90	36,14	10,96	30,75	22,37	25,70
	2N	1	2,04	2,51	2,27	2,37	23,96	38,50	37,03	36,50	13,69	17,92	19,03	17,90
		2	2,71	2,33	2,37	2,38	43,55	39,28	36,49	38,69	18,73	19,62	17,99	18,94
		3	3,11	2,79	2,07	2,56	37,96	36,67	37,39	37,06	14,25	15,30	21,11	17,31
	3N	1	2,79	1,46	1,99	1,79	36,25	37,81	36,09	37,02	15,16	30,16	21,15	25,36
		2	2,94	1,85	1,85	1,96	39,59	37,02	32,57	35,65	15,71	23,34	20,48	21,53
		3	n/a	2,04	2,30	n/a	n/a	36,71	35,45	n/a	n/a	20,97	17,98	n/a
	4N	1	1,45	2,22	1,83	2,00	41,32	36,03	37,84	37,22	33,28	18,94	24,08	22,26
		2	2,21	2,50	2,03	2,30	43,07	36,22	35,67	36,70	22,74	16,90	20,46	18,79
		3	1,48	0,60	1,74	1,10	35,62	43,93	36,48	40,37	28,05	18,80	24,49	21,80
	5N	1	2,49	1,93	1,17	1,71	40,51	35,55	38,05	36,96	19,01	21,50	38,02	27,27
		2	2,37	2,19	1,41	1,92	40,24	39,57	38,93	39,40	19,82	21,12	32,22	25,03
3		2,68	2,14	1,14	1,83	43,76	36,63	36,43	37,27	19,03	19,94	37,33	26,19	



Pourcentages d'azote et de carbone et ratios C:N pour *Vallisneria americana*  
sur la rive sud du lac St-Pierre au mois d'août 2005

Date	STN	No. Plante	%N				%C				C:N			
			Apex	Centre	Racine	Entière	Apex	Centre	Racine	Entière	Apex	Centre	Racine	Entière
Août 2005	1S	1	2,10	2,35	2,10	2,23	37,78	36,31	35,96	36,33	21,03	18,02	19,96	19,03
		2	2,07	1,99	1,82	1,94	38,20	35,76	29,38	33,67	21,48	20,95	18,81	20,75
		3	1,76	1,88	1,90	1,88	35,32	36,16	33,08	34,95	23,35	22,41	20,26	21,72
	2S-a	1	3,75	3,13	3,52	3,33	39,11	35,94	37,55	36,84	12,17	13,37	12,46	12,92
		2	3,83	2,35	3,02	2,74	44,93	34,31	32,93	34,88	13,69	17,01	12,74	15,12
		3	4,14	3,36	2,70	3,19	38,50	32,48	33,88	33,59	10,84	11,29	14,65	12,47
		4	4,36	3,52	n/a	n/a	37,42	36,03	n/a	n/a	10,02	11,93	n/a	n/a
		5	3,15	2,81	2,70	2,80	37,57	35,98	31,90	34,65	13,93	14,91	13,79	12,42
		6	4,36	3,24	2,73	3,16	35,59	35,89	36,29	36,00	9,51	12,94	15,51	15,03
	2S-b	1	3,10	2,64	2,65	2,69	36,54	35,91	35,22	35,72	13,77	15,88	15,52	15,54
		2	3,09	2,96	2,20	2,70	38,92	38,09	31,76	35,86	14,69	15,01	16,84	15,64
		3	3,23	2,69	2,43	2,65	37,86	36,06	35,31	35,96	13,69	15,63	16,92	15,90
	3S	1	3,43	1,50	1,64	1,75	43,60	36,41	36,99	37,34	14,81	28,35	26,27	26,22
		2	1,93	1,75	1,26	1,59	37,59	35,85	41,21	37,97	22,74	23,89	38,19	28,99
		3	1,82	2,07	0,98	1,64	34,11	37,05	38,75	37,37	21,86	20,91	46,35	30,28
		4	1,20	n/a	n/a	n/a	36,47	n/a	n/a	n/a	35,56	n/a	n/a	n/a
	4S	1	1,85	1,38	1,56	1,50	38,78	40,60	29,68	36,43	24,40	34,21	22,19	28,83
		2	1,29	1,28	1,34	1,30	39,50	40,84	34,18	38,27	35,82	37,12	29,74	34,29
		3	1,43	0,93	0,94	0,98	37,90	39,54	33,71	37,25	30,98	49,69	41,95	44,98
	5S	1	2,35	1,79	2,37	2,06	38,21	38,00	34,65	36,79	19,00	24,77	17,05	21,37
		2	2,65	2,02	1,98	2,07	39,22	41,12	35,81	38,99	17,28	23,72	21,10	22,11
3		2,85	1,97	2,19	2,14	45,14	40,19	36,42	39,31	18,46	23,83	19,36	21,65	

Pourcentages d'azote et de carbone et ratios C:N pour *Vallisneria americana*  
sur la rive sud du lac St-Pierre au mois de juillet 2006

Date	STN	No. Plante	%N			%C			C:N		
			Feuille	Racine	Entière	Feuille	Racine	Entière	Feuille	Racine	Entière
Juillet 2006	2S-a	1	3,43	3,20	3,35	34,12	34,78	34,36	11,59	12,68	11,99
		2	3,70	2,47	3,25	36,01	24,85	31,94	11,36	11,73	11,49
	2S-b	1	3,65	2,60	3,27	36,32	35,51	36,02	11,61	15,91	13,17
		2	3,22	2,82	3,08	36,21	35,24	35,85	13,11	14,56	13,64
		3	2,56	1,85	2,30	35,98	34,50	35,44	16,42	21,80	18,38
	3S	1	3,76	2,84	3,42	36,00	37,14	36,41	11,17	15,24	12,65
		2	2,33	2,34	2,33	35,22	39,25	36,69	17,67	19,58	18,36
	4S	1	2,73	2,91	2,80	29,39	33,36	30,84	12,54	13,35	12,84
		2	2,75	2,82	2,78	35,41	38,67	36,60	15,02	15,98	15,37
		3	3,63	3,27	3,50	34,96	37,79	35,99	11,23	13,49	12,05
	5S	1	3,55	2,62	3,21	33,48	39,64	35,72	11,00	17,63	13,41
		2	3,69	2,25	3,16	36,97	36,05	36,63	11,68	18,72	14,24
		3	2,81	2,48	2,69	36,80	40,37	38,10	15,26	19,00	16,62
		4	2,67	1,62	2,28	35,32	33,53	34,66	15,44	24,16	18,62
		5	4,21	2,41	3,56	39,04	35,51	37,74	10,80	17,18	13,13
		6	3,33	2,38	2,98	34,96	43,47	38,05	12,23	21,31	15,54

## ANNEXE II (suite)

71

Pourcentages d'azote et de carbone et ratios C:N pour *Vallisneria americana*  
sur la rive sud du lac St-Pierre au mois d'août 2006

Date	STN	No. Plante	%N			%C			C:N		
			Apex	Racine	Entière	Apex	Racine	Entière	Apex	Racine	Entière
Août 2006	1S	1	2,51	3,15	2,74	35,62	33,68	34,91	16,55	12,46	15,06
		2	2,76	2,55	2,68	34,58	35,93	35,07	14,63	16,42	15,28
		3	2,55	2,20	2,42	36,63	33,60	35,52	16,73	17,85	17,14
	2S-b	1	2,49	2,76	2,59	35,25	38,34	36,37	16,48	16,19	16,37
		2	2,91	2,35	2,71	36,39	37,77	36,89	14,57	18,71	16,08
		3	2,77	2,57	2,70	35,79	40,36	37,45	15,05	18,33	16,25
	3S	1	2,43	1,18	1,97	36,61	37,00	36,75	17,57	36,63	24,52
		2	2,26	1,12	1,84	36,45	35,40	36,06	18,82	36,86	25,40
	4S	1	1,12	0,97	1,07	36,78	38,38	37,36	38,19	46,33	41,15
		2	0,95	0,99	0,96	38,54	39,68	38,95	47,56	46,69	47,24
		3	1,33	0,74	1,12	37,26	36,27	36,89	32,57	57,47	41,64
	5S	1	1,25	2,11	1,57	36,57	33,38	35,40	34,01	18,41	28,32
		2	1,32	2,65	1,80	35,90	42,46	38,29	31,79	18,66	27,00

## ANNEXE II (suite)

72

Pourcentages d'azote et de carbone et ratios C:N pour *Valisneria americana*  
sur la rive sud du lac St-Pierre au mois d'octobre 2006

Date	STN	No. Plante	%N			%C			C:N		
			Apex	Racine	Entière	Apex	Racine	Entière	Apex	Racine	Entière
Octobre 2006	2S-a	1	2,62	2,20	2,46	32,02	41,70	35,55	14,28	22,15	17,15
		2	2,74	2,28	2,57	34,16	40,28	36,39	14,52	20,64	16,75
		3	2,16	1,99	2,10	31,97	32,40	32,12	17,26	18,99	17,89
	3S	1	2,82	1,55	2,36	55,53	29,23	45,94	22,94	21,94	22,57
		2	2,76	1,18	2,18	38,63	32,33	36,33	16,34	31,92	22,02
		3	1,61	1,94	1,73	28,45	33,49	30,28	20,60	20,11	20,42
	4S	1	1,06	1,45	1,20	27,34	36,83	30,80	29,99	29,60	29,85
		2	1,23	1,46	1,31	34,59	33,56	34,21	32,90	26,90	30,71
		3	1,98	2,10	2,02	38,07	51,76	43,06	22,42	28,70	24,71
		4	1,74	1,56	1,67	33,31	39,55	35,58	22,35	29,66	25,01