

UNIVERSITE PAUL CEZANNE
AIX-MARSEILLE III

LES *LUDWIGIA SPP.* INVASIVES
DU SUD DE LA FRANCE :
HISTORIQUE, BIOSYSTEMATIQUE,
BIOLOGIE ET ECOLOGIE.

THESE

pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE DROIT, D'ECONOMIE ET DES SCIENCES
D'AIX-MARSEILLE**

Discipline : Ecologie – Hydrobiologie

présentée et soutenue publiquement le 10 décembre 2004 par

Sophie DANDELLOT

Ecole Doctorale
Sciences de l'Environnement

JURY

Arlette CAZAUBON	Professeur, Université d'Aix-Marseille III	Directrice de thèse
Régine VERLAQUE	Chargée de recherche CNRS, Université de Provence	Codirectrice de thèse
Ludwig TRIEST	Professeur, Université Bruxelles	Rapporteur
Philippe KUPFER	Professeur, Université Neuchâtel	Rapporteur
Alain DUTARTRE	Chargé de recherche, Cemagref	Examinateur
Frédéric MEDAIL	Maître de Conférences, Université Aix-Marseille III	Examinateur

Les *Ludwigia* spp. invasives du Sud de la France : Historique, Biosystématique, Biologie et Ecologie

Résumé

Depuis leur introduction au début du XIX^{ème} siècle à Montpellier, les *Ludwigia* d'origine américaine ont, peu à peu, envahi toute la France. Notre étude morphologique et cytogénétique a permis de confirmer la présence en France de deux taxa bien différents. Les diploïdes ($2n=16$) correspondent à *L. peploides* subsp. *montevidensis* (Spreng.) Raven, et les décaploïdes ($2n = 80$) à *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz. Les diploïdes colonisent surtout la région méditerranéenne (sauf l'extrême Sud-Est), tandis que les polyploïdes prédominent partout ailleurs. De plus, ces deux taxons possèdent une intense multiplication végétative, mais des modes distincts de reproduction sexuée. Le second objectif de ce travail a été de comprendre quels sont les impacts des *Ludwigia* sur les écosystèmes. J'ai suivi les relations entre le développement des herbiers de *Ludwigia* avec la qualité de l'eau, les autres producteurs primaires, les communautés bactériennes et la macrofaune. Pour cela, j'ai prospecté différents écosystèmes aquatiques méditerranéens caractérisés par des propriétés physiques et des fonctionnements hydrologiques différents.

Mots-clés : *Ludwigia*, hydrophyte invasive, écosystèmes aquatiques, biosystématique, biologie, écologie, historique.

Invasive *Ludwigia* spp. of southern France : History, Taxonomy, Biology and Ecology.

Abstract

Since they were first introduced at the beginning of the 19th century into the Lez river at Montpellier, the American *Ludwigia* have gradually colonized the whole of France. A morphological and cytogenetic study confirmed the presence of two different taxa in France. The diploids ($2n=16$) correspond to *L. peploides* subsp. *montevidensis* (Spreng.) Raven, and the decaploids ($2n = 80$) to *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz. The diploids mainly colonize the Mediterranean region of France (except for the south-eastern part), while the polyploids predominate in all the other regions. Both taxa show an intense vegetative growth, but they have distinct modes of sexual reproduction. The second objective of this study concerns the question of whether *Ludwigia* stands have an impact on ecosystems. The relationships between *Ludwigia* growth and water quality, other primary producers, bacteria communities and macrofauna were studied. Several Mediterranean aquatic ecosystems mainly distinguished by their physical properties and their hydrological functioning were investigated.

Key-words : *Ludwigia*, Invasive hydrophyte, aquatic ecosystems, taxonomy, biology, ecology, history.

LES *LUDWIGIA SPP.* INVASIVES
DU SUD DE LA FRANCE :
HISTORIQUE, BIOSYSTEMATIQUE,
BIOLOGIE ET ECOLOGIE.

*A Arlette et Régine,
pour tout ce qu'elles m'ont apporté.*

*A Maman et Jérémie,
pour leur constant soutien.*

Remerciements

Je tiens d'abord à remercier Arlette Cazaubon qui m'a fait bénéficier de sa grande connaissance des différents domaines de l'écologie des milieux aquatiques. Elle m'a poussée et soutenue sans relâche au cours de toutes ces années passées dans son service. Je tiens à lui témoigner ma profonde gratitude.

Je remercie également Régine Verlaque qui a joué un rôle capital lors de la réalisation et de la rédaction de cette thèse. Elle m'a transmis son enthousiasme et sa rigueur (je l'espère) dans le travail de recherche.

Les Professeurs Ludwig Triest et Philippe Küpfer ont eu la gentillesse de juger mon travail en tant que rapporteurs. Je les en remercie vivement.

*Monsieur Alex Baumel m'a permis de réaliser les premières ébauches de biologie moléculaire sur les *Ludwigia*. Ce travail, long et fastidieux, n'a jamais entamé son enthousiasme et son aide a toujours été précieuse. Un grand merci également à Emmanuel Lebris pour ses conseils et sa participation aux analyses génétiques.*

*Madame Christine Robles m'a aidée à tester les potentialités allélopathiques des *Ludwigia*. Elle est restée très présente malgré un emploi du temps chargé. Je la remercie sincèrement pour sa participation.*

Monsieur Hussein Abou Hamdan a eu le mérite de me supporter lors des innombrables terrains effectués ensemble. Il m'a énormément aidée et m'a soutenue énergiquement lors des moments difficiles. Merci Hussein....

Je tiens à remercier Robert Matheron et Jean Lepetit pour leur participation active à la réalisation des analyses bactériologiques. Leur gentillesse et leur enthousiasme m'ont beaucoup touchée. Merci également à Marie-Hélène Nguyen pour son aide précieuse lors des manipulations en bactériologie.

*Je remercie également Alain Dutartre qui m'a beaucoup aidée lors du commencement de cette étude et a permis de conserver des liens étroits entre les différents laboratoires français travaillant sur les *Ludwigia*. J'en profite pour remercier l'équipe du Cemagref de Bordeaux pour leur gentillesse et leur collaboration.*

Monsieur Jean Giudicelli a eu l'extrême gentillesse de déterminer les macro-invertébrés récoltés sur les différents sites prospectés. Je le remercie vivement pour son aide.

Je tiens également à remercier Sylvie Dupouyet et Stéphane Azard pour leur participation active et adorable au moment de la rédaction finale de ce travail.

*Je remercie Robert Salanon et Pierre Wagenheim pour leur collaboration enthousiaste à la récolte des échantillons de *Ludwigia* des Alpes-Maritimes. Merci également à Henri Vidal et Robert Gentil pour leur participation spontanée aux premières récoltes sur l'herbier de la Siagne.*

Merci à monsieur Salabert pour son aide précieuse lors de mes récoltes dans l'Hérault.

Monsieur Gaël Hemery ainsi que toute l'équipe du Parc de Camargue ont montré beaucoup d'intérêt vis-à-vis de mon travail et m'ont permis de réaliser mes premiers travaux de gestion. Je tiens à leur témoigner toute ma sympathie.

Je tiens à remercier Damien Pambour et l'équipe de la Fédération de Pêche des Bouches-du-Rhône pour leur collaboration lors des campagnes de prélèvements.

Je remercie également Lydia Lancar du Canal de Provence pour sa gentillesse et son soutien lors de mes investigations en région méditerranéenne.

Merci à Patrick Grillas qui m'a aidée lors de la récolte des Ludwigia de Camargue.

Je remercie Alain Fridlender pour l'intérêt qu'il a porté à mon étude et pour les nombreux échantillons récoltés un peu partout en France.

Je tiens également à remercier vivement l'ensemble des récoltants de toute la France qui m'ont envoyé spontanément des Jussies de leur secteur et m'ont accompagné sur le terrain. Leurs noms sont cités p. 80-81.

Enfin, je remercie tous les membres de ma famille qui m'ont supportée et soutenue sans relâche tout au long de ces années d'étude.

INTRODUCTION ET BUT DE L'ETUDE	1
PARTIE 1 :	
ETAT DES CONNAISSANCES ET	9
PROBLEMES LIES AUX <i>LUDWIGIA</i> SPP. INVASIVES EN FRANCE	
1. HISTORIQUE DE L'INVASION	11
2. DISTRIBUTION EN FRANCE	12
3. PROBLEMES ECOLOGIQUES ENGENDRES PAR L'INVASION	13
4. PROBLEMES ECONOMIQUES ENGENDRES PAR L'INVASION	16
5. ECOLOGIE ET BIOLOGIE DES <i>LUDWIGIA</i> INVASIVES	20
5. 1 ECOLOGIE DES <i>LUDWIGIA</i>	20
5. 2 BIOLOGIE DES <i>LUDWIGIA</i>	21
5. 3 MODES DE PROPAGATION	21
6. CONTEXTE BIOSYSTEMATIQUE	22
6. 1 LE GENRE <i>LUDWIGIA</i> L.	23
6. 2. LA SECTION <i>OLIGOSPERMUM</i> (MICH.) HARA	24
6. 3 LES <i>LUDWIGIA</i> INTRODUITES EN FRANCE	31
PARTIE 2 :	35
MATERIEL ET METHODES	
1. ETUDE BIOSYSTEMATIQUE	37
2. ANALYSE DES MODES DE PROPAGATION DES <i>LUDWIGIA</i>	39
2. 1 TESTS DE FECONDATIONS	39
2. 2 SUIVIS DE LA GERMINATION	40
2. 3 ANALYSES GENETIQUES	41
3. DEVELOPPEMENT DES <i>LUDWIGIA</i> DANS LE SUD DE LA FRANCE	42
3. 1 SITES D'ETUDE	42
3. 1. 1 SITES DE DURANCE	42
3. 1. 2. SITES DE LA SIAGNE ET DE LA FRAYERE	44
3. 2. ANALYSE DES PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES	46
3. 3. EVALUATION DE LA BIOMASSE ET SUIVI DE LA CROISSANCE	48
4. RELATIONS ENTRE LES <i>LUDWIGIA</i> ET LEUR MILIEU	48
4. 1. ETUDE DES VARIATIONS DES PARAMETRES ABIOTIQUES	48
4. 2. ETUDE DE L'IMPACT SUR LA COMMUNAUTE BACTERIENNE	49
4. 3 RELATIONS AVEC LES AUTRES ORGANISMES	50
4. 3. 1. EFFETS ALLELOPATHIQUES	50
4. 3. 2. RELATIONS AVEC LES MACROPHYTES	51
5. REPARTITION ACTUELLE ET PASSE DES <i>LUDWIGIA</i> EN FRANCE ET HISTORIQUE DE L'INVASION	51
PARTIE 3 : IDENTIFICATION ET MODES DE PROPAGATION DES <i>LUDWIGIA</i> INVASIVES EN FRANCE	53
1. IDENTIFICATION DES <i>LUDWIGIA</i> INVASIVES EN FRANCE	55
1. 1. CARYOLOGIE	55
1. 2. IDENTIFICATION DES <i>LUDWIGIA</i>	58
1. 2. 1. MORPHOLOGIE	61
1. 2. 2. PALYNOLOGIE	75
1. 2. 3. EPIDERME	78
1. 3. DISCUSSION	80
2. MODES DE PROPAGATION DES <i>LUDWIGIA</i>	83
2. 1. MULTIPLICATION VEGETATIVE	83
2. 2. MODALITES DE LA REPRODUCTION SEXUEE	83
2. 2. 1. DESCRIPTION ET PHENOLOGIE	83
2. 2. 2 <i>LUDWIGIA</i> <i>PEPLOIDES</i> SUBSP. <i>MONTEVIDENSIS</i> (2X)	86
2. 2. 3 <i>LUDWIGIA</i> <i>GRANDIFLORA</i> SUBSP. <i>HEXAPETALA</i> (10X)	88
2. 2. 4 HYBRIDATION ENTRE LES DEUX TAXONS	91
2. 3. DISCUSSION	92
3. GERMINATION	94

3. 1. <i>LUDWIGIA PEPLOIDES</i> SUBSP. <i>MONTEVIDENSIS</i>	96
3. 2. <i>LUDWIGIA GRANDIFLORA</i> SUBSP. <i>HEXAPETALA</i>	97
3. 3. DISCUSSION	98
4. COMPOSES CHIMIQUES	99
5. GENETIQUE DES POPULATIONS	101
6. DISCUSSION	103
PARTIE 4 : DEVELOPPEMENT DES <i>LUDWIGIA</i> DANS DIFFERENTS ECOSYSTEMES AQUATIQUES DU SUD-EST DE LA FRANCE	111
1. DEVELOPPEMENT DE <i>LUDWIGIA PEPLOIDES</i>	113
1. 1. DEVELOPPEMENT DANS LA RIVIERE : LA DURANCE	113
1. 1. 1. PHYSICO-CHIMIE DE L'EAU	114
1. 1. 2. DEVELOPPEMENT DE L'HERBIER	116
1. 2. DEVELOPPEMENT EN PLAN D'EAU : LA SOUILLE	120
1. 2. 1. VARIATIONS DES PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES	121
1. 2. 2. DEVELOPPEMENT DE L'HERBIER	123
2. DEVELOPPEMENT DE <i>LUDWIGIA GRANDIFLORA</i>	127
2. 1. DEVELOPPEMENT SUR LA FRAYERE	127
2. 1. 1. VARIATIONS DES PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES	127
2. 1. 2. DEVELOPPEMENT DE L'HERBIER	128
2. 2. DEVELOPPEMENT SUR LA SIAGNE	130
2. 2. 1. VARIATIONS DES PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES	132
2. 2. 2. DEVELOPPEMENT DE L'HERBIER	134
3. DISCUSSION	138
PARTIE 5 : INTERACTIONS ENTRE LES <i>LUDWIGIA</i> ET LEUR MILIEU	141
1. IMPACT DES <i>LUDWIGIA</i> SUR LES PARAMETRES ABIOTIQUES ET RELATIONS AVEC LA COMMUNAUTE BACTERIENNE	143
1. 1. VARIATION DES PARAMETRES ABIOTIQUES	143
1. 2. RELATIONS AVEC LA COMMUNAUTE BACTERIENNE	148
1. 2. 1. LA MICROFLORE TOTALE	148
1. 2. 2. LES BACTERIES SULFATO-REDUCTRICES	150
1. 3. DISCUSSION	152
2. RELATIONS ENTRE LES <i>LUDWIGIA</i> ET LES AUTRES ORGANISMES	154
2. 1. EFFETS ALLELOPATHIQUES	154
2. 1. 1. GERMINATION ET ANOMALIES	155
2. 1. 2. CROISSANCE	157
2. 2. RELATIONS DYNAMIQUES AVEC LES AUTRES MACROPHYTES	162
2. 2. 1. RELATIONS ENTRE LES <i>LUDWIGIA</i> ET LES HELOPHYTES	162
2. 2. 2. RELATIONS ENTRE LES <i>LUDWIGIA</i> ET LES AUTRES HYDROPHYTES	163
2. 3. RELATIONS ENTRE LES <i>LUDWIGIA</i> ET LA MACROFAUNE	167
3. DISCUSSION	168
PARTIE 6 : REPARTITION ACTUELLE ET PASSEE DES <i>LUDWIGIA</i> INVASIVES EN FRANCE	171
1. REPARTITION ACTUELLE DES <i>LUDWIGIA</i> EN FRANCE	173
2. HISTORIQUE DE L'INVASION DES <i>LUDWIGIA</i> EN FRANCE	176
2. 1. INTRODUCTION VOLONTAIRE OU ACCIDENTELLE ?	176
2. 2. HISTORIQUE	177
3. DISCUSSION : Les leçons du passé	182
CONCLUSION	183
REFERENCES	195

**INTRODUCTION
ET
BUT DE L'ETUDE**

INTRODUCTION

Partout dans le monde et depuis toujours, les taxons introduits jouent un rôle majeur pour l'Homme (agriculture, horticulture, élevage...). Mais actuellement, leurs taux exponentiels de naturalisation et d'expansion commencent à engendrer des impacts économiques et/ou environnementaux néfastes. Pour de nombreux auteurs, parmi les plus graves menaces qui pèsent sur la biodiversité, juste après les pressions humaines directes (destruction et dégradation des habitats) se placent les dégâts liés à l'extension des exotiques (Heywood, 1989 ; Olivier *et al.*, 1995 ; Wilcove *et al.*, 1998 ; Muller, 2000 ; Olivieri & Vitalis, 2001). Or, des estimations récentes, sur le livre rouge Nord-américain, attribuent l'extinction des animaux et végétaux indigènes presque exclusivement (jusqu'à 98%) aux conséquences des seules activités humaines des derniers siècles (Gurevitch & Padilla, 2004). En fait, il y a probablement synergie entre ces phénomènes : l'altération des habitats augmentent fortement les risques de prolifération des « aliens ».

Les plus sévères invasions végétales concernent les zones tempérées chaudes, en particulier les îles et le biome méditerranéen (Heywood, 1989 ; Cronk & Fuller, 1995 ; D'Antonio & Dudley, 1995 ; Weber, 1997). Les risques pour la Flore indigène sont donc majeurs dans ces zones qui correspondent, en outre, à des Hot-spots de biodiversité riches en endémiques (Médail & Quézel, 1997). Or, ces secteurs constituent des zones prioritaires dans les stratégies mondiales de conservation (Myers *et al.*, 2000). Malgré la gravité des nuisances écologiques engendrées par les espèces invasives sur le pourtour méditerranéen, très peu d'études existent sur la dynamique de ces populations (Williamson, 1999 ; Stholgren *et al.*, 1999). En fait, les sites les plus perturbés par l'Homme sont aussi les plus sujets aux invasions (Kruger *et al.*, 1989 ; McIntyre & Lavorel, 1994 ; Burke & Grime, 1996), en raison notamment des nombreuses fragmentations d'habitats et des modifications des régimes de perturbations (Médail, 1999).

Sur l'ensemble des taxons introduits, 10% se naturaliseraient et, parmi eux 10% deviendraient des espèces envahissantes (Williamson, 1996). Le processus d'invasion suit, en général, les étapes chronologiques suivantes (Cronk & Fuller, 1995) :

1- **L'introduction** correspond au transport par l'Homme de matériel vivant, d'une région à une autre, accidentellement ou de façon délibérée. Une espèce introduite est toujours liée, directement ou indirectement à l'action de l'Homme (Simberloff, 1995 ; Carlton, 1996c, 1999 ; Eno *et al.*, 1997) ; ce dernier constitue le vecteur de son introduction dans une région dont elle était absente.

2- **La naturalisation** se définit comme la phase durant laquelle la plante, déjà introduite, va se développer dans la nature, sans l'aide de l'Homme. Le succès de cette étape dépend des traits biologiques de l'espèce et des conditions environnementales.

3- **La facilitation** résulte de plusieurs facteurs tels que : l'introduction d'un agent de dispersion ou de pollinisation, l'absence de prédateurs, l'adaptation génétique, ou une quelconque protection assurée par l'Homme.

4- **L'expansion** correspond à un intense développement de la plante qui se répand et accroît fortement son aire de répartition dans la nature. Le succès de cette étape dépend de la vitesse de croissance de l'espèce, de son taux de reproduction, mais aussi de la nature de l'habitat envahi. En général, l'expansion se déclenche de manière soudaine, souvent après une phase de latence et d'adaptation, à partir de l'arrivée d'un pollinisateur, d'une perturbation au sein de l'habitat considéré ou de modifications génétiques.

5- **Les interactions avec les autres organismes** vont déterminer l'ampleur de l'impact de l'invasion sur la structure et la composition du ou des écosystèmes. Dans de nombreux cas, des phénomènes de compétition peuvent permettre l'invasion de certains écosystèmes déjà perturbés où les espèces natives sont devenues plus ou moins inaptées à la concurrence. Parmi ces dernières, les plus vulnérables d'entre elles vont décliner peu à peu, parfois jusqu'à l'extinction locale, voire totale. Souvent l'introduction de nouveaux taxons accélère la disparition des espèces indigènes les plus rares.

Un taxon naturalisé (pouvant se multiplier sans l'intervention de l'Homme) devient envahissant quand il se propage spontanément dans une région éloignée de celle de son introduction, en développant de fortes capacités d'expansion (Pisek *et al.*, 2004). Ce taxon rentre dans la catégorie des « transformers » uniquement quand il perturbe durablement les caractéristiques ou la structure des écosystèmes dits « naturels ». Par contre, on regroupe sous l'appellation « weeds » ou mauvaises herbes : les espèces nuisibles ou nocives qui posent de sérieux problèmes aux activités humaines (Fig. 1). Très utilisé surtout aux Etats-Unis, ce dernier terme concerne les taxons dont le contrôle ou l'éradication s'impose.

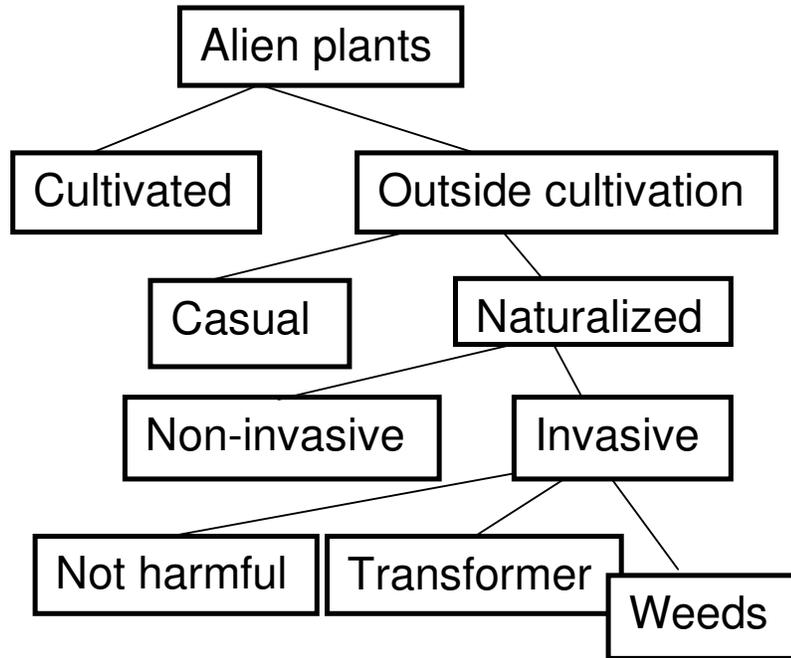


Figure 1 : Schéma hiérarchique de la classification des plantes exotiques depuis l'introduction jusqu'à l'invasion (Pisek *et al.*, 2004)

Une série d'attributs favorables devraient, en théorie, caractériser la plupart des végétaux invasifs et expliquer leur réussite. Cette recherche a permis de proposer certains traits généraux : stratégie de vie de type compétiteur (Grime, 1979 ; Pysek *et al.*, 1995), large valence écologique, croissance rapide, longévité, bon potentiel semencier, fort taux de germination, allélopathie, photosynthèse en C4 (Planty-Tabacchi, 1993), plasticité des systèmes de propagation et de reproduction (apomixie *s.l.*, auto- et allogamie) et enfin polyploïdie (Verlaque *et al.*, 2002). Par chance, tous ces atouts se trouvent rarement réunis chez une même espèce, mais la présence de quelques uns peut parfois suffire au succès d'une introduction (Muller, 2000). Malgré de nombreuses tentatives, il demeure impossible d'établir le profil-type d'une espèce invasive (Muller, 2000), tout dépend du type de milieu envahi. Ainsi, les « ideal weeds » de Baker (1955) sont aux antipodes des « transformers ». Les premiers colonisent surtout les milieux anthropisés changeants et se caractérisent essentiellement par un court cycle de vie, de grandes adaptations aux perturbations (destruction de la biomasse), une stratégie de vie avant tout de rudérale, une reproduction par autogamie ou apomixie, et une forte germination (sans dormance) : espèces pionnières. A l'inverse, les « transformers », des milieux naturels plus stables, doivent se maintenir

durablement et occuper le maximum d'espace, d'où une certaine longévité, une stratégie de fort compétiteur, une active multiplication végétative associée à une reproduction assez plastique, divers processus d'allélopathie, une grande tolérance écologique...

*

* *

En France, il y a environ 25% d'espèces végétales indigènes menacées (Aboucaya *et al.*, 2001) et le plus grand nombre de taxons exotiques naturalisés en Europe : 479 (Weber, 1997 basé sur Tutin *et al.*, 1964-1980). Une vaste enquête nationale a permis de retenir, parmi eux, 232 xénophytes en expansion, puis de les répartir en trois listes selon la gravité des nuisances constatées (Aboucaya, 1999). L'analyse des diverses caractéristiques de ces plantes a mis en évidence certaines généralités (Verlaque *et al.*, 2002). L'ensemble de ces constatations souligne le rôle capital de l'Homme et la gravité du problème des invasions, en particulier en Méditerranéenne et dans les zones humides.

- Souvent imprécise, l'origine géographique des xénophytes reflète avant tout l'importance des échanges internationaux : Amérique (57%), Méditerranée (12%), Afrique du Sud (10,6%), Sud-Est Asie (8%), Eurasie (7%), Australie (3%) et Pantropicale (2,4%), c'est-à-dire essentiellement les zones tempérées, voire chaudes.

- Les invasions, comme les extinctions, surviennent presque toujours à basses altitudes (90%), là où l'impact humain est maximal.

- L'Homme porte une grande responsabilité vis-à-vis de ces phénomènes puisqu'en France, comme ailleurs (Pysek *et al.*, 1995 ; Baker, 1986), environ $\frac{3}{4}$ des taxons exotiques présents en milieu naturel ont été introduits volontairement (ornement, reboisement, fourrage, agriculture, végétalisation de talus...).

- La majorité des xénophytes sévit en Méditerranée (68%).

- Parmi les habitats naturels les plus touchés, les zones humides sont de loin les plus impactées, puisque 63% des invasives avérées colonisent en priorité ces milieux.

- La comparaison du spectre des types biologiques des xénophytes les plus envahissants (liste 1) avec celui de la Flore indigène révèle une hausse maximale chez les hydrophytes : respectivement 14,8% contre 3,4% (Verlaque *et al.*, 2002).

En France, les hydrophytes amphibies à belles fleurs jaunes, communément appelées « Jussies » (*Ludwigia spp.* : Onagraceae) posent, depuis une vingtaine d'années, les plus sérieux problèmes écologiques et économiques. Ces *Ludwigia* introduites

possèdent la plupart des attributs favorables aux espèces envahissantes des milieux naturels, ce qui explique leur expansion rapide. Ainsi, elles figurent dans la liste 1 des « invasives avérées » de France (Aboucaya, 1999) et, plus largement, parmi les 200 plus grandes pestes mondiales (Cronk & Fuller, 1995). Mise à part leur apparition, *in situ*, vers 1830 à Montpellier (cf. 1. 1), leur expansion rapide (cf. 1. 2) et les graves nuisances constatées de nos jours (cf. 1. 3), on possède très peu de données scientifiques précises concernant la biologie et l'écologie de ces plantes (cf. 1. 4). En terme de gestion, cette méconnaissance flagrante empêche toutes lutttes efficaces. Le premier niveau d'incertitude concerne leur identification : existe-t-il 1, 2 ou 3 taxons, et lesquels ? (cf. 1. 5). Ce groupe très complexe a subi, jusqu'en 2000, d'incessants remaniements taxonomiques. De plus, les ouvrages de référence proposent des clés de détermination suivies de descriptions souvent peu fiables ou même erronées. Enfin, les déterminations présentes dans les grands herbiers se révèlent, en partie, fausses ou désuètes. Face à ces difficultés et à la forte ressemblance des taxons, la majorité des gestionnaires et hydrobiologistes traitent d'un seul groupe hypothétique : «les *Ludwigia spp.* » ou «la Jussie ».

BUT DE L'ETUDE

Face à ces problèmes, une première étude pluridisciplinaire de « débroussaillage » s'imposait. Certains aspects préliminaires abordés dans cette thèse nécessiteront de longues recherches complémentaires. **Mais, comment lutter efficacement contre ces plantes nuisibles que l'on ne sait ni reconnaître, ni nommer, et dont la plupart des caractéristiques biologiques, les plus élémentaires, nous sont encore inconnues ?** Aussi, dans un premier temps, notre travail a consisté à identifier les différents taxons présents dans le Sud-Est de la France et dans quelques sites d'autres régions. Pour cela, nous avons eu recours à différentes disciplines de la biosystématique : morphologie, caryologie, palynologie et étude des épidermes. Cette analyse comparative (herbiers, clés des détermination, diagnoses, etc.) devrait mettre en évidence des critères systématiques fiables (déjà connus ou inédits), utilisables à différents stades de développement des plantes en France. Il sera alors possible de dresser la carte de distribution de chaque espèce et de retracer l'histoire de leur invasion respective (redétermination des anciens exsiccata d'herbiers).

La connaissance des modes de propagation des espèces invasives s'avère indispensable pour comprendre leur dynamique de colonisation et fournir des indications fondamentales utilisables pour une gestion efficace et adaptée à chaque cas. Nous avons donc tenté de mieux comprendre la biologie de la reproduction des différents taxons (observations *in situ* et *ex situ*, tests de fécondation et de germination, analyses génétiques, etc.) afin de mettre en évidence les parts respectives de la multiplication végétative et de la reproduction sexuée, durant cette invasion. Enfin, nous avons essayé d'appréhender les caractéristiques biologiques et écologiques des taxons au sein de divers écosystèmes aquatiques du Sud-Est de la France, en analysant les variations des paramètres biotiques et abiotiques associés. En effet, l'impact réel de ces pestes végétales sur les écosystèmes aquatiques a longtemps suscité de nombreuses interrogations sur :

- les conséquences de ces invasions sur les composantes biotiques et abiotiques des écosystèmes ;
- les origines de ces modifications, dues au seul comportement compétitif des individus ou à d'autres mécanismes (par exemple : allélopathie).

Ce travail de recherche se propose de répondre aux questions suivantes :

- **Quelles sont les *Ludwigia* invasives présentes en France et comment les identifier ?**
- **Quelles sont les modalités de leur propagation et reproduction ?**
- **Quelles sont les conséquences écologiques de ces invasions sur les paramètres biotiques et abiotiques des écosystèmes aquatiques ?**
- **Quelle est l'influence de ces paramètres sur les capacités de colonisation de ces taxons ?**

PARTIE 1

ETAT DES CONNAISSANCES

ET

PROBLEMES LIES AUX *LUDWIGIA SPP.*

INVASIVES EN FRANCE

1. HISTORIQUE DE L'INVASION

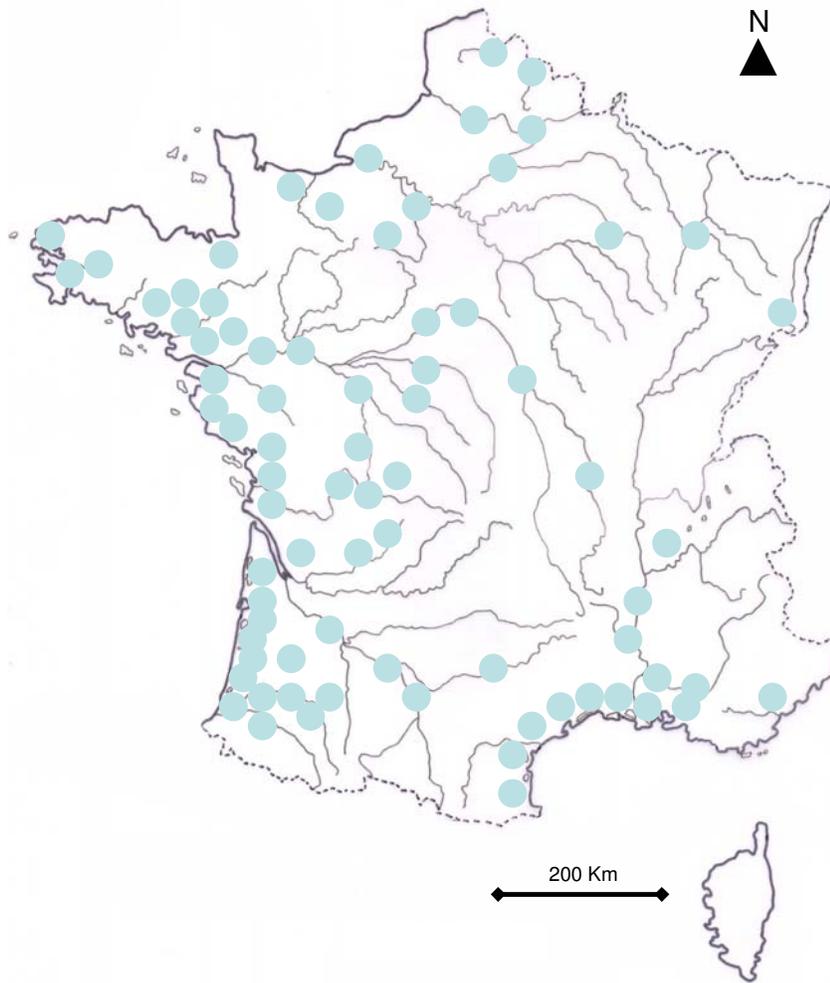
Les *Ludwigia* invasives, probablement originaires d'Amérique, sont apparues pour la première fois, en milieu naturel, en France **au début du XIX^{ème} siècle dans la rivière le Lez**, à Montpellier. Avant, ces plantes se trouvaient dans de nombreux jardins botaniques et ornaient les bassins de maintes Bastides. Deux hypothèses s'affrontent au sujet du vecteur de cette introduction. La première assertion émane de Martins (1866) qui écrit à ce propos : «Delile la cultivait dès 1823 dans le canal de l'Ecole botanique du Jardin des Plantes de Montpellier. Vers 1830, le jardinier en chef, appelé Millois, en porte quelques pieds dans la petite rivière du Lez, près du port Juvénal, où elle est naturalisée en occupant toute la rivière...MM De Candole père et fils l'ont constaté en 1836 ». A l'opposé, Mangaud et Graule (*In Berner, 1971*) accusent les usines de lavage des laines, importées dans le port Juvénal de Montpellier, d'être responsables de cette introduction accidentelle. Ces lavoirs mis en fonction dès 1700 furent d'ailleurs à l'origine d'une riche flore adventice. Bien qu'ayant compté jusqu'à 458 espèces exotiques, cette célèbre « Flora Juvenalis » (Godron, 1854) est aujourd'hui pratiquement éteinte (Rioux & Quézel, 1950).

Quoiqu'il en soit, à partir du Lez, la plupart des réseaux hydrographiques du Midi méditerranéen de la France ont été successivement colonisés par ces peuplements « dominants ». A la fin du XIX^{ème} siècle, des populations de *Ludwigia spp.* ont été signalées dans le Sud-Ouest : d'abord à Bayonne en 1883 (Guillaud, 1883), puis à Bordeaux, en 1919 (Berner, 1971). D'après Ballais (1969) l'introduction de la « Jussie » dans le Sud-Ouest pourrait être une conséquence d'un « essai de naturalisation par J. Eyquem, alors attaché au jardin botanique de Talence, en 1882 ». Au cours du XX^{ème} siècle, son utilisation généralisée pour l'ornementation des aquariums et surtout des plans d'eau a accéléré son expansion sur le pourtour méditerranéen, sur toute la façade atlantique et dans quelques sites du Centre, de l'Est et du Nord de la France (Carte 1. 1). Ce groupe est maintenant signalé en Espagne (Valence), en Suisse et aux Pays-Bas. Malheureusement, cette invasion ne semble pas terminée puisqu'une dizaine d'espèces ornementales du genre demeurent partout en vente libre, malgré leur nuisance avérée.

2. DISTRIBUTION EN FRANCE

Certaines études antérieures ont déjà mis en évidence l'état alarmant de la colonisation des « Jussies » et établi des cartes de répartition globale en France. Grillas en 1992, Salanon en 2000, puis Ancrenaz et Dutartre en 2002 ont effectué de vastes enquêtes sur l'ensemble du territoire, afin de suivre l'évolution de la prolifération de ces hydrophytes. Cependant, de nombreuses introductions ou apparitions surviennent encore aujourd'hui rendant rapidement obsolètes les cartographies. Les introductions répétées et volontaires en milieu naturel résultent principalement de l'intérêt ornemental et supposé piscicole des *Ludwigia*. Elles demeurent en vente dans beaucoup de jardineries et sur internet, sans aucune mise en garde sur les très graves conséquences écologiques engendrées. En région méditerranéenne, la modification des modes de gestion du réseau hydraulique, à partir de 1970, a favorisé la forte expansion des Jussies. Ainsi, l'apport massif d'eau douce dans de nombreuses zones humides, comme les marais, et la multiplication des connexions des canaux d'irrigation semblent avoir facilité l'installation et la prolifération de ces invasives (Legrand, 2002). Aujourd'hui, en région méditerranéenne, les *Ludwigia* se rencontrent essentiellement dans les secteurs situés en aval de la plupart des fleuves côtiers tels que l'Hérault, le Tech, le Tet, l'Agly, l'Orb, etc. Cette localisation incombe principalement aux crues torrentielles caractéristiques des cours d'eau méditerranéens qui déplacent progressivement les herbiers vers les embouchures. Les étangs et les écosystèmes artificiels, comme les canaux d'irrigation et de drainage, paraissent les plus impactés par ces invasions.

Du fait des confusions taxonomiques fréquentes, aucune étude n'a pu encore établir la répartition des différentes espèces invasives de *Ludwigia* en France (Carte globale 1. 1). De plus, l'historique de la colonisation paraît également incertain, les espèces semblant se succéder dans certains sites (Legrand, 2002). Le dernier inventaire indique que les *Ludwigia spp.* se rencontrent « **dans tous les bassins hydrographiques français avec des degrés d'intensité variables** » (Ancrenaz et Dutartre, 2002).



Carte 1. 1 : Distribution géographique des *Ludwigia spp.* en France
 (Dandelot *et al.*, 2004 : d'après Ancrenaz et Dutartre, 2002)

3. PROBLEMES ECOLOGIQUES ENGENDRES PAR L'INVASION

L'importante tolérance des *Ludwigia* face aux variations des conditions hydrologiques et climatiques, leur grande capacité d'adaptation à divers types d'écosystèmes aquatiques, ainsi que leur forte dynamique de colonisation, en font des compétiteurs tout à fait redoutables. L'invasion inexorable des *Ludwigia* se réalise surtout grâce à leur intense multiplication végétative qui engendre de fortes biomasses : en moyenne 2 Kg.m⁻² de matière sèche en été (GIS Macrophytes, 1997). Une pullulation végétale peut tout aussi bien provenir ou résulter d'un déséquilibre ou d'un dysfonctionnement au sein du milieu aquatique. L'impact majeur de cette prolifération réside dans la désoxygénation des eaux due : (1) à la croissance des plantes qui entraîne

l'émergence des axes feuillés en été (arrêt de la production d'oxygène dans l'eau et limitation de la pénétration de la lumière), et (2) à la minéralisation intense de la matière organique accumulée dans les sédiments. Ces conditions anoxiques s'avèrent particulièrement défavorables à la vie aquatique. Pendant cette période estivale, le pH a également tendance à diminuer au sein des herbiers (Saint-Macary, 1998) provoquant une acidification du milieu. En automne, lors de la phase de sénescence des rameaux émergés annuels, une importante quantité de matière organique tombe et s'accumule formant, sur le sédiment, une litière qui peut représenter jusqu'à 55 % de la biomasse totale (Saint-Macary, 1998). Cette accumulation de matière en décomposition entraîne une accélération des processus de sédimentation qui engendrent toujours un ralentissement de la circulation de l'eau (Dutartre, 1988), en particulier dans les rivières (Fig. 1. 1). Dans le cas beaucoup plus préoccupant des plans d'eau, à terme, on peut aboutir à un comblement progressif, voire total (Fig. 1. 2).

Par ailleurs, la prolifération des *Ludwigia* provoque une sévère banalisation floristique des hydrosystèmes et une forte réduction locale de la biodiversité floristique et faunistique (macro-invertébrés et poissons : Grillas *et al.*, 1992 ; Dutartre *et al.*, 1997). Ce dernier aspect se révèle primordial dans le Sud-Est de la France, classé parmi les premiers Hot-spots de biodiversité en Méditerranée (Médail & Quézel, 1997). Or, dans cette flore patrimoniale vulnérable, les plantes aquatiques s'avèrent maintenant les plus sévèrement menacées d'extinction (Salanon, 2000 ; Verlaque *et al.*, 2001). Dans les Landes, l'étang de Léon a vu régresser de façon drastique les populations de *Scirpus pungens* Vahl. et de *Potamogeton natans* L. après l'introduction de *Ludwigia grandiflora* (Conseil Général des Landes, 2001). Signalons que *Scirpus pungens*, en déclin partout en France, a déjà disparu dans le Nord-Pas-de-Calais et le Var (Verlaque, comm. pers.).

D'autre part, peu d'études ont été menées concernant l'impact de ces invasives sur la faune. D'ores et déjà, la biodiversité en macro-invertébrés semble moins importante au sein des herbiers de *Ludwigia* que dans ceux des peuplements indigènes (GEREPI, 2000). Si les petites populations de *Ludwigia* paraissent jouer un rôle protecteur vis-à-vis des jeunes poissons, notamment des alevins, par contre les herbiers denses constituent une barrière infranchissable lors des déplacements de l'ichtyofaune (Legrand, 2002). D'ailleurs, des chevesnes ont été retrouvés morts, dans un bras secondaire de la Vienne, en période d'étiage dans un secteur très envahi par ces pestes (GEREPI, 2000). Enfin, Jovet et

Bourasseau (1952) relatent les fréquents arrachages effectués par les « ennemis farouches des Jussies » : les pêcheurs à la trouble en Gironde.



Figure 1. 1 : Canal des Capettes (Camargue) en août 2004.



Figure 1. 2 : Petit étang du foyer du Scamandre (Camargue) en août 2003.

On connaît peu de prédateurs naturels des *Ludwigia* en France. Deux coléoptères phytophages, du genre *Galerucella*, qui se nourrissent habituellement de feuilles de nénuphars et de potamogetons, ont été observés sur des feuilles de *Ludwigia* (Dauphin, 1996). Certaines signalisations ponctuelles indiquent quelques cas de broutages par des écrevisses américaines dans la Vienne (GEREPI, 2000), par le bétail en Gironde (Prygiel & Peltre, 1997) et par des chevaux en Camargue (Legrand, 2002). Cependant, ces observations restent anecdotiques et globalement les herbivores évitent de consommer ces plantes riches en saponines, surtout durant l'été (site web). En effet, les différentes espèces du genre *Ludwigia* contiennent, en grande quantité, de multiples composés chimiques, dont la toxicité pour l'écosystème n'a pas encore été testée, comme les saponines, les flavonoïdes (Averett *et al.*, 1990), les acides gras (Zygadlo, 1994), les triterpènes (Chang *et al.*, 2004) etc. Actuellement, partout dans le monde, ces composés et leurs diverses utilisations potentielles (médecine, lutte biologique, écologie, cosmétologie...) constituent des pistes de recherches très prometteuses (Xiao-Shui, 1990 ; Greenway & Wolley, 1996 ; Wogu & Ugborogho, 2000). Par contre, les propriétés antidiarrhéiques, antitumorales, antihépatotoxiques et antibactériennes des espèces américaines, asiatiques ou africaines ne font plus aucun doute (Lin-Ling-Yang *et al.*, 1987 ; Wogu & Ugborogho, 2000 ; Murugesan *et al.*, 2000 ; Das *et al.*, 2002 ; Chang *et al.*, 2004).

4. PROBLEMES ECONOMIQUES ENGENDRES PAR L'INVASION

En terme de gestion des écosystèmes aquatiques, les *Ludwigia spp.* entraînent globalement de fortes nuisances pour les activités humaines en raison de la fermeture des plans d'eau, l'obstruction des prises d'eau ou la gêne à la circulation de l'eau (Legrand, 2002). Parmi tous les milieux envahis, les plus impactés correspondent aux zones piscicoles, cynégétiques, ludiques et, malheureusement aussi, les secteurs à forte valeur patrimoniale (Ancrenaz & Dutartre, 2002 : Tab. 1. 1).

Les modes de régulation de ces herbiers, les plus utilisés par les gestionnaires, comprennent les arrachages mécaniques ou manuels, les herbicides, les assèchements... (Tab. 1. 2).

TYPES DE MILIEUX	USAGES	NUISANCES
Pêche	28,80%	33,50%
Chasse	15,90%	12,20%
Navigation de plaisance	14%	9,40%
Irrigation	6,30%	5,60%
Intérêt écologique (forte biodiversité)	1,10%	5,60%
Espaces naturels protégés et sites Natura 2000	3,90%	5,30%
Usage ornemental	3,10%	5,30%
Sports nautiques	3,30%	3,80%
Abreuvoir	1,80%	3,10%
Pâturage	2%	3,10%
Eau potable	3,50%	2,20%
Plage	2,20%	2,20%
Promenade	1,30%	2,20%
Dragage	1,10%	1,60%
Pisciculture	2,40%	1,20%
Usage militaire	0,20%	0,90%
Usage pédagogique	0,70%	0,60%
Site archéologique	0,20%	0,60%
Barrage	0,50%	0,30%
Hydravion	0,40%	0,30%
Station d'épuration	1,70%	0,30%
Récupération des eaux pluviales	0,90%	0%
Navigation commerciale	3,90%	0%

Tableau 1. 1 : Pourcentages respectifs des usages des milieux occupés par les Jussies et des nuisances associées (d'après Ancrenaz & Dutartre, 2002)

Récolte manuelle	41,50%
Traitement chimique	28,80%
Arrachage mécanique	13,50%
Faucardage (moisson)	4,90%
Mise en assec	3,60%
Curage	3%
Action du gel hivernal	1,10%
Réalisation d'une étude de Bassin Versant	1,10%
Lutte biologique	0,50%
Bâchage	0,30%
Brûlage	0,30%

Tableau 1. 2 : Moyens de lutte utilisés par les gestionnaires (Ancrenaz & Dutartre, 2002).

= L'**arrachage mécanique** se pratique dans de nombreux sites, accessibles aux engins, souvent très fréquentés par le public et les pêcheurs. Les plantes retirées du milieu doivent être évacuées et traitées pour éviter toute recolonisation ou pollution par fermentation. Cette technique semble efficace à très court terme : arrachage à la fin du printemps, pour donner aux écosystèmes aquatiques un aspect plus attractif durant la saison estivale. En fait, cette méthode s'avère contreproductive, car elle facilite la repousse des racines enfouies et le bouturage. De plus, elle présente de nombreux inconvénients : non sélectivité des récoltes, contraintes de terrain, stockage et traitement appropriés pour ne pas contaminer d'autres sites, mais surtout on observe une recolonisation rapide en moins de deux ans. En outre, les coûts de revient sont importants et le traitement doit être répété souvent (Tab. 1. 3).

site	date	type de matériel	surface traitée (ha)	volume extrait (m ³)	coût
étang du Turc (40) ²⁵	1992			5 600	53 050 €◆
étang de Léon (40) ¹⁰ (jussie + myriophylle)	1994		1,1	1 870	45 720 €◆
étang de Moliets (40) ¹⁰ (jussie + myriophylle)	1996		3	885	27 860 €◆
étang de Garros (40) ¹⁰	1997		2	1 775	22 800 €/ha
marais charentais (17) ⁵⁰	2000	griffe			3 350 €/ha◆◆
marais charentais (17) ⁵⁰	2000	godet			2 130 €/ha◆◆
Jaunay (85) ⁹	1997	amphibie			2 170 € à 2 200 €/km de rive◆◆◆

◆ coût du chantier

◆◆ estimation faite sur placettes expérimentales

◆◆◆ selon la densité des herbiers, avec mise en tas sur la rive mais sans enlèvement ni traitement des végétaux

Tableau 1. 3 : Coûts de l'arrachage mécanique effectué par des entreprises (Legrand, 2002)

= La **destruction chimique** des herbiers a été peu utilisée dans les espaces naturels protégés. Bien qu'elle devrait être proscrite dans la plupart des sites, les particuliers y ont largement recours. Cette technique doit être complétée par une évacuation des plantes après traitement, afin d'éviter tout risque d'anoxie et de comblement du milieu (Castagnos & Dutartre, 2000). Certains phytocides se révèlent inefficaces sur les herbiers de Jussie comme le fluridone, le chlortiamide et le dichlobénil. Le glyphosate et l'aminotriazole ont montré des résultats significatifs, lors d'essais dans les marais charentais (Tab. 1. 4) et les Bouches-du-Rhône : sur le marais du Vigueirat (Saes, 1996) et sur le site de Sollac (Beck & Sinassamy, 2001). Dans presque tous les cas, un arrachage manuel régulier a dû être effectué après le traitement. L'emploi de ces herbicides en milieu aquatique présente des risques environnementaux majeurs et nécessite maintes précautions. De plus, les impacts

réels sur les autres compartiments biotiques demeurent mal connus. Le coût très variable de ces interventions dépend du type de produit utilisé, de l'accessibilité des sites et de l'évacuation des rémanents (Legrand, 2002).

traitement	coût (€/ha)	efficacité	risque de contamination
glyphosate + godet	3 810	+++	+++
glyphosate + griffe	5 030	++	+++
glyphosate + godet + finition manuelle	8 840	+++++	0
glyphosate + griffe + finition manuelle	10 820	++++	0
glyphosate + arrachage manuel	42 690	++	0

Tableau 1. 4 : Rapport coût/efficacité pour les combinaisons techniques testées dans les marais charentais (UNIMA, 2001)

= Les **arrachages manuels** constituent des opérations de longue durée demandant beaucoup de minutie. Cette technique est préconisée pour les herbiers peu développés sur les sites peu accessibles ou sur des secteurs présentant un intérêt patrimonial important. Les coûts de ces opérations demeurent difficiles à évaluer, car ils dépendent, entre autre, de la densité des herbiers, de l'accessibilité des sites et de la profondeur de l'eau. Sur le marais du Bagnas (Hérault), le coût théorique de l'arrachage manuel effectué par des bénévoles s'élève à 46 900 € / ha (Spasovski, 2001).

= On préconise l'**assèchement** pour les marais, lorsque la teneur en sel du sédiment est suffisamment élevée. Cependant, cette technique ne s'applique pas partout et ses conséquences se révèlent très lourdes pour l'ensemble de la biocénose aquatique. Les coûts sont plus ou moins élevés selon les travaux hydrauliques effectués, mais restent en général assez faibles, car cette technique ne nécessite pas d'intervention particulièrement sophistiquée. En Languedoc, ils varient de 0 à 6 € / ha (Spasovski, 2001).

= La **pose de filtres** sur les canaux d'alimentation permet d'éviter la dispersion des boutures, et donc la colonisation de nouveaux secteurs par la Jussie. Cependant, ces filtres limitent la circulation de l'eau, des barques et des animaux, se colmatent assez rapidement et nécessitent donc un entretien régulier. Leur prix varie de 60 à 117 € pour une largeur de canal de 4 à 10 m (Spasovski, 2001).

Malheureusement, les différentes méthodes mises en œuvre pour lutter contre la prolifération des *Ludwigia* donnent presque toujours des résultats bien décevants même à

moyen terme : retour de l'état initial au bout de 2 ans (Legrand, 2002). Sur 364 opérations de gestion, seules 14 d'entre elles semblent avoir engendré une disparition significative des Jussies. En outre, parmi ces 14 dernières figurent aussi des sites où les plantes auraient naturellement disparu sous l'action du gel hivernal (Ancrenaz & Dutartre, 2002).

5. ECOLOGIE ET BIOLOGIE DES *LUDWIGIA* INVASIVES

5.1. ECOLOGIE DES *LUDWIGIA*

En France, les *Ludwigia* colonisent surtout les cours d'eau et s'y développent préférentiellement dans les anses de dépôt (Ancrenaz & Dutartre, 2002). Elles envahissent également les fossés, les plans d'eau et les zones humides. Les plantes s'enracinent principalement dans les zones peu profondes (Grillas, 2001), ainsi dans la Vienne la profondeur moyenne d'installation est de 55 cm (GEREPI, 2000). Leur forte biomasse peut atteindre 2 à 3 Kg de matière sèche par mètre carré (GIS Macrophytes, 1997 : données concernant *Ludwigia spp.*) et la biomasse des herbiers peut doubler, en deux semaines environ, pour les sites étudiés sur la façade atlantique (Charbonnier, 1999). L'étang de Turc (Landes) a été infesté sur 1 hectare en moins de 5 ans (Dutartre, 1993). Le développement des populations varie en fonction des régions, des conditions du milieu et du climat (variations interannuelles). En général, les faciès lotiques (à courant rapide) hébergent des herbiers moins denses, avec des tiges qui restent prostrées sur les rives exondées. Les conditions climatiques influencent aussi la croissance de ces macrophytes, ainsi un printemps doux favorise l'expansion des peuplements (Legrand, 2002). La lumière semble jouer un rôle prépondérant vis-à-vis de la croissance : globalement, les *Ludwigia* préfèrent les sites bien ensoleillés, mais elles supportent aussi un certain ombrage. Les plantes paraissent indifférentes à la nature du sol et se développent aussi bien dans des milieux acides (Landes) qu'alcalins, et sur des substrats siliceux (Alpes-Maritimes et Var) ou calcaires (Provence). La production de biomasse est positivement corrélée à la concentration en matière organique et en azote (Charbonnier, 1999). Une augmentation de salinité (10 mg.L⁻¹) inhiberait le développement de *L. grandiflora* (Grillas *et al.*, 1992).

Malheureusement, peu d'études traitent de l'autoécologie des différents taxons, car les invasions sont partout assez récentes. Aux USA, Rejmankova (1992) a publié certaines données concernant les stratégies de croissance de *L. peploides s.l.* dans le sud de la

Californie et Henley (1998) dans l'Oklahoma. En Australie, l'écologie et le développement de *L. peploides* subsp. *montevicensis* (considérée comme native) ont été abordés par Yen et Myerscough (1989 a et b). Enfin, la recherche des prédateurs naturels de *L. peploides* s.l. a été effectuée en Argentine (Cordo & DeLoach, 1982 a et b), afin d'initier la lutte biologique contre cette hydrophyte.

5. 2. BIOLOGIE DES *LUDWIGIA*

Les *Ludwigia* invasives développent une multitude de longues tiges radicales, rampantes ou flottantes, couchées ou ascendantes, à libre enracinement et libre ramification. Les nœuds très rapprochés émettent de nombreuses et diverses racines adventives (5 types de racines selon Martins, 1866) qui n'ont souvent aucun contact avec le substrat. Le tout crée dans et sur le sédiment des mattes noirâtres très denses. Les racines puisent directement dans l'eau les nutriments nécessaires à la vie des plantes (Sytsma, 1989). En outre, on observe des racines aëriennes (très épaisses et blanches), appelées « vessies natatoires » par Martins (1866) et maintenant « pneumatophores » (Berner, 1971), qui remontent vers la surface de l'eau. Elles assurent une meilleure flottaison des tiges émergées et un contact direct avec l'air, indispensable à la survie des Jussies dans des conditions anoxiques (en été, notamment). A l'automne, en général vers novembre, les parties émergées des plantes se dessèchent, et seules les tiges radicales bien enfouies persistent dans la vase durant la mauvaise saison (hiver). Elles résistent ainsi souvent à l'arrachage causé par les crues d'intensité moyenne, cependant lors des grandes crues, certains herbiers peuvent être complètement décimés et déplacés vers l'aval des cours d'eau. Les premières chaleurs de juin entraînent une croissance rapide des tiges, puis la formation de fleurs jaunes et enfin de fruits, de fin juin à début octobre.

5. 3. MODES DE PROPAGATION

De toute évidence, les Jussies se développent essentiellement grâce à une **intense multiplication végétative**. En quelques années, elles constituent de très volumineux herbiers, le plus souvent monospécifiques, qui finissent par occuper, en été, toute la surface disponible de certains plans d'eau. Par bouturage, de petits morceaux de tiges souvent arrachés par le courant peuvent régénérer assez vite un nouvel herbier, s'ils trouvent des conditions hydrodynamiques favorables. Dans la réserve naturelle du Bagnas (Hérault), la

pose de filtres dans un canal d'alimentation a permis de dénombrer **entre 41 et 881 boutures par jour** (Legrand, 2002). Même si la multiplication végétative constitue la voie prépondérante de prolifération, les modes de **reproduction sexuée restent méconnus**. Dans une étude globale de la Famille, Raven (1979) conclut à l'existence d'autogamie et d'allogamie dans le genre *Ludwigia*, mais sans préciser les taxons. Ainsi, parmi les 80 espèces testées, 67,5 % étaient autogames et 32,5 % allogames (dont un tiers à peine de taxons auto-incompatibles). Seules 6 % des 674 espèces de la Famille présenteraient les deux modes de reproduction, mais aucun cas recensé chez les *Ludwigia*. Malheureusement, on ne sait rien de la reproduction sexuée de ces taxons présents en France.

Par ailleurs, signalons qu'au niveau de la fructification et des possibilités de régénération par graines des populations en France, les données s'avèrent très controversées, voire contradictoires, selon les secteurs et, sans aucun doute, les taxons. La fructification peut être nulle à abondante, ainsi pour les taxons du Jardin des plantes de Montpellier, Martins (1866) écrit : « *J. grandiflora* ne fructifie jamais en France et rarement dans son pays natal, alors que *J. repens* (= *L. peploides*) se propage par graines et par stolons ». En Méditerranée, *L. grandiflora* ne fructifie presque jamais, tandis que *L. peploides* porte toujours de nombreux fruits (Legrand, 2002). Dans l'Ouest de la France, Barbier et Contre (1973) signalent des populations fertiles et d'autres stériles, selon les secteurs prospectés et les espèces. Même avec une bonne fructification, les taux de germination s'avèrent très faibles (inférieur à 10 % : Berner, 1971), ou très variables : 0 à 85 % pour les *Ludwigia spp.* des Landes et de Gironde (Touzot & Dutartre, 2000). Enfin, selon Berner (1971), dans leur région d'origine, les fleurs sont visitées et pollinisées par des abeilles (*Apis*) permettant la formation de fruits et de graines qui germent facilement.

6. CONTEXTE BIOSYSTEMATIQUE

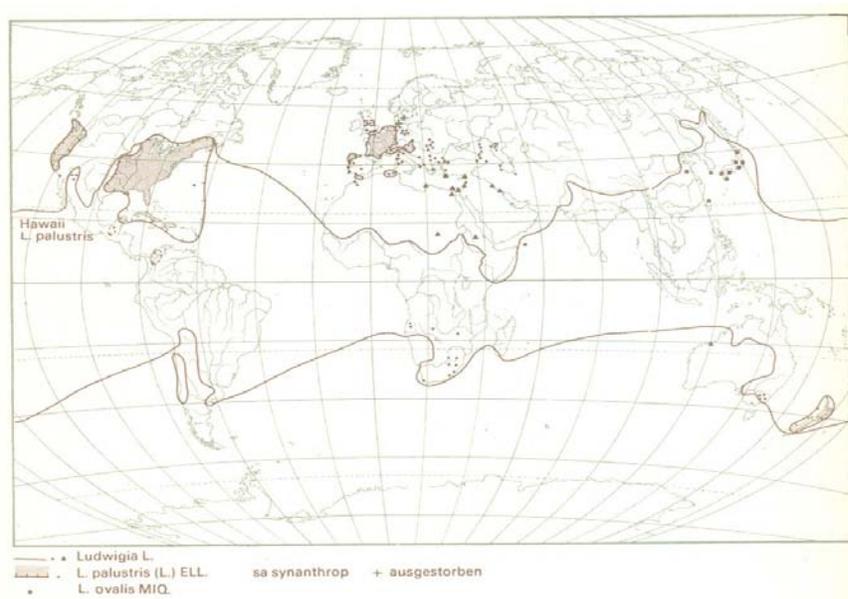
Le genre *Ludwigia* L. appartient à la vaste famille des Onagraceae (ou Oenotheraceae) qui compte environ 700 espèces, regroupées en 17 genres, eux-mêmes répartis en 7 tribus (Engler, 1964). La tribu monogénérique des *Jussiaeae* se distingue nettement des autres par une série de caractères jugés « assez primitifs » : nombre chromosomique de base unique $x = 8$, fleurs de type 4 à 6, présence de bractéoles, étamines nombreuses, capsules pluriespermes à déhiscence variée. Cette tribu serait le « groupe sœur » de toutes les autres (Eyde, 1977, 1979, 1981, 1982 ; Raven & Tai, 1979).

6. 1. LE GENRE *LUDWIGIA* L.

Actuellement, il inclut une dizaine de genres dont les 3 créés par Linnée en 1753 :

- *Ludwigia* (p. 118) : type *L. alterniflora* L. (4 pétales, 4 sépales, 4 étamines),
- *Isnardia* (p. 120) : type *I. palustris* L. (0 pétale, 4 sépales, 4 étamines),
- *Jussiaea* (p. 388) : type *J. repens* L. (4-5 pétales, 4-5 sépales, 8-10 étamines).

Le choix de Baillon (1877) du nom de *Ludwigia* fut longtemps contesté, d'où la persistance de l'appellation « Jussie » (Partie 3 : 1). Ce genre, très largement distribué dans le monde, compte 82 espèces réparties en 23 sections (Raven, 1963 ; Ramamoorthy, 1979 ; Ramamoorthy & Zardini, 1987 ; Zardini *et al.*, 1991a). L'hydrophyte *L. palustris* (L.) Ell. est la seule espèce indigène d'Europe et aussi la plus septentrionale (Carte 1. 2). Il s'agit d'un genre particulièrement hétérogène, comprenant des espèces : arbustives, herbacées ou annuelles, terrestres ou aquatiques, à feuilles opposées ou alternes, à fleurs avec ou sans pétales, et à pollens émis séparément ou réunis en tétrades... Ce groupe complexe est étudié depuis 50 ans par l'équipe du Missouri Botanical Garden. Les taxons introduits en France appartiennent à la section *Oligospermum* qui serait la plus primitive du genre (Eyde, 1979, 1981, 1982) et le « groupe sœur » de toutes les autres (Zardini *et al.*, 1991 b). Cette section est la seule du genre à étendre sa vaste distribution géographique sur 4 continents (Amérique, Afrique, Asie, Australie : carte 1. 2), contrairement aux autres sections qui sont présentes soit en Amérique, soit en Afrique, etc.



Carte 1. 2 : Distribution géographique du genre *Ludwigia* dans le monde (Meusel *et al.*, 1978)

6. 2. LA SECTION *OLIGOSPERMUM* (MICH.) HARA

Cette section forme un vaste complexe polyplöide (2, 4, 6, 10 x) qui comprend 7 à 8 espèces très polymorphes présentant une forte ressemblance entre elles et d'excellentes capacités d'hybridation (Zardini *et al.*, 1991b). Elles ont en commun les caractères suivants : Plantes herbacées vivaces aquatiques des eaux douces ou saumâtres, feuilles alternes, 5 (6) sépales persistants et 5 (6) pétales vite caducs, étamines deux fois plus nombreuses que les sépales, capsule épaisse à déhiscence septicide tardive, graines nombreuses unisériées enfermées dans un endocarpe très ligneux, pollens libérés séparément (et non en tétrades).

Le premier problème nomenclatural sérieux réside dans l'identification précise de l'espèce type du genre *Jussiaea* : *J. repens* L. Très longtemps ce binôme a englobé l'ensemble de la section, comme on peut le lire dans Martins (1866) qui inclut dans sa description de *J. repens* : « *J. adscendens* L., *J. diffusa* Forsk., *J. grandiflora* Mich., *J. peploides* H.B., *J. polygonoides* H.B., *J. fluviatilis* Blume, *J. ramulosa* D.C., *J. swartziana* DC., *J. stolonifera* Guill. & Perr., *J. alternifolia* Meyer ».

Les distinctions morphologiques entre les différents taxons de cette section sont parfois floues, surtout lorsqu'on examine du matériel d'herbier (échantillons partiels, couleurs passées, etc.). De plus, ces espèces, pour la plupart à large répartition, montrent un étonnant polymorphisme qui dépend du stade de croissance et de l'écologie de la plante (exposition à l'ombre ou à la lumière, zone exondée ou pleine eau, etc.). Partout dans le monde, leur détermination a toujours été d'une extrême complexité, donnant lieu à des remaniements taxonomiques incessants et à une synonymie inextricable (cf. Munz, 1942 ; Raven, 1963). Même après les deux monographies complémentaires de Munz pour l'Amérique et de Raven pour l'Ancien Monde, de nombreuses questions demeurent. Il manque notamment une clé globale, car la monographie imminente de la section annoncée par Zardini *et al.* (1991 b) n'est toujours pas publiée.

En fait, seule l'étude cytogénétique de Zardini *et al.* (1991 b) a permis d'éclaircir vraiment le problème. Dans cet article, ces auteurs corrigent aussi de nombreuses erreurs de déterminations passées, y compris les leurs (Raven & Tai, 1979). Le tableau 1.5 résume les données essentielles sur les taxons de la section *Oligospermum*, qui comprend donc :

- 2 espèces diploïdes ($2n = 16$) : *L. peploides* et *L. helminthorrhiza*,
- 4 tétraploïdes ($2n = 32$) : *L. adscendens*, *L. hookeri*, *L. peduncularis* et *L. stolonifera*,
- 1 hexaploïde ($2n = 48$) : *L. grandiflora*,
- 1 décaploïde ($2n = 80$) : *L. hexapetala*.

Selon Zardini *et al.* (1991 b), les connaissances actuelles ne permettent pas d'assurer que l'un des taxons diploïdes existant de nos jours soit à l'origine de la formation des autres niveaux de ploïdie. Les données morphologiques et caryologiques suggèrent que *L. hexapetala* (10x) devrait correspondre à un allopolyploïde (addition des deux génomes parentaux) engendré grâce à une ou des hybridations entre *L. grandiflora* (6x) et un tétraploïde (peut être *L. hookeri* 4x). Seules les analyses génétiques permettraient de vérifier l'identité réelle du parent tétraploïde. Cependant, compte tenu de la facilité d'hybridation et de la sympatrie de plusieurs taxons, en Amérique, diverses combinaisons restent possibles (Cartes 1. 3 et 4). Malheureusement, la séparation du complexe *L. uruguayensis* en deux espèces autonomes *L. grandiflora* ($2n = 48$) et *L. hexapetala* ($2n = 80$) n'a pas résisté longtemps à l'analyse. Soit les descriptions furent très hâtives et trop inspirées par la monographie de Munz (1942) : variété *genuina* (plante velue, devenue *L. grandiflora*) et forme *major* (plante glabrescente, devenue *L. hexapetala*). Soit les conditions écologiques ont influencé les résultats : toutes les plantes de l'étude étaient cultivées au Missouri Botanical Garden (Zardini *et al.*, 1991 a et b), en dehors de l'aire de répartition des deux espèces. En reprenant les recherches sur un échantillonnage plus large et récolté *in situ*, Nesom et Kartesz (2000) ont été amenés à rectifier les premières descriptions et le statut des taxons : ***L. grandiflora* (Mich.) Greuter & Burdet subsp. *grandiflora* et subsp. *hexapetala* (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz**. Le tableau 1. 6 résume les principaux caractères discriminants proposés dans ces deux travaux. Selon Nesom et Kartesz (2000) :

- la pilosité varie beaucoup, mais les plantes glabres restent rares, sauf dans certains secteurs de Caroline et de Louisiane ;
- la plupart des mesures se chevauchent, les variations des décaploïdes englobant celles des hexaploïdes ;
- le critère le plus fiable, toujours présent dans les herbiers et le plus facile à mesurer, s'avère être la longueur des sépales.

Munz, 1942 Amérique	Raven, 1963 Ancien Monde	Zardini et al. 1991 a et b (Populations étudiées)	Aire de répartition <i>[Introduction]</i>
<i>Jussiaea natans</i> Humb. & Bonpl.	<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) Hara	2n = 16 (Brésil, Panama)	C. & S. Amérique (Carte 1. 3) : Sud Mexique → Paraguay
<i>J. repens</i> L.	<i>L. peploides</i> (Kunth) Raven	2n = 16	Cartes 1. 4 et 1. 5
var. <i>glabrescens</i> Kuntze	subsp. <i>glabrescens</i> (Kuntz.) Raven	(Sud-Est USA : Alabama, Louisiane, Missouri)	Amérique : Sud-Est USA → Est Mexique
var. <i>peploides</i> (H.B.K.) Griseb.	subsp. <i>peploides</i>	(Mexique, Nicaragua, Brésil, Paraguay, Argentine)	Amérique : O. USA → Nord Argentine, <i>[Polynésie]</i>
var. <i>montevidensis</i> (Spreng.) Munz	subsp. <i>montevidensis</i> (Spreng.) Raven	(Australie, S. France , Brésil, Chili, Uruguay Sud-Ouest USA : Californie)	E. Australie , <i>[Nouvelle Zélande]</i> Amérique : [S-O. USA] ; Uruguay, N. Argentine, Chili, <i>[France]</i>
	subsp. <i>stipulacea</i> (Ohwi) Raven (érigée aujourd'hui au rang d'espèce)	Japon	S-E. Asie : Japon, Taïwan, Chine
<i>J. hookeri</i> Michelli	<i>L. hookeri</i> (Mich.) Hara	2n = 32 (Brésil)	S. Amérique (Carte 1. 3) : S. Brésil, Uruguay
<i>J. peduncularis</i> Wright ex Griseb.	<i>L. peduncularis</i> (Wright ex Griseb) Gomez	2n = 32 (Cuba)	Cuba (Carte 1. 3)
	<i>L. adscendens</i> (L.) Hara (= <i>L. repens</i> L.)	2n = 32 (Inde, Taïwan)	S. Asie (Carte 1. 5) : Inde, Chine, Malaisie → Nord Australie
	<i>L. stolonifera</i> (Guill. & Perr.) Raven	2n = 32 (Israël, Madagascar, Sud Afrique)	Madagascar, Afrique → S-O. Asie (Carte 1. 5)
<i>J. uruguayensis</i> Camb.	<i>L. uruguayensis</i> (Camb.) Hara		Carte 1. 3
var. <i>genuina</i>	<i>L. grandiflora</i> (Mich.) Zardini et al.	2n = 48 (Sud-Est Usa, Brésil, Paraguay)	S. Amérique : N. Argentine → S. Brésil et Bolivie N. Amérique : S-E. USA → Texas
forma <i>major</i> (Hassler) Munz	<i>L. hexapetala</i> (Hooker & Arn.) Zardini et al.	2n = 80 (Sud USA, Brésil, Uruguay, Paraguay, Argentine, Espagne : Valence)	Amérique : Argentine et Chili → Sud USA <i>[France, Espagne, Belgique]</i>

Tableau 1. 5 : Les différents taxons de la Section *Oligospermum* : principales synonymies, nombres chromosomiques et distributions géographiques (Résumé d'après Munz, 1942 ; Raven, 1963 ; Zardini et al., 1991 a et b)

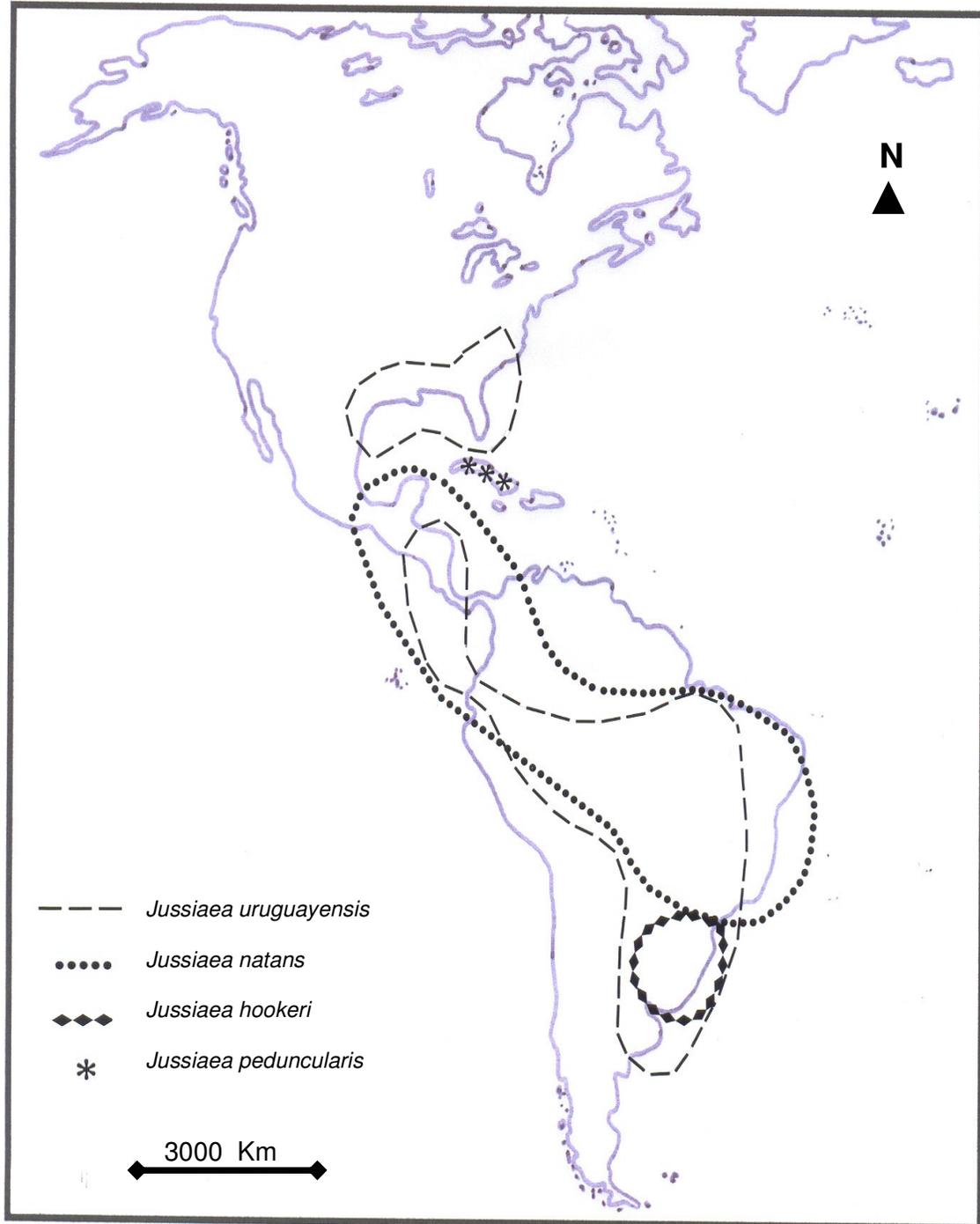
		Zardini <i>et al.</i> , 1991 a		Nesom & Kartesz, 2000	
		<i>Ludwigia grandiflora</i> 2n = 48	<i>Ludwigia hexapetala</i> 2n = 80	<i>Ludwigia grandiflora</i>	
				subsp. <i>grandiflora</i> 2n = 48	subsp. <i>hexapetala</i> 2n = 80
Tiges		Velues, visqueuses	Glabres	Très velues	± velues (à glabres)
Feuilles	Aspect	Velu, visqueux	Glabre	Très velu	± velu (à glabre)
	Forme	Lancéolée	Oblancéolée	Linéaire - lancéolée à obovale	Elliptique à oblancéolée
	Longueur x largeur (en cm)	-	-	5 - 8,5 x 0,7 - 1,1	5,5 - 13 x 0,9 - 1,8
	Apex	Glanduleux	Non glanduleux	Glanduleux	Avec ou sans glande
Sépales (en cm)		(0,6) 0,8 - 1,4 (1,8)	(0,8) 1,3 - 1,9	0,8 - 1,1	(1) 1,1 - 1,9
Pétales (en cm)		(1,2) 1,6 - 2 (2,6)	(1,5) 2 - 2,9 (3)	-	-
Pollens : diamètres (en µm) En réalité		6,6 - 8,1* 66 - 81	7,7 - 9,6* 77 - 96	-	-

Tableau 1.6 : Comparaison des caractères distinctifs des deux taxons du complexe *Ludwigia uruguayensis* (Camb.) Hara

(selon Zardini *et al.*, 1991 a ; Nesom & Kartesz, 2000)

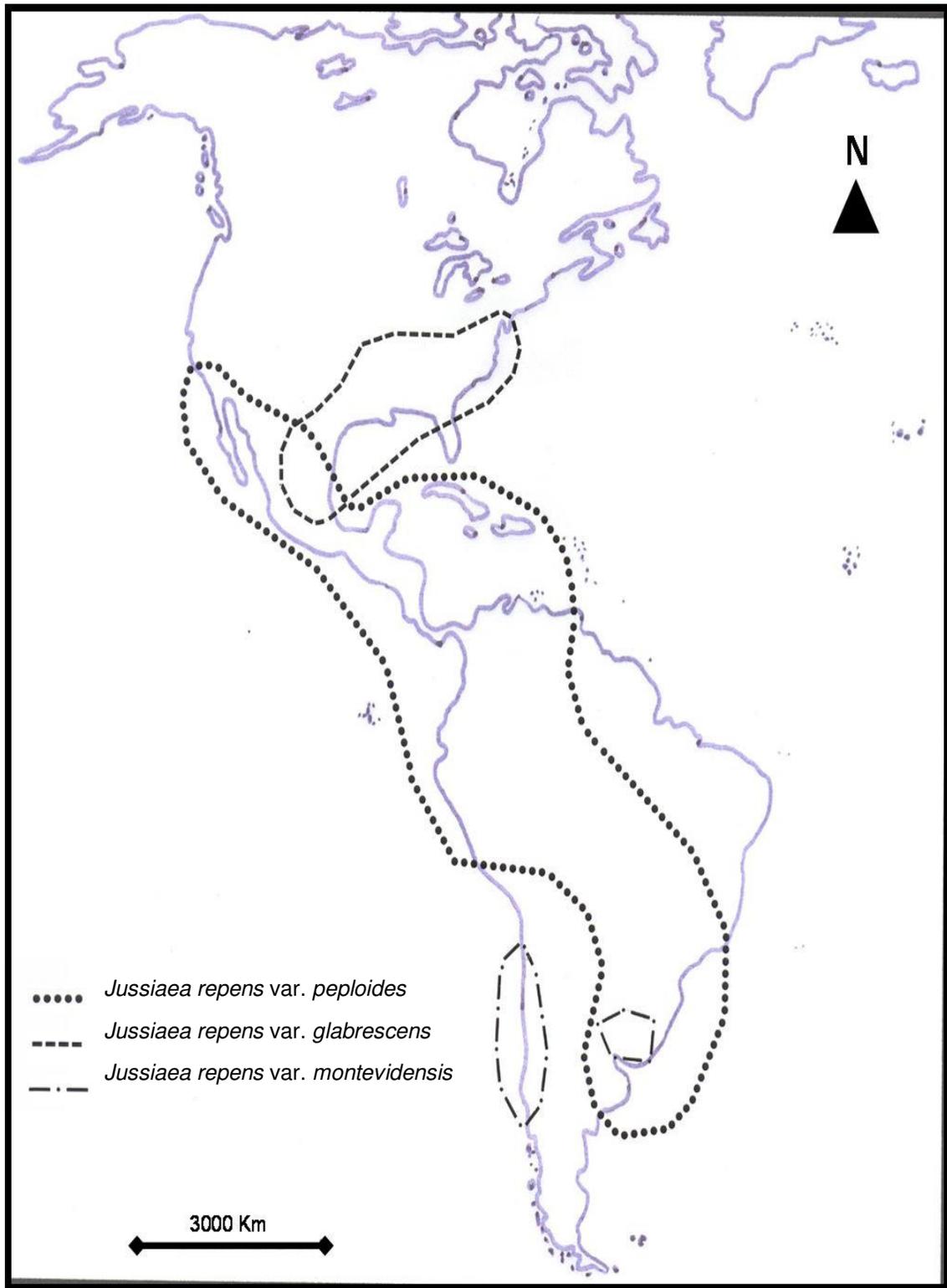
* Erreur manifeste de virgules de la part de Zardini *et al.*, 1991 a

En gras : caractères très discriminants



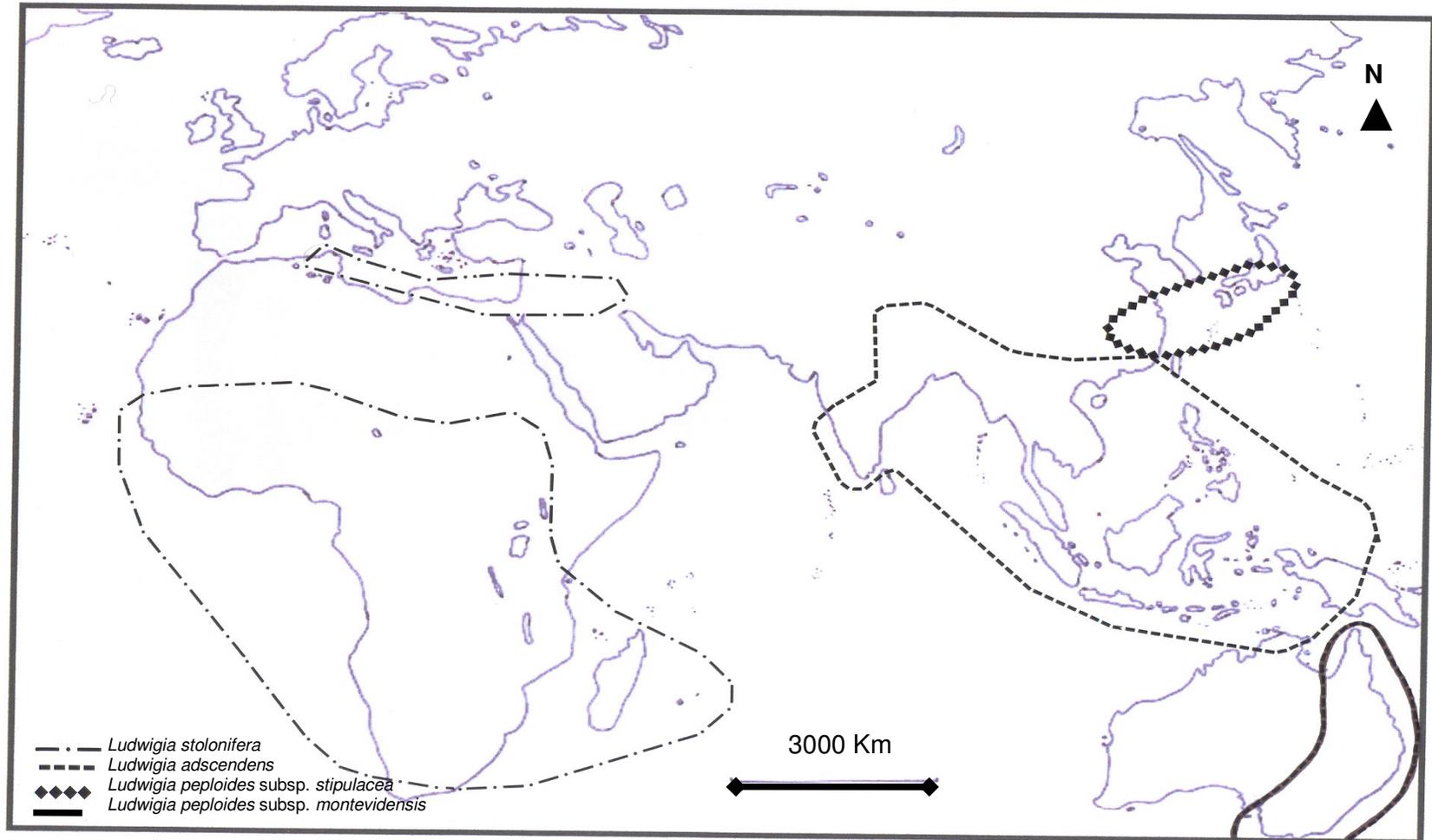
Carte 1. 3 : Distribution géographique des *Jussiaea* d'Amérique (d'après Munz, 1942)

(*J. uruguayensis* = *Ludwigia grandiflora* s.l. ; *J. natans* = *L. helminthorrhiza*)



Carte 1. 4 : Distribution géographique de *Jussiaea repens* (= *L. peploides*) en Amérique

(d'après Munz, 1942)



Carte 1. 5 : Distribution géographique des *Ludwigia* de l'Ancien Monde (d'après Raven, 1963)

6. 3 LES *LUDWIGIA* INTRODUITES EN FRANCE

Nous allons tenter de résumer chronologiquement les données de la littérature sur les *Ludwigia* introduites en France. On pourra ainsi constater l'évolution de la nomenclature et leur expansion au cours du temps (résumé : Tableau 1. 7).

Rouy, 1901 ; Coste, 1937 ; Fournier, 1947	« <i>J. repens</i> L. subsp. <i>J. grandiflora</i> Michx. » [Hérault, Bouches-du-Rhône, Basses-Pyrénées]	
Jovet & Bourasseau, 1952	<i>J. repens</i> var. <i>glabrescens</i> Kuntze [Gironde]	<i>J. michauxiana</i> Fernald [Gironde]
Jovet & Vilmorin, 1974	<i>J. peploides</i> Kunth var. <i>glabrescens</i> [Orb, Garonne]	<i>J. grandiflora</i> Michx. [Adour, Garonne, Charentes]
Guinochet & Vilmorin, 1984	<i>Idem</i> [CW, W, SW]	<i>Idem</i> [Lang., Crau, CW, W, SW]
Raven, 1963		<i>L. uruguayensis</i> (Camb.) Hara [Hérault, Aude]
Raven, 1968	<i>L. peploides</i> (Kunth) Raven [SO France]	<i>Idem</i> [S France, NE Espagne]
Zardini <i>et al.</i> , 1991 b	<i>L. peploides</i> subsp. <i>montevidensis</i> [Hérault]	<i>L. hexapetala</i> [Espagne]

Tableau 1. 7 : Résumé des données sur les *Ludwigia* invasives de France (Historique)

= Les Flores classiques citent seulement « *J. repens* L. sous-espèce *J. grandiflora* Michx. »

- Rouy (1901) avec les deux variétés : *obtusiuscula* Rouy à feuilles supérieures lancéolées et *acuminata* Rouy à feuilles plus allongées et plus aiguës. [Hérault : naturalisée en de nombreux sites ; Bouches-du-Rhône : Marseille] ;
- Coste (1937) : [Hérault, Gard ; Asie, Afrique, Amérique] (Fig. 1. 3) ;
- Fournier (1947) : [Hérault, Gard, Basse-Pyrénées ; Pan-tropicale].

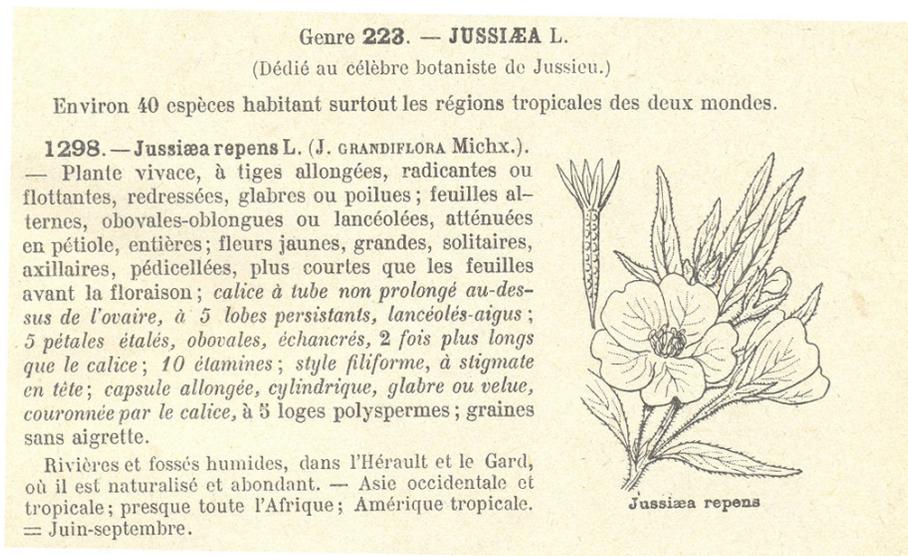


Figure 1. 3 : Diagnose et dessin de *Jussiaea repens* dans le Flore de Coste (1937).

Les deux dernières flores de France sont d'un usage courant et toujours en vente. Compte tenu des aires globales indiquées, *J. repens* correspond dans ces ouvrages à la section entière.

= Travaux complémentaires :

Suite à l'apparition de ce groupe en Charente-Maritime, Jovet et Bourasseau (1952) reconnurent, pour la première fois, la présence de deux espèces en France et en firent une longue description : « *J. repens* L. var. *glabrescens* Kuntze et *J. michauxiana* Fernald ». Malheureusement, l'unique référence de cette étude (Fernald, 1950 : Flore d'Amérique du Nord) a largement influencé les résultats. Ces descriptions seront reprises, presque *in extenso*, dans le supplément de la Flore de Coste (Jovet et Vilmorin, 1974), sous les noms respectifs de : « *J. peploides* Kunth [Orb et Bassin de la Garonne] et *J. grandiflora* Michx. [Adour, Garonne et Charentes] ». Dans leur nouvelle Flore de France (1984), Guinochet et Vilmorin reprennent la même nomenclature, mais leurs descriptions simplifiées (bien qu'assez ambiguës) se rapprochent davantage de la réalité :

- Flles sup. lanc. aiguës ; limbe 5-6 f. aussi long que large, vert clair, régulièr atténué, très velu sur les deux faces ; cor. jaune, gde, 40-60 mm de diam. ; style dépassant peu les étam. ; 20-100 cm. [Languedoc, Crau, CW, W, SW, Garonne et affluents] *J. grandiflora* Michx. (= *J. michauxiana* Fern.)

- Flles sup. oblongues ou obovales, subaiguës ; limbe 2-3 f. aussi long que large, vert foncé luisant à l'état frais, brusqt atténué en pétiole, subglabre à la face sup., velu sur les nervures à la face inf. ; cor. jaune, petite, 20-30 mm de diam. ; style dépassant longt les étam. ; 20-80 cm. [CW, W, SW, du Gard aux Pyr.-Atl.] *J. peploides* Kunth (= *J. repens* L. var. *glabrescens* Kuntze)

= Travaux des spécialistes du genre (Equipe du Missouri Botanical Garden) :

Dans sa monographie sur l'Ancien Monde, Raven (1963) signale seulement en France : *L. uruguayensis* (Camb.) Hara (= *J. grandiflora* Mchx.) comme naturalisée dans l'Hérault (Lez et Orb). Il mentionne aussi une population atypique de l'Aude (île Sainte-Lucie) qui pourrait appartenir à ce premier taxon, ou bien à *L. stolonifera* d'Afrique. Soulignons qu'aucune station française n'apparaît lors du traitement de *L. peploides*. Par contre, dans la Flore d'Europe (1968), Raven distingue dans sa clé de détermination :

- Tiges florifères densément poilues : *L. uruguayensis* (Camb.) Hara [S. France, N-E Espagne],
- Tiges florifères finement poilues à subglabres : *L. peploides* (Kunth) Raven [S-O France].

Cette clé, tout à fait erronée, a été reprise dans plusieurs flores et catalogues régionaux (ex : Corillon, 1994). Dans leurs recherches cytogénétiques, Zardini *et al.* (1991 b) confirment la présence en Espagne de *L. hexapetala* à $2n = 80$. Par contre en France, ils ne signalent que *L. peploides* subsp. *montevidensis* à $2n = 16$, dans l'Hérault (Vias : legs Berner) ; ils corrigent alors la détermination antérieure faite sur la même plante (Raven & Tai, 1979 : subsp. *glabrescens*).

En débutant cette étude, **nous sommes donc confrontées à une situation préliminaire pour le moins confuse en France**, tant au niveau de la nomenclature que de la distribution géographique. Le *summum* de complexité est atteint lors de la comparaison des clés de détermination et des diagnoses (cf. Partie 3). Tout ceci explique pourquoi on retrouve dans les herbiers (y compris les plus réputés) les noms les plus divers, avec des erreurs manifestes. Il en va de même pour les publications de recensements régionaux ou les relevés de terrain. Berner (1971) avait d'ailleurs signalé bon nombre de ces contradictions.

Une étude biosystématique globale s'imposait donc afin de s'assurer de l'identité réelle des taxons présents en France et de sélectionner les caractères distinctifs les plus fiables. Rappelons que la plupart des critères déjà publiés ont maintes fois démontré leur faiblesse ou leur ambiguïté, à l'instar des descriptions totalement inutilisables de *L. hexapetala* et *L. grandiflora* (Tab. 1.6), ou de la clé de Raven (1968).

Enfin, dans le cas particulier des espèces introduites et acclimatées depuis deux siècles à partir d'une ou de quelques populations d'origine inconnue et probablement différentes, il paraît assez vain de vouloir appliquer *in extenso* les diagnoses des taxons indigènes. Les études comparatives réalisées sur les *Carpobrotus* invasifs du Var et natifs d'Afrique du Sud montrent bien les différents types possibles de dérive (Suehs *et al.*, 2001, 2004 ; Diadema *et al.*, 2004).

PARTIE 2

MATERIEL ET METHODES

1. ETUDE BIOSYSTEMATIQUE

Afin d'améliorer l'identification morphologique des *Ludwigia* présentes en France, nous avons dû procéder à la confrontation et à l'analyse critique de tous les critères proposés par les clés de détermination et les diagnoses des différents ouvrages. Le but de cette étude consiste à mettre en évidence des caractères diagnostics, connus ou inédits, évidents et fiables à 100 %, utilisables par tous. Une soixantaine de sites colonisés ont été répertoriés dans toute la France. Pour chacun d'eux au moins 5 échantillons d'herbier ont été examinés, et une trentaine pour chaque station prioritaire de Provence : Durance, Souille, Camargue, Siagne et Frayère. Grâce aux disciplines et méthodes classiques de la biosystématique chaque individu a été étudié et identifié.

Pour les données morphologiques, nous avons évalué les formes et les dimensions (longueur x largeur) des différents organes : limbes foliaires, pétioles, stipules, pièces florales (diamètre des fleurs, bractéoles, pétales, sépales, style et anthères), fruits et pédicelles... auxquels s'ajoutent les critères liés aux couleurs, au port des plantes et surtout à la pilosité. Les moyennes et les écart-types reposent, en général, sur une centaine de mesures, accompagnées (entre parenthèses) des valeurs extrêmes des organes. Dans chaque station prioritaire de notre zone d'étude, le Sud-est de la France, environ 30 pieds ont été pris au hasard, sur chacun d'eux 2 dimensions par organes ont été évaluées, sur le terrain ou au laboratoire. Pour les échantillons d'herbier et les plantes en aquarium, provenant du reste de la France, une analyse comparative plus rapide a été réalisée, afin de tester la fiabilité des critères distinctifs déjà retenus.

En parallèle, un examen cytologique a été effectué sur une centaine d'individus appartenant à 44 populations réparties sur toute la France. Les fixations ont été réalisées : au laboratoire sur des méristèmes radiculaires issus de bouturage et sur de très jeunes bourgeons foliaires, mais aussi *in situ* sur des boutons floraux. Ce matériel a été fixé dans un mélange d'acide acétique glacial et d'alcool absolu (1/4). Après deux semaines à température ambiante, le liquide est renouvelé, puis les flacons sont conservés au congélateur à -18°C. Les organes fixés ont été colorés à chaud (2 minutes d'ébullition) dans 15 ml de carmin acétique à 45% avec quelques gouttes d'acétate ferrique, puis montés avec la technique classique des « écrasements » entre lame et lamelle dans de l'acide

acétique à 45%. Les observations ont été effectuées sur un microscope optique Willd et les dessins projetés sur un papier, à l'échelle, grâce à une chambre claire.

Pour l'étude des épidermes, des fragments de tissus ont été prélevés sur la face inférieure des feuilles : à différents stades de développement (feuilles juvéniles ou adultes), et sur du matériel frais ou sur des échantillons d'herbiers (récents et anciens). Si l'épiderme se pèle sans problème sur les feuilles fraîches, par contre pour le matériel sec, les prélèvements nécessitent une immersion des limbes de plusieurs heures dans de l'eau chaude. Les fragments ont été colorés puis montés entre lame et lamelle dans de la glycérine. La longueur des stomates a été estimée en microscopie optique (15 x 50), à l'aide d'un micromètre, sur deux à trois feuilles par site, en mesurant au moins trente stomates pris au hasard sur chaque lame. Les photos en microscopie électronique à balayage, des épidermes et des pollens, ont été réalisées au service commun de Microscopie de l'Université de Provence (Centre Saint-Charles).

L'ornementation (sculpture) des pollens ont été observées en détail, grâce à la microscopie électronique à balayage. Les mesures ont été réalisées en microscopie optique (15 x 50), avec des préparations très simples (méthode Woodhouse : Erdtman, 1952) : les pollens, préalablement dégraissés à l'alcool, sont montés à chaud, entre lame et lamelle, dans de la glycérine gélatinée colorée à la fushine. Les étamines peuvent provenir de fleurs fraîches prélevées sur le terrain ou sur les échantillons d'herbier (même anciens). Les pourcentages d'anomalies ont été évalués sur 100 pollens. La moyenne des diamètres de l'axe équatorial a été établie à partir de la mesure d'au moins 30 grains pris au hasard sur chaque lame. Une préparation renferme le contenu de 3 étamines par fleur, 2 à 3 lames par site ont été réalisées. La viabilité des pollens a également été recherchée grâce à l'emploi d'un colorant sélectif vital (Méthylthiazole Tetrazolium : MTT). Pour ces préparations, les pollens des étamines, préalablement séchées quelques jours, ont été colorés dans une goutte de MTT, puis montés entre lame et lamelle : les grains viables apparaissent violets au microscope optique (les anormaux restent transparents).

2. ANALYSE DES MODES DE PROPAGATION DES *LUDWIGIA*

2.1 TESTS DE FECONDATIONS

La multiplication végétative a été observée à maintes occasions, notamment lors des cultures en aquarium (cf. liste suivante). Chaque aquarium contient une dizaine de tiges et, en général, nous avons disposé de 3 aquariums par sites prioritaires (1 à 2 pour les autres stations). Les modes de reproduction sexuée des espèces ont été appréhendés sur différentes populations localisées dans les régions suivantes :

Sud de la France :

- Alpes-Maritimes : Siagne (Pegomas, Mandelieu-la-Napoule) ; Frayère (Auribeau)
- Var : Badelune (Le Cannet), Ile de Porquerolles (Le Langoustier), Brague (Antibes)
- Bouches-du-Rhône : Durance (Puy-Sainte-Réparate), Camargue (la Capellière)
- Gard : Etang du Scamandre
- Hérault : Orb (Hérépian)
- Aude : Ile Sainte-Lucie (Port La Nouvelle)

Façade Atlantique :

- Gironde : Hourtin-Carcans
- Landes : Etang de Biscarosse et étang de Léon
- Loire-Atlantique : Apiny

Autres régions :

- Eure : Martot
- Puy-de-Dôme : Mézel.

En été 2002, des premières observations furent réalisées *in situ* : la chronobiologie florale, les types de pollinisateurs et leur fréquence, la quantification des fruits et leur récolte. En parallèle, au laboratoire, nous avons pu suivre la floraison et la fructification de nombreuses plantes, d'origines diverses, privées d'agents pollinisateurs : insectes et vent.

Compte tenu de ces résultats préliminaires, une première série de tests de fécondation a été effectuée en **été 2003** :

- Fécondation du stigmate d'une fleur avec son propre pollen ;
- Fécondation d'une fleur avec le pollen d'une fleur d'un autre rameau du même pied ;
- Fécondation d'une fleur avec le pollen d'une fleur éloignée au sein du même herbier ;
- Fécondation d'une fleur avec le pollen d'une fleur d'un autre secteur géographique.

In situ, chaque type de test a porté sur 30 fleurs minimum, préalablement castrées (étamines et pétales retirés) et étiquetées. Pour l'expérimentation au laboratoire entre sites éloignés, le maximum possible de croisements a été effectué, compte tenu des aléas de la floraison (moins fréquente en aquarium), de la simultanéité des fleurs épanouies de nos collections, et de l'étroitesse de la fenêtre de fécondation : le même jour entre 8h et 9h le matin. Les trois premiers types de tests ont été réalisés *in situ* sur les populations de Durance, de Camargue, de Siagne et de son affluent la Frayère. Le quatrième type de croisement a été fait au laboratoire entre des populations d'un même taxon provenant de secteurs géographiques différents, par exemple : Alpes-Maritimes x Landes. Cependant, la canicule de l'année 2003 a grandement perturbé toutes nos expérimentations et limité le nombre de croisements possibles : nombre restreint de fleurs, heures d'épanouissement beaucoup plus matinales *in situ* et *ex situ*.

En **été 2004**, des croisements complémentaires ont pu être effectués en plein air, à partir d'individus placés dans des aquariums et protégés des insectes pollinisateurs par des moustiquaires. Par ailleurs, quelques essais préliminaires d'hybridation ont aussi été tentés. Après maturation, les fruits ont été récoltés (*in situ* et *ex situ*), mesurés et stockés pour des tests futurs de germination.

2. 2 SUIVIS DE LA GERMINATION

Les plantules ont été recherchées et recensées *in situ*. Par ailleurs, au laboratoire, après vernalisation à sec, des tests de germination ont été tentés, à partir :

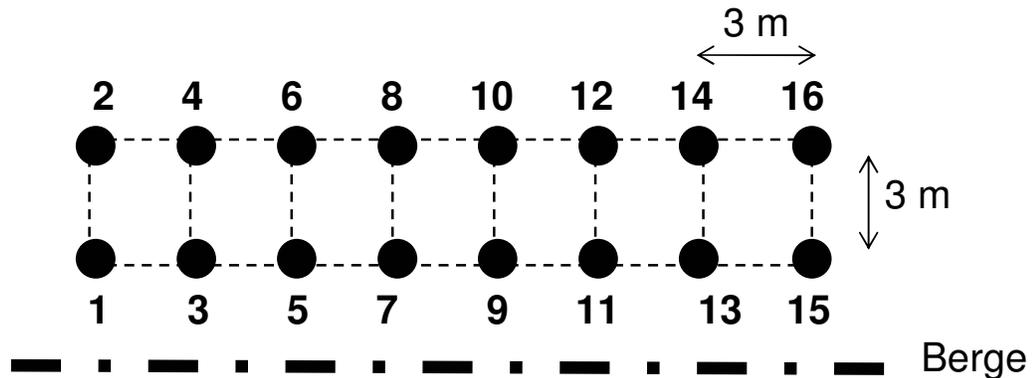
- de graines isolées, mises sur papier filtre dans des boîtes de pétri,
- de fruits entiers placés dans des aquariums ou des bocaux.

2. 3 ANALYSES GENETIQUES

Le but de notre analyse génétique était de révéler la structure génotypique des clones au niveau de placettes d'échantillonnage disposées dans 3 herbiers représentatifs :

- l'herbier de la Souille (Bouches-du-Rhône) à *L. peploides*
- l'herbier de la Siagne (Alpes-Maritimes) à *L. grandiflora* non fructifère
- l'herbier du marais d'Orx (Landes) à *L. grandiflora* fructifère

4 placettes séparées d'au moins 25 m ont été délimitées sur les herbiers prospectés. Dans chaque placette, disposée le long de la berge, nous avons prélevé 16 individus comme suit :



Cet échantillonnage permet d'accéder à la diversité génétique de l'herbier prospecté et donc à la dynamique démographique des taxons de *Ludwigia*. Le but de ce travail est d'évaluer la part de la reproduction clonale et sexuée au sein des différentes populations étudiées et ainsi de mettre en évidence un éventuel effet fondateur. La distribution spatiale des individus génétiquement différents et des clones, au niveau de chaque placette et des herbiers étudiés, devrait nous renseigner sur les flux de gènes et donc sur le brassage génétique s'effectuant au sein des populations.

Cette analyse a été réalisée à partir de 3 étapes : extraction d'ADN, production de marqueurs par PCR (Polymerase Chain Reaction), reproduction des marqueurs par électrophorèse sur gel d'acrylamide et révélation au nitrate d'argent. Nous ne donnerons pas ici tous les protocoles d'extraction de l'ADN total testés pour les recherches génétiques. Nous en avons essayé un grand nombre durant un an avec des résultats très

aléatoires. En effet, les multiples composés chimiques (polysaccharides et mucilages notamment) produits par les *Ludwigia* empêchent les extractions. La méthode développée par Barnwell *et al.* (1998), consistant à augmenter les concentrations en CTAB (cetyltriméthylammonium bromide) afin de séparer l'ADN des polysaccharides, semble fournir de meilleurs résultats. Cependant, l'application d'une technique opérationnelle « en routine » reste à mettre au point (recherches en cours). Nos extractions ont porté sur des feuilles de *Ludwigia* préalablement conservées à -20°C. Pour réaliser les analyses, nous avons utilisé des marqueurs PCR multilocus de type ISSR (Inter Simple Sequence Repeat) révélés par électrophorèse sur gel d'acrylamide permettant la production de nombreux marqueurs.

3. DEVELOPPEMENT DES *LUDWIGIA* DANS LE SUD DE LA FRANCE

3.1 SITES D'ETUDE

Pour appréhender les caractéristiques écologiques des *Ludwigia* dans le Sud-Est de la France, nos recherches se sont focalisées sur deux hydrosystèmes en priorité :

- Dans les Bouches-du-Rhône : la Durance et un secteur annexe : la Souille
- Dans les Alpes-Maritimes : la Siagne et un de ses affluents : la Frayère.

3.1.1 SITES DE LA DURANCE ET DE LA SOUILLE

Rivière de 350 Km de long, naissant au Mont-Genèvre vers 2300 m d'altitude, la Durance constitue le plus grand affluent en rive gauche du Rhône où elle se jette en Avignon. Compte tenu des caractéristiques abiotiques et biotiques, les hydrobiologistes subdivisent ce cours d'eau en trois grands secteurs :

- la Haute-Durance : du Mont-Genèvre au barrage de Serre-Ponçon,
- la Moyenne-Durance : du barrage de Serre-Ponçon à Pont-Mirabeau,
- la Basse-Durance : de Pont-Mirabeau à Avignon.

Cette rivière subit de fortes contraintes anthropiques dues aux 17 aménagements hydro-électriques échelonnés tout au long de son cours. La Jussie, signalée en Durance dès

1986, colonise aujourd'hui les deux berges, depuis la confluence de l'Eze, à proximité de la ville de Pertuis, jusqu'au Rhône. Cependant, la prise de conscience tardive de la remarquable expansion en Durance de ces pestes végétales n'a pas permis de suivre, avec précision, leur dynamique d'installation et de prolifération. Nous avons prospecté deux stations bien différentes de par leur origine et leurs caractéristiques. Ces sites duranciens, situés à moins de 2 Km l'un de l'autre, montrent des origines, des biotopes et des fonctionnements particuliers. La première station correspond à un milieu naturel, alors que la deuxième représente plutôt un écosystème artificiel (Carte 2. 1).

- **La station 1 « Durance »** se situe sur la rive gauche de la Basse-Durance au niveau d'un bras mort, épisodiquement reconnecté, notamment lors des crues ou des lâchers du Verdon à Cadarache. Ce site se trouve à proximité de la commune du Puy-Sainte-Réparate, à 175 m d'altitude. Le substrat géologique est constitué d'alluvions post-würmiens, de terrasses rita-riss et de couches du stampien. Le secteur étudié est peu profond (0,3 m), composé de galets et de cailloux recouverts de vase. A 500 m du site, un effluent canalisé provenant d'une ancienne gravière transformée en plan d'eau (ou souille) se jette en rive gauche ; la gravière reçoit une partie des effluents de la station d'épuration de la commune. L'herbier de Jussie colonise l'ensemble de la berge de ce bras.

- **La station 2** se situe au niveau d'une **souille** à 1.5 Km en amont de la station précédente. A quelques mètres de la rivière, cette souille restaurée est alimentée par la nappe phréatique et par une partie des effluents de la station d'épuration de la commune de Meyrargues. L'herbier prospecté colonise la berge. Le secteur est assez profond (0.5 m), flanqué de rives abruptes ; le substrat est essentiellement constitué de limons.

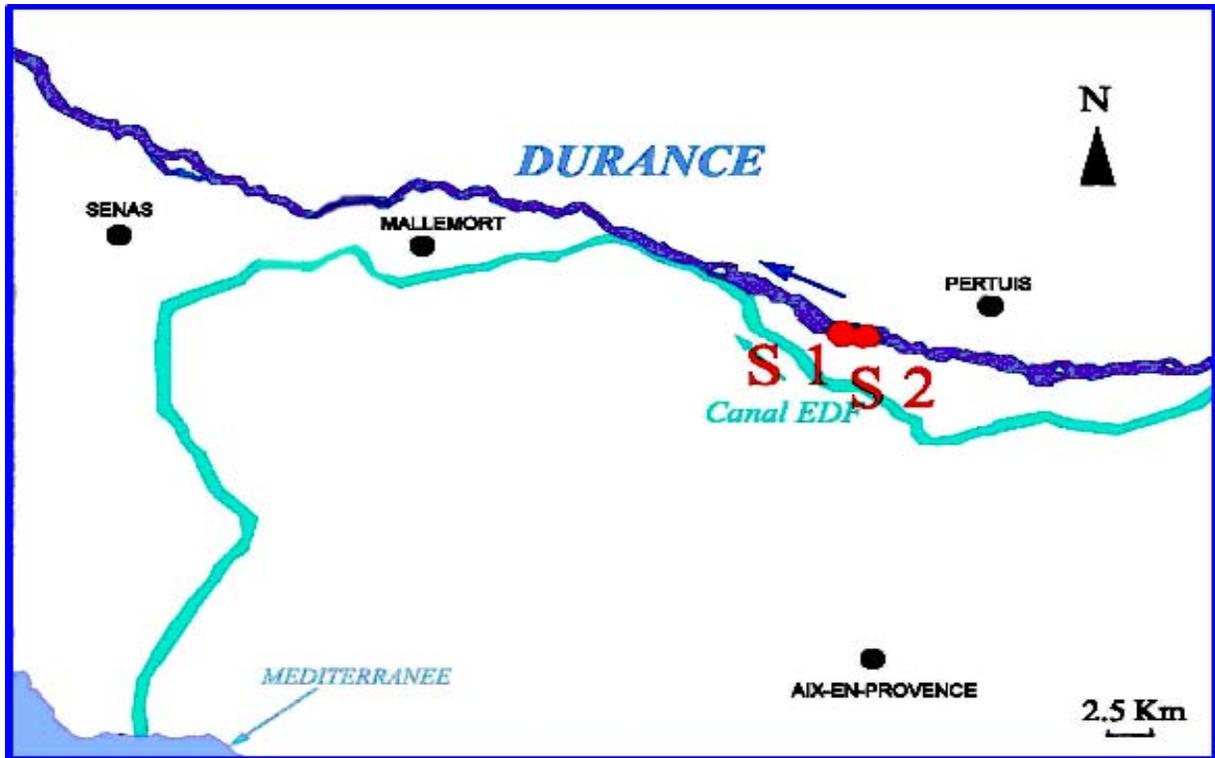
3. 1. 2. SITES DE LA SIAGNE ET DE LA FRAYERE

La Siagne est un fleuve de 43.6 Km de long, dont la source se situe dans les massifs calcaires de l'Audiberghe et du Thiey, à 981 m d'altitude. La Mourachonne et la Frayère constituent ses deux principaux affluents en rive gauche. Elle se subdivise en deux parties :

- la Haute-Siagne : des sources à Saint-Cézaire-sur-Siagne, sur sol calcaire,
- la Basse-Siagne : de Saint-Cézaire-sur-Siagne à l'embouchure, sur substrat cristallophyllien.

Les deux stations prospectées se situent en Basse-Siagne (Carte 2. 2), l'invasion de ce secteur remonte à environ 20 ans (vers 1980 : Salanon, 2000).

- **Le premier site** prospecté se localise sur la Frayère à quelques centaines de mètres de son embouchure dans la Siagne. Cet affluent prend naissance à 700 m, s'écoule sur une longueur d'environ 11 Km avant de se jeter dans la Siagne. Son bassin versant atteint une superficie de 45 km². Ce cours d'eau présente les caractéristiques des réseaux hydrographiques soumis au climat méditerranéen avec de longues périodes de temporarité et subit l'impact de fortes crues hivernales. La station étudiée se caractérise par un substrat principalement composé de galets et de graviers. L'herbier de *Ludwigia* s'étend sur environ 50 m.
- **La seconde station** se trouve aussi en Basse-Siagne, sur la commune de Pégomas, au lieu-dit l'Ecluse, à 1 Km en aval de la confluence avec la Frayère. L'herbier volumineux (environ 300 m²) de *Ludwigia* se situe en rive droite, au niveau d'un encaissement de la berge ; l'écoulement est lénitique (c'est-à-dire lent).



Carte 2. 1 : Carte de localisation des deux stations prospectées sur la Durance



Carte 2. 2 : Carte de localisation des deux sites prospectés sur la Frayère et la Siagne

3. 2. ANALYSE DES PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES

En vue des analyses physico-chimiques des quatre stations, des échantillons d'eau ont été prélevés à l'extérieur des herbiers avec une bouteille de type Van Dorn.

Les températures (Temp.), exprimées en degrés Celsius, ont été directement mesurées sur le terrain grâce à un oxythermomètre WTW.

Le pH se mesure au laboratoire, à l'aide d'un pH mètre METROHM-HERISAU® E516 Titriskop équipé d'une sonde au calomel (KCl) saturé.

La Conductivité (Cond.), proportionnelle à la quantité de sels ionisables dissous, constitue un bon indicateur du degré de minéralisation de l'eau. Les valeurs, établies en $\mu\text{S. cm}^{-1}$, ont été mesurées sur le terrain à l'aide d'un conductimètre WTW.

Les matières en suspension (MES) ont été récupérées par filtration d'un litre d'eau sur filtre Watman GF/C (0.45 μm). La perte au feu permet, par différence, d'évaluer les fractions organiques et minérales (exprimées en mg. L^{-1}).

Les matières organiques dissoutes (MOD) traduisent l'oxydabilité, ou mesure de l'oxygène consommé par les matières organiques dissoutes. Les résultats exprimés en mg. L^{-1} ont été quantifiés par manganimétrie à froid, en milieu acide.

L'alcalinité (HCO_3^-) a été évaluée par dosage volumétrique à l'acide chlorhydrique en présence d'un indicateur coloré (rouge de méthyl et vert de bromocrésol), à un pH de 4.5. Les données, exprimées en $\text{mg de HCO}_3^- . \text{L}^{-1}$, permettent la détermination des concentrations en bicarbonates.

Le calcium (Ca^{2+}) a été dosé par complexométrie à l'EDTA, en utilisant de la murexide comme indicateur coloré (valeurs en $\text{mg de Ca}^{2+} . \text{L}^{-1}$).

La teneur en magnésium (Mg^{2+}), exprimée en $\text{mg de Mg}^{2+} . \text{L}^{-1}$, a été évaluée en effectuant la différence entre la valeur ($\text{Ca} + \text{Mg}$) dosée à l'EDTA, en présence d'ériochrome noir T, et la teneur en Ca.

Les chlorures (Cl⁻) ont été dosés par la méthode Schales au nitrate mercurique. Les résultats sont exprimés en mg de Cl⁻. L⁻¹.

Les sulfates (SO₄²⁻) ont été quantifiés en mg de SO₄⁻. L⁻¹ par gravimétrie sous forme de sulfates de baryum.

Les substances azotées (NO₂⁻, NO₃⁻, NH₄⁺) ont été évaluées au TECHNICON (auto-analyseur) :

- les nitrites (en mg NO₂²⁻. L⁻¹) : dosés par diazotation de la sulfamide en milieu acide et sa réaction avec la N.Naphtyl-éthylènediamine ;
- les nitrates (en mg NO₃⁻. L⁻¹) : dosés par réduction des nitrates en nitrites sur une colonne cadmium-cuivre ;
- l'azote ammoniacal (en mg NH₄⁺. L⁻¹) : dosé par la méthode dite « au bleu d'indophénol ».

Les orthophosphates (PO₄³⁻) ont été quantifiés par la méthode de Deniges et Atkins après filtration sur filtre Millipore 0.45 µm. En milieu acide, les orthophosphates forment avec le molybdate d'ammonium un complexe phosphomolybdique qui est réduit en « bleu de molybdène » par l'acide ascorbique en présence d'oxytartrate de potassium et d'ammonium. Les données sont exprimées en mg de PO₄³⁻. L⁻¹.

La DBO₅ mesure la quantité d'oxygène dissous consommée dans le milieu naturel par les micro-organismes aérobies qui assurent la décomposition, par oxydation, des matières organiques contenues dans l'eau, et ce, pendant 5 jours à 20°C (méthode WINKLER). Les résultats sont exprimés en mg d'O₂. L⁻¹.

Les variations des paramètres physico-chimiques ont été appréhendées à partir d'une Analyse en Composante Principale (ACP) à l'aide du logiciel ADE-4. Les investigations ont été réalisées au cours de :

- 7 campagnes en Durance : février 2001 à octobre 2002,
- 8 campagnes sur la Souille : février 2002 à octobre 2003,
- 5 campagnes sur la Frayère : août 2002 à juillet 2003,
- 6 campagnes sur la Siagne : juillet 2002 à octobre 2003.

3. 3. EVALUATION DE LA BIOMASSE ET SUIVI DE LA CROISSANCE

L'étude quantitative des herbiers a été effectuée de la manière suivante : dans chaque station, cinq quadrats de 50 cm de côté sont matérialisés au sein des herbiers, selon la méthode proposée par le GIS Macrophytes (1997). L'ensemble des macrophytes contenus dans chaque placette est récolté dans des sacs plastiques et stocké, au retour au laboratoire, à l'intérieur d'une armoire frigorifique. On mesure les tiges et les feuilles de toutes les plantes de chaque quadrat, puis, on évalue cette biomasse par séchage dans une étuve à 70°C. Pour cela, les différentes parties de végétaux (racines, tiges, feuilles) sont découpées, placées dans des coupelles en aluminium, et pesées avant leur passage à l'étuve. Plusieurs pesées par jour s'avèrent nécessaires afin de suivre la variation du poids des plantes au cours du temps. Au bout de trois jours, les macrophytes atteignent un poids constant, correspondant à leur poids sec ; la biomasse, exprimée en grammes de matière sèche par mètre carré, peut alors être calculée.

La biomasse des différents herbiers reste délicate à évaluer précisément. En effet, la part non négligeable représentée par les débris végétaux piégés à l'intérieur de la matre et la difficulté liée à la récupération de tous les macrophytes de chaque quadrat rendent les estimations approximatives. La masse d'eau parfois importante, sa forte turbidité, l'envasement et l'enchevêtrement des plantes ne permettent pas toujours d'effectuer un échantillonnage rigoureux.

La croissance des herbiers a également été évaluée à partir de la mesure d'au moins 30 tiges et feuilles, par station et à chaque campagne de prélèvements.

4. RELATIONS ENTRE LES *LUDWIGIA* ET LEUR MILIEU

4.1. ETUDE DES VARIATIONS DES PARAMETRES ABIOTIQUES

Afin de suivre les variations des paramètres physico-chimiques au sein et à l'extérieur de trois types d'herbiers bien différents (en utilisant le même protocole précédemment détaillé), nous avons suivi trois sites :

- l'herbier à *L. peploides* de la Souille (étang proche de la Durance : Bouches-du-Rhône),
- l'herbier à *L. grandiflora* de la Siagne (fleuve côtier des Alpes-Maritimes),
- l'herbier mixte du Scamandre (étang de Camargue : Gard).

Les teneurs en sulfures ont été évaluées à l'aide d'une méthode colorimétrique de formation de bleu de méthylène (Cline, 1969). 1, 5, 10 ou 50 ml d'eau de chaque station ont été prélevées dans une fiole jaugée de 100 ml contenant 10 ml d'une solution d'acétate de zinc à 2% et d'acide acétique à 10%. La quantité de bleu de méthylène formé varie selon la teneur en sulfures du milieu. Les mesures colorimétriques ont été effectuées à 670 nm à l'aide d'un spectrophotomètre Bausch et Lomb Spectronic. Les densités optiques permettent d'évaluer les quantités de sulfures présentes dans le milieu.

4. 2. ETUDE DE L'IMPACT SUR LA COMMUNAUTE BACTERIENNE

La microflore totale et les bactéries sulfato-réductrices ont été quantifiées parallèlement aux analyses physico-chimiques dans les trois sites prioritaires choisis en avril, juin, août et octobre 2004. Pour cela, des flacons stériles en plastique ont été remplis d'eau prise, sous la surface, à l'intérieur et à l'extérieur des différents herbiers. Dès le retour au laboratoire, une série de dilutions au 1/10 dans de l'eau distillée stérile a été réalisée pour chaque échantillon prélevé. Ces dilutions ont été ensuite utilisées pour inoculer des milieux de cultures liquides sélectifs en tubes à essai selon la méthode décrite par Pochon et Tardieux (1962). Trois tubes de milieux de culture ont étéensemencés par dilution. Après incubation (3 semaines à 28°C) le nombre le plus probable de micro-organismes a été déterminé en utilisant les tables statistiques de Mc Crady (Pochon & Tardieux, 1962).

Composition des milieux de culture utilisés :

- Pour la microflore totale : Tryptone (3,75g), Soyase (1,25g), NaCl (2g), eau distillée (qsp 1000 ml). Le milieu est stérilisé à l'autoclave 15 minutes à 120°C ;
- Pour les sulfato-réducteurs : NH₄Cl (1g), K₂HPO₄ (0,5g), MgSO₄ 7H₂O (2g), Na₂SO₄ 10 H₂O (0,5g), CaCl₂ 2H₂O (0,1g), Lactate de Na à 60% (3 ml), Acétate de Na (1,6g), Extrait de levure (0,1g), eau distillée (1000 ml qsp). Le milieu a été

stérilisé pendant 20 minutes à 115°C à l'autoclave. Au moment de l'emploi, les tubes contenant le milieu ont été chauffés au bain-marie, 20 minutes ; après refroidissement, un clou stérile a été placé dans chacun des tubes.

4. 3 RELATIONS AVEC LES AUTRES ORGANISMES

4. 3. 1. EFFETS ALLELOPATHIQUES

La toxicité des *Ludwigia* a été étudiée sur deux espèces cibles. La première, *Lactuca sativa* L. var. *batavia*, est la plus couramment utilisée pour les tests, en raison de sa grande sensibilité aux allélochimiques (Leather & Einhellig, 1985). La deuxième espèce cible, *Nasturtium officinale* R. Brown, a été choisie car il s'agit d'une espèce commune dans les écosystèmes aquatiques, parfois même présente au sein des herbiers à *L. grandiflora* (Frayère : Alpes-Maritimes).

En mai 2003, 60 tiges des deux taxons ont été prélevées de manière aléatoire dans les herbiers de Durance et de Siagne. Deux bacs par taxon de 90 cm x 30 cm ont été disposés en plein air. Trente plantes ont été placées dans chacun des bacs, en rajoutant régulièrement de l'eau du robinet afin de conserver un volume constant de 30 L par bac. En février 2004, les premiers tests débutèrent. Les taux de germination des graines ainsi que la viabilité et la croissance des plantules ont été mesurés *in vitro*. Chaque traitement a été testé sur 7 réplicats de 20 graines régulièrement disposées et répertoriées dans des boîtes de pétri (9 cm de diamètre supportant un filtre Watman n° 4). Les bio-essais ont été réalisés sous les conditions de photopériode naturelle et à température ambiante (20-25°C). Les tests ont consisté à faire germer et croître des graines des deux espèces cibles dans de l'eau provenant des deux bacs de chaque taxon de *Ludwigia*, ou de l'eau du robinet pour les témoins.

Le nombre de germinations a été évalué quotidiennement pendant 15 jours. Pour chaque plantule, un examen de son état et une mesure de la longueur des racines et de leur hypocotyle ont été réalisés 15 jours après la germination.

5 tests par espèce cible ont donc été effectués :

- Germination et croissance dans l'eau du bac 1 de *L. peploides*,
- Germination et croissance dans l'eau du bac 2 de *L. peploides*,

- Germination et croissance dans l'eau du bac 1 de *L. grandiflora*,
- Germination et croissance dans l'eau du bac 2 de *L. grandiflora*,
- Germination et croissance dans l'eau du robinet.

Certains tests d'analyse de la variance (ANOVA) nous ont permis de mettre en évidence les éventuelles corrélations entre la germination et la croissance des plantules et les différents facteurs mis en jeu.

4. 3. 2. RELATIONS AVEC LES MACROPHYTES

Sur les différents sites étudiés, nous avons pu constater le caractère compétiteur des *Ludwigia* entre elles (dans les stations de mélange) et vis-à-vis des autres macrophytes, notamment des hélrophytes.

4. 3. 3. RELATIONS AVEC LA MACROFAUNE

La communauté de macro-invertébrés a été évaluée de manière qualitative au sein des différents herbiers prospectés. Pour cela l'eau de rinçage des quadrats des herbiers a été filtrée et les macro-invertébrés ont été triés puis identifiés.

5. REPARTITION ACTUELLE ET PASSEE DES LUDWIGIA EN FRANCE ET HISTORIQUE DE L'INVASION

Suite aux conclusions de l'étude biosystématique et surtout grâce à l'amabilité de nos nombreux correspondants, les *Ludwigia* d'une soixantaine de sites actuels, répartis sur toute la France, ont été identifiées. De plus, nous avons procédé à l'examen et la redétermination des anciens exsiccata d'Herbier (de 1800 à nos jours) : Collections de l'Université de Provence, de l'Institut Botanique de Montpellier, de l'Université de Clermont-Ferrand, du Muséum d'Histoire Naturelle de Bayonne, l'Herbier original de Jovet et Bourasseau (Gironde), etc. La synthèse de tout ceci devrait nous permettre de retracer l'histoire de l'invasion.

PARTIE 3

IDENTIFICATION

ET

MODES DE PROPAGATION DES

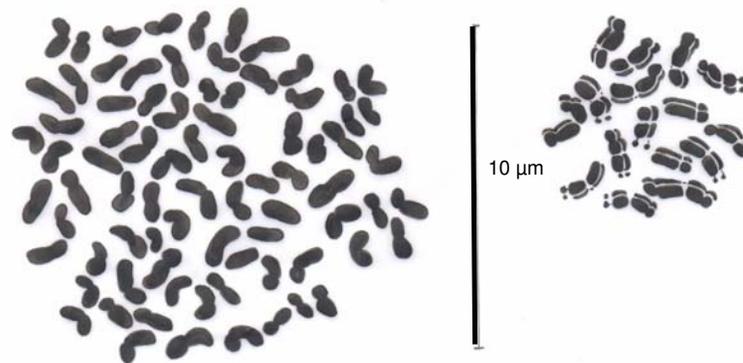
***LUDWIGIA* INVASIVES EN FRANCE**

1. IDENTIFICATION DES *LUDWIGIA* INVASIVES EN FRANCE

Les premiers résultats de cette étude ont déjà été publiés (Dandelot *et al.*, 2004).

1. 1. CARYOLOGIE

Seules les fixations de jeunes méristèmes radiculaires ont permis d'observer, de compter et de dessiner correctement les chromosomes en métaphase somatique. L'analyse cytogénétique d'une centaine d'individus, appartenant à 44 populations réparties dans toute la France, montre la présence de deux seuls nombres chromosomiques bien distincts : $2n = 2x = 16$ et $2n = 10x = 80$ (Fig. 3. 1). Sur l'ensemble des sites français prospectés il existe donc deux cytotypes : l'un diploïde et l'autre décaploïde. Malgré nos recherches très ciblées sur les sites de mélange aucun hybride n'a encore été détecté.



Figures 3. 1 : Métaphases somatiques dans des méristèmes radiculaires :
 $2n = 80$ (*L. grandiflora*) et $2n = 16$ (*L. peploides*)
Pour une meilleure lisibilité, les chromosomes superposés ont été déplacés et étalés

Les diploïdes se caractérisent par un caryotype assez symétrique, avec des chromosomes méta- à submétacentriques (centromères en position médiane à submédiane). Malgré leur longueur assez réduite (1,3 µm à 1,9 µm), les chromosomes présentent des formes complexes qui ne facilitent pas l'observation : nombreuses constriction secondaires et plusieurs paires dotées de gros satellites. De plus, la médiocre qualité des figures souvent obtenues n'a pas permis la réalisation d'une étude comparée des caryotypes. En effet, les multiples composés secondaires, présents dans les tissus (même

jeunes) de la plante, nuisent grandement à la pénétration du fixateur et rendent assez floues la plupart des métaphases. Dans les étamines des boutons floraux (Durance), nous avons pu constater le déroulement normal de la microsporogénèse : méiose régulière engendrant des tétrades d'aspect normal, par leur taille et leur coloration.

Les décaploïdes possèdent des chromosomes de longueur inférieure à celle des diploïdes : 0,8 μm à 1,7 μm . Les dénombrements se font toujours avec une difficulté certaine, bien que les centromères, les constriction secondaires et les satellites soient peu ou pas visibles. Dans les boutons floraux des *Ludwigia* de la Siagne (Alpes-Maritimes), nous avons pu constater, à l'inverse des diploïdes, un déroulement très perturbé de la microsporogénèse, donnant lieu à la formation dans une même étamine d'une majorité de tétrades plus ou moins normales, accompagnées de monades, de diades, mais aussi de polyades. Ces dernières comportent jusqu'à 8 spores (de même taille), non colorées, petites et probablement stériles. Signalons qu'il ne s'agit pas de microcytes et que ce type de polyades s'observe de façon rarissime chez les angiospermes (Verlaque, comm. pers.).

Grâce à tous nos dénombrements, nous avons pu vérifier la totale stabilité chromosomique de l'ensemble des populations étudiées. Ce premier tri a permis de scinder notre matériel (herbier et cultures) en deux lots de plantes. Certaines d'entre elles ont été mises en culture en aquarium et suivies jusqu'à la floraison. Nous avons alors pu constater qu'à **chaque cytotype correspond un morphotype bien précis** et que **les deux taxons ainsi délimités sont tout à fait distincts**. Les travaux cytogénétiques et morphologiques antérieurs (Zardini *et al.*, 1991 a et b ; Nesom & Kartesz, 2000) ayant montré la grande stabilité chromosomique des différents taxons de la section *Oligospermum* (Tab. 3. 1 et 2), en principe :

- le cytotype décaploïde devrait correspondre à *Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala*,
- le cytotype diploïde pourrait, lui, appartenir à *L. peplodes s.l* ou à *L. helminthorrhiza*.

Dans la mesure où le diploïde présent en France se caractérise par des fleurs jaunes, notre choix se limite donc à *L. peplodes s.l*. Toutefois, compte tenu des fortes variations chromosomiques et morphologiques observées chez maintes espèces végétales, notamment celles à large distribution géographique (Favarger, 1967, 1984 ; Stebbins, 1971 ; Küpfer, 1974 ; Verlaque & Contandriopoulos, 1990), une vérification nous a paru nécessaire.

Munz, 1942 Amérique	Raven, 1963 Ancien Monde	Zardini et al. 1991 a et b (Populations étudiées)	Aire de répartition <i>[Introduction]</i>
<i>Jussiaea natans</i> Humb. & Bonpl.	<i>Ludwigia helminthorrhiza</i> (Mart.) Hara	2n = 16 (Brésil, Panama)	C. & S. Amérique (Carte 1. 3) : Sud Mexique → Paraguay
<i>J. repens</i> L.	<i>L. peploides</i> (Kunth) Raven	2n = 16	Cartes 1. 4 et 1. 5
var. <i>glabrescens</i> Kuntze	subsp. <i>glabrescens</i> (Kuntz.) Raven	(Sud-Est USA : Alabama, Louisiane, Missouri)	Amérique : Sud-Est USA → Est Mexique
var. <i>peploides</i> (H.B.K.) Griseb.	subsp. <i>peploides</i>	(Mexique, Nicaragua, Brésil, Paraguay, Argentine)	Amérique : O. USA → Nord Argentine, <i>[Polynésie]</i>
var. <i>montevidensis</i> (Spreng.) Munz	subsp. <i>montevidensis</i> (Spreng.) Raven	(Australie, S. France , Brésil, Chili, Uruguay Sud-Ouest USA : Californie)	E. Australie , <i>[Nouvelle Zélande]</i> Amérique : [S-O. USA] ; Uruguay, N. Argentine, Chili, <i>[France]</i>
	subsp. <i>stipulacea</i> (Ohiwi) Raven (érigée aujourd'hui au rang d'espèce)	Japon	S-E. Asie : Japon, Taïwan, Chine
<i>J. hookeri</i> Michelli	<i>L. hookeri</i> (Mich.) Hara	2n = 32 (Brésil)	S. Amérique (Carte 1. 3) : S. Brésil, Uruguay
<i>J. peduncularis</i> Wright ex Griseb.	<i>L. peduncularis</i> (Wright ex Griseb) Gomez	2n = 32 (Cuba)	Cuba (Carte 1. 3)
	<i>L. adscendens</i> (L.) Hara (= <i>L. repens</i> L.)	2n = 32 (Inde, Taïwan)	S. Asie (Carte 1. 5) : Inde, Chine, Malaisie → Nord Australie
	<i>L. stolonifera</i> (Guill. & Perr.) Raven	2n = 32 (Israël, Madagascar, Sud Afrique)	Madagascar, Afrique → S-O. Asie (Carte 1. 5)
<i>J. uruguayensis</i> Camb.	<i>L. uruguayensis</i> (Camb.) Hara		Carte 1. 3
var. <i>genuina</i>	<i>L. grandiflora</i> (Mich.) Zardini et al.	2n = 48 (Sud-Est Usa, Brésil, Paraguay)	S. Amérique : N. Argentine → S. Brésil et Bolivie N. Amérique : S-E. USA → Texas
forma <i>major</i> (Hassler) Munz	<i>L. hexapetala</i> (Hooker & Arn.) Zardini et al.	2n = 80 (Sud USA, Brésil, Uruguay, Paraguay, Argentine, Espagne : Valence)	Amérique : Argentine et Chili → Sud USA <i>[France, Espagne, Belgique]</i>

Tableau 3. 1 : Les différents taxons de la Section *Oligospermum* : principales synonymies, nombres chromosomiques et distributions géographiques (Résumé d'après Munz, 1942 ; Raven, 1963 ; Zardini et al., 1991 a et b)

1. 2. IDENTIFICATION DES *LUDWIGIA*

A l'aide des diagnoses des monographies (Munz, 1942 ; Raven, 1963) et des exsiccata d'herbiers, nous proposons une clé globale de détermination pour cette section.

1- Fleurs blanches :

2- Feuilles à limbe suborbiculaire (1,5 – 5 x 1,5 – 3,5 cm)..... *L. helminthorrhiza* (2x)

2'- Feuilles à limbe oblong-elliptique (1 – 7 x 0,7 – 4 cm)..... *L. adscendens* (4x)

1'- Fleurs jaunes :

3- Fleurs et fruits ± sessiles *L. hookeri* (4x)

3'- Fleurs et fruits pédicellés :

4- Limbe des f. (4 – 10 x 0,3 – 1,2 cm) à 15 – 18 paires de nervures..... *L. peduncularis* (4x)

4'- Limbe de f. à (6) 7 – 12 paires de nervures :

5- Pneumatophores en bouquets, sur les nœuds des tiges flottantes..... *L. stolonifera* (4x)

5'- Pneumatophores présents, mais non en bouquets... *L. peploides* (2x) et *L. grandiflora* (6x et 10x)

Grâce à cette clé provisoire, nous confirmons l'appartenance des taxons présents en France à ces deux derniers complexes morphologiquement très proches. Dans les monographies ces deux espèces arrivent aussi ensemble et en fin de clé. Cependant, les caractères discriminants choisis pour les distinguer diffèrent d'un auteur à l'autre :

Munz (1942) fait état de ses doutes sur la validité de leur statut d'espèces séparées :

- Tiges florales en gnl érigées, à filles linéaires-lancéolées : 3 – 6 (10) x 0,3 – 1 (3,5) cm ; bractéoles lancéolées..... *J. uruguayensis*
- Tiges florales en gnl flottantes ou rampantes, à filles oblongues : 1 – 10 x 0,5 – 4 cm ; bractéoles deltoïdes..... *J. repens*

Raven (1963) :

- Pétales 12 – 23 mm de long ; tiges florales en gnl érigées (1 m)..... *L. uruguayensis*
- Pétales 7 – 17 mm de long ; tiges florales en gnl décombantes..... *L. peploides*

Les caractères distinctifs des deux sous-espèces de *L. grandiflora* (= *L. uruguayensis*) sont résumés dans le tableau 3. 2. Pour ceux des 4 sous-espèces de *L. peploides* nous avons réalisé la synthèse, dans le tableau 3. 3, des clés et diagnoses exposées dans les deux monographies.

		Zardini <i>et al.</i> , 1991 a		Nesom & Kartesz, 2000	
		<i>Ludwigia grandiflora</i> 2n = 48	<i>Ludwigia hexapetala</i> 2n = 80	<i>Ludwigia grandiflora</i>	
				subsp. <i>grandiflora</i> 2n = 48	subsp. <i>hexapetala</i> 2n = 80
Tiges		Velues, visqueuses	Glabres	Très velues	± velues (à glabres)
Feuilles	Aspect	Velu, visqueux	Glabre	Très velu	± velu (à glabre)
	Forme	Lancéolée	Oblancéolée	Linéaire - lancéolée à obovale	Elliptique à oblancéolée
	Longueur x largeur (en cm)	-	-	5 - 8,5 x 0,7 - 1,1	5,5 - 13 x 0,9 - 1,8
	Apex	Glanduleux	Non glanduleux	Glanduleux	Avec ou sans glande
Sépales (en cm)		(0,6) 0,8 - 1,4 (1,8)	(0,8) 1,3 - 1,9	0,8 - 1,1	(1) 1,1 - 1,9
Pétales (en cm)		(1,2) 1,6 - 2 (2,6)	(1,5) 2 - 2,9 (3)	-	-
Pollens : diamètres (en µm) En réalité		6,6 - 8,1* 66 - 81	7,7 - 9,6* 77 - 96	-	-

Tableau 3. 2 : Comparaison des caractères distinctifs des deux taxons du complexe *Ludwigia uruguayensis* (Camb.) Hara

(selon Zardini *et al.*, 1991 a ; Nesom & Kartesz, 2000)

* Erreur manifeste de virgules de la part de Zardini *et al.*, 1991 a

En gras : caractères très discriminants

Caractères :		<i>subsp. montevidensis</i>	<i>subsp. peploides</i>	<i>subsp. glabrescens</i>	<i>subsp. stipulacea</i>
Plante		Velue, visqueuse	Glabrescente, non visqueuse		
Stipule		Glanduleuse, vert foncé	Peu visible		Large, voyante
Feuille	Limbe (L x l)	1 - 4 (6) x 0,5 - 2 cm		3 - 9 x 2 - 4 cm	2,5 - 9 x 1 - 2,5 cm
	Pétiole (L)	0,5 - 2,5 cm		2 - 4 cm	-
Fruit	Position	Descendante	Ascendante à réfléchie	Ascendante	-
	Capsule	1 - 2,5 cm		2,5 - 4 cm	-
	Pédicelle	1 - 3 (5) cm		3 - 6 (8) cm	2 - 6 cm
Sépale		6 - 10 mm	4 - 7 mm	8 - 12 mm	6 - 12 mm
Pétale		8 - 17 mm	7 - 12 (14) mm	12 - 24 mm	9 - 17 mm

Tableau 3. 3 : Caractères distinctifs des différentes sous-espèces de *Ludwigia peploides* (synthèse d'après Munz, 1942 et Raven, 1963)

En gras : caractères très discriminants

1. 2. 1. MORPHOLOGIE

Nous allons tenter de réaliser une analyse critique des différents critères utilisés dans les ouvrages en les complétant, si nécessaire, par d'autres qui nous paraissent fiables. A l'observation des « beaux échantillons » d'herbiers en fleurs, on comprend mal les erreurs antérieures de détermination. On se trouve en présence de deux espèces bien distinctes, immédiatement identifiables (Planches 1, 2 et 3).

Polymorphisme : Lorsqu'on suit le développement annuel, au laboratoire et *in situ*, dans différentes conditions environnementales, on se rend compte des difficultés d'identification. Chaque taxon montre un étonnant polymorphisme, selon les conditions du milieu et les régions. En été, plus on s'éloigne de l'eau, plus les rameaux deviennent poilus (sur le même pied) et présentent une taille réduite de tous leurs organes (tiges, feuilles, fleurs, etc.) ; les situations extrêmes s'observent sur les rives exondées. Les données quantitatives s'avèrent donc sujettes à caution : les moyennes n'ont de valeur que dans des conditions similaires de milieu.

Cependant, les variations subies par les plantes au cours de leur développement sont encore beaucoup plus marquées que le polymorphisme stationnel ; elles peuvent même être observées sur les rameaux successifs du même pied. Chez *L. grandiflora* notamment, les feuilles n'acquièrent que, peu à peu, leurs caractères distinctifs « typiques » : celles du bas des axes floraux ou des tiges végétatives sont vert foncé, luisantes (voire glabres), bien pétiolées avec un limbe assez large, comme les feuilles adultes de *L. peplodes*.

Une remarque capitale s'impose donc à partir de ces observations : jusqu'à la floraison, il s'avère presque impossible de distinguer macro-morphologiquement les deux espèces : couleur, forme, pilosité et taille varient avec le temps.

Le port représente le premier caractère proposé dans les clés de Munz (1942) et Raven (1963) : en général érigé chez *L. grandiflora* et décombant chez *L. peplodes*. Ce critère, très peu fiable et non visible sur les échantillons d'herbiers, a d'ailleurs été rectifié par Raven (1968) qui décrit un port érigé chez les deux espèces en Europe.

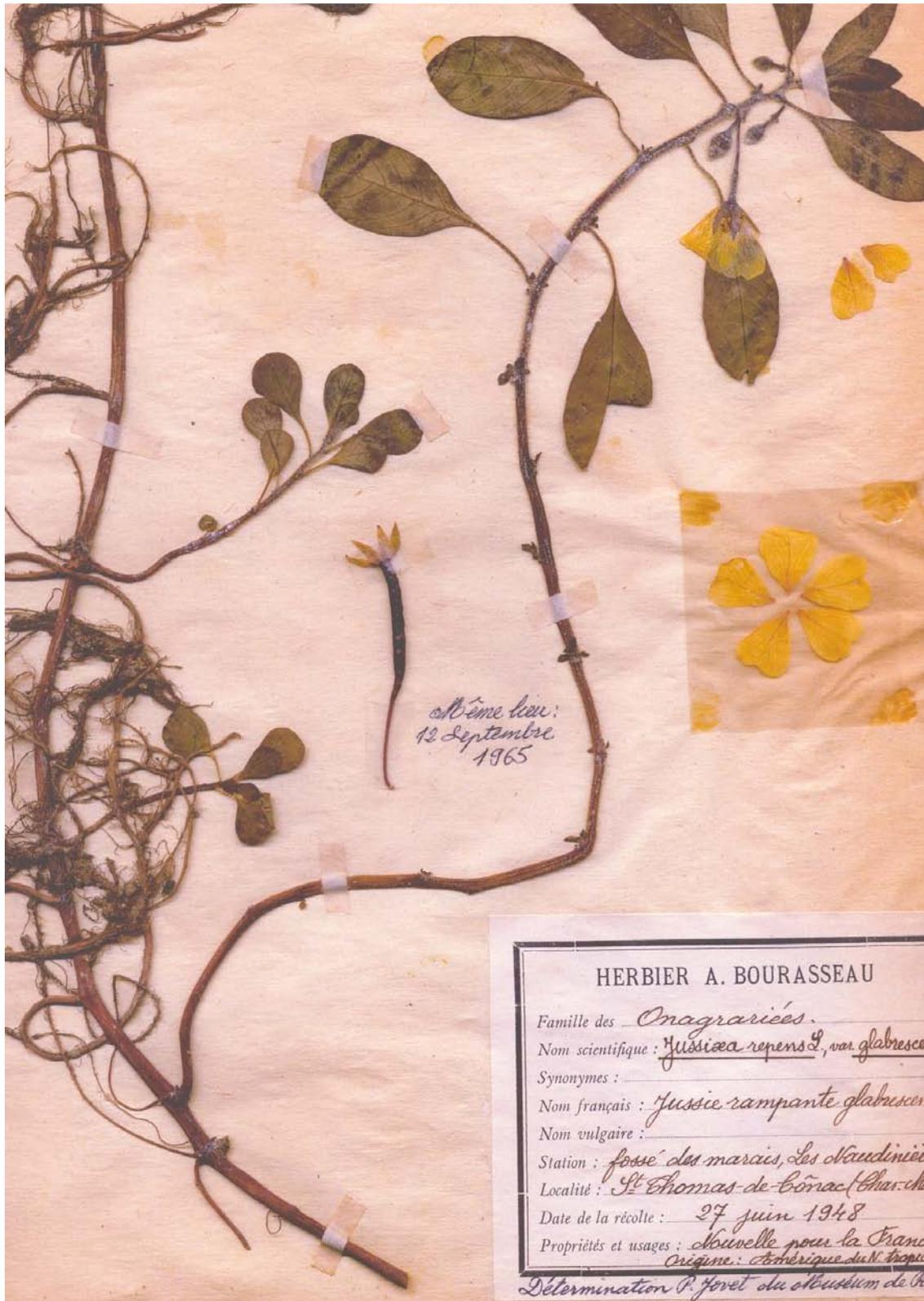


Planche 1. : *Ludwigia peploides* de Charente-Maritime (Herbier Bourasseau, 1948)



Jussiaea grandiflora Michx.

HÉRAULT : Neffiès. Ruisseau de l'Enseignardé où je l'ai introduite
en 1907. Très envahissante, mais n'a jamais fructifié.

20 septembre 1920

J. DE VICHET

Planche 2. : *Ludwigia grandiflora* de l'Hérault (Herbier De Vichet, 1920)



Planche 3. : Mélange de *Ludwigia peploides* (droite) et *Ludwigia grandiflora* (gauche) en Charente-Maritime (Herbier Contré, 1952)

En raison de sa variabilité, **la pilosité ne peut servir en aucun cas à distinguer les deux espèces**. Il s'agit du plus mauvais des caractères, pourtant utilisé par de nombreux auteurs. Dans leur monographie, Munz (1942) et Raven (1963) indiquent bien pour les deux espèces : plantes glabres à velues. Malheureusement, c'est l'unique critère de la clé de Flora Europaea : tiges florales poilues, ou subglabres ; toutefois, dans cet ouvrage Raven (1968) précise dans la diagnose de *L. grandiflora* : tiges subglabres à l'état végétatif et densément poilues à la floraison. En France, quasiment tous les auteurs, influencés par Jovet et Bourasseau (1952), ont décrit *L. grandiflora* comme très velue (même sur les deux faces des feuilles) et *L. peplodes* comme glabrescente, à feuilles luisantes (face supérieure glabre, face inférieure à peine velue sur les nervures). En fait, ces botanistes étaient convaincus de la présence en Europe du taxon Nord-américain : subsp. (ou var.) *glabrescens* qui lui présente la caractéristique d'être effectivement bien glabre. Enfin, les deux espèces proposées par Zardini *et al.* (1991 a) sur la base de ce critère (*L. grandiflora* velue et *L. hexapetala* glabre), n'ont pas résisté longtemps à l'analyse réalisée par Nesom et Kartesz (2000) qui concluent, comme nous, au manque total de fiabilité de la pilosité. D'après nos observations, chez les deux espèces, pédicelles, pédoncules, ovaires et calices sont toujours très velus (Fig. 3. 5).

La couleur des tiges serait rougissante chez *L. grandiflora* (Munz, 1942), et chez *L. peplodes* les tiges, pétioles et pédoncules porteraient des taches d'un rouge vineux (Jovet *et al.*, 1952, 1974). En fait, ces 2 espèces présentent cette même tendance, souvent liée aux conditions d'ensoleillement ou au vieillissement de la plante.

La couleur des feuilles (Fig. 3. 3) : Curieusement ce caractère n'apparaît que dans les diagnoses françaises (Jovet *et al.*, 1952, 1974 ; Guinochet & Vilmorin, 1984). *L. peplodes* aurait des feuilles luisantes d'un vert foncé et *L. grandiflora* des feuilles d'un vert clair, cendrées à jaunâtres. En général, ceci n'est vrai qu'en milieu et fin de saison ; avant cette période, les feuilles des deux espèces paraissent vert foncé et souvent luisantes. Sur les axes végétatifs, les feuilles restent toujours vert foncé, même en octobre.

Les racines : Très nombreuses et diverses, elles forment toujours une épaisse matre fibreuse et noirâtre. Les monographies décrivent les pneumatophores, émanant des nœuds des tiges immergées : en général absents chez *L. peplodes* et présents chez *L. grandiflora* (Fig. 3. 2). *Ex situ* et *in situ*, ce critère se vérifie pleinement et permet de distinguer les

deux espèces, malheureusement les racines manquent souvent dans les herbiers. La distinction entre les deux espèces peut être complétée par les critères suivants :

- *L. peploides* : pneumatophores blanchâtres rares, racines allongées rougeâtres ;
- *L. grandiflora* : pneumatophores blanchâtres fréquents, racines allongées beigeâtres.



Figure 3. 2 : Pneumatophores blancs et racines beiges de *L. grandiflora* (tiges rouges)

Les feuilles : Le limbe et le pétiole constituent de bons caractères, uniquement pour les feuilles axillant les fleurs. La plupart des auteurs signalent seulement la forme des feuilles : oblongues ou lancéolées (Munz, 1942 ; Raven, 1963, 1968). La meilleure description, à notre sens, se trouve chez Guinochet & Vilmorin (1984), excepté le terme ambigu de « feuilles supérieures » :



Figures 3. 3 : Limbe brusquement (*L. peploides* : gauche) ou progressivement (*L. grandiflora* : droite) atténué en pétiole

- *L. peploides* : Feuilles supérieures oblongues ou obovales, limbe 2 à 3 fois aussi long que large, brusquement atténué en pétiole ;
- *L. grandiflora* : Feuilles supérieures lancéolées aiguës, limbe 5 à 6 fois aussi long que large, régulièrement atténué.

Les dimensions des feuilles sont données ici à titre indicatif (Tab. 3. 4), car elles subissent de très fortes variations selon la région, le milieu, la saison, l'ensoleillement, etc. Bien qu'intégrées dans les gammes globales de tailles, les plantes de Provence présentent des dimensions généralement plus faibles, en particulier par rapport à celles du Sud-Ouest de la France. Pour *L. peploides*, nos valeurs, comme celles indiquées par Jovet *et al.*, correspondent davantage à celles du subsp. *montevidensis*, qu'à celles (plus grandes) du subsp. *glabrescens* (Tab. 3. 3). Pour *L. grandiflora*, les dimensions des feuilles de toutes les populations françaises concordent avec les descriptions du subsp. *hexapetala* (Tab. 3. 1). Par ailleurs, nous avons pu vérifier récemment (récoltes de septembre 2004) que l'ensemble des populations des deux espèces de l'Ouest de la France possèdent des feuilles de dimensions bien supérieures à celles de la région méditerranéenne. Ce fait flagrant incombe sans doute aux conditions environnementales propres aux deux régions considérées, et en particulier leur climat (atlantique ou méditerranéen) qui induit des croissances bien distinctes, car en cultures homogènes les différences de taille s'estompent. Enfin, la longueur du pétiole n'est pas un caractère fiable, contrairement aux indications de Jovet *et al.* (1952, 1974), nous avons observé parfois des feuilles nettement pétiolées (1 – 2 cm) chez *L. grandiflora*.

	<i>L. peploides</i>		<i>L. grandiflora</i>	
	Longueur x Largeur	Pétiole	Longueur x Largeur	Pétiole
Munz (1942) Amérique	1 – 10 x 0,5 – 4	0,5 – 5	3 – 6 (10) x 0,3 – 1 (3,5)	1 – 2
Raven (1963) Ancien Monde	1– 9,5 x 0,4 – 3	0,2 – 3	3 – 10 x 0,3 - 1	0,1 – 0,5 (2)
Raven (1968) Europe	1 – 6 x 0,4 – 3	–	3 –13 x 0,3 – 2,5	–
Jovet <i>et al.</i> (1952) Gironde	3,5 – 6 x 1,5 – 2,5	1,5 – 3,5	9,5 –12,5 x 1,5 – 2,5	Nul
Nos mesures Sud-Est	3 – 4,7 x 0,7 – 1,5	1,5 – 3,3	7,5 –10 x 1,2 – 2	1 – 1,6 (2)

Tableau 3. 4 : Comparaison des dimensions (en cm) du limbe et du pétiole des 2 taxons.

La seule prise en compte des feuilles ne permet pas toujours une détermination sûre. La distinction des deux espèces correspond plutôt à une impression visuelle pour les

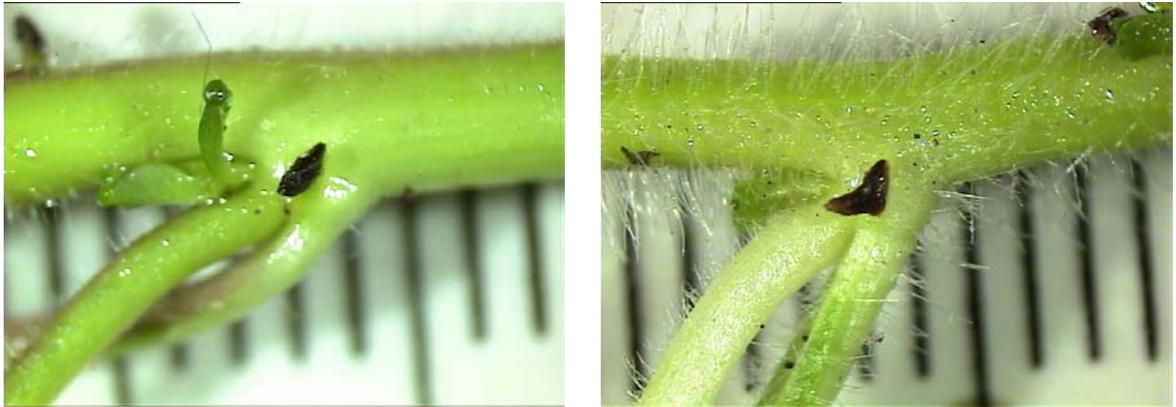
feuilles axillant les fleurs (Fig. 3. 3) : **limbe oblong brusquement rétréci sur un pétiole net (*L. peploides*), ou lancéolé et régulièrement atténué en pétiole (*L. grandiflora*).**

Les stipules et les minifeuilles : Les stipules, situées sur l'axe de part et d'autre du pétiole, constituent le **caractère diagnostique le plus fiable, quel que soit l'état de développement des plantes**. Non encore testée comme critère distinctif des deux espèces, la forme des stipules s'utilise surtout pour identifier les 4 subsp. de *L. peploides* (Tab. 3. 3). Très particulier le **subsp. *montevidensis*** se distingue des 3 autres par : sa plus forte pilosité et l'abondante excrétion huileuse de ses **stipules réniformes**, vert foncé, charnues et très **glanduleuses**. Toutes les plantes observées en France sous le nom de *L. peploides* appartiennent à ce taxon, y compris les échantillons de Gironde attribués par erreur au subsp. *glabrescens* (Jovet *et al.*, 1952, 1974). Le subsp. *montevidensis* s'identifie facilement par les taches huileuses qu'il laisse sur les papiers d'herbier, et par le contact visqueux et collant de ses tiges. En revanche, *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* porte des **stipules oblongues acuminées** (assez discrètes, d'abord vertes puis noirâtres scarieuses, foliacées), **rarement glanduleuses** (sauf durant la canicule de l'été 2003). Durant notre étude, ce **critère simple s'est révélé d'une grande fiabilité** (Fig. 3. 4 et 3. 5).

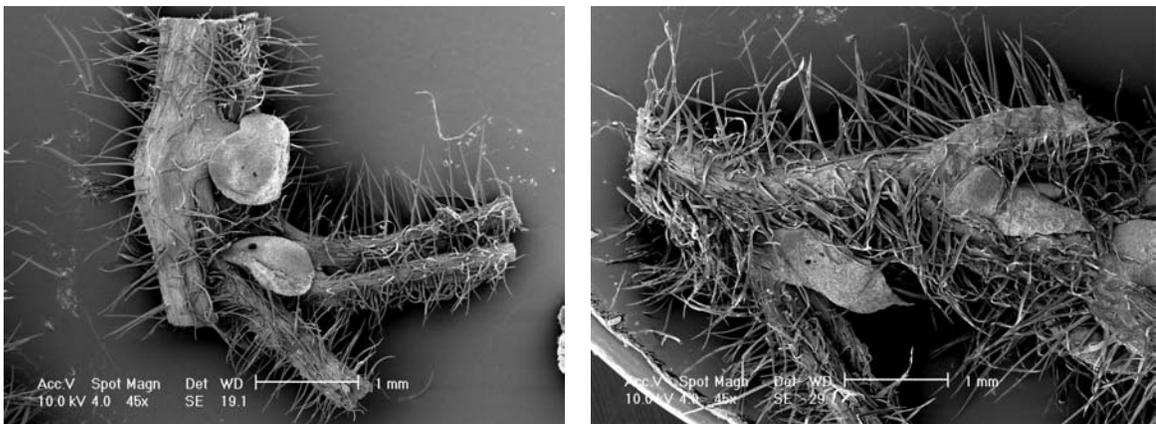
De plus, en milieu de saison, chez les deux espèces se développent des fascicules de minuscules feuilles caulinaires (2 à 3 mm) qui grandissent rarement. Ces « minifeuilles » sont le plus souvent simples chez *L. grandiflora*, alors qu'elles portent une grosse glande apicale chez *L. peploides* subsp. *montevidensis* (Fig. 3. 4). Apparemment, elles complètent l'action des stipules pour assurer l'excrétion des huiles « protectrices » tout au long de la saison estivale et automnale. Dans la section *Oligospermum*, *L. grandiflora* s.l. et *L. peploides* subsp. *montevidensis* semblent être les seuls taxons à posséder cette capacité excrétrice. En plus de leur ressemblance morphologique, cet attribut prouve aussi leur fort degré de parenté.

En résumé, on peut retenir les critères d'identification suivants :

- *L. peploides* subsp. *montevidensis* : stipules réniformes (1,2 x 2 mm) et minifeuilles glanduleuses,
- *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* : stipules oblongues-acuminées (2-3 x 1,5 mm) et minifeuilles rarement glanduleuses.



Figures 3. 4 : Stipules et minifeuilles de *L. peplodes* (gauche) et *L. grandiflora* (droite)



Figures 3. 5 : Stipules de *L. peplodes* (gauche) et *L. grandiflora* (droite) : MeB

Les fleurs : Les monographies ne mentionnent pas le **diamètre** des fleurs qui s'évalue assez facilement sur le terrain, mais pas du tout en herbier. Dans l'Ouest de la France, Jovet *et al.* (1952, 1974) et Guinochet & Vilmorin (1984) indiquent des diamètres de 20-30 mm pour *L. peplodes* et de 40-60 mm pour *L. grandiflora*. Dans le Sud de la France, ces valeurs sont respectivement de 20-35 mm et 28-42 mm, c'est à dire un peu supérieures pour la première et bien inférieures pour la seconde. Dans nos cultures, les différences entre les plantes originaires du Sud et de l'Ouest de la France s'estompent. On observe donc un chevauchement très net des deux gammes de dimensions en région méditerranéenne qui affaiblit le poids de ce caractère. De plus, les fleurs des pieds des berges exondées et toutes celles de fin de saison (même en pleine eau) deviennent toujours plus petites. Cependant, il s'agit d'un assez bon critère de terrain : **diamètre des fleurs inférieur ou supérieur à 30 mm** (en pleine eau et en milieu de saison).

La forme des pièces florales (boutons, sépales et pétales) et leur recouvrement n'offrent pas de réelle valeur systématique et sont très difficiles à évaluer en particulier sur les échantillons d'herbiers. Les minutieuses descriptions réalisées par Jovet *et al.* (1952, 1974) s'appliquaient probablement aux populations de Gironde vers 1950, mais pas du tout à la diversité française actuelle.

Les bractéoles (à la base de la capsule) sont assez semblables (1 mm) et variables : deltoïdes à lancéolées chez les 2 espèces, contrairement à l'avis de Munz (1942).

Les pétales : Leur longueur constitue le premier caractère préconisé par Raven (1963) dans la clé de sa monographie pour distinguer *L. peploides* (8-17 mm) de *L. grandiflora* (12-23 mm). Cependant, le fort chevauchement de ces valeurs enlève beaucoup de poids à ce caractère au niveau spécifique. De plus, si ces mesures s'évaluent assez facilement sur le terrain, en herbier cela devient plus difficile : pétales très fins et rapidement caducs, absents ou froissés en herbier. Ainsi, comme le montre le tableau 3. 5, les gammes de tailles diffèrent beaucoup d'un auteur à l'autre. A l'extrême, les mesures similaires chez les deux espèces pour Raven (1968) en Europe, nous paraissent pour le moins surprenantes : pétales (12 – 30 mm) et sépales (6 – 20 mm).

	<i>L. peploides s.l.</i>	<i>L. grandiflora s.l.</i>
Munz (1942)	7 - 24	12 – 20
Raven (1963)	8 – 17	12 – 23
Raven (1968)	12 – 30	12 – 30
Jovet <i>et al.</i> (1952, 1974)	12 – 16	22 – 30
Nos mesures	(9) 14 ± 2 (19)	(12) 19 ± 2 (24)

Tableau 3. 5 : Longueurs (en mm) des pétales de *L. peploides* et *L. grandiflora*.

Pour la France, chez *L. grandiflora* les longueurs des pétales des populations méditerranéennes correspondent assez bien à celles signalées dans les monographies, mais diffèrent nettement des tailles importantes mentionnées en Gironde (Jovet *et al.*, 1952, 1974). En fait, comme pour les feuilles, après l'examen des récoltes récentes, nous confirmons la présence dans l'Ouest de la France de populations pourvues de fleurs beaucoup plus grandes qu'en Provence et Languedoc (Tab. 3. 2). En cultures homogènes

contrôlées, les plantes des Landes produisent des pétales assez similaires à ceux de Provence.

Par contre, chez *L. peploides*, les longueurs des pétales sont similaires dans l'Ouest et le Sud de la France; elles s'avèrent globalement inférieures à celles de *L. grandiflora*. Ces valeurs s'intègrent bien à la description de l'espèce des monographies et, plus particulièrement, aux caractéristiques du subsp. *montevidensis* (Tab. 3. 3).

La longueur des pétales présente donc une valeur systématique assez faible.

Les sépales : La rigidité et la persistance des 5 (6) sépales du calice sur les fleurs et les fruits (même à maturité ou stériles) font de ce caractère un de plus faciles à appréhender sur le matériel frais ou sec. Comme le montre le tableau 3. 6, la longueur des sépales ne permet pas de distinguer les deux espèces dans leur globalité. Par contre, au niveau infraspécifique, il s'agit du critère le plus fiable pour séparer les deux sous-espèces de *L. grandiflora* : 8 – 11 mm pour le subsp. *grandiflora* et 11 – 19 mm pour le subsp. *hexapetala* (Nesom et Kartesz, 2000 : Tableau 3. 2). Toutes les populations françaises de cette espèce appartiennent donc à ce dernier taxon décaploïde. Comme pour les feuilles et les pétales, sur des récoltes récentes de la Façade atlantique, nous confirmons les dimensions indiquées en Gironde, supérieures à celles de Méditerranée. Ces écarts de taille pourraient être corrélés avec la présence de populations fertiles ou, au contraire, non fructifères (recherches en cours).

	<i>L. peploides s.l.</i>	<i>L. grandiflora s.l.</i>
Munz (1942) Raven (1963)	4-12	6-14
Raven (1968)	6-20	6-20
Jovet <i>et al.</i> (1952, 1974)	8 (environ)	15-20
Nos mesures	(7) 8 ± 1 (10)	(10) 13 ± 2 (17)

Tableau 3. 6 : Longueurs (en mm) des sépales de *L. peploides s.l.* et *L. grandiflora s.l.*

Chez *L. peploides*, les longueurs des sépales, toujours très homogènes, obtenues sur les populations françaises, s'intègrent mieux dans la gamme de taille du subsp. *montevidensis* qu'à celles des autres sous-espèces (Tab. 3. 3).

La longueur des sépales constituent donc un critère diagnostique excellent et très fiable, surtout en France où cohabitent deux taxons bien distincts à ce niveau : Longueur supérieure à 10 mm chez *L. grandiflora* subsp. *hexapetala*, et inférieure à 10 mm chez *L. peploides* subsp. *montevidensis*. En outre, ces dimensions varient beaucoup moins que celles des feuilles et des pétales, et restent stables en cultures.

Le style et le stigmate : Seules les descriptions françaises (Jovet *et al.*, 1952, 1974 ; Guinochet & Vilmorin, 1984) indiquent un :

- Style grêle, dépassant largement les étamines chez *L. peploides*,
- Style épais, dépassant à peine les étamines chez *L. grandiflora*.

En fait, d'après nos observations, chez les deux espèces le style est toujours épais et le stigmate capité dépasse légèrement les étamines extrorses de 2 mm et 1 mm respectivement (Fig. 3. 19).

La longueur des anthères, donnée seulement dans les diagnoses des monographies (Munz, 1942 ; Raven, 1963) constitue un **bon critère discriminant** (Fig. 3. 17 et 18). Nos mesures correspondent à celles de ces auteurs :

- *L. peploides* : anthères de (1)-1,5 mm sur les verticilles externes et (1,5)-2 mm sur les verticilles internes ;
- *L. grandiflora* : anthères plus grandes, respectivement de 2,5 mm et 3 mm environ.

Le fruit : Comme le montre le tableau 3. 7, les longueurs - très homogènes - des capsules ne permettent en aucun cas de distinguer les deux espèces. Si *L. peploides* produit partout de nombreux fruits (Fig. 3. 6), *L. grandiflora* est presque toujours non fructifère en région méditerranéenne (nombreuses mesures difficiles à obtenir) et plus ou moins fertile selon les populations de la Façade atlantique. La taille des capsules permet seulement d'éliminer avec certitude la présence de *L. peploides* subsp. *glabrescens* (25 – 40 mm) de notre territoire, contrairement à l'avis de Jovet *et al.* (1952, 1974). Ce dernier taxon développe des fruits ascendants (Tab. 3. 3), alors qu'en France toutes les populations produisent des fruits en position descendante caractéristique du subsp. *montevidensis*. De plus, les tailles assez moyennes des pédicelles (10 – 30 mm) confirment cette détermination.

Par contre, les fruits de *L. grandiflora* présentent des pédicelles en général beaucoup plus longs que ceux de *L. peploides*, surtout dans le Midi. En revanche, dans l'Ouest de la France, nous avons pu constater, pour ce caractère aussi, certaines exceptions. Bien qu'indicateurs, **les fruits ne fournissent donc pas de critères totalement fiables.**

	<i>L. peploides</i>		<i>L. grandiflora</i>	
	Capsule	Pédicelle	Capsule	Pédicelle
Munz (1942)	10-40	10-60	13-25	10-50
Raven (1963)	13-25	10-60	13-25	10-50
Raven (1968)	13-25	10-40	13-25	25-60
Jovet et Bourasseau (1952)	14-22	20-40	15-25	25-60
Mesures Sud-Ouest	10-27	7-30	15-20	30-45

Tableau 3. 7 : Longueurs (en mm) des capsules et des pédicelles des fruits



Figure 3. 6 : Fruits et Sépales de *L. peploides*

Pollens de *Ludwigia peploides*

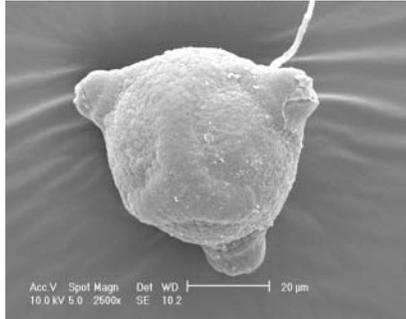


Figure 3. 7: Face distale

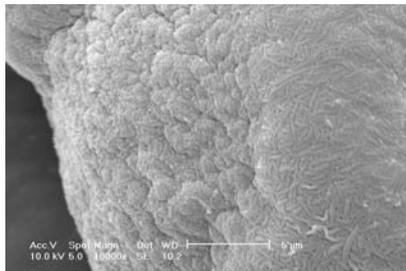


Figure 3. 8: Détail de la sculpture de l'exine

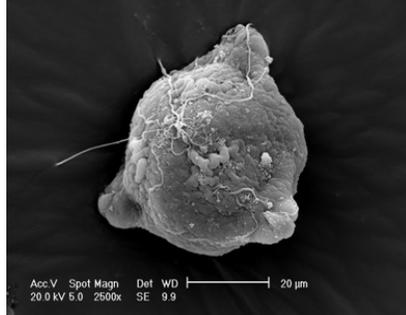


Figure 3. 9: Face proximale

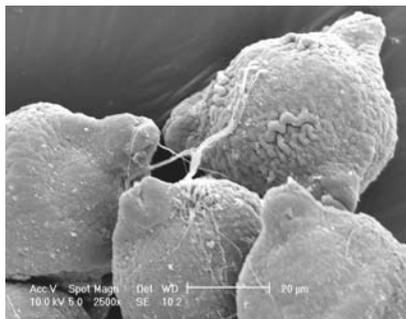


Figure 3. 10 : Pollens normaux

Pollens de *Ludwigia grandiflora*



Figure 3. 11 : Face distale

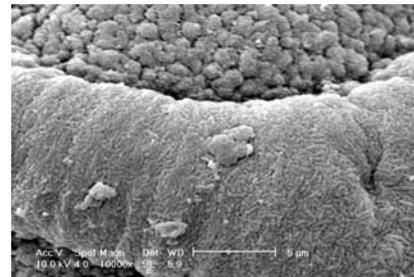


Figure 3. 12 : Détail de la sculpture de l'exine



Figure 3. 13 : Face proximale

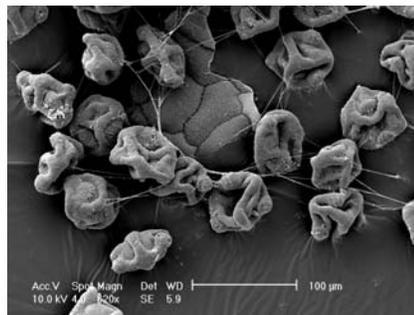


Figure 3. 14 : Pollens anormaux

Photos MeB réalisées dans le service commun de microscopie de l'Université de Provence, Centre Saint-Charles.

1. 2. 2. PALYNOLOGIE

Les étamines des deux taxons présents en France émettent des grains de pollen séparés, comme les autres espèces de la section *Oligospermum* et la majorité des végétaux supérieurs. Cependant, les Onagraceae (et les Ericaceae) possèdent une caractéristique unique chez les Angiospermes : de longs filaments élastiques ou « viscin threads » relient les pollens entre eux et à l'étamine (Fig. 3. 10 et 14). Ces filaments lisses (dans le seul genre *Ludwigia*) sont constitués de sporopollénine (Ting, 1966 ; Skvarla *et al.*, 1978). La dispersion des pollens se réalise en masse et par l'intermédiaire des insectes.

Description générale des pollens des *Ludwigia* (terminologie de Erdtman, 1952) :

Grains de forme subsphérique en vue équatoriale, et à contour subtriangulaire en vue polaire ; pollens angulaperturés avec 3 colpores très saillants ; Pollens plus ou moins hétéropolaires (2 faces différentes) : du sommet de la face proximale (placée vers le centre de la tétrade) partent des filaments de sporopollénine.

Caractères distinctifs des deux taxons : *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* :

= Face distale (Fig. 3. 7) pourvue de **trois épaissements fins** qui se rejoignent au pôle en formant une marque triradiée entre les apertures (Ting, 1966) ; Sculpture (Fig. 3. 8) : rugulo-striée sur les épaissements, et irrégulièrement granuleuse au-dessus des pores.

= Face proximale (Fig. 3. 9 et 10) : **à faible épaissement** ; Sculpture : très ruguleuse, avec des ondulations horizontales (parallèles à l'axe équatorial) au-dessus des pores.

Ludwigia grandiflora subsp. *hexapetala* :

= Face distale (Fig. 3. 11) pourvue de **forts épaissements aux pôles et à l'équateur**, marque triradiée très importante ; Sculpture : finement striée (à rugulée) sur les épaissements, et très granuleuse à verruqueuse au-dessus des pores (Fig. 3. 12).

= Face proximale (Fig. 3. 13) dotée de **forts épaissements** ; Sculpture plus importante au-dessus des pores, avec des ondulations \pm parallèles ressemblant aux circonvolutions du cerveau.

Que ce soit en microscopie optique ou électronique, **les ornements typiques de l'exine permettent d'identifier les deux taxons : épaissements triradiés importants chez *L. grandiflora* et peu visibles chez *L. peploides*.**

Par ailleurs, le **diamètre des pollens** (en vue équatoriale) apporte aussi un **critère distinctif hautement fiable** : les grains de *L. peploides* ont toujours des dimensions bien inférieures à celles obtenues chez *L. grandiflora* (Tab. 3. 8). Ces mesures peuvent être évaluées aussi bien sur du matériel frais qu'à partir d'échantillons d'herbier. Les diamètres des grains de *L. grandiflora* en France s'intègrent bien dans la gamme de tailles proposée par Zardini *et al.* (1991 a) pour « *L. hexapetala* » : 77-96 μm .

Départements	Sites	(Min) Moyenne \pm écart-type (Max)	% Anomalies
Bouches-du-Rhône	Durance :		
	Puy-Ste-Réparate	(50) 58 \pm 4 (65)	10
	Souille	(53) 58 \pm 4 (70)	10
	Souille	(53) 58 \pm 3 (66)	27
	Souille	(55) 59 \pm 3 (64)	28
	Mallemort	(58) 63 \pm 4 (70)	22
	Camargue :		
	Mas de Cure	(59) 67 \pm 5 (76)	
	Capellière	(60) 68 \pm 3 (74)	7
Gironde	Bénévent	(55) 65 \pm 6 (80)	42
Loire-Atlantique	Passay	(60) 64 \pm 4 (74)	17
<i>L. peploides</i>		(50) 62 \pm 4 (80)	(5) 17 (42)
Alpes-Maritimes	Siagne (fin)	(66) 74 \pm 3 (80)	87
	Siagne (fin)	(67) 75 \pm (87)	87
	Siagne (début)	(65) 73 \pm 5 (87)	77
	Frayère (fin)	(70) 77 \pm 5 (85)	92
	Frayère (début)	(80) 86 \pm 4 (95)	23
	Frayère (début)	(70) 78 \pm 4 (87)	23
Var	Badelune	(73) 85 \pm 7 (100)	36
	Porquerolles	(76) 85 \pm 4 (92)	16
Gard	Scamandre	(60) 74 \pm 10 (90)	56
Hérault	Hérépian (H)	(65) 74 \pm 5 (88)	93
	Hérépian	(96) 108 \pm 10 (130)	30
Landes	Marais d'Orx (fin)	(73) 80 \pm 4 (88)	23
	Etang Léon (fin)	(70) 76 \pm 5 (88)	93
Loire-Atlantique	Apiny	(70) 80 \pm 6 (98)	3
	Boire Rateau	(75) 89 \pm 7 (104)	43
Vienne	Vourneuil-sur-Vienne	(86) 93 \pm 5 (103)	3
	Bellefonds	(60) 82 \pm 9 (130)	3
<i>L. grandiflora</i>		(60) 82 \pm 9 (130)	(3) 45 (93)

Tableau 3. 8 : Diamètres des pollens en μm et taux d'anomalies (H : Herbier historique)

Les **taux d'anomalies** (pollens difformes et micropollens) constatés chez *L. grandiflora* (Fig. 3. 14) sont en général bien supérieurs à ceux de *L. peploides* (Fig. 3. 10). Le comportement méiotique distinct observé chez ces deux espèces (cf. Caryologie 1. 1) explique en grande partie ces résultats. Les raisons de ces perturbations restent obscures : effets de la transplantation, de la polyploïdie, dégénérescence de certains clones... ? Cependant, il semblerait qu'elles soient plus ou moins en relation avec la fertilité des diverses populations françaises. Pour les 2 espèces, les 2 verticilles d'étamines produisent des pollens ayant les mêmes caractéristiques (testés sur la Souille et la Siagne).

Chez *L. peploides*, le taux maximal d'anomalies (42%) correspond aux très rares populations peu fertiles de France : Bénévent en Gironde notamment. Ces individus sont, en outre, les seuls à engendrer quelques micropollens. Dans cette espèce, les taux d'anomalies restent faibles du début à la fin de la floraison, alors que chez *L. grandiflora*, ces pourcentages augmentent fortement en fin de saison (testés sur la Siagne et la Frayère), comme le montre le tableau 3.8 .

Toutefois, les taux d'anomalies recensés pour ce dernier taxon se révèlent en général beaucoup plus importants en région méditerranéenne que dans le reste de la France. Enfin, il semblerait que, dans chacun des 2 grands secteurs Sud et Ouest, ces pourcentages augmentent souvent avec l'âge des populations : les implantations très récentes (Var, Vienne) sont moins touchées.

Les essais préliminaires de coloration vitale au Méthylthiazole tetrazolium (MTT) effectués sur *L. peploides* (Durance : Souille) et *L. grandiflora* (Alpes-Maritimes : Siagne) indiquent des taux d'anomalies respectifs de : 15 % et 80 %. Les résultats obtenus confirment pleinement nos premières estimations " grossières " sur les mêmes sites. Les pollens ayant un aspect normal, pour leur taille et leur forme, se colorent au MTT et semblent donc bien viables. Cependant, alors que cette technique se pratique très facilement sur les plantes terrestres, et même dans des groupes difficiles (*Carpobrotus* : Diadema, 2001), sur les *Ludwigia* nous avons rencontré des problèmes de pression osmotique : les pollens éclatent au bout de 10 minutes (surtout chez les polyploïdes).

1. 2. 3. EPIDERME

A ce jour, aucune étude n'a porté sur les épidermes de ce genre. Il s'agit pourtant de « critères classiques » (avec les pollens), particulièrement performants pour les analyses comparées des cytotypes et des morphotypes au sein d'un même complexe polyploïde (Jahier *et al.*, 1992 ; Imbert, 1992 ; Masterson, 1994). Dans le cas des *Ludwigia*, nos observations de la face inférieure des feuilles adultes révèlent un premier caractère distinctif bien visible (en microscopie optique et électronique) : **surface de l'épiderme à peine ridée chez *L. peploides* et très striée chez *L. grandiflora*** (Fig. 3. 15 et 16).

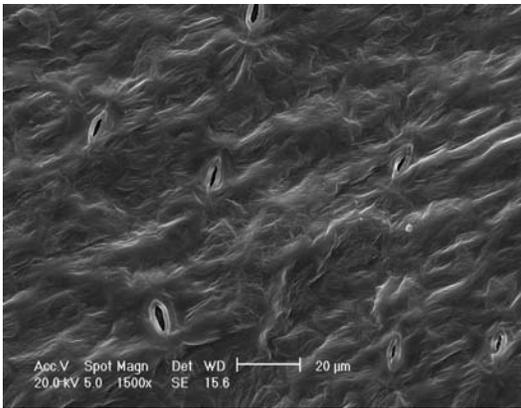


Figure 3. 15 : Surface ridée de l'épiderme et petits stomates de *L. peploides*

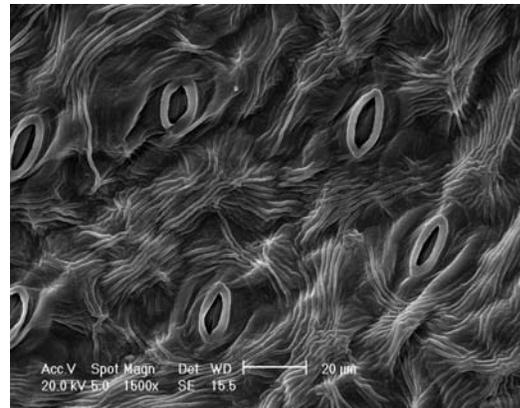


Figure 3. 16 : Surface striée de l'épiderme et grands stomates de *L. grandiflora*

Photos en microscopie électronique à balayage

En outre, **la longueur des stomates constitue un critère diagnostique hautement fiable** pour séparer les deux taxons (cytotypes di- et décaploïde). Le moindre fragment d'épiderme prélevé contient de très nombreux stomates faciles à mesurer. De plus, ces dimensions peuvent être évaluées aussi bien sur des feuilles juvéniles qu'adultes, sur du matériel frais ou d'anciens exsiccata d'herbier (Tab. 3. 9).

En résumé, *L. peploides* subsp. *montevidensis* possède toujours des stomates plus petits ($19 \pm 2\mu\text{m}$) que ceux de *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* ($28 \pm 3\mu\text{m}$).

Départements	Sites	(Min) Moyenne \pm écart-type (Max)
Alpes-Maritimes	Brague (J)	(14) 19 \pm 1 (26)
Bouches-du-Rhône	Durance	(14) 18 \pm 2 (20)
	Camargue (J)	(15) 19 \pm 2 (24)
Aude	Sainte-Lucie 1910 (H)	(17) 20 \pm 2 (26)
Loire-Atlantique	Nantes Passay (J)	(16) 19 + 1 (20)
Maine-et-Loire	Souzay-Champigny	(15) 18 \pm 2 (23)
USA	Caroline 1870 (H)	(12) 18 \pm 3 (23)
<i>L. peploides</i>		(14) 19 \pm 2 (26)
Alpes-Maritimes	Siagne	(20) 25 \pm 2 (29)
Var	Argens	(20) 25 \pm 2 (30)
	Porquerolles (J)	(24) 28 \pm 2 (35)
	Badelune (J)	(22) 27 \pm 2 (30)
Bouches-du-Rhône	Scamandre	(27) 30 \pm 1 (33)
Hérault	Port juvénal 1859 (H)	(25) 29 \pm 2 (32)
	Lez 1936 (H)	(27) 31 \pm 2 (35)
	Bédarieux 1911 (H)	(25) 28 \pm 2 (33)
Tarn	Tarn Navès 1905 (H)	(23) 29 \pm 3 (35)
Landes	Maraix Orx	(26) 30 \pm 2 (33)
Loire-Atlantique	Nantes, Veau	(20) 25 \pm 2 (29)
	Loire	(25) 30 \pm 2 (36)
	Loire (J)	(24) 28 \pm 3 (33)
Eure	Seine, Martot (J)	(24) 26 \pm 1 (29)
Puy-de-Dôme	Allier, Mézel (J)	(22) 26 \pm 2 (32)
Vienne	Vourneuil-sur-Vienne	(23) 24 \pm 1 (27)
	Bellefonds	(20) 25 \pm 2 (29)
<i>L. grandiflora</i>		(20) 28 \pm 3 (36)

Tableau 3. 9 : Longueurs des stomates (en μm) de *L. peploides* et *L. grandiflora*
(J : Feuilles juvéniles ; H : Herbiers historiques)

1. 3. DISCUSSION

A la fin de cette étude, il apparaît nettement que la France a été envahie par deux espèces distinctes du genre *Ludwigia*, appartenant à un même complexe polyploïde :

- *L. peploides* (Kunth) Raven subsp. *montevidensis* (Spreng.) Raven à $2n = 16$,
- *L. grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet subsp. *hexapetala* (Hooker & Arn.) Nesom & Kartesz à $2n = 80$.

Les tableaux 3. 10, 11 et 12 résument l'ensemble des sites prospectés en France et les études réalisées. Ces deux espèces, souvent confondues, se distinguent par une série de caractères plus ou moins fiables selon l'état des plantes, les conditions du milieu et les régions. En France, les populations de *L. peploides* semblent beaucoup plus homogènes que celles de *L. grandiflora* : très variables, notamment sur la Façade Atlantique.

En résumé :

Critères diagnostics sûrs : - **Forme des stipules** (et minifeuilles) : **critères inédits ;**

- **Longueur des sépales,**

- **Forme des feuilles axillant les fleurs.**

Critères de terrain : - Pneumatophores, sépales et diamètres des fleurs,

- Tiges collantes huileuses, ou non.

Vérifications en microscopie optique : Longueur des stomates et diamètres des pollens.

Clé de détermination pour la France :

- **Stipules réniformes et minifeuilles glanduleuses ; Tiges huileuses collantes ; Sépales < 10 mm ; Feuilles axillant les fleurs à limbe oblong à obovale brusquement atténué en pétiole net ; Pneumatophores rares.....** *L. peploides* subsp. *montevidensis*

- **Stipules oblongues acuminées et minifeuilles rarement glanduleuses ; Tiges peu ou pas huileuses ; Sépales > 10 mm ; Feuilles axillant les fleurs à limbe lancéolé régulièrement atténué en pétiole ; Pneumatophores fréquents.....**
..... *L. grandiflora* subsp. *hexapetala*

DEPARTEMENTS	SITES	LOCALITES	MATERIELS
Alpes-Maritimes	Brague	Valbonne	S, H (legs Wagenheim)
Bouches-du-Rhône	Durance	Puy-Sainte-Réparate	V, H, F, C, P, S
		Mallemort	V, F, P, S
		Roque d'Anthéron	V, F
		Saint-Estève Janson	V
	Touloubre	Grans	C, F, H (legs Etienne)
	Sollac	Fos-sur-mer	V, C, F
	Camargue	Canal du Japon	V, F
		Mas des Iscles	V, F
		Capellière	V, P, S, H (legs Fridlender)
		Etang de Vaccarès	V, H
		Canal de la vallée des Baux	V, H (legs Pambour)
		Canal de Arles à Fos	V, H (legs Pambour)
		Canal des Capettes	V, H
		Mas de Cure	V, C, F, P, H
Rhône	Domaine de la Palissade	V, F	
Vaucluse	Durance	Cavaillon	V, F
	Rhône	Caderousse	V, H
		Lamanon	F, H (legs Barascud)
Hérault	Hérault	Agde	H
	Peyne	Neffiès	V, F
	Lez	Montpellier	V, F
	Orb	Cessenon-sur-Orb	V, F
Aude	Ile Sainte-Lucie	Port-La-Nouvelle	V, H, C, F, P, S
Pyrénées-Orientales	Têt	Canet en Roussillon	V, F
	Agly	Saint-Laurent-de-la-Calanque	V, F
	Tech	Elne	V, F
Gironde	Gironde	Anglade	H (legs Peytoureau)
	Isle	Bénévent sur l'Isle	H (legs Pelotte), F
	Pont Neau		H (legs Peytoureau)
Charente-Maritime	La Ronde	Canal de Rabatière	H (legs Lahondère)
Vendée	Canal de Pamère	Vix	H (legs Lahondère)
Deux-Sèvres	Sèvre Niortaise	Magné	H (legs Damien), F
Loire-Atlantique	Marais de la Grande Brière	Nézyl	H (legs Damien), F
	Lac de Grand lieu	Passay	H (legs Le Treis), F
Maine-et-Loire	Boire Souzay	Souzay-Champigny	H (legs Prost), F
	Loire	Champtocé-sur-Loire	H (legs Lambert), F
	Boire des groseillers	Saint-Rémy-la-Varenne	H (legs Prost), F
Indre-et-Loire	Loire	Queue de Morue	H (legs Lejas), F

Tableau 3. 10 : Localisation des sites prospectés à *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis*
(V : visites, H : herbiers, F : fixations, C : cultures, P : pollens, S : stomates)

DEPARTEMENTS	SITES	LOCALITES	MATERIELS
Alpes-Maritimes	Siagne	Pegomas	V, F, C, P, S
		Mandelieu-la-Napoule	V, F, C, P, S
	Frayère	Auribeau-sur-Siagne	V, F, C, P, S
Var	Argens	Roquebrune-sur-Argens	V, H, F
	Le Cannet	Badelune	C, S, P, H (legs Lavagne)
	Ile de Porquerolles	Etang du Langoustier	C, S, P, H (legs Aboucaya)
Landes	Marais d'Orx	Orx	V, P, S, F, H (legs Pelotte)
	Etang de Léon	Léon	V, P, S, F, H (legs Pelotte)
		Tercis	H (legs Pelotte), F
	Lac de Biscarosse	Biscarosse	V, H (legs Pelotte), F
Soustons	Soustons	V, H (legs Pelotte), F	
Gironde	Etang de Hourtin - Carcans	Carcans	F, P, S, H (legs Pelotte)
Puy-de-Dôme	Allier	Mezel	S, F, H (legs Fridlender)
Loire	Plan d'eau de l'Ecopole du Forez	Chambéon	H (legs Galtier), F
Vienne	Vienne	Vourneuil-sur-Vienne	H (legs Pimpin et Baron)
		Bellefonds	H (legs Pimpin et Baron)
Loire-Atlantique	Canal de Nantes à Brest	Genrouet	H (legs Malécot)
	Marais de Murin	Massérac	H (legs Le Treis)
	Don	Massérac	H (legs Le Treis)
	Erdre	Petit Mars	S, H (legs Le Treis)
		Bougrières	H (legs Haury)
		Apiny	P, S, H (legs Haury)
	Marais de Grande Brière	Marais de la Ratelais	H (legs Damien)
		Mare de Blanchot	H (legs Damien)
Marais du Gué neuf		H (legs Damien)	
Maine-et-Loire	Saint-Mathurin-sur-Loire	Boire Râteau	P, H (legs Prost)
Indre-et-Loire	Loire	Villandry	H (legs Lejas), F
Morbihan		Marzan	H (legs Malécot)
Moselle		Metz	H (legs Cazaubon), F
Ile-et-Vilaine	Rio de la Borde	Bain-sur-Oust	H (legs Malécot)
Finistère	Étang de Trévarez	Trévarez	H (legs Riou), F
Eure	Eure	Martot	F, S, H (legs Cornier)

Tableau 3. 11 : Localisation des sites prospectés à *Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala*
(V : visites, H : herbiers, F : fixations, C : cultures, P : pollens, S : stomates)

DEPARTEMENTS	SITES	LOCALITES	MATERIELS
Alpes-Maritimes	Brague	Antibes	H (legs Salanon)
Bouches-du-Rhône	Camargue	Marais du Vigueirat	V, H, F, C
Gard		Étang du foyer du Scamandre	V, H, F, C
Hérault	Orb	Hérépian	V, H, F, C
Gironde	Mortagne		H (legs Peytoureau)
Charente-Maritime	Fossé vers Conchemarche	Mortagne-sur-Gironde	H (legs Peytoureau)
Indre-et-Loire	Loire	Bertignolles	H (legs Lejas), F
Maine-et-Loire	Boire Besse	Thoureil	F, H (legs Prost, Pineau et Malécot)

Tableau 3. 12 : Localisation des sites prospectés à composition mixte

2. MODES DE PROPAGATION DES *LUDWIGIA*

2.1 MULTIPLICATION VEGETATIVE

Le pouvoir invasif des *Ludwigia* repose avant tout sur une intense multiplication végétative, en particulier dans le cas des populations stériles de *L. grandiflora* en région méditerranéenne (et, sans doute, ailleurs en France, comme dans le Puy-de-Dôme). Un simple morceau de tige ou de racine arraché et déplacé par le courant, puis fixé sur le sédiment, peut suffire au développement rapide d'un nouveau clone. Il nous est arrivé souvent de découvrir un grand nombre de jeunes pousses blanchâtres à l'intérieur de sacs en plastique stockés plusieurs jours en chambre froide et contenant des individus récoltés *in situ*. Les tiges radicales rampantes comportent de nombreux entre-nœuds très rapprochés, chacun d'eux pouvant émettre de nombreuses racines et un axe dressé : c'est-à-dire autant de boutures. Des suivis de terrain relatent des expansions fulgurantes sur plusieurs sites : dans les Landes, l'étang du Turc a été envahi sur 1 hectare en moins de 5 ans (Dutartre, 1993).

Cependant, lors de la réalisation des cultures de plantes prélevées *in situ* dans toute la France, nous avons toujours constaté la grande facilité de bouturage et de repiquage de *L. grandiflora* par rapport à la relative fragilité de *L. peploides*. De plus, en aquarium, le polyploïde peut survivre plusieurs années, alors que les cultures du diploïde doivent être annuellement renouvelées. La quasi totalité des populations méditerranéennes de *L. grandiflora* pourraient appartenir à un seul clone stérile, et peut-être bien le même depuis le début de l'introduction vers 1830. Des vérifications seront tentées afin de vérifier cette hypothèse, quand les techniques d'extraction d'ADN seront enfin maîtrisées.

2. 2. MODALITES DE LA REPRODUCTION SEXUEE

2. 2. 1. DESCRIPTION ET PHENOLOGIE DES FLEURS

Les fleurs des deux espèces comptent, en général, 5 sépales et 5 pétales. Cependant, il n'est pas rare de trouver, dans le Sud de la France, ça et là, quelques corolles de *L. grandiflora* à 6 pétales, d'où le nom de ce taxon : subsp. *hexapetala* (Fig. 3. 17). Toutefois,

on observe également des individus de *L. peploides* à 4 ou 6 pétales et autant de sépales (Fig. 3. 18).

L'androcée des deux taxons comporte 10 (12) étamines (en 2 verticilles alternes de 5 ou 6) dotées d'anthères extrorses (ouverture dirigée vers l'extérieur). Ces dernières sont situées bien au-dessous du stigmate capité. Les mesures effectuées sur plus de 30 fleurs de chaque taxon révèlent que le stigmate dépasse les étamines d'environ 2 mm chez *L. peploides* (Durance : Fig. 3. 19) et de 1 mm chez *L. grandiflora* (Siagne). Ainsi, il y a peu de probabilités pour que les pollens (reliés entre eux et à l'étamine par des filaments élastiques) parviennent spontanément sur le stigmate, et autofécondent les ovules de la même fleur. Les *Ludwigia* se caractérisent donc par des **fleurs hercogames** (barrage mécanique à l'autofécondation). Cette disposition florale compense, sans doute, l'absence de décalage entre la maturité des pollens et la réceptivité du stigmate humide : ces deux phénomènes sont simultanés et se déroulent le matin du jour de l'épanouissement. Nos observations confirment donc les conclusions de Raven (1979) sur l'absence de protandrie ou de protogynie et de stérilité mâle dans le genre. Les fleurs sont morphologiquement hermaphrodites (ovaires et étamines toujours bien formés), mais pas forcément fonctionnellement (comme nous allons le voir). L'ovaire infère produit un fruit à déhiscence septicide tardive ; couronnées par le calice, ces capsules ligneuses persistent longtemps sur les tiges émergées, avant de tomber au fond de l'eau sur le sédiment lors de la sénescence des rameaux en fin d'automne.

En Provence, les deux taxons ont fleuri de mi-juin à fin octobre en 2002, et de début juin à fin septembre en 2003 (été de canicule). Chaque axe produit une seule fleur (rarement 2) épanouie par jour. Les fleurs s'ouvrent, en général, vers 8-9 heures (6-8h lors de la canicule de 2003) le matin et se fanent, au plus tard, vers 17-18 h. le même jour. De nombreux insectes pollinisateurs (Fig. 3. 20), appartenant à des groupes très variés (abeilles, coléoptères, etc.), butinent activement les fleurs, surtout le matin. En fait, les étamines sont déjà vides 2 à 3 heures après l'épanouissement.



Figure 3. 17 : Fleur à 6 pétales de *L. grandiflora*
Diamètre = 3,5 cm
Grosses étamines caractéristiques du taxon



Figure 3. 18 : Fleur à 6 pétales de *L. peploides*
Diamètre = 3 cm
Petites étamines caractéristiques du taxon



Figure 3. 19 : *L. peploides* : le stigmate dépasse les étamines d'environ 2 mm.



Figure 3. 20 : Fleur de *L. peploides* (Durance) butinée par une abeille.

Si la floraison semble identique chez les deux espèces, la fructification diffère. Presque partout en France, *L. peploides* se montre très fructifère (10 à 12 fruits/axe floral), alors que la fructification de *L. grandiflora* varie fortement suivant les secteurs. En région méditerranéenne et dans le Massif-Central, ce taxon semble globalement stérile : 15 jours après la floraison, l'ovaire et son pédoncule se dessèchent et tombent. Cependant, dans les Alpes-Maritimes, à l'extrême fin de saison de floraison (octobre), se développent quelques « demi-fruits » d'1 cm de long et plus ou moins avortés. Nous en avons récolté 10 sur la Siagne en 2002 et 20 tout le long de la Frayère en 2003. La seule population fertile, depuis son introduction vers 1892, mise en évidence dans le Sud de la France se situe sur l'Orb à Hérépian. Par contre, dans les Landes et en Gironde, ce même taxon fructifie diversement, selon les stations et les sous-populations (fructification nulle à abondante).

Les observations effectuées au laboratoire, durant l'été 2001 sur de nombreuses plantes, montrent que sans pollinisateur et sans vent, aucune des deux espèces ne fructifie. Signalons en outre qu'*ex situ* les deux espèces fleurissent assez peu (3 à 5 fleurs par axe, au lieu de 10 à 12 *in situ*). Au cours de l'été 2002, certains aquariums de différentes populations ont été placés en plein air et protégés par des moustiquaires pour éviter la pollinisation par les insectes. Ainsi, seul le vent a permis la fructification des individus de *L. peploides*, mais les capsules ainsi formées possèdent toujours des tailles bien inférieures à celles issues des fécondations libres. *L. grandiflora*, quelle que soit son origine, ne forme aucun fruit dans ces conditions. **Ces deux taxons ne présentent donc pas d'agamospermie, ni de cléistogamie, et sont principalement fécondés par entomogamie.** D'après Raven (1979) l'agamospermie est inconnue dans le genre.

2. 2. 2 *LUDWIGIA PEPLOIDES* SUBSP. *MONTEVIDENSIS* (2X)

Sur l'ensemble des stations étudiées, **ce taxon se révèle toujours très fructifère** : 10 à 12 fruits par tiges émergées (certains individus de Gironde font exceptions comme la population de Bénévent). Ce taxon entomophile produit systématiquement un fruit par fleur épanouie. Même si les insectes constituent le principal vecteur de pollinisation, le vent, s'il souffle suffisamment fort, peut permettre de déposer quelques grains de pollen des étamines sur le stigmate humide de la même fleur, donnant des capsules de tailles réduites (1 cm) contenant une dizaine de petites graines (expériences réalisées en plein air, sous moustiquaire).

Résultats des tests d'autofécondation *s.l.* : L'ensemble de ces tests, réalisés au laboratoire et *in situ* ont tous **réussi à 100 %**, engendrant des fruits de tailles analogues (environ 2 cm) à ceux issus des fécondations libres. Sur le terrain, les autopolinisations (pollens x stigmate de la même fleur), tout comme les fécondations entre fleurs de 2 rameaux différents du même pied, ont donné, à chaque fois, un fruit sur les populations de Durance (Souille) et de Camargue (Scamandre). Ces tests prouvent bien l'absence de décalage entre la maturité des pollens et du stigmate. En complément, au laboratoire, nous avons pu vérifier l'autocompatibilité des individus de plusieurs régions étudiées (5 tests par site) : Durance, Camargue (Scamandre, Mas de Cure, La Capellière), Ile Sainte-Lucie et Orb.

Résultats des fécondations croisées : Comme le montre le tableau 3. 13, tous les essais de croisements, *in situ*, entre individus éloignés de la même population et, *ex situ*, entre des plantes de différents sites (ou secteurs) du midi de la France, ont toujours réussi à 100 %, avec la formation d'un fruit normal à chaque fois.

***Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* se caractérise donc par une autocompatibilité, avec un phénomène d'auto-allogamie facultative : les individus appartenant à ce taxon fructifient donc, sans problème, en toutes circonstances.**

		Stigmates				
		Bouches-du-Rhône			Gard	Hérault
Pollens		Durance	Mas de Cure	La Capellière	Scamandre	Orb
Bouches-du-Rhône	Durance	(30) 30 fruits				(1) 1 fruit
	Mas de Cure		(30) 30 fruits		(4) 4 fruits	
	La Capellière			(10) 10 fruits		
Gard	Scamandre				(30) 30 fruits	
Hérault	Orb (Cessenon)		(1) 1 fruit		(3) 3 fruits	

Tableau 3. 13 : Résultats des tests de fécondation croisée entre différents pieds éloignés de la même station et entre différents sites de *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* (entre parenthèses : nombre de tests effectués).

2. 2. 3 LUDWIGIA GRANDIFLORA SUBSP. HEXAPETALA (10X)

Le choix des sites d'étude a été largement guidé par nos observations sur le matériel d'herbier (plantes fructifères ou non). Malheureusement, les plantes en culture fleurissent peu et durant une assez courte période ce qui explique le nombre limité de tests complémentaires. Les recherches seront poursuivies dans les années à venir.

Résultats des tests d'autofécondation : Les essais d'autofécondation réalisés sur la même fleur (Tab. 3. 14) sur les populations non fructifères du Sud-Est de la France **ont toujours échoué**, que ce soit, *in situ*, dans les Alpes-Maritimes (Siagne et Frayère) ou dans le Gard (Scamandre) ou, au laboratoire, pour les tests complémentaires sur des individus de la Brague (Alpes-Maritimes) et de Badelune (Var).

Alpes-Maritimes			Var	Gard	Hérault	Gironde
Siagne	Frayère	Brague	Badelune	Scamandre	Orb	Carcan
(30) 0 fruit	(30) 0 fruit	(30) 0 fruit	(10) 0 fruit	(30) 0 fruit	(5) 5 fruits	(5) 0 fruit

Tableau 3. 14 : Résultats des tests d'autofécondation (même fleur) de *Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala* dans différentes régions (entre parenthèses : nombre de tests effectués)

Aucun de ces essais n'a engendré la formation d'un fruit même rudimentaire. Il en va de même pour les 5 tests d'autopollinisation réalisés sur des plantes, pourtant fructifères *in situ*, de Gironde (Carcan). Seule exception, les essais effectués sur la population fructifère de l'Orb à Hérépian (Hérault) qui ont engendré la formation de 5 fruits après autant d'autopollinisations. Enfin, les tests effectués *in situ* entre fleurs différentes du même pied sur les sites de la Siagne, de la Frayère et du Scamandre se sont soldés par autant d'échecs. A l'opposé de *L. peploides* (2x), *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* (10 x) ne fructifie jamais après autofécondation, sauf dans une seule station du Languedoc à Hérépian sur l'Orb. **Ce taxon comprend donc essentiellement des peuplements auto-incompatibles, à l'exception d'une seule population autocompatible de l'Orb.**

Résultats des fécondations croisées (Tab. 3. 15) : Sur les 30 tests de fécondation croisée effectués *in situ* sur les sites de Siagne, Frayère et Scamandre entre individus éloignés d'une même population, aucun n'a engendré la formation d'un fruit. Les croisements complémentaires réalisés au laboratoire entre individus de régions différentes ont pratiquement tous échoué, lorsque le stigmatite récepteur était celui des populations non fructifères dans la nature. Citons pour exemples : - ♀ Brague (Alpes-Maritimes) x ♂ Apiny (Loire) ;

- ♀ Porquerolles (Var) x ♂ Martot (Eure) ;
- ♀ Scamandre (Gard) x ♂ Brague (Alpes-Maritimes) ;
- ♀ Siagne (Alpes-Maritimes) x ♂ Martot (Eure).

Le croisement ♀ Siagne x ♂ Carcan (Gironde) a produit un seul demi-fruit après 5 essais de fécondation ; cependant ce croisement « fructueux » a été réalisé en fin de saison lorsque les barrières d'incompatibilité tendent à disparaître dans la nature (Richards, 1986), comme nous avons pu l'observer sur la Siagne.

Par contre, la population non fructifère (d'après les herbiers) de Martot dans l'Eure est la seule à avoir fructifié après chaque croisement avec ♂ Carcan et ♂ Orb. L'absence de fruits *in situ* au sein de cette station pourrait donc être liée au caractère monoclonal de ce peuplement, sans doute allogame strict et auto-incompatible, puisque ces individus deviennent fructifères lorsqu'on les croise avec des populations éloignées.

D'autre part, soulignons que les fécondations croisées entre les populations fructifères des Landes (stigmatites receveurs) et les populations non fructifères des Alpes-Maritimes (pollens) ont toujours réussi (par exemples : ♀ Léon ou Biscarosse x ♂ Siagne ; ♀ Biscarosse x ♂ Frayère ; ♀ Carcans x ♂ Siagne). Les croisements effectués à partir d'individus d'autres régions fructifères ont également engendré la formation de fruits : ♀ Seine x ♂ Orb, ♀ Seine x ♂ Carcans, ♀ Orb x ♂ Scamandre. Les fruits obtenus présentent d'ailleurs des tailles supérieures à la normale (4 cm).

POLLENS		STIGMATES										
		Populations non fructifères						Populations fructifères				
		Alpes-Maritimes			Var	Gard	Loire-Atlantique	Eure	Hérault	Landes		Gironde
		Siagne	Frayère	Brague	Porquerolles	Scamandre	Apiny	Martot	Orb	Léon	Biscarosse	Carcan
Alpes-Maritimes	Siagne	(30) 0 fruit	(30) 0 fruit			(1) 0 fruit				(2) 2 fruits	(1) 1 fruit	(1) 1 fruit
	Frayère	(30) 0 fruit	(30) 0 fruit								(2) 2 fruits	
	Brague			(30) 0 fruit		(1) 0 fruit	(1) 0 fruit					
Gard	Scamandre					(30) 0 fruit			(1) 1 fruit			
Loire-Atlantique	Apiny			(1) 0 fruit								
Eure	Martot	(1) 0 fruit			(1) 0 fruit							
Hérault	Orb	(1) 0 fruit						(1) 1 fruit	(5) 5 fruits			
Gironde	Carcan	(5) 1 fruit						(1) 1 fruit				(3) 0 fruit

Tableau 3. 15 : Résultats des tests d'allofécondation entre différents pieds et différentes populations de *Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala* (entre parenthèses : nombre de tests effectués)

Ces résultats montrent que *Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala* se caractérise par la présence de plusieurs types de populations (espèce « androdioïque fonctionnellement ») et plusieurs modes de reproduction déterminés par une auto-incompatibilité et une allogamie stricte dominantes.

- Les populations de la région méditerranéenne sont presque toutes non fructifères, même après les fécondations croisées ; il s'agit de toute évidence de peuplements fonctionnellement mâles, puisque leurs pollens peuvent féconder d'autres populations.

- Les populations fructifères, des Landes notamment, portent des fleurs fonctionnellement hermaphrodites (comme *L. peploides*) et sont aussi allogames strictes. L'existence de secteurs plus ou moins fructifères dans la population des Landes du marais d'Orx (observations personnelles) témoigne de la présence probable de clones différents. Les plantes fructifères se situeraient sur des zones de contact entre ces clones.

- Seule la population de l'Orb, à Hérépian, s'avère autocompatible et auto-allogame facultative (comme *L. peploides*).

2. 2. 4 HYBRIDATION ENTRE LES DEUX TAXONS

Comme le montre le tableau 3. 16 tous les essais d'hybridation réalisés en fécondant le **stigmate de *L. peploides* (2x)** avec du **pollen de *L. grandiflora* (10x)** ont réussi à **100 %**. Ainsi, nous avons obtenu par exemple, 14 fruits pour les croisements ♀ Souille x ♂ Bretagne, et 6 pour ceux ♀ Scamandre x ♂ Carcan. Ces fruits, obtenus en été 2004, vont être mis en culture afin de vérifier les potentialités de germination, la viabilité des plantules et le nombre chromosomique de ces hybrides allopolyploïdes (nombre attendu : $2n = 48$).

		STIGMATES : <i>L. peploides</i> (2x)					
		Bouches-du-Rhône			Gard	Hérault	Aude
POLLENS : <i>L. grandiflora</i> (10x)		Durance	Mas de Cure	La capellière	Scamandre	Orb	Sainte-Lucie
Var	Badelune			(5) 5 fruits			
Hérault	Orb		(4) 4 fruits		(1) 1 fruit	(1) 1 fruit	(1) 1 fruit
Gironde	Carcan				(6) 6 fruits		
Loire-Atlantique	Apiny	(14) 14 fruits					

Tableau 3. 16 : Résultats des 32 tests d'hybridation entre *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* (♂) et *L. peploides* subsp. *montevidensis* (♀) de différentes régions.

A l'opposé, les manipulations inverses : pollens *L. peploides* x stigmate *L. grandiflora* se sont soldées invariablement par un échec (Tab. 3. 17), même avec des polyploïdes fertiles et hermaphrodites.

		STIGMATES : <i>L. grandiflora</i> (10x)			
		Alpes-Maritimes	Var	Loire-Atlantique	Eure
POLLENS : <i>L. peploides</i> (2x)		Siagne	Badelune	Apiny	Martot
Bouches-du-Rhône	La Capellière	(3) 0 fruit	(5) 0 fruit		
	Durance	(5) 0 fruit		(5) 0 fruit	(2) 0 fruit

Tableau 3. 17 : Résultats des 20 tests d'hybridation entre *L. peploides* subsp. *montevidensis* (♂) et *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* (♀) de différentes régions (entre parenthèses : nombre de tests effectués).

En fait, les croisements fructueux entre diploïdes (♀) et polyploïdes (♂) laissent envisager la présence possible d'hybrides dans les zones de mélange où le diploïde domine. Malgré nos recherches ciblées (associées à des dénombrements chromosomiques), pour l'instant aucun hybride n'a encore été décelé dans la nature. Une telle éventualité paraît assez redoutable compte tenu de la « vigueur hybride » souvent constatée dans ce genre (Ramamorthy, 1979 ; Raven, 1988 ; Peng, 1988, 1989 ; Zardini *et al.*, 1991 a) mais aussi dans beaucoup d'autres. Depuis près de 2 siècles de cohabitation dans le Midi de la France, des hybrides auraient pu de former. Or, ceux déjà signalés (ex : Herbar Bourrasseau) correspondent en fait à des formes atypiques de l'une ou l'autre espèce.

2. 3. DISCUSSION

De longues recherches complémentaires s'imposent afin de confirmer et d'affiner ces premières constatations : *L. peploides* auto-allogame facultative, *L. grandiflora* dotée de 3 types sexuels et hybridations interspécifiques possibles. Les modalités de la reproduction sexuée des *Ludwigia* s'avèrent donc beaucoup plus complexes que ne le laissait supposer la synthèse de Raven (1979) : 67,5% de taxons autogames et 32,5% d'allogames (dont 1/3 auto-incompatibles) ainsi qu'une absence de fécondation mixte dans le genre (6% seulement dans la famille). Les deux espèces étudiées, à elles seules,

contredisent ces premières données globales dans lesquelles ni les méthodes ni presque aucun nom d'espèce ne sont précisés.

Cependant, nos résultats corroborent ceux de Peng (1988, 1989) sur trois importants groupes caractérisés par une autocompatibilité : autogamie facultative et allogamie lors d'interventions d'insectes. Ces vivaces de zones humides américaines (étamines introrses près du stigmate) appartiennent aux sections : *Ludwigia* (2x), *Dantia* et *Microcarpium* (essentiellement polyploïdes). Par contre, Ramamorthy (1979) signale :

- 1 section auto-incompatible génétiquement (*Michelia* : arbres polyploïdes),
- 1 section autocompatible (*Myrtocarpus* : arbustes polyploïdes),
- 1 section « autogame » (*Heterophylla* : 1 hydrophyte vivace 2x),
- 3 sections surtout « autopollinisées » (*Pterocaulon* et *Amazonia* : annuelles 2x, et *Humboldtia* : 1 hydrophyte vivace 2x).

L'autogamie stricte est donc très réduite dans ce genre où l'autocompatibilité domine largement. Il paraît bien difficile d'établir un lien entre les modes de reproduction et les types caryologiques chez les *Ludwigia* qui comprennent : 35% de taxons diploïdes et 65% de polyploïdes. L'ensemble des annuelles, presque tous les diploïdes et une partie des polyploïdes semblent autocompatibles, par contre l'autogamie stricte et l'auto-incompatibilité se rencontrent essentiellement chez les polyploïdes. Pour l'instant, le cas de *L. grandiflora* paraît unique dans le genre. Raven (1979) signale toutefois dans la famille quelques espèces dotées : (1) de populations autocompatibles et auto-incompatibles (*Oenothera* et *Camissonia* : 6 taxons) et (2) de pieds fonctionnellement mâles, femelles ou hermaphrodites (*Fuschia*), sans modifications morphologiques évidentes.

Replacé dans le contexte des Angiospermes, le cas de nos 2 *Ludwigia* paraît un peu curieux : diploïde autocompatible et polyploïde auto-incompatible. En général, la polyploïdie perturbe fortement les systèmes génétiques complexes d'auto-incompatibilité qui s'exprime donc moins souvent chez les polyploïdes que chez les diploïdes apparentés (Richards, 1986). L'auto-incompatibilité se perd facilement mais n'apparaît jamais spontanément. En outre, chez les Onagraceae, dans le genre *Oenothera* (voisin de *Ludwigia*), il existe un système d'auto-incompatibilité gamétophytique (inhibition de la croissance du tube pollinique sur le stigmate) polysomique faisant intervenir jusqu'à une centaine d'allèles (Richards, 1986). Constatant cet étrange phénomène chez les *Ludwigia* et dans une moindre mesure dans d'autres genres de la famille, Raven propose une

hypothèse séduisante. Chez les Onagraceae, qui ont pour berceau le nouveau monde, l'auto-incompatibilité correspondrait à un caractère primitif, propre à certaines espèces Sud-américaines presque toujours polyploïdes chez les *Ludwigia* (en majorité diploïdes et Nord-américaines pour le reste de la famille). Cet attribut contraignant se serait perdu, avec l'évolution, chez les taxons plus aptes à la dispersion à longue distance (Baker, 1955).

Enfin, dans le genre *Ludwigia* les barrières génétiques d'isolement interspécifique semblent efficaces uniquement entre les sections et à l'intérieur de chacune d'elles entre les taxons diploïdes en général autocompatibles (Ramamorthy, 1979 ; Peng, 1988, 1989). Par contre, ces barrières sont quasiment absentes chez tous les taxons polyploïdes d'une même section, d'où la facilité des hybridations. Les croisements les plus fréquents se produisent entre les tétraploïdes (Peng, 1988, 1989), générant une descendance fructueuse et vigoureuse. Dans ce contexte, nos résultats paraissent surprenants : fruits obtenus après le croisement diploïde ♀ x polyploïde ♂. Chez les taxons présents en France il y aurait une meilleure barrière contre l'hybridation chez *L. grandiflora* 10x que chez *L. peploides* 2x. Les systèmes d'auto-incompatibilité des polyploïdes, siégeant au niveau du stigmate, ne sont peut-être pas étrangers à cette sélectivité. La mise en culture des fruits obtenus permettra de connaître le devenir de ces hybrides créés *ex situ* (non observés *in situ*).

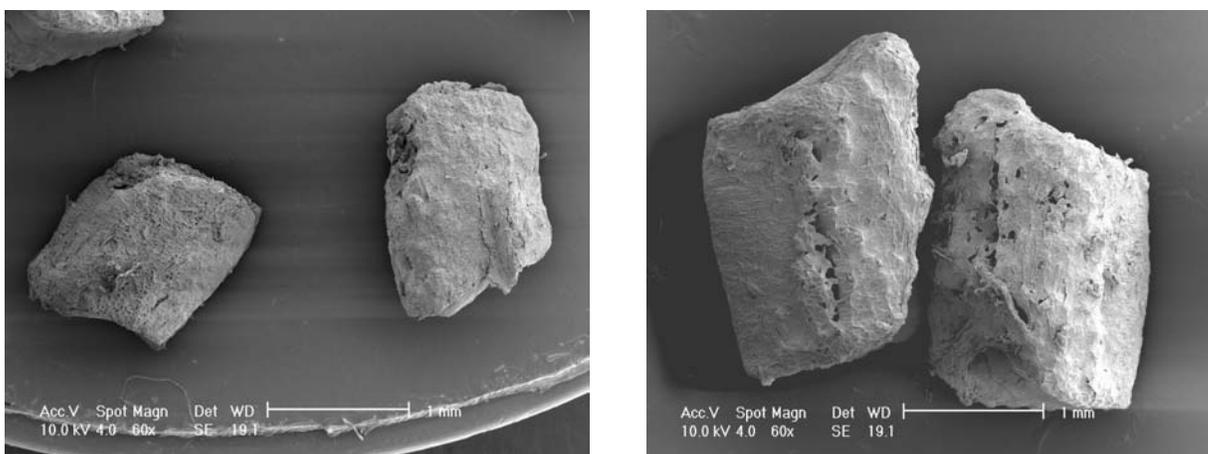
L'ensemble de ces résultats souligne la complexité de la situation des *Ludwigia* en France. Il serait intéressant de savoir s'il en va de même dans leur zone d'origine.

3. GERMINATION

Dans le cas de l'invasion des *Ludwigia*, implantées en France depuis 2 siècles en région méditerranéenne, cet aspect de l'étude s'avère primordial, en particulier pour *L. peploides*. Ce taxon très fertile produit des fruits de 1 à 2,5 cm de long, contenant chacun une soixantaine (58 ± 4) de graines de 1,5 mm de long environ. Chaque axe floral engendre une douzaine de capsules et on peut compter de 15 à 20 tiges / m². C'est-à-dire qu'un mètre carré d'herbier génère entre 10 000 et 14 000 graines. Compte tenu de la superficie de ces peuplements très denses, la lutte contre cette peste végétale paraît bien difficile.

Si en région méditerranéenne, *L. grandiflora* apparaît presque toujours stérile, ou plutôt non fructifère (Orb à Hérépian excepté), par contre sur la façade atlantique, certaines zones particulières des herbiers peuvent produire de nombreux fruits. Les caractéristiques de ce taxon semblent sensiblement les mêmes que pour le diploïde :

- capsules de 1 à 2,5 cm contenant une soixantaine (58 ± 8) de graines de 2,2 mm environ (un peu plus grosses que celles de *L. peploides* : Figures 3. 21),
- 10 à 12 fruits / tige et environ 15 tiges / m²,
- soit environ 10 500 graines / m², ce qui est conforme aux estimations de Saint Macary (1998) de 10 000 graines / m².



Figures 3. 21 : Graines de *L. peploides* (gauche) et *L. grandiflora* (droite) : MeB

Les quelques demi-fruits (1 cm) de fin de saison, observés dans les Alpes-Maritimes, contiennent une dizaine de petites graines, plus ou moins avortées, toujours situées dans le haut de la capsule.

Les différentes particularités séminales (morphologie, dormance, pouvoir germinatif...) ont été utilisées pour distinguer les espèces africaines (Wogu & Ugborogho, 2000). Le genre *Ludwigia* se caractérise par des graines oléagineuses, riches en acide linoléique (Zygadlo *et al.*, 1994 ; Wogu & Ugborogho, 2000). En général, la durée de vie de ce type de graines est toujours limitée, à l'air libre : 2 à 3 ans tout au plus (après elles se dégradent). Par contre, nous ne savons rien de leur longévité et de leur devenir dans les sédiments, en anoxie plus ou moins forte et à l'obscurité. Des études dans ce sens devraient être envisagées par les gestionnaires.

3. 1. LUDWIGIA PEPLOIDES SUBSP. MONTEVIDENSIS

De nombreuses prospections de terrain nous ont permis d'observer, pour la première fois, des germinations de *Ludwigia* en milieu naturel. Maintes plantules de *L. peploides* ont ainsi été recensées au cours de l'été 2003, en bordure des herbiers de Durance et de Camargue (Capellière, Scamandre, Mas de Cure). Au laboratoire, des tests ont été effectués sur des graines extraites des fruits, vernalisées à l'obscurité et au froid sec à 4°C, durant 1 mois, puis placées sur papier filtre dans des boîtes de Pétri, à température ambiante (au moins 20°C), suivant le protocole optimum préconisé par Touzot et Dutartre (2001). Ces tests ont tous échoué car rapidement les cultures ont moisi ; il en va de même pour les fruits laissés entiers au fond des aquariums (ils se sont décomposés).

Par contre, les 5 prélèvements de sédiment de Camargue renfermant de très nombreux fruits entiers, placés dans des bocaux remplis d'eau, fermés hermétiquement et mis à l'obscurité (en septembre), ont tous engendré d'innombrables plantules à partir du mois de mai, l'année suivante. Les taux précis de germination (sans doute supérieurs à 60 %) demeurent difficiles à déterminer du fait de la décomposition du reste des capsules et des probables graines stériles. Dans l'eau, les fruits à déhiscence septicide tardive s'ouvrent très lentement en étoile. Les graines germent au fur et à mesure de cette ouverture, puis les plantules d'1 cm environ remontent en surface et forment dans nos bocaux un épais gazon comportant plusieurs centaines de petits plants (Fig. 3. 22). Dans la nature, à ce stade, les plantules sont sans doute entraînées par le courant, jusqu'à un point d'ancrage sur une rive.

L'anoxie provoquée par la fermeture du bocal, la présence de sédiment, l'obscurité et l'immersion des fruits à la saison adéquate (l'hiver) pourraient correspondre aux conditions naturelles optimales de germination des graines de *L. peploides*. En outre, les plantules ainsi formées après avoir été repiquées dans des pots, à l'air libre sur de la terre humide, se développent normalement. La figure 3. 23 montre 5 de ces jeunes pousses, 4 mois après leur germination.

Par ailleurs, les fruits de nos fécondations expérimentales de 2003 ont été placés dans des bocaux et n'ont pas germé durant un an. Compte tenu des résultats précédents, les bocaux ont été fermés en septembre et, un mois après, certaines semences ont levé. En

effet, 10 des 30 capsules issues des allofécondations de fleurs éloignées (Souille) ont activement commencé à germer, tandis qu'aucun des 30 fruits issus des autofécondations (sur la même fleur : Souille) n'a encore donné de plantules. Ce dernier résultat négatif, s'il se confirme, pourrait traduire une dépression de consanguinité liée à l'autogamie stricte.



Figure 3. 22 : Fruits s'ouvrant en étoiles et jeunes plantules de *L. peploides*



Figure 3. 23 : Jeunes pousses de *L. peploides* récoltées en Camargue (Mas de Cure)

Pour l'Ouest de la France, les seuls bons résultats de germination, obtenus sur "*Ludwigia spp.*" (Touzot & Dutartre, 2001), concernent les populations du Marais Poitevin (germination de 74% sur terre humide et 85% sur coton). Selon nous, il devrait s'agir également de *L. peploides* subsp. *montevicensis* dominant dans ce secteur. Par contre, les très mauvaises germinations (5 à 20% maximum), constatées par ces auteurs au sujet du peuplement de Bénévent en Gironde (appartenant bien à ce même taxon), concordent avec nos observations. Ces plantes (Herbiers et cultures) paraissent peu ou pas fertiles, avec de nombreuses anomalies polliniques qui pourraient résulter d'un problème de consanguinité. Enfin, d'après Martins (1866) : "*J. repens*" produit de nombreuses graines qui germent facilement. En fait, cette indication est sujette à caution, car la description du taxon (plantes semblables à *L. grandiflora* et dotées de nombreux pneumatophores) et son origine (Algérie : Bône) correspondent plutôt à l'actuel *L. stolonifera* (4x d'Afrique).

3.2. LUDWIGIA GRANDIFLORA SUBSP. HEXAPETALA

Chez cette espèce réputée stérile et non fructifère, nous avons eu l'occasion d'observer dans les Landes, *in situ*, de nombreuses germinations dans la litière des rives exondées du marais d'Orx, en septembre 2002. Au laboratoire la vingtaine de petits fruits

(à demi formés), récoltés fin octobre 2002 sur la Siagne (Alpes-Maritimes), ont été mis en culture au fond des aquariums : ils se sont rapidement décomposés et aucune graine n'a germé. Ceci peut paraître logique, concernant des populations polyploïdes non fructifères de la région méditerranéenne. Toutefois nous avons constaté les mêmes résultats négatifs pour les peuplements des Landes (Orx) :

- sur des graines isolées placées en boîtes de Pétri (vite envahies de moisissures),
- avec des fruits entiers disposés dans des bocaux ouverts et d'autres fermés,
- et même avec les quelques belles capsules bien formées (3,5 à 4 cm de long) obtenues après les croisements expérimentaux *ex situ* entre ♂ Siagne x ♀ Landes.

Berner (1971) indique pour les plantes du Tarn (c'est-à-dire *L. grandiflora*) un taux d'échec de 96% pour ses propres tests de germination. Pour les Landes, Touzot et Dutartre (2001) mentionnent des pourcentages similaires : de 0 à 5% pour l'étang de Biscarosse et de 10% pour le Marais d'Orx (2 stations où vit *L. grandiflora* seule). D'après ces derniers auteurs, les plantules formées semblent avoir une bonne viabilité.

3. 3. DISCUSSION

La régénération des herbiers, via les graines et les plantules, semble donc possible chez les deux espèces de *Ludwigia*, en conditions contrôlées, mais aussi *in situ* en particulier chez *L. peploides*. Ces résultats contredisent les premières hypothèses de stérilité, notamment pour *L. grandiflora*. Les conditions optimales de germination des graines de ce dernier taxon, ainsi que l'existence d'une éventuelle dormance restent toutefois inconnues. Néanmoins cette découverte s'avère capitale, surtout en terme de gestion : danger de reprise après arrachage et colonisation de nouveaux secteurs. Toutes les opérations futures d'éradication devraient tenir compte du potentiel de régénération des capsules enfouies dans le sédiment, surtout pour les herbiers à *L. peploides*. Même avec un taux de germination très faible ou infime, vu le nombre inouï de graines produites par les herbiers fertiles, la quantité de plantules viables sera toujours suffisante pour assurer la régénération des populations, et la colonisation de nouveaux sites. Les fruits barochores tombent dans le sédiment, durant l'hiver, avec les rameaux annuels. **Seules les plantules constituent le vecteur de propagation des 2 espèces à moyenne et longue distances.** Chez *L. peploides*, elles flottent et sont emportées par le courant. Sans doute en est-il de même pour *L. grandiflora* ?

4. COMPOSES CHIMIQUES

Au cours de nos recherches préliminaires et grâce à différents colorants sélectifs (Geneves, 1962) des coupes anatomiques (limbe foliaire, pétiole, tige), nous avons pu constater la présence de multiples composés chez les *Ludwigia* invasives en France :

- couche épaisse de tanins,
- oxalates sous diverses formes cristallines,
- grains d'amidon à profusion,
- polysaccharides et mucilages,
- huiles (cellules épidermiques, glandes, poils sécréteurs), etc.

La répartition de ces éléments diffère un peu chez les deux espèces, mais globalement *L. peploides* en produit beaucoup plus que *L. grandiflora*. Tout ceci a prodigieusement gêné nos observations au microscope optique et ralenti, voire entravé nos analyses génétiques. De plus, leur présence risque de rendre inopérantes les techniques de cytométrie de flux (mesure de la quantité d'ADN) qui permettraient d'étudier rapidement un grand nombre d'échantillons. Avec le genre *Carpobrotus*, Diadema (2001) fut confrontée à une situation similaire : analyses de cytométrie et de génétique impossibles. Rappelons que d'un point de vue systématique, ce genre est le plus ancien des Onagraceae (Eyde, 1977, 1979, 1981, 1982) et voisin des Myrtaceae. Or, cette dernière famille comprend de multiples taxons éminemment connus (Paris & Moyse, 1967, 1971, 1976) pour leurs propriétés aromatiques et antiseptiques, par exemple : *Eucalyptus*, Giroflier, Myrte, *Melaleuca* (essence de Cajeput et de Niaouli)... Les recherches sur les *Ludwigia* ont d'ailleurs mis en évidence la présence chez plusieurs espèces de : saponines, flavonoïdes (Averett *et al.*, 1987, 1990), triterpènes (Chang *et al.*, 2004), etc. Les propriétés antidiarrhéiques, antitumorales, antihépatotoxiques et antibactériennes notamment ont donné lieu à de nombreux travaux récents (Lin-Ling-Yang *et al.*, 1987 ; Murugesan *et al.*, 2000 ; Wogu & Ugborogho, 2000 ; Das *et al.*, 2002 ; Chang *et al.*, 2004).

Les deux *Ludwigia* se comportent comme de vraies « usines chimiques ». Compte tenu du coût énergétique élevé de ces productions, leur rôle ne doit pas être négligeable, mais au contraire tout à fait nécessaire à la survie et la compétitivité de ces plantes. Citons, par exemple, diverses fonctions reconnues (Paris & Moyse, 1967, 1971, 1976) :

- stockage de réserves (amidon),
- purification du milieu (Greenway & Wolley, 1996),
- protection contre les agressions (acides gras) et les prédateurs (saponines),
- présence de tannins et de polyphénols qui inhibent souvent le développement de nombreuses populations fongiques et bactériennes (Grosjean, 1950) ; en médecine, on leur prête aussi un effet antidiarrhéique (Paris & Moyses, 1976).

Suite à plusieurs essais, nous sommes parvenus à obtenir, après séparation par chromatographie en HPLC, différents métabolites secondaires de types flavonoïdes (Fig. 3. 22). Les deux espèces possèdent des composés assez similaires bien que leurs profils diffèrent. *L. peploides* se caractérise par la présence d'un composé supplémentaire, absent chez *L. grandiflora* (recherches préliminaires en cours d'approfondissement).

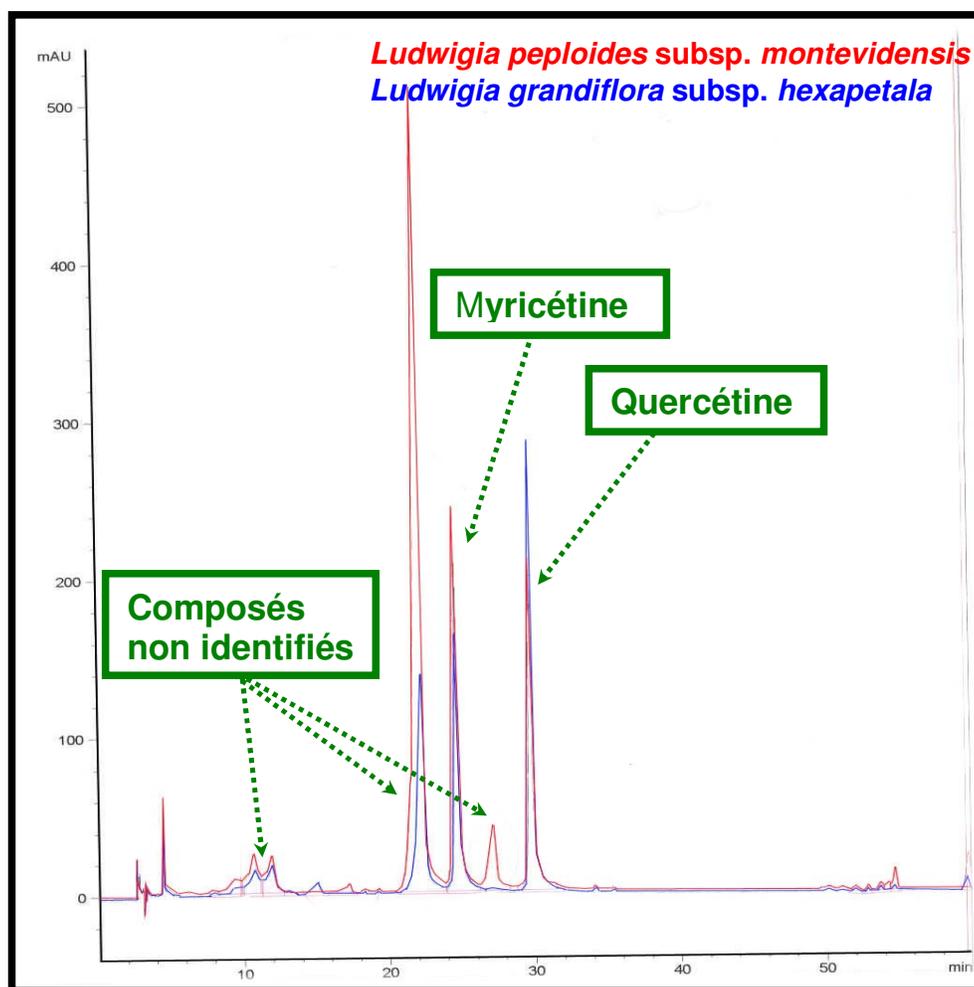


Figure 3. 22 : Chromatogrammes HPLC des flavonoïdes (extraits de feuilles)

5. GENETIQUE DES POPULATIONS

Bien qu'ayant appliqué une méthode d'extraction appropriée aux plantes mucilagineuses (Barnwell *et al.*, 1998), nous avons abouti à des extraits d'ADN de mauvaise qualité ou difficilement exploitables pour de nombreux échantillons. Les extractions ont été réalisées sur l'ensemble des plantes de l'échantillonnage initial, mais nous n'avons pas obtenu tous les génotypes correspondants. En résumé, nos résultats provisoires sur les *Ludwigia* étudiées indiquent la présence de :

- 29 bandes dont 20 polymorphes ;
- 3 génotypes différents sur 11 individus de la population à *L. peploides* diploïde et fructifère de la Souille (Bouches-du-Rhône), dans les 4 parcelles A, B, C, D ;
- 2 génotypes différents sur 9 individus de la population à *L. grandiflora* décaploïde et non fructifère de la Siagne (Alpes-Maritimes), dans les 4 parcelles E, F, G, H ;
- 7 génotypes différents sur 11 individus du peuplement à *L. grandiflora* décaploïde et fructifère du Marais d'Orx (Landes), pour 3 placettes sur 4 (I, K, L).

Les effectifs obtenus ne sont pas suffisants pour estimer quantitativement la diversité génétique des différentes populations. Du fait de nombreuses données manquantes (individus génotypés de manière incomplète), les comparaisons statistiques du polymorphisme demeurent pour l'instant impossibles. Toutefois, d'un point de vue qualitatif, les premiers résultats de cette analyse montrent que certains marqueurs génétiques permettent de différencier les deux espèces. De tels profils suggèrent que *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* ne serait pas l'autopolyploïde de *L. peploides* subsp. *montevidensis*. Par ailleurs, ces données préliminaires permettent également de mettre en évidence une certaine diversité génétique intraspécifique au sein des différentes populations (clonales et non clonales). Ceci laisse envisager la possibilité d'études futures sur la structuration de ces peuplements, afin d'y déceler d'éventuels phénomènes de sélection et d'évolution. Cependant, d'ores et déjà, les données précédemment recueillies, sur les modalités de la reproduction et de la germination, éclairent quelque peu ces premiers éléments rudimentaires d'analyse génétique.

Le polymorphisme bas (3 génotypes pour 11 individus) du peuplement de la Souille, à *L. peploides*, semble compatible avec le développement récent de plusieurs

clones (depuis 1985). On aurait pu penser à une reproduction de type essentiellement autogame, toutefois l'échec des germinations des fruits issus d'autofécondation stricte pourrait traduire une dépression de consanguinité. La régénération de ces herbiers devrait donc se réaliser surtout à partir des graines générées par allogamie, entre les différents clones actuellement présents sur la Durance.

Dans le cas de l'espèce décaploïde *L. grandiflora*, nous sommes en présence de deux situations radicalement différentes. Le polymorphisme génétique bas observé en région méditerranéenne, sur la Siagne (2 génotypes sur 9 individus), traduit assez bien le caractère fortement clonal (voire monoclonal) de ce peuplement. En effet, ces plantes sont toutes non-fructifères et fonctionnellement mâles ; les quelques demi-fruits observés en fin de saison se révèlent stériles (dépression de consanguinité ?). L'existence de deux génotypes distincts provient peut-être des caractéristiques caryologiques et de l'histoire de ce taxon allodécaploïde, introduit dans le Languedoc depuis deux siècles à partir d'un inoculât très réduit.

A l'opposé, les peuplements des Landes de *L. grandiflora* montrent une grande diversité génétique (7 génotypes différents sur 11 individus). Ces populations, apparues assez récemment (1982), très vigoureuses et plus robustes, possèdent des fleurs fonctionnellement hermaphrodites, une allogamie stricte et une auto-incompatibilité. La production de fruits, normaux et nombreux, dans les zones de contact entre certains clones landais (*in situ*), confirme la présence de plusieurs populations génétiquement différentes dans le Sud-Ouest de la France. Leurs graines semblent d'ailleurs capables de régénérer de nouveaux individus (jusqu'à 20 % de germination : Touzot & Dutartre, 2001).

De nombreux taxons polyploïdes se révèlent être de très bons colonisateurs, voire envahisseurs (Stebbins, 1985 ; Verlaque *et al.*, 2002), et les raisons de ce succès reposent souvent sur leur origine allopolyploïde, suite à une hybridation interspécifique. Cependant, les études récentes ont montré la diversité et la complexité de ces phénomènes (en particulier avec des niveaux de ploïdie très élevés) : polyphylétisme, évolution rapide du génome, restructurations, mutations... (Leitch & Bennett, 1997 ; Bretagnolle *et al.*, 1998 ; Soltis & Soltis, 1999 ; Bayer, 1999 ; Ellstrand & Schierenbeck, 2000 ; Ainouche *et al.*, 2004 ; Abbott *et al.*, 2003).

6. DISCUSSION

A la fin de ce chapitre de « débroussaillage » de nombreuses questions demeurent, compte tenu des expériences en partie inachevées en raison des nombreux problèmes pratiques rencontrés (technique à améliorer). Cependant, nous avons acquis au moins une certitude : **la France a été envahie par deux espèces bien différentes** qui peuvent être maintenant distinguées grâce à des critères diagnostics fiables (cf. 1. 3).

En dépit de leur forte ressemblance morphologique, le taxon polyploïde (*L. grandiflora* subsp. *hexapetala*) ne semble pas découler directement du diploïde *L. peploides*. Plusieurs étapes évolutives les séparent sans doute et les combinaisons envisageables sont multiples. De plus, compte tenu de la stabilité chromosomique des différents taxons de la section (Zardini *et al.*, 1991b), le processus semble assez ancien et certains des maillons de cette chaîne évolutive ont probablement déjà disparu. Enfin, plusieurs caractéristiques spécifiques vont dans le sens d'une convergence morphologique, plutôt qu'une filiation directe entre *L. peploides* et *L. grandiflora*. Ces deux taxons présentent chacun de fortes particularités, essentiellement d'ordre génétique et chimique (marqueurs distincts), mais surtout reproductif : le caractère primitif d'auto-incompatibilité, présent chez *L. grandiflora*, est absent chez *L. peploides*.

Le diploïde, *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis*, présente à peu près partout en France un morphotype assez stable et une sporogénèse normale (cf. caryologie et palynologie). En toutes circonstances, ce taxon auto- et allogame facultatif se montre toujours très fructifère. De plus, cette caractéristique s'observe facilement aussi bien sur les exsiccata d'Amérique que sur les plantes introduites dans le Languedoc au XIX^{ème} siècle. Ceci a constitué d'ailleurs un de nos premiers « critères pratiques » d'identification des échantillons d'herbier anciens ou récents, en début de notre étude.

Toutefois, une précision s'impose sur la distribution géographique et l'origine de ce taxon (Cartes 1. 4 et 1. 5) qui est le seul de la section à posséder une aire disjointe et morcelée (Est Australie ; Sud Amérique : Chili, Argentine et Uruguay ; Nord Amérique : Californie). Celle-ci pourrait correspondre au reste d'un ancien territoire très vaste (comme celui du subsp. américain *peploides*), ou à des introductions successives réussies. En effet,

dans sa monographie, Munz (1942) ne cite pas ce taxon en Californie (Carte 1. 4) et, en Amérique du Sud ou en Australie (Raven, 1963), il s'étend surtout autour des grandes villes (Santiago, Buenos-Aires...). Or, selon Raven (1963), l'échantillon « type » du subsp. *montevidensis*, décrit à partir de plantes de Montevideo (Uruguay) en 1825 et déposé à Berlin, a disparu pendant la guerre. Les plus vieux exsiccata connus proviennent d'Australie et datent de 1803 (Richmond, New South-Wales). Pour les écologues australiens, ce taxon appartient à leur flore indigène et vit dans des niches primaires (Yen & Myerscough, 1989 a et b ; Greenway & Wooley, 1996). D'autre part des prédateurs naturels de *L. peploides s.l.* ont été trouvés en Argentine, malheureusement les zoologues n'indiquent pas le ou les subsp. impliqués dans l'étude (Lueling, 1975 ; Cordo & Deloach, 1982). Le subsp. *montevidensis* n'est donc pas forcément d'origine Sud-américaine comme le pense Raven (1963) ; de plus les populations de France ont pu tout aussi bien être importées d'Australie, de Californie, du Chili, d'Argentine ou d'Uruguay. Seule une étude génétique mondiale permettra peut être de résoudre l'énigme de son origine géographique.

Quoi qu'il en soit, le *L. peploides* subsp. *montevidensis* est capable de se régénérer activement par graines, s'il trouve des conditions favorables (fort taux de germination *in situ* et *ex situ* : fruits entiers dans le sédiment et en anoxie), et de se propager à moyenne et longue distances grâce à ses plantules flottantes emportées par le courant. De plus, grâce à ses sécrétions huileuses et la production de nombreux composés toxiques, il se protège efficacement contre : des conditions environnementales contraignantes, d'éventuels prédateurs (jamais attaqué par les pucerons, contrairement à *L. grandiflora*) et diverses agressions (maladies, champignons...). Il s'agit, selon nous, d'une espèce invasive redoutable ayant les potentialités d'envahir la France entière. La question se pose alors : Pourquoi ne l'a-t-elle pas encore fait ?

A l'opposé, le décaploïde *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* présente en France un polymorphisme déroutant et souvent de fortes anomalies de la sporogénèse (cf. caryologie et palynologie). En Amérique (Carte 1. 3), il s'étend sur une vaste aire continue des USA en Argentine ; selon Nesom & Kartesz (2000) il serait beaucoup plus fréquent que la sous-espèce sympatrique *grandiflora* (hexaploïde). En France (et sans doute aussi en Amérique), ce taxon se compose d'un assemblage de populations : parfois autocompatibles, mais le plus souvent auto-incompatibles (fleurs hermaphrodites ou fonctionnellement mâles). Cette reproduction sexuée complexe conduit à une fructification

très aléatoire (Martins, 1866 ; Berner, 1971). De même, la germination des graines demeure problématique (*ex situ* : conditions favorables non élucidées), malgré l'observation de quelques plantules *in situ* dans les Landes. En toute logique, *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* aurait donc dû rester assez localisé ; or, on le retrouve dans toute la France, notamment sur les sites d'apparitions récentes (vers 1980). Les potentialités de propagation de l'espèce n'ont joué ici qu'un rôle mineur comparé à l'action humaine et au choix délibéré d'introduire ce taxon plus décoratif (belles et grosses fleurs) et plus robuste que *L. peploides*.

Les modes de propagation constituent une caractéristique déterminante pour le succès d'une espèce invasive. Nous allons essayer de développer cet aspect comparatif. Les deux espèces de *Ludwigia* invasives en France se caractérisent par : **une intense multiplication végétative**, une **entomogamie quasiment obligatoire** et une **absence totale d'agamospermie et de cléistogamie**. Pour un végétal, la multiplication végétative (par rhizomes, stolons, bouturage...) représente un avantage non négligeable, voire majeur dans le cas des espèces introduites. Elle permet une croissance rapide et une économie d'énergie investie dans la reproduction sexuée. Chez *L. grandiflora*, il y a simplement économie de la maturation des fruits puisqu'elle fleurit abondamment. Pour les deux espèces étudiées, l'atout déterminant réside plutôt dans le fait de se soustraire aux aléas de la germination, de la fixation durable des plantules, puis de la longue phase de croissance menant à la floraison (pertes énormes même pour les espèces indigènes). Pour les *Ludwigia*, ces deux premières étapes semblent très délicates et nous n'en connaissons pas encore les modalités exactes. Les tiges radicales prolifères de nos deux taxons leur permettent une expansion rapide, mais seulement locale et de proche en proche. Par contre, le bouturage intense constaté (multiples fragments arrachés et emportés par le courant et les crues) assure une dissémination lointaine, et pourrait presque être assimilée à la dispersion de fruits hydrochores issus de l'agamospermie. Au cours de nos nombreuses cultures *ex situ*, nous avons pu noter, à maintes reprises, la plus grande facilité de bouturage de *L. grandiflora*, par rapport à la fragilité de *L. peploides*. En effet, les plantes diploïdes dépérissent souvent au bout de quelques mois, sans arriver à la floraison, alors que les polyploïdes perdurent toujours plusieurs années dans les aquariums.

L'agamospermie correspond à la formation de fruits sans fécondation. D'un point de vue dynamique, elle représente un atout majeur en permettant à un individu installé

dans un écosystème de produire des graines sans pollinisateurs ou congénères appropriés, puis de les disperser à courtes ou longues distances. Cependant, les aléas de la germination et la fragilité du stade plantule demeure. Par contre, la multiplication végétative occulte ces deux phases et permet aux végétaux introduits de se propager efficacement avant et au détriment d'éventuels compétiteurs. Ces deux systèmes apomictiques se révèlent performants à court terme : occupation rapide de l'espace. Toutefois, pour une implantation durable sur des siècles, l'apomixie *s.l* peut devenir un handicap. Ces populations peuvent être confrontées à de brusques changements environnementaux, à des phénomènes de dérives génétiques et de vieillissement qui les affaiblissent (mutations somatiques : Klekowski, 1988 a et b ; Klekowski & Godfrey, 1989). A terme, certaines dégénérescences engendrent parfois leur disparition (notamment sur les cultures agronomiques, par exemple la canne à sucre). En effet, au mieux il y a conservation à l'identique de la variabilité génétique, et ces taxons figés risquent de s'acheminer vers une impasse évolutive.

Les modalités de la **reproduction sexuée** se révèlent très diverses et souvent complexes chez les végétaux supérieurs (Richards, 1986). Cependant, cette reproduction s'avère capitale pour le devenir des espèces et elle peut jouer un rôle non négligeable, voire déterminant, dans le renouvellement des populations où la multiplication végétative semble prédominante, par exemple : chez les *Ludwigia* en France, ou chez *Potamogeton pectinatus* L. (Hangelbroek *et al.*, 2002). Dans le cas des fleurs hermaphrodites, il peut y avoir **autofécondation**, si l'espèce est autocompatible et si la disposition des pièces florales et leur maturité le permettent. Certaines caractéristiques de la morphologie florale vont de pair avec ce type de reproduction, par exemple : l'absence d'attrait pour les pollinisateurs, la proximité du stigmate et des anthères, en général introrses et au voisinage du stigmate, ainsi que la concordance des périodes de maturité des étamines et de réceptivité du stigmate (Navarro & Guitan, 2002). A part ce dernier trait, les deux *Ludwigia* invasives de France ne possèdent pas le profil type des plantes autogames ; c'est plutôt le contraire. La disposition de leurs organes reproducteurs (anthères extrorses et au-dessous du stigmate) et leur entomophilie (fleurs riches en nectar) semblent plutôt privilégier l'allogamie : **fleurs hercogames** (Webb & Lloyd, 1986).

Le diploïde, autocompatible, *L. peploides* se caractérise par une auto-allogamie facultative, cependant la présence d'une seule fleur épanouie par axe ainsi que l'écart de 2

mm entre le stigmate et les anthères extrorses empêchent l'autogamie stricte spontanée. De plus, quand ce type de fécondation se produit (grâce aux insectes ou au vent), les fruits engendrés possèdent un faible pouvoir germinatif, comparé à celui des capsules issues de l'allogamie. Par contre, le polyploïde *L. grandiflora* ne possède qu'une seule population autocompatible (Orb), toutes les autres sont auto-incompatibles ; de ce fait la distance anthères-stigmate, ne jouant aucun rôle dans ce cas, est réduite à 1 mm. Raven (1979) insiste sur cet aspect morpho-fonctionnel des pièces florales dans la reproduction dans cette famille, où les taxons autogames ont des anthères introrses au voisinage du stigmate. En l'absence d'auto-incompatibilité génétique, la tendance vers l'allogamie serait renforcée par certaines caractéristiques : augmentation de la taille des fleurs, plus grande séparation stigmate-anthères, protandrie (ex : *Clarkia*), ou amorce de dioecie (stérilité mâle ou femelle : *Fuschia*).

L'autocompatibilité constitue un atout particulièrement favorable, en terme de reproduction, surtout pour une espèce envahissante ou invasive (Baker, 1955 ; Lloyd, 1980 ; Eckert & Schaefer, 1998). Il s'agit d'un avantage sélectif lorsque les conditions nécessaires à l'allogamie s'avèrent difficilement réalisables : plantes isolées ou en très faibles effectifs, pollinisateurs absents ou rares (Jain, 1976 ; Lloyd, 1980 ; Schemske & Lande, 1985 ; Wyatt, 1988 ; Barrett, 1989 ; Navarro & Guitan, 2002). Pour les 2 espèces de *Ludwigia*, au début de l'introduction dans le Languedoc et à chaque implantation sur un nouveau site, il y a eu des individus isolés et des populations à effectifs réduits. De plus, l'autocompatibilité assure une reproduction sexuée (sans perte inutile de gamètes), et une fructification correcte en toutes circonstances (parfois même en l'absence de pollinisateurs biologiques). Selon Baker (1965, 1967), les taxons autocompatibles possèdent en général une aire de répartition beaucoup plus large que celle des allogames stricts, car ils peuvent subir des dispersions à longues distances, puis coloniser des habitats très variés. C'est d'ailleurs le cas pour la majorité des flores des archipels océaniques (Carr & Powell, 1986), et plus globalement des annuelles et des espèces pionnières (Lloyd, 1980 ; Eckert & Schaefer, 1998).

Cependant, même si les gènes létaux peuvent être supprimés très tôt au cours du développement des plantes autogames strictes (Latta & Ritland, 1994 ; Husband & Schemske, 1996 ; Navarro & Guitan, 2002), leur descendance semble souvent moins abondante que celle des allogames (Darwin, 1876 ; Charlesworth & Charlesworth, 1987 ;

Husband & Schemske, 1996 ; Eckert, 2000), en général vivaces. Ainsi, chez les végétaux, un tiers des taxons autocompatibles se révèlent en réalité auto-allogames facultatifs (Schemske & Lande, 1985 ; Barrett & Eckert, 1990 ; Barret, 1996 ; Eckert, 2000). Cette plasticité leur permet de coloniser des habitats favorables (Navarro & Guitan, 2002) et de s'y reproduire plus facilement, tout en maintenant une diversité génétique certaine. *L. peploides* en constitue un bon exemple.

L'allogamie constitue le seul mode de reproduction garantissant le maintien d'une bonne diversité génétique ; c'est-à-dire, qu'en théorie, elle devrait assurer l'évolution, l'adaptation et l'avenir des espèces. Le degré d'allogécondation dépend de divers facteurs comme l'effectif et la structure de la population, la présence d'un système génétique d'incompatibilité, ou encore des caractéristiques florales (Bidault, 1971). Cependant, l'**allogamie** stricte (barrières mécaniques ou génétiques) peut devenir un handicap, en particulier chez les espèces indigènes rares et menacées (Olivieri & Vitalis, 2001), mais aussi pour les taxons introduits issus d'inoculats très restreints. Dans le cas d'auto-incompatibilité génétique, l'absence de partenaire approprié peut conduire, à terme, à la disparition de certaines populations, voire de l'espèce. A partir d'hypothèses de modélisation (Glemin, 1999), Olivieri & Vitalis (2001) conclurent à ce propos : « les systèmes d'auto-incompatibilité créeraient donc les conditions de leur propre maintien, et ceci particulièrement dans les populations de petites tailles. Dans ce cas précis, la sélection naturelle freine l'évolution vers un système plus avantageux ». L'auto-incompatibilité fait intervenir des mécanismes génétiques et physiologiques souvent complexes, en particulier dans cette famille, de plus la polyploïdie perturbe fortement tous ces systèmes (Richards, 1986).

L. grandiflora subsp. *hexapetala* illustre bien les avantages et surtout les inconvénients de ce mode de reproduction, notamment lorsqu'il est associé à une intense multiplication végétative qui réduit d'autant les zones de contact entre des plantes génétiquement différentes (en lisière des clones). En France, ce taxon présente plusieurs types de populations caractérisées par une auto-incompatibilité et une allogamie stricte dominantes, avec : des peuplements non fructifères, composés de pieds fonctionnellement mâles, des populations hermaphrodites fructifères et prospères, et enfin une seule population autocompatible. Cependant, la répartition géographique de ces peuplements semble pour le moins curieuse : populations hermaphrodites sur la façade atlantique

(Landes, Gironde), dans l'Eure (Martot) et dans l'Hérault (Orb), et populations mâles dans le Sud (Alpes-Maritimes, Var, Bouches-du-Rhône et Gard), le Massif Central et en Loire-Atlantique (Apiny). La seule population autocompatible (Hérault : Orb) possède apparemment cette caractéristique depuis plus d'un siècle et malgré cela, son expansion reste tout à fait limitée ; elle aurait même tendance à régresser.

Il paraît bien difficile de savoir si *L. grandiflora* subsp *hexapetala* possédait, dès l'origine, des modes de reproduction différents et divers types de fleurs. Ce taxon allopolyploïde, qui a pu se former en différents points, s'étend en Amérique sur un très vaste territoire avec, sans doute, de nombreuses races locales. Plusieurs d'entre elles ont dû participer à des introductions successives en France, et en deux siècles d'acclimatation, elles ont probablement subi des phénomènes de dérive ou de dégénérescence. Cependant, Martins (1866) souligne bien que ce taxon « est stérile à Montpellier, tout comme dans son pays natal » : apparemment le Sud des USA (?). Le fait le plus troublant de cette étude reste la présence d'un vaste « clone mâle » dans toute la région méditerranéenne, et ceci depuis le début de l'introduction (2 siècles). Plusieurs hypothèses peuvent être formulées :

- 1/ A Montpellier, une seule population mâle a été introduite et s'est maintenue.
- 2/ Les conditions environnementales liées au climat méditerranéen xérique. Pour leur reproduction sexuée, les *Ludwigia* sont tributaires d'un degré hygrométrique correct, afin de maintenir une bonne hydratation des pollens et surtout de leurs stigmates humides (Richards, 1986). Ceci explique l'épanouissement matinal des fleurs (surtout durant la canicule de 2003) et leur courte durée de vie.
- 3/ Un important effet fondateur et/ou une dégénérescence de ces populations de cultures.
- 4/ Une évolution « normale » avec le temps des populations clonales et/ou très denses. Chez les *Rumex*, Escarré *et al.* (1987, 1991) ont constaté la prédominance des pieds femelles dans des jeunes parcelles recolonisées, alors que les pieds mâles étaient prépondérants dans les sites plus anciens : avec le temps il y a une chute de « l'effort reproductif » des populations. Ils écrivent : « La reproduction sexuée représente un coût énergétique élevé qui tend à diminuer la part d'investissement dans la biomasse ». De même, Imbert (1992) a mis en évidence un phénomène analogue sur des populations polyploïdes de *Brachypodium rupestre* (Host) R. & S. : fleurs hermaphrodites sur les pieds isolés et fleurs mâles dans les peuplements denses. Enfin, le clone de *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh qui a envahi les côtes françaises de Méditerranée est lui aussi

mâle, contrairement aux populations monoïques indigènes des régions tropicales (Goldstein & Morall, 1970 ; Zuljevic & Antolic, 2000).

En conclusion, **l'exemple des *Ludwigia* invasives de France montre bien qu'aucun mode de propagation ne l'emporte sur les autres de façon évidente, chaque taxon utilisant ses capacités au mieux. Le vrai facteur déterminant pour ces deux espèces actuellement réside dans leur plasticité. Cependant, seul le recul et le temps pourront nous indiquer le vainqueur de cette compétition.** Les deux taxons se répandent principalement par multiplication végétative, mais la reproduction sexuée existe aussi. Actuellement, la régénération des populations peut être activement assurée par la dispersion des plantules très viables.

PARTIE 4

**DEVELOPPEMENT DES *LUDWIGIA* DANS
DIFFERENTS ECOSYSTEMES AQUATIQUES
DU SUD-EST DE LA FRANCE**

1. DEVELOPPEMENT DE *LUDWIGIA PEPLOIDES*

1. 1. DEVELOPPEMENT DANS LA RIVIERE : LA DURANCE

En dépit d'une pression anthropique intense et la présence notamment de nombreux barrages hydro-électriques (17 ouvrages) au fil de l'eau, **la Durance** demeure un cours d'eau instable, marqué par de fortes fluctuations hydrologiques. Le secteur choisi reflète parfaitement ce phénomène, passant de faciès lotiques, au cours des crues hivernales ou des lâchures de barrage (Cadarache notamment), à des faciès stagnants au niveau de certains bras morts, lors des périodes d'assec (Fig. 4. 1). Un herbier de *Ludwigia peploides*, installé le long de la rive gauche de la Durance (5 m de long sur 1 m de large), a été suivi pendant près de 2 ans, de février 2001 à octobre 2002. Dans ce secteur, le substrat se compose de galets et de cailloux dont la composition peut varier, en fonction des saisons et des fortes fluctuations du débit. La profondeur de la rivière oscille, selon la saison et les modalités de la régulation, de 1 m de profondeur maximum, en période de crue (février 2001), à 30 cm en période d'étiage. Cependant la majeure partie de l'herbier est complètement exondée au cours de l'été. L'ensoleillement des eaux est total dans le secteur étudié.



Figure 4. 1 : Station de Durance (juillet 2001)

1. 1. 1. PHYSICO-CHIMIE DE L'EAU

Les valeurs des paramètres physico-chimiques analysés au cours des 7 campagnes, réalisées de février 2001 à octobre 2002 (Tab. 4. 1), montrent que :

- la température de l'eau varie de 9°C, en février 2001, à 23°C, en juillet 2002 ;
- le pH reste proche de la neutralité (environ 7) tout au long de notre prospection ;
- la conductivité oscille entre 400 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (février 2001) et 1200 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (février 2002) ;
- les eaux sont généralement bien oxygénées au printemps, automne et hiver (8 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en février 2001 à 12,2 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en février 2002). Par contre, au cours de l'été ces valeurs chutent et atteignent en juillet 2002 une valeur très basse de 1,5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$;
- les teneurs en matières en suspension minérales restent, en général, faibles (< à 8 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) durant le cycle d'étude, sauf en février 2001. La concentration plus importante (21,6 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) notée à cette période est liée aux effets de la crue hivernale : la masse d'eau charrie alors toutes les particules (substrat et sédiment) auparavant accumulées au fond du lit ;
- les sulfates présentent toujours de fortes concentrations avec des valeurs comprises entre 75 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en juillet 2001 à 368 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en février 2002 ;
- les concentrations en nitrates sont élevées au printemps (1,8 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en mai 2001 et 7,3 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en mai 2002) et chutent en été (0,3 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en juillet 2001 et 1,1 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en juillet 2002) ;
- les premières traces d'orthophosphates sont détectées en juillet 2001 au cours de la période d'étiage. En 2002, on observe une nette augmentation de ces teneurs dans le secteur étudié (jusqu'à 0,4 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en juillet).

La diminution de la couche d'eau à partir d'avril 2001 et l'émergence totale des axes feuillés en juillet de la même année tendent à réduire la production photosynthétique dans l'eau. De plus, l'augmentation de la température (23°C en juillet 2002) et de la quantité de matière organique accumulée sur le sédiment engendre une prolifération des décomposeurs qui consomment le peu d'oxygène restant, ce qui augmente le déficit. Le milieu passe ainsi, selon les normes de l'Agence de l'Eau, d'une qualité excellente de février 2001 à mai 2002, à une qualité médiocre en juillet 2002.

PARAMETRES/ DATES	Temp	Prof	pH	Cond	Cl ⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	SO ₄ ²⁻	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻	HCO ₃ ⁻	O ₂	DBO5	MOD	MES min	MES org
	°C	m	Unités	µS.cm ⁻¹	mg.L ⁻¹													
Février 2001	9	1	7,1	400	60	160	68	192	0,015	0,1	0,2	0	291	8	1,5	2,8	21,6	0,5
Mai 2001	13	0,5	7,85	498	25	172	78	317	0,01	1,8	0	0	99	8,4	1,3	0,5	8	1,3
Juillet 2001	20,6	0,3	7,3	1105	39	44	39	75	0,02	0,3	0	0,04	63	5,2	2,4	2,1	0,4	4,5
Février 2002	12,6	0,3	7,7	1201	46	198	44	368	0,1	0,1	0	0,014	148	12,2	2,1	1,1	1,5	1,5
Mai 2002	18,6	0,5	7,8	961	50	116	68	102	0,013	7,3	0	0,012	133	12,4	3,3	0,8	1,1	0,7
Juillet 2002	23	0,3	7,5	1010	99	96	83	115	0,013	1,1	0	0,4	146	1,5	1,5	1,1	1,5	1
Octobre 2002	18	0,4	7,1	930	43	130	62	88	0,01	0,3	0,1	0,01	182	5,9	1,1	1,4	3,5	1,4

Tableau 4. 1 : Valeurs des paramètres physico-chimiques du site prospecté de Durance de février 2001 à octobre 2002

Temp. : Température ; Prof : Profondeur ; Cond. : Conductivité ; Cl⁻ : Chlorures ; Ca²⁺ : Calcium ; Mg²⁺ : Magnésium ; SO₄²⁻ : Sulfates ; NO₂⁻ : Nitrites ; NO₃⁻ : Nitrates ; NH₄⁺ : Ammoniaque ; PO₄³⁻ : Orthophosphates ; HCO₃⁻ : Bicarbonates ; O₂ : Oxygène ; DBO5 : Demande biologique en oxygène ; MOD : Matières organiques dissoutes ; MES : Matières en suspension (min : minérales ; org : organiques)

Les descripteurs physico-chimiques de l'eau révèlent une eutrophie du milieu avec notamment de fortes teneurs en sulfates tout au long des deux années de prospection. D'après les normes de l'Agence de l'eau, ces concentrations indiquent une pollution insidieuse provenant, sans doute, des effluents de la station d'épuration qui sont rejetés à proximité du secteur étudié. La chute de ces valeurs, au printemps et en été, pourrait traduire le rôle épurateur des plantes de l'herbier qui puisent ces nutriments dans l'eau afin de développer leur appareil végétatif. Les teneurs en phosphates et en nitrates restent relativement faibles dans la zone prospectée, cependant les pics observés en 2002 (0,4 mg.L⁻¹ de PO₄³⁻ en juillet et 7,3 mg.L⁻¹ de NO₃⁻ en mai) traduisent le caractère ponctuel des pollutions liées aux rejets des effluents urbains et agricoles à proximité du secteur étudié.

1.1.2. DEVELOPPEMENT DE L'HERBIER

En février 2001, l'herbier paraît réduit et peu dense (quelques tiges éparses au fond de l'eau), du fait des conditions hydrodynamiques défavorables (vitesse du courant supérieure à 0,25 m.s⁻¹). En avril 2001, l'herbier est exondé et une nouvelle rive du bras mort se matérialise. Très rapidement, l'herbier prend de l'ampleur, colonisant ces berges sur environ 5 m de long et 1 m de large. Dès le mois de mai, le milieu prospecté se trouve superficiellement isolé des eaux courantes, le lit de la Durance se situant à environ 30 m de notre site. Les conditions devenant favorables, la biomasse augmente et les tiges atteignent la surface de l'eau pour former des rosettes de feuilles. A partir du mois de juillet, un grand nombre de tiges émergent au-dessus de la surface de l'eau, et développent leur appareil foliaire. Lorsque la densité de l'herbier devient importante, ces plantes entrent alors en compétition vis-à-vis de la lumière. La faible biomasse (Fig. 4. 2), en juillet 2001 (960 g.m⁻²), correspond aux premières repousses du nouvel herbier en milieu lénitique. De novembre 2001 à mai 2002, les parties aériennes de l'appareil végétatif se dessèchent, les plantes ne subsistant que sous la forme de petites pousses au fond de l'eau. En juillet 2002, cette biomasse atteint 1660 g.m⁻² ce qui représente une augmentation de près de 700 g.m⁻² par rapport à l'année précédente. L'hiver 2002 a été marqué par de violentes crues qui ont tout à fait éradiqué l'herbier et raclé le sédiment en profondeur. En janvier 2003, l'herbier avait complètement disparu ; il n'est réapparu qu'en juin de la même année, à une cinquantaine de mètres en aval du site initial.

L'allocation racinaire de l'herbier est toujours élevée dans le secteur étudié, variant de 59% en juillet 2001 à 95 % en mai 2002. **Les tiges ne constituent, au maximum, que 19% de la biomasse totale en juillet 2001.** La biomasse des fruits s'avère assez conséquente en été : 13 % en 2001 et 6,4 % en 2002. Les autres macrophytes indigènes représentent une allocation significative au sein de l'herbier prospecté en 2002 : 28 % en juillet et 15 % en octobre ; ce cortège est essentiellement constitué de macro-algues appartenant aux genres : *Spirogyra* Link, *Mougeotia* Agardh, *Zygnema* Agardh, *Diatoma* Bory et *Melosira* Agardh.

Les variations annuelles moyennes de la longueur des tiges montrent la même tendance évolutive que celles des biomasses (Fig. 4. 2 et 3). Leur taille moyenne passe de 18 cm en juillet 2001 à 27 cm en juillet 2002. En revanche, la dimension des feuilles diminue d'une année à l'autre (Fig. 4. 4) : limbe de 3 cm x 0,9 cm en juillet 2001, à 2 cm x 0,9 cm en juillet 2002.

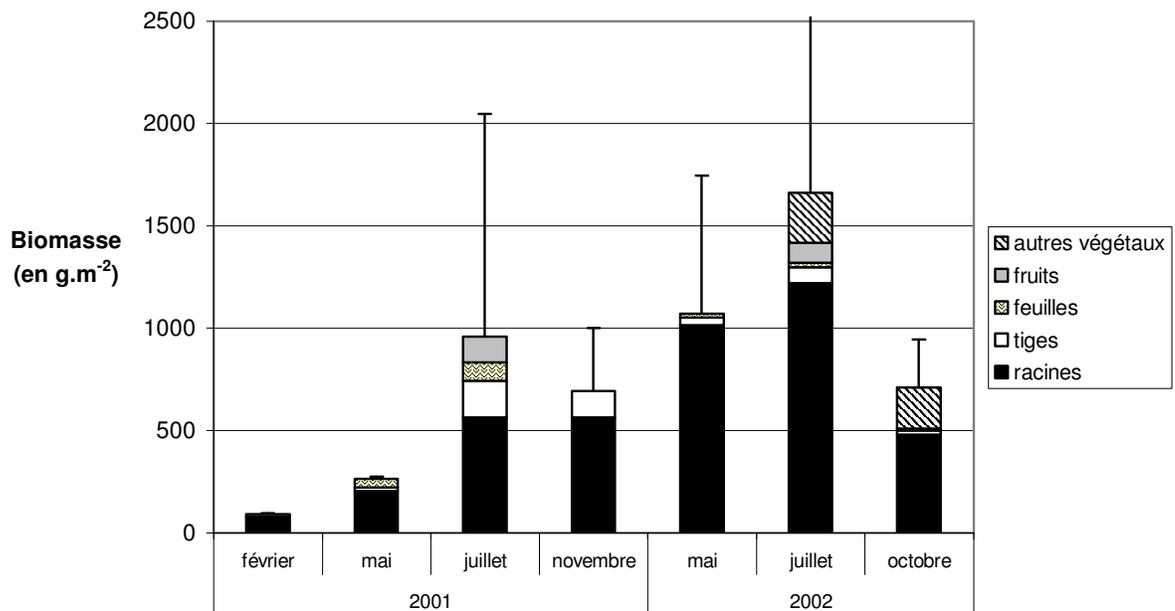


Figure 4. 2 : Variation annuelle de la biomasse moyenne (et écart-types) des racines, tiges, feuilles, fruits et autres végétaux de l'herbier de *L. peplodes* de Durance.

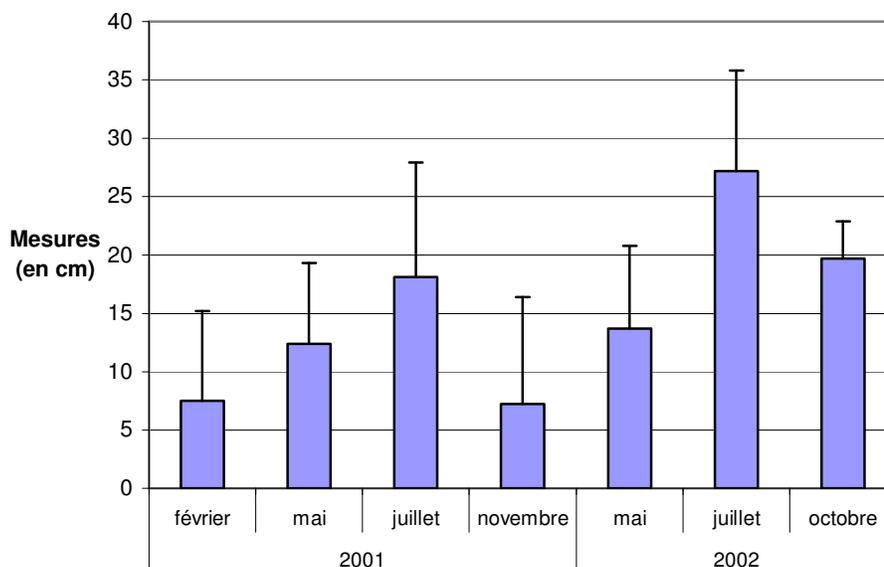


Figure 4. 3 : Variation annuelle moyenne (et écart-type) de la longueur des tiges des individus de *L. peplodes* en Durance.

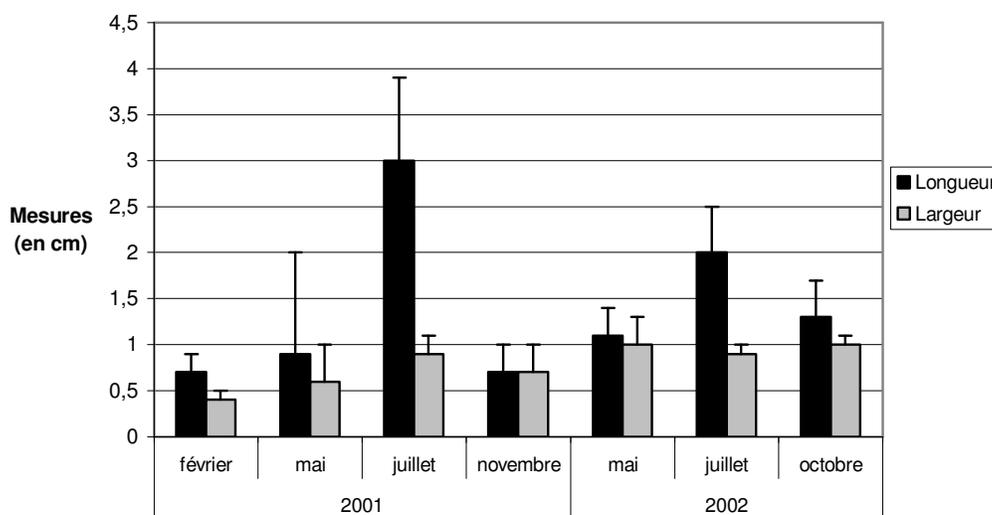


Figure 4. 4 : Variation annuelle moyenne (et écart-type) de la longueur et de la largeur des feuilles de *L. peplodes* en Durance.

Une ACP a été appliquée sur les valeurs des 18 paramètres physico-chimiques en relation avec la biomasse et la croissance de l'herbier de *L. peplodes* (Fig. 4. 5). La projection des points sur l'axe 1 (40,1% d'inertie) montre clairement une corrélation positive entre les paramètres de croissance de l'herbier (biomasse, longueur des tiges, longueur et largeur des feuilles) et la température, les concentrations en orthophosphates et la charge en matières en suspension organiques.

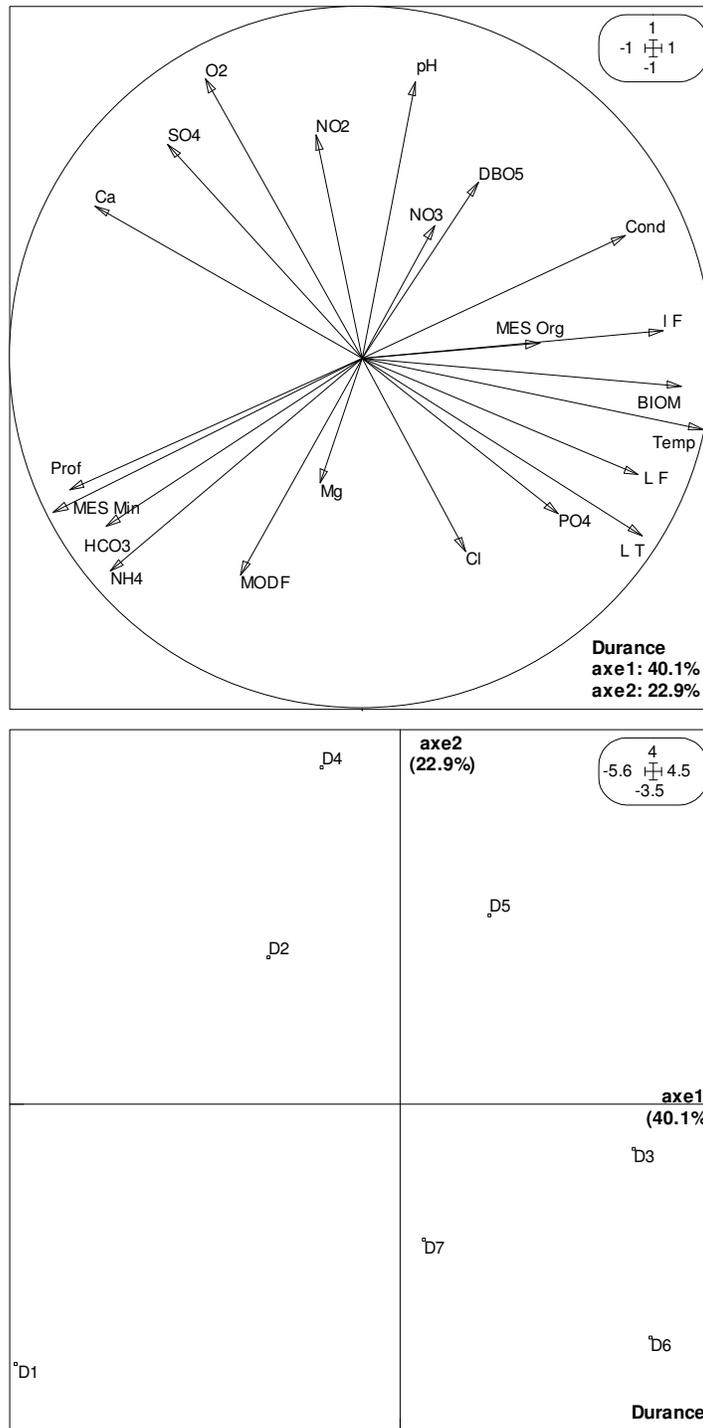


Figure 4. 5 : Cartes factorielles de l'analyse en composantes principales (ACP) des paramètres physico-chimiques (Cf. Tab 4. 1), de la biomasse (BIOM), de la longueur des tiges (LT), de la longueur (LF) et largeur des feuilles (IF) sur le **site de Durance** au cours de la période 2001-2002 (D1 : février 2001 ; D2 : mai 2001 ; D3 : juillet 2001 ; D4 : février 2002 ; D5 : mai 2002 ; D6 : juillet 2002 ; D7 : octobre 2002).

La biométrie de l'herbier a été prise en compte à partir de la biomasse et de la croissance de 2001 à 2002. Le type de faciès hydrologique joue un rôle important sur la croissance et la biomasse de *L. peploides*. Le passage d'un système lotique à lénitique a pour conséquence l'augmentation progressive de la biomasse et de la longueur des tiges, de 2001 à 2002. Les conditions hydrologiques devenant plus favorables au développement de la population, l'allocation racinaire tend aussi à augmenter. Ainsi, la biomasse de l'herbier à *L. peploides* dans cette station a plus que doublé, de mai 2001 à mai 2002. L'augmentation importante de cette biomasse, de juillet 2001 à juillet 2002, provient certainement de l'absence exceptionnelle de crue au cours de l'hiver 2001 en Durance. Cet herbier ainsi maintenu a pu fortement accroître sa biomasse et la longueur de ses tiges l'année suivante. Cependant, la biomasse maximale obtenue en Durance reste inférieure à celle indiquée par le GIS Macrophytes (1997) concernant *Ludwigia spp.* en France (2000 g.m⁻²).

1. 2. DEVELOPPEMENT EN PLAN D'EAU : LA SOUILLE

L'herbier à *L. peploides* forme une ceinture de végétation continue sur environ 3 m de large tout autour du plan d'eau (Fig. 4. 6). La profondeur de l'eau, au niveau de l'herbier, varie de 0,3 m à 1,2 m. Le substrat se compose d'une épaisse couche de limon d'environ à 0,5 m.



Figure 4. 6 : Station de la Souille (août 2003)

Cet herbier a été suivi de février 2002 à octobre 2003 ; au début de nos investigations il ne colonisait qu'un quart des rives du plan d'eau puis rapidement, il a envahi, de proche en proche, la totalité de ses berges. En juillet 2004, il s'étendait sur une largeur moyenne de 1,5 m. Cependant, son avancée vers le centre de la Souille ne s'effectue que dans le secteur où la pente est la moins abrupte ; il s'agit d'ailleurs de la première zone d'apparition de ces plantes dans la Souille, en 1986.

1. 2. 1. VARIATIONS DES PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES

Le Tableau 4. 2 indique les valeurs des paramètres physico-chimiques de l'eau dans le site de la Souille. En résumé, il ressort de ces mesures les faits suivants :

- La conductivité des eaux présente des valeurs moyennes (d'après les normes de l'Agence de l'eau) : de $630 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (juillet 2002) à $876 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (février 2003).
- Le pH varie peu : 6,9 (février 2002) à 8 (mai 2002).
- Les teneurs en oxygène dissous restent assez élevées, comprises entre $4,6 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en juillet 2002 à $16,4 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en février 2003.
- Les concentrations en nitrates varient fortement d'une saison à l'autre. Globalement, elles sont plus faibles en 2002 qu'en 2003. De février à juillet 2002, elles passent respectivement de $1,2 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ à $10,4 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$. En octobre de la même année, leurs teneurs diminuent puis, en février et avril 2003, elles augmentent à nouveau (environ $8 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$), pour finalement diminuer et atteindre $4,6 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en août 2003.
- Les teneurs en sulfates restent élevées, au cours des deux années étudiées, ce qui confirme la présence d'une pollution insidieuse (selon les normes de l'Agence de l'eau) affectant la qualité des eaux. Cependant, la variation de ces valeurs suit une tendance différente : en 2002, leurs concentrations augmentent progressivement de février ($78 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) à juillet ($128 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$), pour ensuite diminuer en octobre ($100 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$). En revanche, en 2003, ces valeurs croissent de février à mai, puis chutent en août ($57 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$).
- Les orthophosphates sont peu présents dans le milieu étudié, sauf en juillet 2002 et octobre 2003 où leurs concentrations témoignent d'une qualité d'eau eutrophe avec des valeurs respectives de $0,262 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ et $0,033 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$.

PARAMETRES/ PERIODES	Temp	Prof	pH	Cond.	Cl ⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	SO ₄ ²⁻	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻	HCO ₃ ⁻	O ₂	DBO5	MOD	MES min	MES org
	°C	m	Unités	µS. cm ⁻¹	mg.L ⁻¹													
Février 2002	12 °C	1,2	6,9	726	67	80	36	78	0,133	1,2	0	0,01	4,2	12,4	2,9	2,6	10,9	116
Mai 2002	20 °C	0,7	8	650	43	136	53	80	0,026	1,8	0	0,01	2,5	12,3	5,5	1,4	10,2	128
Juillet 2002	23 °C	0,6	7,65	625	53	142	50	128	0,017	10,4	0	0,262	129	4,6	0,4	0,9	6,3	2,9
Octobre 2002	21 °C	0,6	7,5	702	110	142	60	100	0,02	4,2	0,1	0,01	167	11,6	11,2	1,3	4,5	1,4
Février 2003	8 °C	0,8	7,8	876	60	134	49	62	0,015	8,4	0	0	127	16,4	5,5	3	2,7	1,1
Mai 2003	21 °C	0,7	7,4	655	50	178	51	128	0,01	8,3	0,1	0,01	138	12,4	6,9	0,6	15,9	4,5
Août 2003	24 °C	0,3	7,45	611	36	268	70	57	0,05	4,6	0	0,01	140	12,9	4,3	0,4	1,7	0
Octobre 2003	22 °C	0,5	7,4	597	113	280	12	102	0,026	7,7	0	0,033	110	10,4	4,5	0,2	1,4	2,1

Tableau 4. 2 : Variations des paramètres physico-chimiques dans la station de la Souille : de Février 2002 à octobre 2003

Temp. : Température ; Prof : Profondeur ; Cond. : Conductivité ; Cl⁻ : Chlorures ; Ca²⁺ : Calcium ; Mg²⁺ : Magnésium ; SO₄²⁻ : Sulfates ; NO₂⁻ : Nitrites ; NO₃⁻ : Nitrates ; NH₄⁺ : Ammoniaque ; PO₄³⁻ : Orthophosphates ; HCO₃⁻ : Bicarbonates ; O₂ : Oxygène ; DBO5 : Demande biologique en oxygène ; MOD : Matières organiques dissoutes ; MES : Matières en suspension (min : minérales ; org : organiques)

Au cours des deux années de prospection, la qualité des eaux de la Souille correspond à des eaux neutres à alcalines. La diminution des teneurs en oxygène, en période estivale, provient certainement de l'émergence des axes feuillés de *L. peploides* qui tend à réduire l'apport d'oxygène photosynthétique, mais elle n'engendre pas de véritable anoxie du milieu. La présence sur le site d'autres hydrophytes tels que *Ceratophyllum demersum* L. et le *Myriophyllum spicatum* L., et surtout d'algues phytoplanctoniques peut expliquer la conservation d'une bonne oxygénation de l'eau, même en été.

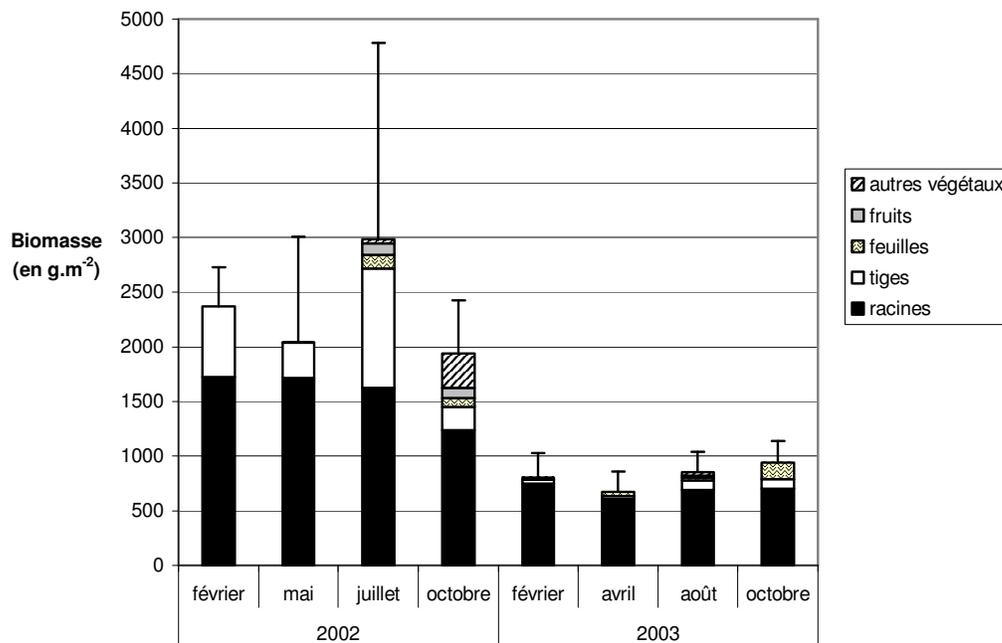
La qualité de l'eau, au cours des deux années de prospection, présente un caractère mésotrophe à eutrophe (normes de l'Agence de l'eau). En effet, les teneurs importantes en nitrates et en sulfates peuvent résulter, en partie, de l'impact anthropique qui s'exerce irrégulièrement sur la Souille (rejets de la station d'épuration et lessivage des nombreuses terres agricoles bordant le plan d'eau). Les pics de pollution aux orthophosphates observés, en mai 2002 et octobre 2003, témoignent de perturbations ponctuelles fortes au sein de l'écosystème étudié.

1. 2. 2. DEVELOPPEMENT DE L'HERBIER

La biomasse moyenne de l'herbier de la Souille suit des tendances très différentes entre les deux années (Fig. 4. 7). En février 2002, elle s'élève à 2370 g.m⁻², puis croît régulièrement pour atteindre sa valeur maximale en juillet (2980 g.m⁻²). Par contre en 2003, la biomasse reste très faible : de 661 g.m⁻² en mai (c'est-à-dire 3 fois moins importante qu'en mai 2002), à 766 g.m⁻² en été 2003.

L'allocation racinaire de l'herbier étudié constitue jusqu'à 93% de la biomasse totale (février 2002). Cependant, en juillet 2002, celle-ci ne représente plus que 54%, alors que les tiges correspondent à 37% de la biomasse totale, en raison du développement maximal des parties émergées durant cette période ; enfin, les feuilles représentent 4 % de la biomasse de l'herbier. En revanche, en août 2003, l'allocation racinaire atteint 81% de la biomasse totale alors que celle des tiges ne représente que 10%, et celle des feuilles 3%. Les autres macrophytes indigènes (*Cladophora* Kützing et *Myriophyllum spicatum* L.) récoltés dans l'herbier correspondent à 16% de la biomasse totale en octobre 2002.

Sur ces deux années, la croissance des plantes suit un schéma inverse à celle des biomasses. En été, la longueur moyenne des tiges (43 cm contre 163 cm) et les dimensions des feuilles (2,3 x 1 cm contre 5,9 x 2,2 cm) ont été plus importantes en 2003 qu'en 2002 (Fig. 4. 8 et 9).



Fig

ure 4. 7 : Variation annuelle de la biomasse moyenne (et écart-type) de l'herbier à *L. peplodes* dans la Souille.

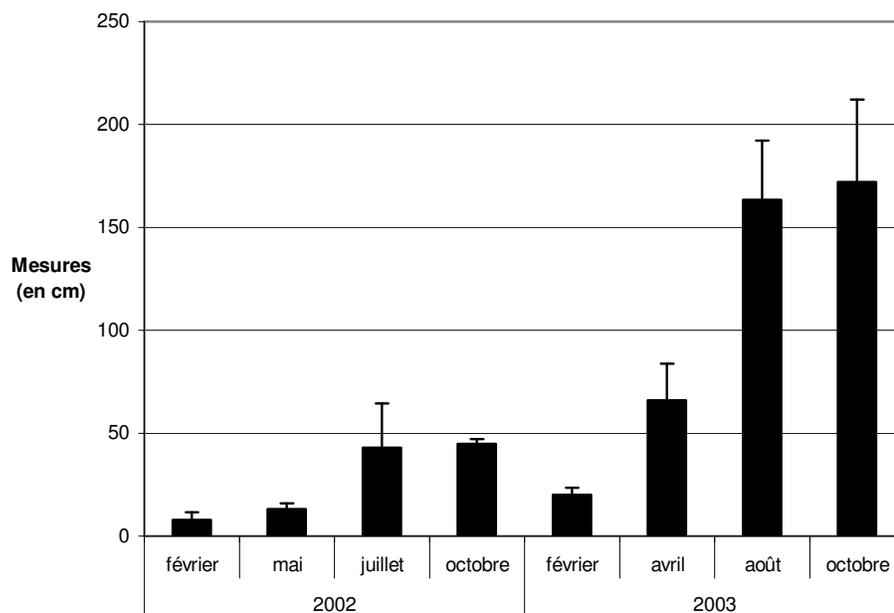


Figure 4. 8 : Variation annuelle de la longueur moyenne (et écart-type) des tiges de *L. peplodes* dans la Souille.

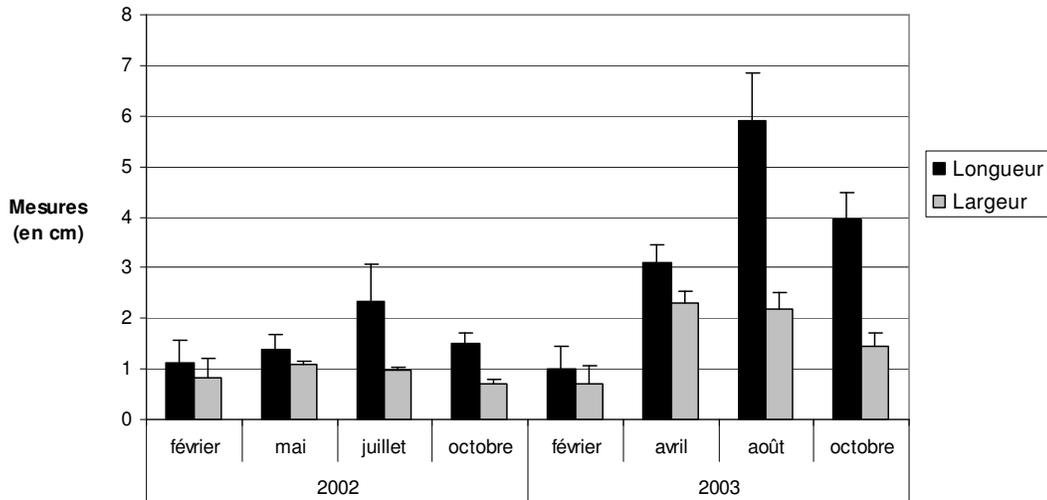


Figure 4. 9 : Variation annuelle des dimensions moyennes (et écart-types) des feuilles de *L. peploides* dans la Souille.

Tout près de la Durance, la Souille subit directement les fluctuations hydrologiques de ce cours d'eau. L'hiver 2001 n'ayant pas été marqué par des crues, le matériel végétal mort s'est accumulé en formant une épaisse litière sur le sédiment, d'où un accroissement important de la biomasse au cours de l'année 2002. L'estimation de la biomasse réelle de l'herbier a donc pu être biaisée par cette accumulation. Cependant, cette litière pourrait aussi représenter un support physique et nutritif favorisant le développement du nouvel herbier grâce notamment au bouturage. Par contre, la forte crue de l'hiver 2002 a sans doute évacué une grande partie des sédiments accumulés dans la Souille, ce qui expliquerait la valeur très inférieure de la biomasse obtenue dès le début de l'année 2003. Un autre facteur peut justifier cette perturbation du cycle de développement : la très forte et longue canicule de l'été 2003 qui a certainement été très préjudiciable au développement de l'herbier, en raison de la baisse notable du niveau de l'eau. Néanmoins, ce marnage important semble avoir favorisé la croissance des tiges et des feuilles.

Une ACP a été appliquée sur les paramètres physico-chimiques, la biomasse moyenne, la longueur des tiges et les dimensions des feuilles (Fig. 4. 10). Celle-ci montre des tendances différentes entre les deux années. De février à juillet 2002, on observe une évolution progressive d'un milieu à fortes teneurs en matières en suspension et en nitrites, vers un milieu plus chaud, riche en calcium, sulfates et orthophosphates. Ainsi la biomasse importante de juillet 2002 est significativement corrélée aux teneurs en sulfates et

phosphates. Par contre, les mesures des tiges et des feuilles, plus grandes en été 2003, sont corrélées positivement aux teneurs en calcium et bicarbonates.

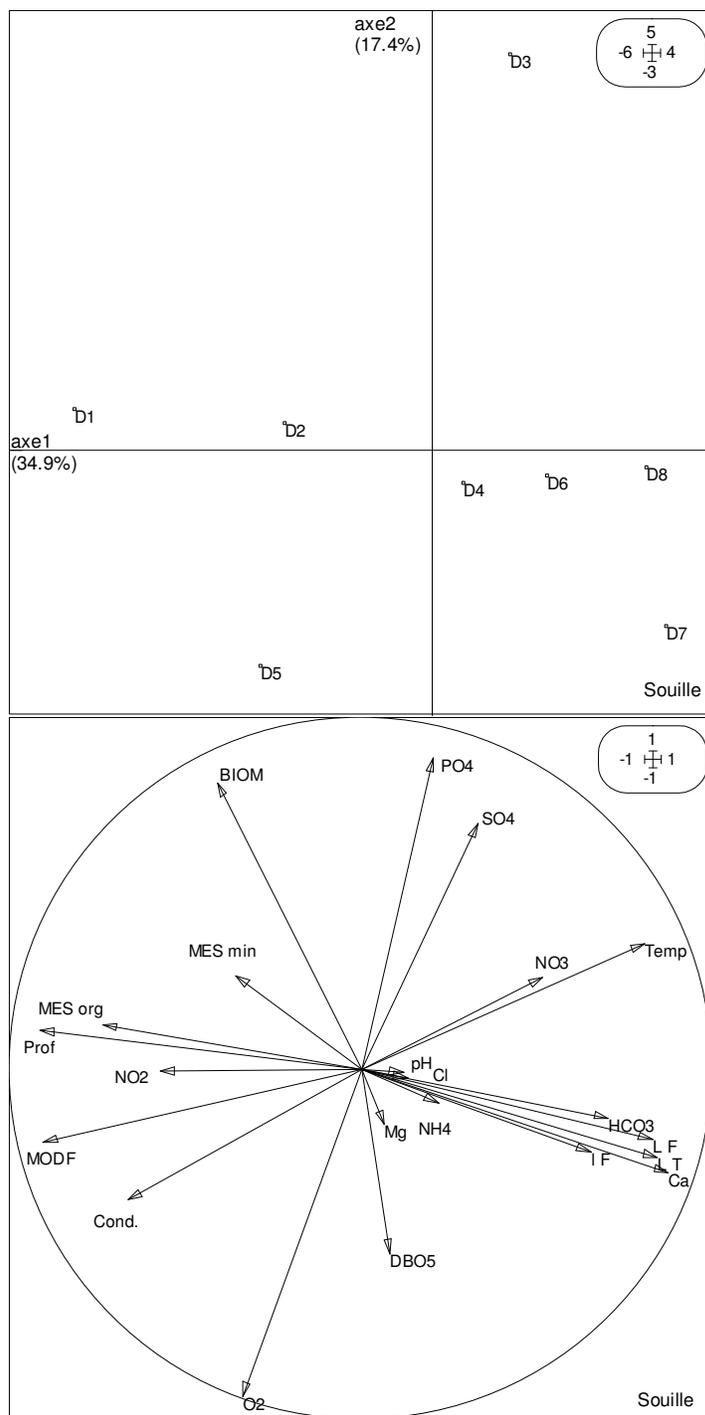


Figure 4. 10 : Cartes factorielles de l'analyse en composantes principales (ACP) des paramètres physico-chimiques (Cf. Tab 4. 2), de la biomasse (BIOM), de la longueur des tiges (LT), de la longueur (LF) et largeur des feuilles (IF) sur la **Souille** en 2002-2003 (D1 : février 2002 ; D2 : mai 2002 ; D3 : juillet 2002 ; D4 : octobre 2002 ; D5 : février 2003 ; D6 : avril 2003 ; D7 : août 2003 ; D8 = octobre 2003).

2. DEVELOPPEMENT DE *LUDWIGIA GRANDIFLORA*

2. 1. DEVELOPPEMENT SUR LA FRAYERE

Apparue dans la Frayère à la fin des années 1980, *Ludwigia grandiflora* s'y est rapidement répandue pour finalement coloniser toute la Basse-Siagne, depuis la confluence jusqu'à son embouchure à Mandelieu-la-Napoule (Alpes-Maritimes). L'herbier du secteur étudié envahit le chenal sur une distance d'environ 50 mètres. Il prend racine entre les galets le plus souvent exondés, laissant l'eau circuler juste au centre du lit. Du fait de la temporarité de la Frayère, le milieu est complètement exondé de juin à octobre. *L. grandiflora* occupe alors toute la largeur du canal, en formant un tapis continu en été. Au printemps, d'autres végétaux se développent en mélange avec les *Ludwigia*, mais ils sont très vite étouffés par le développement intense de cet herbier (Fig. 4. 11).



Figure 4. 11 : Station de la Frayère (juillet 2003)

2. 1. 1. VARIATIONS DES PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES

Le tableau 4. 3 récapitule les variations des paramètres physico-chimiques de l'eau de la Frayère au cours de la période prospectée d'août 2002 à juillet 2003.

- La conductivité peu importante des eaux varie entre $540 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (octobre 2002) et $740 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (mai 2003).
- Le pH reste élevé : de 7,9 (mai 2003) à 9,1 (juillet 2003).
- Les eaux possèdent de fortes teneurs en oxygène, toujours supérieures à $8 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (concentrations maximales en février 2003 : $18,3 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$).
- Les teneurs en matières en suspension minérales et organiques restent en général faibles ($< 5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$), sauf en août 2002 où elles atteignent $349,6 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ pour les matières organiques et $67,8 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ pour les minérales.
- Les concentrations en sulfates varient de $44 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (octobre 2002) à $84 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (juillet 2003), ce qui correspond à une qualité de l'eau moyenne.
- Les teneurs en nitrates, oscillant entre $5,6 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (février 2003) et $10,7 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (août 2002), traduisent une pollution insidieuse du milieu.
- Les concentrations en orthophosphates montrent des valeurs élevées, reflétant une pollution moyenne des eaux, de $0,5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (août 2002) à $1,06 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (juillet 2003).

Selon les normes de l'Agence de l'Eau, la Frayère correspond à un cours d'eau eutrophe. Les teneurs en oxygène restent néanmoins élevées durant les deux années de prospection. Cette tendance est certainement liée à la présence permanente de nombreuses algues filamenteuses dans le cours d'eau qui permettent de conserver une bonne oxygénation du milieu. Les fortes concentrations en matières en suspension minérales et organiques en août 2002, accidentelles, font suite à l'épisode de raclage du lit effectué par des engins mécaniques en amont de la zone de prélèvements. Les concentrations importantes en sulfates, nitrates et orthophosphates observées au cours des deux années de l'étude témoignent d'une eau de qualité médiocre. Cet état de fait peut s'expliquer par la présence d'une station d'épuration rejetant ses effluents à l'amont de notre secteur d'étude.

2. 1. 2. DEVELOPPEMENT DE L'HERBIER

La biomasse de l'herbier de la Frayère montre des valeurs trois fois plus élevées en juillet 2003 qu'en août 2002, respectivement de 1180 à $380 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (Fig. 4. 12). L'allocation racinaire reste élevée et atteint son maximum en février 2003 (96% de la biomasse totale). En août 2003, la biomasse allouée aux tiges devient supérieure à celle des racines ; les tiges représentent alors 44% de la biomasse totale, contre 33% pour les racines. Les feuilles constituent aussi des biomasses importantes (jusqu'à 30 % en octobre 2002).

PARAMETRES/ DATES	Temp.	Prof	Cond.	pH	Cl ⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	SO ₄ ²⁻	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻	HCO ₃ ⁻	O ₂	DBO5	MOD	MES min	MES org
	°C	m	µS.cm ⁻¹	Unités	mg.L ⁻¹													
août 2002	22	0,2	630	8,2	131	162	50	61	0,012	10,7	0,1	0,473	126	8	2	0,6	349,6	67,8
Octobre 2002	20	0,3	540	8,4	131	156	51	44	0,012	9,8	0,1	0,325	126	12	1	0,6	3,5	2,8
Février 2003	9	0,3	623	8	28	204	51	55	0,015	5,6	0,1	0,943	142	18,3	1,8	2,2	0,4	0,6
Mai 2003	12,8	0,2	740	7,9	71	268	40	77	0,018	6,9	0,1	1,065	157	8,7	2	2	0,5	1,2
Juillet 2003	23	0,1	680	9,1	49,7	200	25	84	0,015	4,9	0,1	0,972	143	15,6	1	2,4	1,4	1,3

Tableau 4.3 : Variations des paramètres physico-chimiques dans le site de la Frayère, d'août 2002 à juillet 2003

Temp. : Température ; Prof : Profondeur ; Cond. : Conductivité ; Cl⁻ : Chlorures ; Ca²⁺ : Calcium ; Mg²⁺ : Magnésium ; SO₄²⁻ : Sulfates ; NO₂⁻ : Nitrites ; NO₃⁻ : Nitrates ; NH₄⁺ : Ammoniaque ; PO₄³⁻ : Orthophosphates ; HCO₃⁻ : Bicarbonates ; O₂ : Oxygène ; DBO5 : Demande biologique en oxygène ; MOD : Matières organiques dissoutes ; MES : Matières en suspension (min : minérales ; org : organiques).

La croissance de cet herbier montre les mêmes tendances évolutives (Fig. 4. 13 et 4. 14). La longueur moyenne des tiges passe de 40 à 100 cm, d'août 2002 à juillet 2003. Les dimensions des feuilles augmentent d'un été à l'autre : longueur de 6,3 cm en 2002 à 8,6 cm en 2003, et largeur de 1 à 2,3 cm (respectivement).

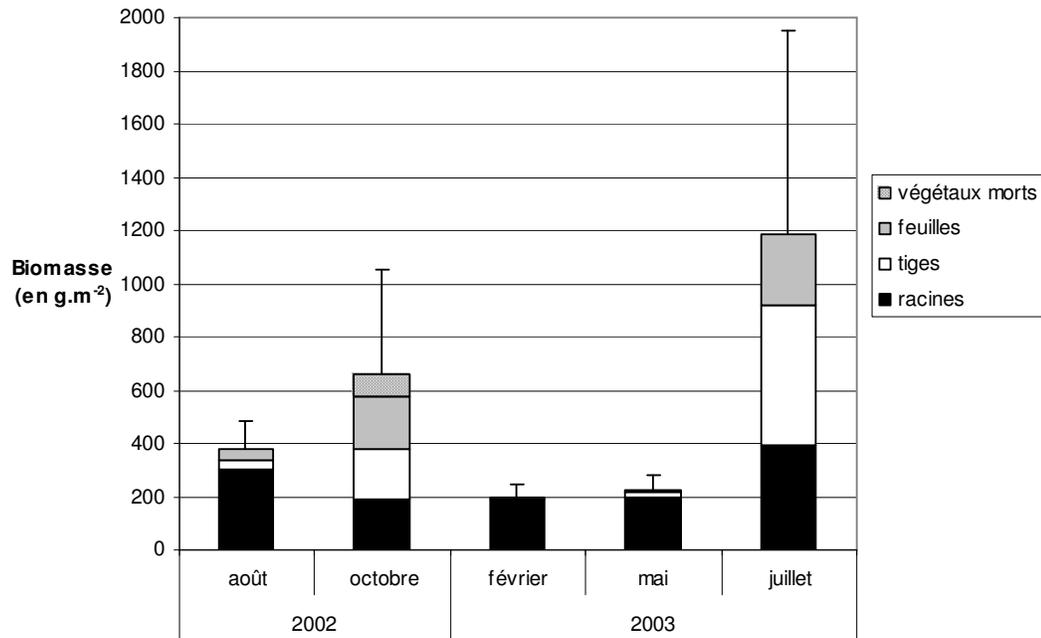


Figure 4. 12 : Variations de la biomasse moyenne (et écart-type) de l'herbier à *L. grandiflora* sur la Frayère.

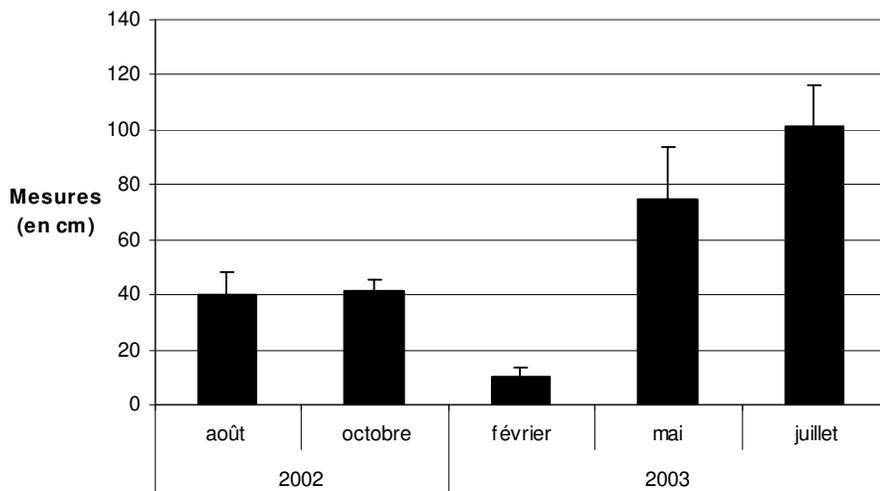


Figure 4. 13 : Variation annuelle de la longueur moyenne des tiges (et écart-type) de *L. grandiflora* sur la Frayère.

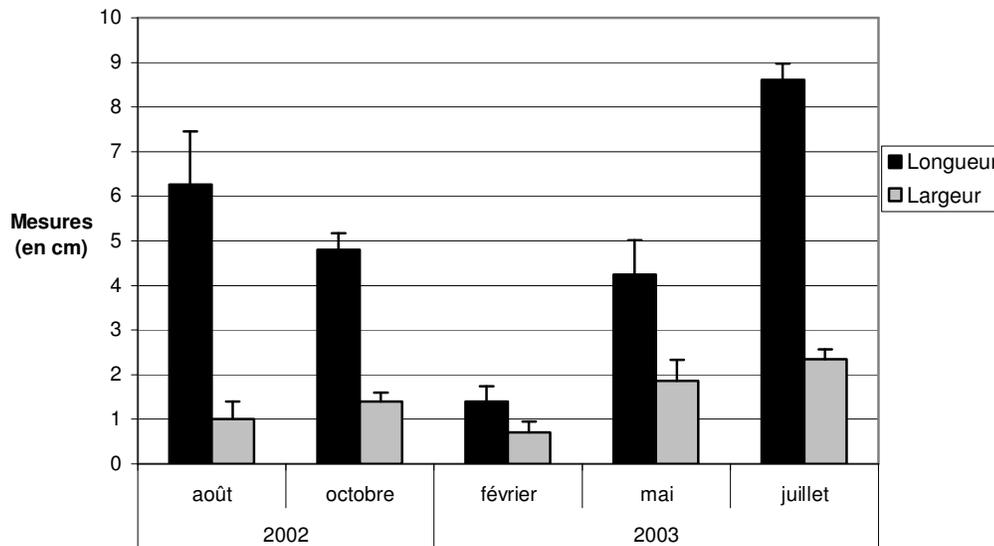


Figure 4. 14 : Variations des dimensions moyennes (et écart-types) des feuilles de *L. grandiflora* sur la Frayère (prospections d’août 2002 à juillet 2003)

L’épisode de racleur survenu en août 2002 a engendré un développement intense de l’herbier de la Frayère. La biomasse moyenne a ainsi triplé entre les mois d’août 2002 et de juillet 2003. L’allocation racinaire est majoritaire au cours des deux années de prospection, mais elle tend à diminuer par rapport à la biomasse allouée aux tiges et aux feuilles. En juillet 2003 la biomasse allouée aux tiges devient supérieure à celle des racines. Les dimensions moyennes des tiges et des feuilles augmentent de 2002 à 2003. La canicule de l’année 2003 a donc, apparemment, favorisé la croissance de cette population de *L. grandiflora* (parties aériennes notamment).

2. 2. DEVELOPPEMENT SUR LA SIAGNE

L’herbier à *L. grandiflora* de la Siagne se situe en rive droite du cours d’eau dans une zone très encaissée. Ce vaste herbier s’étend sur environ 700 m² et la profondeur d’eau atteint en moyenne 60 cm (Fig. 4. 15). Ce peuplement est bordé par une roselière à *Typha latifolia* L. qui forme une anse côté rive. Le substrat se compose de sédiments fins accumulés sur une hauteur de plus de 2m.



Figure 4. 15 : Station de la Siagne (juillet 2003)

2. 2. 1 VARIATIONS DES PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES

Le tableau 4. 4 récapitule les variations des valeurs des paramètres physico-chimiques de juillet 2002 à octobre 2003 :

- La température reste assez élevée et varie de 12°C (hiver 2002) à 23°C (été 2003).
- Le pH varie peu : de 6,25 en été 2002 à 7,65 en été 2003.
- La minéralisation des eaux est moyenne avec des valeurs de conductivité comprises entre 400 à 650 $\mu\text{S.cm}^{-1}$.
- Le milieu, bien oxygéné, présente des concentrations comprises entre 9,4 mg.L^{-1} (juillet 2002 et mai 2003) et 11,9 mg.L^{-1} (février 2003).
- Les concentrations en orthophosphates restent assez faibles, variant de 0,01 mg.L^{-1} en mai 2003 à 0,06 mg.L^{-1} en juillet 2002.
- Les concentrations en nitrates sont toujours supérieures en été (5,6 mg.L^{-1} en juillet 2002 et 5,5 mg.L^{-1} en août 2003).
- Les teneurs en sulfates, en moyenne toujours élevées, tendent à augmenter de manière significative en été : 111 mg.L^{-1} en août 2003.

PARAMETRES/ DATES	Temp	Prof	pH	Cond.	Cl ⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	SO ₄ ²⁻	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻	HCO ₃ ⁻	O ₂	DBO5	MOD	MES min	MES org
	°C	M	Unités	µS.cm ⁻¹	mg.L ⁻¹													
Juillet 2002	22	0,6	6,25	645	39	182	79	84	0,012	5,6	0,1	0,06	129	9,4	0,7	0,1	2	1,1
Octobre 2002	20	0,5	7,45	450	53	168	45	51	0,01	4,5	0,1	0,055	120	10,6	1,2	1,8	3,5	1,2
Février 2003	12	0,7	7,5	440	43	154	61	77	0,01	1,7	0,1	0,025	114	11,9	0,9	3,4	0,3	0,5
Mai 2003	13	0,7	7,8	557	21	84	32	53	0,01	1,3	0	0,01	145	9,4	1	0,4	0,5	0,4
Juillet 2003	23	0,4	7,65	437	70	130	27	111	0,015	5,5	0	0,05	143	10,6	0,8	0,8	0,7	0,1
Octobre 2003	20	0,3	7,55	678	178	340	4,9	133	0,017	4,8	0	0,045	148	10,9	1,9	0,4	0,1	0,4

Tableau 4. 4 : Variations des paramètres physico-chimiques dans le site de la Siagne : de Juillet 2002 à octobre 2003

Temp. : Température ; Prof : Profondeur ; Cond. : Conductivité ; Cl⁻ : Chlorures ; Ca²⁺ : Calcium ; Mg²⁺ : Magnésium ; SO₄²⁻ : Sulfates ; NO₂⁻ : Nitrites ; NO₃⁻ : Nitrates ; NH₄⁺ : Ammoniaque ; PO₄³⁻ : Orthophosphates ; HCO₃⁻ : Bicarbonates ; O₂ : Oxygène ; DBO5 : Demande biologique en oxygène ; MOD : Matières organiques dissoutes ; MES : Matières en suspension (min : minérales ; org : organiques)

La bonne oxygénation de ce milieu durant ces deux années de prospection est certainement liée à la bonne circulation des eaux, dans ce secteur, et à la présence des nombreuses algues filamenteuses qui tapissent le substrat de la Siagne. La qualité de l'eau de la zone étudiée témoigne, dans son ensemble, d'un caractère mésotrophe à eutrophe (normes de l'Agence de l'Eau). Les teneurs conséquentes en nitrates et sulfates traduisent une pollution du milieu attribuable à la Frayère dont la confluence se situe à 2 Km en amont du secteur prospecté.

2. 2. 2. DEVELOPPEMENT DE L'HERBIER

En juillet 2002, la biomasse de l'herbier de la Siagne atteint des valeurs importantes (3580 g.m^{-2}), jusqu'à 6800 g.m^{-2} , en octobre (Fig. 4. 16). En revanche, en 2003, ces valeurs chutent à 1060 g. m^{-2} , en mai, et tendent encore à diminuer en été (996 g.m^{-2}).

L'allocation racinaire reste importante : jusqu'à 95% en février 2003. Cependant, en octobre 2002 elle ne représente plus que 26%, la majeure partie de la biomasse totale étant alors allouée aux tiges (46%). En mai et octobre 2003, cette dernière chute, respectivement, à 4% et 10% de la biomasse totale de l'herbier.

Les dimensions moyennes des tiges et des feuilles de *L. grandiflora* ne suivent pas les mêmes variations (Fig. 4. 17 et 18). Globalement, les tiges croissent d'une année à l'autre, passant de 70 à 113 cm, de juillet 2002 à août 2003. Les dimensions des feuilles tendent au contraire à diminuer de 2002 à 2003 : 8 x 1,4 cm, en octobre 2002, contre 7 x 2 cm en octobre 2003.

L'herbier de la Siagne présente des biomasses particulièrement élevées au cours de l'année 2002 (jusqu'à 6800 g.m^{-2} en octobre), en raison du développement très important des parties émergées. Par contre, l'année caniculaire 2003 a été défavorable à la croissance de l'herbier dont les biomasses dépassent à peine 1000 g.m^{-2} . En août, les plantes apparaissent visiblement affaiblies par la chaleur et la baisse du niveau de l'eau (30 cm) ; le développement des parties émergées est d'ailleurs beaucoup moins important qu'en 2002.

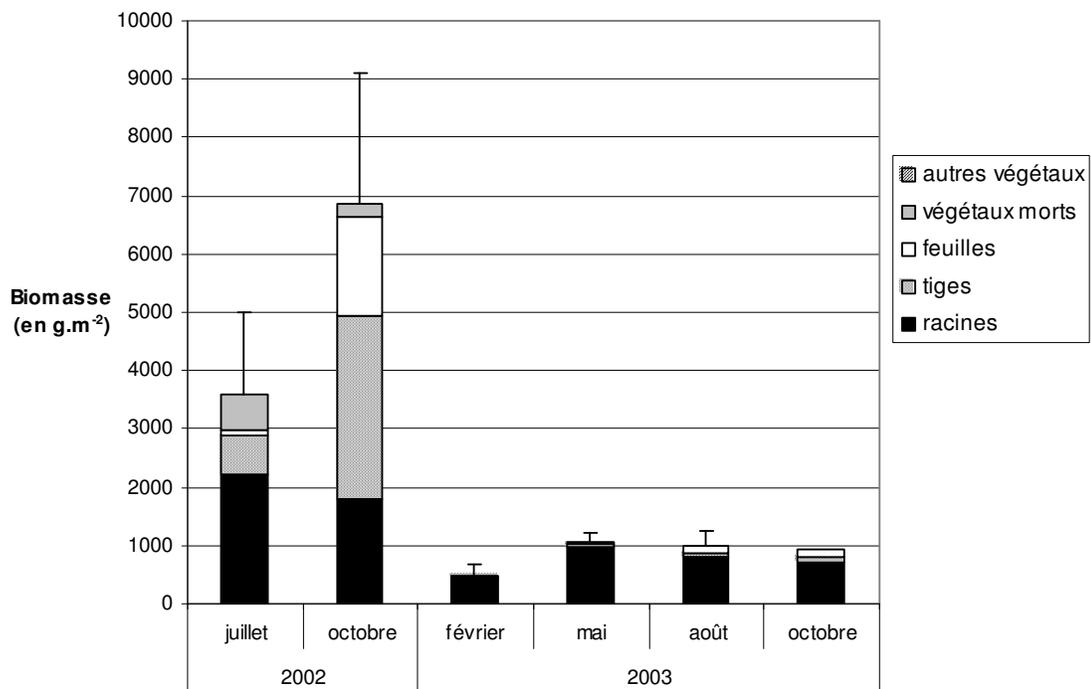


Figure 4. 16 : Variation annuelle des biomasses moyennes (et écart-types) de l'herbier à *L. grandiflora* de la Siagne

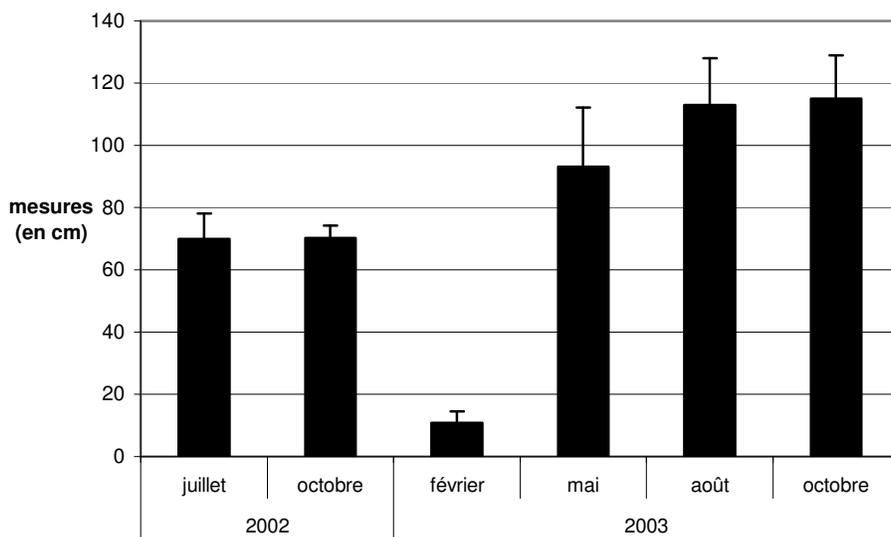


Figure 4. 17 : Variation annuelle de la longueur des tiges de *L. grandiflora* sur la Siagne.

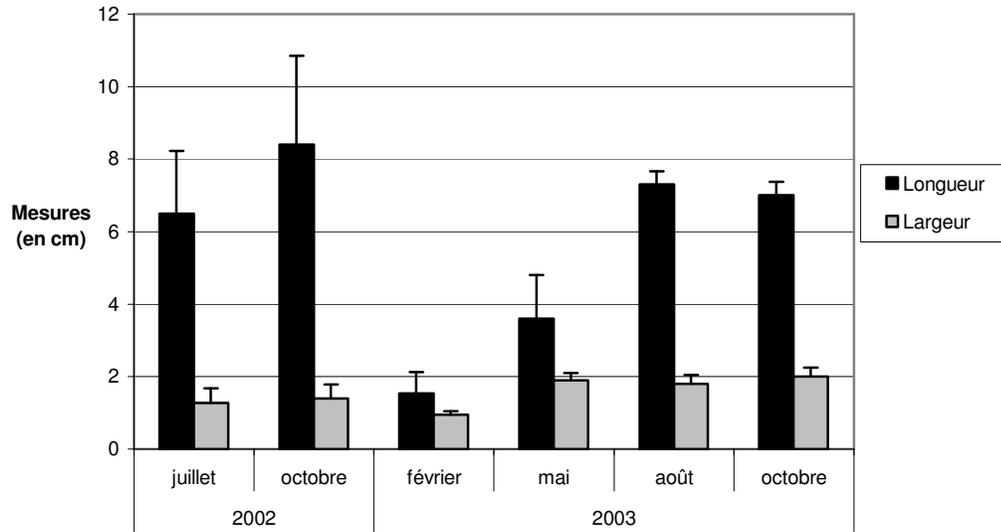


Figure 4. 18 : Variation annuelle des dimensions des feuilles de *L. grandiflora* sur la Siagne.

Une ACP a été appliquée sur les paramètres physico-chimiques, la biomasse moyenne de l'herbier, la longueur des tiges, ainsi que sur les dimensions des feuilles (Fig. 4. 19). Celle-ci montre des tendances différentes entre les années 2002 et 2003. En juillet 2002, la forte biomasse de l'herbier est corrélée de manière significative avec les teneurs en matières en suspension. Le développement des parties aériennes montre quant à lui des corrélations positives principalement avec les concentrations en sulfates, nitrates et bicarbonates.

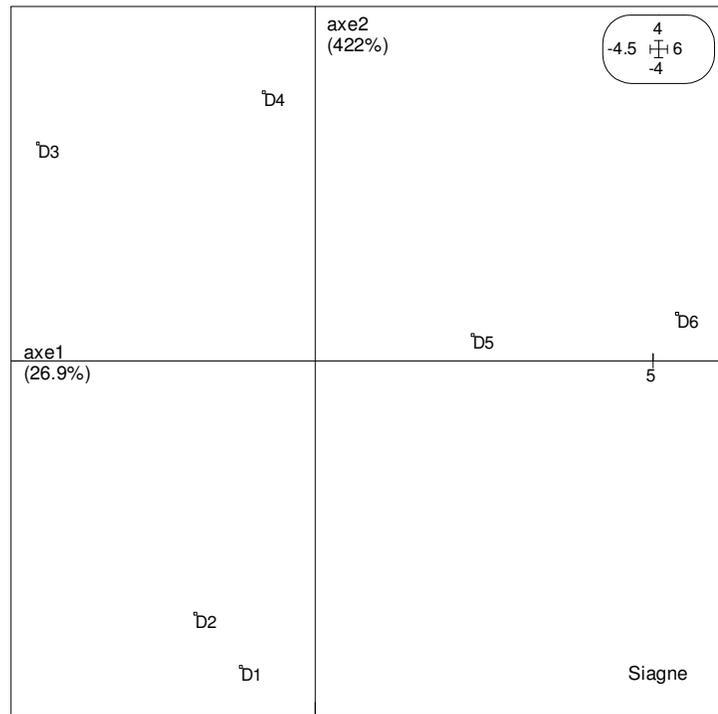
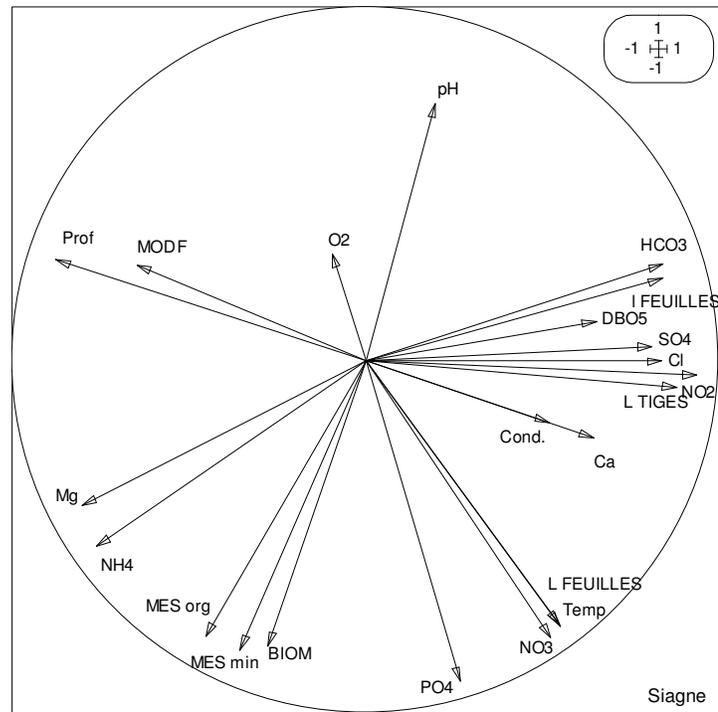


Figure 4. 19 : Cartes factorielles de l'analyse en composantes principales (ACP) des paramètres physico-chimiques, de la biomasse (BIOM), de la longueur des tiges (LT) et de la longueur (LF) et la largeur des feuilles (IF) sur la Siagne au cours de la période 2002-2003 (D1 : juillet 2002 ; D2 : octobre 2002 ; D3 : février 2003 ; D4 : mai 2003 ; D5 : juillet 2003 ; D6 : octobre 2003)

3. DISCUSSION

Pour les deux stations prospectées envahies par *Ludwigia peploides*, la qualité physico-chimique similaire des eaux traduit une certaine **eutrophisation du milieu**, avec de fortes valeurs en sulfates, nitrates et orthophosphates. Le pH de l'eau reste neutre à alcalin. Toutes ces caractéristiques pourraient correspondre aux conditions optimales pour le développement de ces populations. Par ailleurs, la croissance des plantes s'avère supérieure sur le plan d'eau de la Souille. Ainsi, en été la biomasse de cet herbier atteint un maximum de 2980 g.m⁻², contre 1660 g.m⁻² en Durance. Les longueurs des tiges et des feuilles sont alors aussi nettement supérieures sur la Souille qu'en Durance, respectivement de 51,3 contre 28 cm et 2 à 3 contre 1,5 cm. Par ailleurs, le développement de *L. peploides* dans des milieux saumâtres de Camargue, avec des teneurs en sel de l'ordre de 10 mg.L⁻¹ (ex : au niveau de l'embouchure du Rhône) témoigne du caractère euryhalin de ce taxon.

Les eaux des stations prospectées à *L. grandiflora* offre une qualité **mésotrophe à eutrophe**, avec des teneurs importantes en nitrates et sulfates. Le pH de l'eau reste neutre à alcalin. La croissance et la biomasse de ces herbiers diffèrent selon les types de milieux : lotique sur la Frayère ou lénitique sur la Siagne. L'année 2002 a favorisé la croissance du peuplement de la Siagne, alors que l'année caniculaire de 2003 a plutôt profité à celui de la Frayère. Ce dernier herbier, mieux adapté aux assècs fréquents du fait de sa temporarité, a bien résisté aux effets de la canicule que celui de la Siagne.

L'étude des paramètres abiotiques des différents sites colonisés par les herbiers à *L. peploides* et *L. grandiflora* révèle certaines similitudes. L'oxygénation reste assez élevée toute l'année, sauf en été où les teneurs en oxygène diminuent, même sur nos prélèvements réalisés en pleine eau (comparaison dans et hors herbier : partie 4). L'émergence complète des axes feuillés et l'importante dégradation des matières organiques accumulées sont les principaux facteurs responsables de ce phénomène. Les concentrations en matières en suspension, globalement assez importantes, témoignent de la tolérance, voire de l'adaptation, de ces taxons à une certaine turbidité du milieu. Les écosystèmes prospectés présentent un niveau trophique élevé : **mésotrophie à eutrophie**. Des eaux riches en nitrates, sulfates et orthophosphates favorisent le développement de ces herbiers. Rejmankova (1992) avait déjà mis en évidence une corrélation positive entre les

teneurs en nitrates et la croissance des populations de *L. peploides*. Nous n'avons encore jamais rencontré de *Ludwigia* en milieu naturel oligotrophe (en aquarium, avec peu ou pas de sédiment, ces plantes survivent seulement).

Il serait intéressant d'étudier la fonction de « pompe » que pourraient jouer les *Ludwigia* dans les zones polluées. En effet, les végétaux à longue durée de vie et à forte croissance retiennent une plus grande fraction d'éléments nutritifs (Blake, 1985). Les macrophytes submergés développent des stratégies différentes d'absorption des éléments nutritifs. Par exemple, *Myriophyllum alterniflorum* L. utilise principalement le sédiment pour se nourrir (Carignan & Kalff, 1982 ; Anderson & Kalff, 1986). Par contre, *Elodea canadensis* Michx. (Eugelink, 1998) et les deux *Ludwigia* puisent leurs nutriments aussi bien dans l'eau que dans le sédiment selon la période considérée de leur cycle et le type de milieu. La présence d'un grand nombre de racines adventives au niveau des nœuds des tiges immergées permettrait aux *Ludwigia* de puiser les éléments nécessaires directement dans l'eau (Bernier, 1971). Cependant, les mécanismes de transferts plante-milieu restent complexes, en raison de la fuite d'éléments nutritifs lors de la sénescence annuelle de certaines parties du végétal (Mason & Bryant, 1975 ; Gustafson, 1976) et de l'éventuelle libération de diverses substances dans l'eau (Szcepaniska & Szcepaniski, 1973). Dans les milieux aquatiques stagnants, la quasi-totalité des nutriments absorbés par les plantes sont réintroduits dans le milieu naturel, lors de leur décomposition (Dutartre & Fare, 2002).

Au rôle joué par les éléments nutritifs, il faut associer l'importance des caractéristiques physiques du milieu. De plus, les biocénoses végétales contribuent à l'évolution de l'écosystème en enrichissant le sédiment en matières organiques. Ce phénomène crée un atterrissement progressif du milieu et un transfert d'éléments particuliers ou dissous. Les **phases estivales d'hypoxie** prononcée ne font qu'activer ces processus de comblement, en raison de la diminution de la vitesse de décomposition de la litière végétale et l'apparition de composés inhibiteurs (Blake, 1985).

En dépit des fortes variations interannuelles, les différents herbiers étudiés dans le Sud-Est de la France présentent des **biomasses** nettement supérieures à celles générées dans d'autres régions du monde. *L. peploides* subsp. *montevidensis* possède, en milieu naturel, une biomasse de 652 g.m⁻² en Californie (Rejmankova, 1992), et en Australie : 51 à 131 g.m⁻² en janvier et 15 à 180 g.m⁻² en juillet (Yen, 1989). Ceci tendrait à prouver que

la région méditerranéenne est très favorable à leur expansion. Cependant, l'absence de prédateurs en France, le manque de compétitivité des hydrophytes indigènes et l'état assez préoccupant de notre réseau hydraulique biaisent sans doute ces résultats.

En France, les deux *Ludwigia* peuvent coloniser les lits de cours d'eau peu profonds (voire les berges exondées) sur substrats caillouteux. Cependant, les secteurs les plus favorables correspondent aux plans d'eau et aux milieux lénitiques ; avec une préférence pour les zones transitoires, entre la pleine eau et la berge, sur des substrats vaseux peu profonds (< 0,5 m) comme la plupart des macrophytes aquatiques (Dutartre & Fare, 2002).

Dans les cours d'eau, le courant (ou les épisodes de crues) et la présence de substrats grossiers limitent l'ancrage des racines et la formation de litière. Ainsi, la biomasse maximale de *L. peploides* sur la Durance atteint 1660 g.m^{-2} , et celle de *L. grandiflora* sur le cours d'eau temporaire la Frayère est de 1180 g.m^{-2} . Ces valeurs restent bien inférieures à celles obtenues pour les deux autres sites pourvus d'une plus grande couche d'eau permanente. L'herbier à *L. peploides* du plan d'eau « la Souille » atteint une biomasse totale de 2980 g.m^{-2} et celui de la Siagne à *L. grandiflora* une valeur record de 6800 g.m^{-2} . Globalement, de dernier taxon montre des biomasses similaires à celles indiquées sur le Marais d'Orx, en été 1998 : 2686 g.m^{-2} (Saint-Macary, 1998).

Les conditions hydrologiques des rivières freinent l'expansion des herbiers vers la pleine eau, mais leur permettent, en revanche, d'essaimer vers l'aval et de coloniser rapidement l'ensemble des rives et des canaux annexes, par bouturage ou ancrage des plantules. La Durance est ainsi entièrement envahie de cordons littoraux de *L. peploides*, depuis sa confluence avec l'Eze (Pertuis : Vaucluse) jusqu'à son embouchure dans le Rhône (Avignon : Vaucluse). On retrouve le même schéma pour la Frayère et la Siagne qui sont colonisées par *L. grandiflora* le long des berges, depuis leur confluence (Auribeau-sur-Siagne : Alpes-Maritimes) jusqu'à l'embouchure (Mandelieu-la-Napoule : Alpes-Maritimes). Ces processus de contamination vers l'aval doivent être estimés à leur juste valeur pour la gestion durable des cours d'eau.

Le caractère amphibie des *Ludwigia* leur permet donc de coloniser de nombreux types de milieux, cependant les conditions optimales de croissance de ces herbiers restent les écosystèmes aquatiques lénitiques à substrat limoneux.

PARTIE 5

INTERACTIONS ENTRE LES *LUDWIGIA* ET LEUR MILIEU

1. IMPACT DES *LUDWIGIA* SUR LES PARAMETRES ABIOTIQUES ET RELATIONS AVEC LA COMMUNAUTE BACTERIENNE

En 2004, nous avons suivi les variations des paramètres physico-chimiques, en parallèle avec le nombre de bactéries dans les trois écosystèmes aquatiques méditerranéens sélectionnés. Le but de ce travail consiste à évaluer l'impact du développement *in situ* des deux espèces de *Ludwigia* sur le compartiment abiotique et les communautés bactériennes de l'eau. Seules les données les plus importantes seront discutées dans ce chapitre. Les prélèvements d'eau ont été effectués à l'intérieur et à l'extérieur des trois herbiers au cours des différentes phases de croissance des plantes, depuis l'apparition des feuilles en rosette à la surface de l'eau (avril) jusqu'à la sénescence des tiges émergées (octobre). Cette étude a été réalisée sur trois sites très représentatifs, correspondant à des milieux lénitiques pourvus de peuplements à forte croissance :

- L'herbier à *L. peploides* de la Souille (Durance : Bouches-du-Rhône),
- L'herbier à *L. grandiflora* de la Siagne (Alpes-Maritimes),
- L'herbier mixte (80% *L. peploides*, 20% *L. grandiflora*) du Scamandre (Camargue : Gard).

1. 1. VARIATION DES PARAMETRES ABIOTIQUES

Le suivi des paramètres physico-chimiques dans les trois types d'herbiers indique certaines divergences au niveau de l'impact des deux taxons sur le compartiment abiotique des écosystèmes (Tab. 5. 1, 2 et 3).

Les **températures** intra- et extra-herbiers ne varient pas ou peu dans la population à *L. peploides*, alors qu'elles sont toujours supérieures au sein des peuplements à *L. grandiflora* (mixte ou pur) par rapport à celles de la pleine eau.

Le **pH** est toujours légèrement inférieur au sein des trois herbiers par rapport à l'extérieur. Par exemple, en juin, sur la Souille, le pH descend de 7,45 en pleine eau à 6,8 dans l'herbier. Il y a donc une **nette acidification** du milieu aquatique provoquée par la croissance des *Ludwigia*, particulièrement pour *L. grandiflora* de la Siagne.

Paramètres/ Mois et milieux		Temp	pH	Cond.	Cl ⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	SO ₄ ²⁻	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻	HCO ₃ ⁻	O ₂	DBO5	MODF	MES min	MES org	S ²⁻
		°C	Unité	µS.cm ⁻¹	mg.L ⁻¹														
FEVRIER	EAU	12	7,5	574	35	100	65	51	0,011	9,41	0,1	0,01	156	11,7	1,7	2,8	5,5	1,2	-
	HERBIER	12	7,45	569	28	104	58	53	0,014	9,13	0,1	0,01	156	13,6	3	3,1	5,9	1,4	-
AVRIL	EAU	12,5	7,6	688	37	152	50	97	0,018	3,1	0,1	0,1	124	12,3	1,2	2,2	9,2	2	0
	HERBIER	11,8	7,35	680	55	150	41	108	0,015	6,2	0,4	0,05	142	14,7	3,9	2,6	8,8	2,2	0
JUIN	EAU	23	7,45	630	36	160	56	119	0,036	5,5	0,1	0,01	116	14,4	8	2,4	2,9	4,7	0
	HERBIER	23	6,8	616	36	80	56	89	0,036	4,4	0,1	0,01	110	8,9	6,5	0,8	3,2	1,6	0
AOUT	EAU	23	7,25	570	78	80	49	53	0,02	4,5	0	0	110	9,4	2,1	2,2	2,1	1	0
	HERBIER	23	6,85	588	121	88	49	37	0,02	2,8	0	0	103	6,4	6,4	2	2,4	1,2	0
OCTOBRE	EAU	21	7,3	580	36	120	61	32	0,01	3,4	0	0	120	8	1,3	1,8	2,5	1,2	0
	HERBIER	21	6,9	574	36	128	39	77	0,025	2,6	0	0	133	9,7	2,2	0,4	1,2	1,5	0

Tableau 5. 1 : Variations des paramètres physico-chimiques en pleine eau et dans l'herbier de la Souille : février à octobre 2004

Temp. : Température ; Prof : Profondeur ; Cond. : Conductivité ; Cl⁻ : Chlorures ; Ca²⁺ : Calcium ; Mg²⁺ : Magnésium ; SO₄²⁻ : Sulfates ; NO₂⁻ : Nitrites ; NO₃⁻ : Nitrates ; NH₄⁺ : Ammoniaque ; PO₄³⁻ : Orthophosphates ; HCO₃⁻ : Bicarbonates ; O₂ : Oxygène ; DBO5 : Demande biologique en oxygène ; MOD : Matières organiques dissoutes ; MES : Matières en suspension (min : minérales ; org : organiques)

Paramètres/ Mois et milieu		Temp	pH	Cond.	Cl ⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	SO ₄ ²⁻	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻	HCO ₃ ⁻	O ₂	DBO5	MODF	MES min	MES org	S ²⁻
		°C	Unité	µS.cm ⁻¹	mg.L ⁻¹														
FEVRIER	EAU	10	7,7	472	92	132	49	61	0,01	5,4	0,1	1,161	154	12,7	1,8	2,6	1,7	0,7	-
	HERBIER	9	7	448	21	166	31	58	0,02	4,1	0,1	0,01	140	13,7	1,7	1,8	4,4	2	-
AVRIL	EAU	20	7,15	474	53	144	46	91	0,022	4,7	0,1	0,11	157	10,3	1,8	2,1	0,7	1	0
	HERBIER	22	6,5	445	31	136	35	82	0,03	3,8	0,1	0,01	148	14,4	8,7	1,8	1	2,4	0
JUIN	EAU	20	7,75	486	21	120	49	107	0,038	4,8	1,4	0,065	123	9,2	2	0,4	1	0,1	0
	HERBIER	23	6,75	437	36	120	49	109	0,021	1,3	0	0,035	135	3,2	-	5,1	4,2	8,2	0,2
AOÛT	EAU	20	7,45	456	67	116	28	93	0,01	3,9	0,1	0,01	123	9,6	3,1	2,4	2,6	2,4	0
	HERBIER	25	6,55	433	39	124	36	50	0	0,1	0,1	0,15	136	1	-	6	4	10,6	11,2
OCTOBRE	EAU	20	7,3	465	36	100	73	108	0,015	2,1	0,1	0,01	137	9,5	1,5	1	0,3	1,2	0
	HERBIER	23	6,7	448	28	100	68	94	0,01	4,4	0,1	0,015	134	3,1	-	2,4	2,5	9,1	0

Tableau 5. 2 : Variation des paramètres physico-chimiques en pleine et dans l'herbier de la Siagne : Février à octobre 2004

Temp. : Température ; Prof : Profondeur ; Cond. : Conductivité ; Cl⁻ : Chlorures ; Ca²⁺ : Calcium ; Mg²⁺ : Magnésium ; SO₄²⁻ : Sulfates ; NO₂⁻ : Nitrites ; NO₃⁻ : Nitrates ; NH₄⁺ : Ammoniaque ; PO₄³⁻ : Orthophosphates ; HCO₃⁻ : Bicarbonates ; O₂ : Oxygène ; DBO5 : Demande biologique en oxygène ; MOD : Matières organiques dissoutes ; MES : Matières en suspension (min : minérales ; org : organiques)

Paramètres/ Mois et milieu		Temp	pH	Cl ⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	SO ₄ ²⁻	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	PO ₄ ³⁻	HCO ₃ ⁻	O ₂	DBO5	MODF	MES min	MES org	S ²⁻
		°C	Unité	mg.L ⁻¹														
FEVRIER	EAU	12	7,6	250	92	66	15	0,01	0	0	0	135	10,2	2,2	5,3	1,3	2	0
	HERBIER	13,2	7,5	150	78	72	11	0,01	0	0	0	134	12	1,5	5,9	1	1,3	0
AVRIL	EAU	13,7	7,55	550	68	65	18	0,01	0	0	0	149	9,9	2,4	5,4	1,3	0,5	0
	HERBIER	18,2	7,4	603	76	70	13	0	0	0	0	149	6,7	1,6	6,8	0,7	2,2	0
JUIN	EAU	15	6,9	36	96	68	111	0,01	0	0	0,035	184	8,3	5,4	8,9	0,1	4	0
	HERBIER	17	6,9	54	120	61	93	0,01	0	0	0,035	187	7,5	-	41,5	0,5	3,9	0
AOÛT	EAU	20	7	192	60	41	53	0,01	0,2	0	0,01	84	6,1	-	3,4	8,1	1,2	0
	HERBIER	23	6,8	107	60	39	60	0,015	0,2	0	0,01	84	2	-	4,4	2,9	4,5	0
OCTOBRE	EAU	18	7,3	248	80	34	2	0,01	2,8	0	0,01	102	13,4	3,5	2,6	3,7	3,1	0
	HERBIER	22	6,7	170	96	29	7	0,01	2	0	0	116	5,8	-	7,6	2	5,5	0

Tableau 5. 3 : Variation des paramètres physico-chimiques en pleine eau et au sein de l'herbier de Scamandre : avril, juin et août 2004

Temp. : Température ; Prof : Profondeur ; Cond. : Conductivité ; Cl⁻ : Chlorures ; Ca²⁺ : Calcium ; Mg²⁺ : Magnésium ; SO₄²⁻ : Sulfates ; NO₂⁻ : Nitrites ; NO₃⁻ : Nitrates ; NH₄⁺ : Ammoniaque ; PO₄³⁻ : Orthophosphates ; HCO₃⁻ : Bicarbonates ; O₂ : Oxygène ; DBO5 : Demande biologique en oxygène ; MOD : Matières organiques dissoutes ; MES : Matières en suspension (min : minérales ; org : organiques)

Les teneurs diurnes en **oxygène dissous** varient de 1 mg.L⁻¹ (dans l'herbier de la Siagne en août) à 14,7 mg.L⁻¹ (dans l'herbier de Durance en avril). Au cours de l'année, on peut résumer la situation de la façon suivante : en février et avril, sur la Souille (*L. peplodes*) et la Siagne (*L. grandiflora*) les teneurs sont supérieures dans l'herbier, puis, en juin et août, elles deviennent nettement inférieures par rapport à celles de la pleine eau. En octobre, la tendance se poursuit sur la Siagne mais s'inverse légèrement sur la Souille. Dans la population mixte du Scamandre, le déficit en oxygène dans l'herbier commence en avril et perdure jusqu'en octobre. Cependant, les écarts maximaux intra- et extra-herbiers s'observent en juin sur la Souille (14,4 mg.L⁻¹ en pleine eau, contre 8,9 mg.L⁻¹ dans la population), en août sur la Siagne (9,6 mg.L⁻¹ et 1 mg.L⁻¹ respectivement) et enfin en octobre sur le Scamandre (13,4 mg.L⁻¹ et 5,8 mg.L⁻¹ respectivement). Il convient donc de souligner les graves conditions d'hypoxie engendrées par le développement des *Ludwigia* invasives, en particulier dans l'herbier monospécifique à *L. grandiflora* de la Siagne.

La **demande biologique en oxygène** (DBO5) est, en général, plus élevée à l'intérieur qu'à l'extérieur des herbiers. Ainsi, sur la Souille, en août, elle atteint 6,4 mg.L⁻¹ dans la population contre 2,1 mg.L⁻¹ en pleine eau. Sur la Siagne et le Scamandre, on observe rapidement que la demande biologique en oxygène devient supérieure au taux, très faible, d'oxygène dissous disponible dans le milieu.

Les teneurs en **matières en suspension (minérales et organiques)** des eaux suivent des tendances différentes au sein des différents écosystèmes. La charge en matières minérales est à peu près toujours : équivalente à l'intérieur et à l'extérieur de l'herbier de la Souille, inférieure au sein de l'herbier du Scamandre, et supérieure dans celui de la Siagne. Les teneurs en matières organiques présentent des valeurs faibles et assez similaires au sein et en dehors de l'herbier de la Souille. Sur le Scamandre, ces valeurs augmentent dans la population mixte. En revanche, dans l'herbier à *L. grandiflora* de la Siagne, les écarts se creusent, avec des teneurs toujours bien supérieures à l'intérieur qu'à l'extérieur. Par exemple, en août, elles atteignent 10,6 mg.L⁻¹ dans l'herbier et seulement 2,4 mg.L⁻¹ en pleine eau.

Les concentrations en **calcium** et en **bicarbonate** ont tendance à diminuer à partir du mois de juin au sein comme à l'extérieur des trois herbiers étudiés.

Les teneurs des eaux en **nitrates, orthophosphates et sulfates** ne varient pas de manière significative entre l'intérieur et l'extérieur des herbiers de la Souille et du Scamandre au cours de l'année d'étude. Par contre, sur la Siagne :

- les teneurs en nitrates sont toujours moins importantes dans l'herbier, et les écarts tendent à s'accroître de février à août : 3,9 mg.L⁻¹ en pleine eau contre 0,1 mg.L⁻¹ dans l'herbier ;
- les concentrations en orthophosphates sont toujours inférieures dans l'herbier, sauf en août où elles augmentent fortement au sein de la population (0,150 mg.L⁻¹ contre 0,01 mg.L⁻¹ en pleine eau) ;
- les teneurs en sulfates restent équivalentes dans et hors herbier, sauf en août où elles diminuent dans la population (50 mg.L⁻¹ contre 93 mg.L⁻¹ en pleine eau).

Les teneurs en **sulfures** de l'eau sont nulles dans et hors herbier sur la Souille et le Scamandre. Par contre, on les voit apparaître, dans la colonne d'eau, à partir du mois de juin (0,2 mg.L⁻¹) dans la seule population à *L. grandiflora* de la Siagne (absentes en pleine eau). En août, les teneurs en sulfures augmentent fortement dans l'herbier : 11 mg.L⁻¹ mais restent toujours absentes en dehors.

1. 2 RELATIONS AVEC LA COMMUNAUTE BACTERIENNE

1. 2. 1. LA MICROFLORE TOTALE

Sur le site de la Souille à *L. peploides*, le nombre de bactéries par ml d'eau est globalement supérieur à l'intérieur de l'herbier par rapport à l'extérieur, sauf en avril où les dénombrements bactériens de pleine eau sont plus importants qu'au sein de l'herbier : 9 500 bact.ml⁻¹ contre 2 500 bact.ml⁻¹ respectivement. Le nombre maximum est atteint en août à l'intérieur de l'herbier (45 000 bact.ml⁻¹), alors qu'en pleine eau il ne dépasse pas 25 000 bact.ml⁻¹ (Tab. 5. 4, Fig. 5. 1).

Sur le Scamandre, dans le peuplement mixte (à 20% de *L. grandiflora*), le nombre de bactéries est globalement supérieur à celui de la Souille. En avril, il atteint déjà 25 000 bact.ml⁻¹ dans l'herbier mixte contre seulement 4 500 bact.ml⁻¹ en pleine eau. En août, le nombre de bactéries demeure assez important et identique à l'intérieur et à l'extérieur de

l'herbier (250 000 bact.ml⁻¹). Cette valeur tend à diminuer en octobre mais reste équivalente dans les milieux intra et extra herbiers.

Dans l'herbier à *L. grandiflora* de la Siagne, les différences de charge bactérienne entre l'intérieur et l'extérieur de l'herbier s'avèrent beaucoup plus importantes. En avril, les dénombrements de microflore totale sont identiques au sein de l'herbier et en pleine eau (4500 bact.ml⁻¹). L'écart devient plus important à partir du mois de juin ; mais en août, le nombre de bactéries s'accroît fortement dans l'herbier pour atteindre 750 000 bact.ml⁻¹, alors qu'il n'est que de 3000 bact.ml⁻¹ en pleine eau.

	<i>L. peplodes</i> Souille		Herbier mixte Scamandre		<i>L. grandiflora</i> Siagne	
	Int	Ext	Int	Ext	Int	Ext
AVRIL	2 500	9 500	4 500	25 000	4 500	4 500
JUIN	2 500	450	250 000	4 500	25 000	1 500
AOUT	45 000	25 000	250 000	250 000	750 000	3 000
OCTOBRE	2 500	450	25 000	25 000	450 000	750

Tableau 5. 4 : Nombre de bactéries par ml de la Microflore Totale dans les différents herbiers de *Ludwigia* prospectés en 2004 (Int : Intra-herbier ; Ext : Extra-herbier).

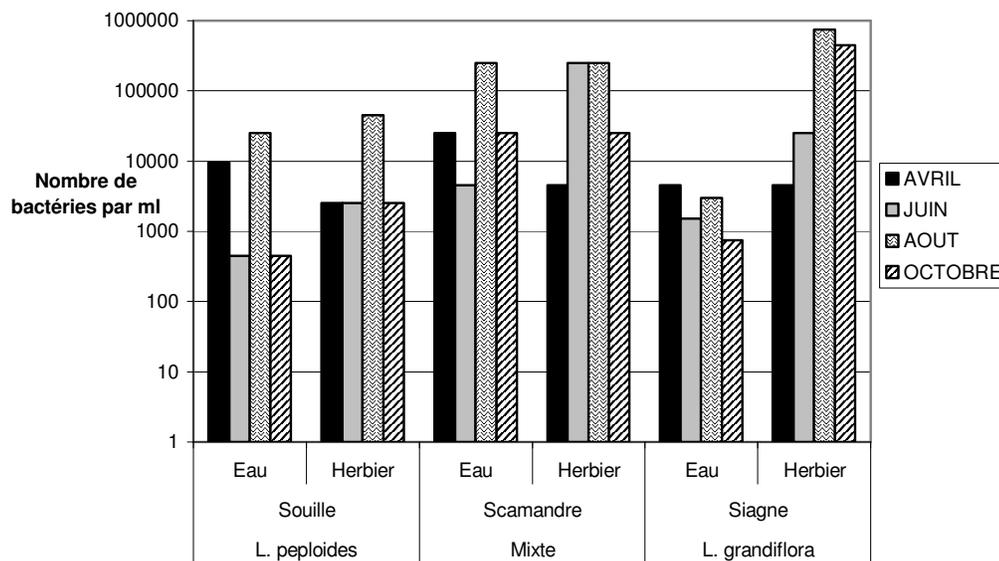


Figure 5. 1 : Variation du nombre de bactéries par ml (Microflore Totale) en pleine eau et dans l'herbier des trois sites prospectés en 2004.

1. 2. 2. LES BACTERIES SULFATO-REDUCTRICES

L'herbier à *L. peplodes* de la Souille présente des valeurs très faibles en bactéries sulfato-réductrices au cours de l'année de prospection. En effet, celles-ci ne dépassent pas 4,5 bact.ml⁻¹ en avril en pleine eau. En août et en octobre, ces valeurs deviennent nulles à l'extérieur de l'herbier alors qu'au sein de la population, elles atteignent difficilement 2,5 bact.ml⁻¹ en octobre (Tab. 5. 5, Fig. 5. 2).

Le Scamandre présente des nombres supérieurs à ceux de la Souille. Ces valeurs, identiques en avril dans et hors de l'herbier mixte (25 bact.ml⁻¹), deviennent supérieures au sein du peuplement à partir du mois de juin. Leur maximum s'observe en août dans l'herbier avec 450 bact.ml⁻¹, alors qu'en pleine eau leur nombre atteint 200 bact.ml⁻¹.

La Siagne présente, quant à elle, des valeurs très différentes entre l'intérieur et l'extérieur de l'herbier à *L. grandiflora*. En avril, la charge en bactéries sulfato-réductrice est un peu plus élevée en pleine eau : 9,5 bact.ml⁻¹ contre 4,5 bact.ml⁻¹ dans l'herbier. Mais, à partir du mois de juin, cette tendance s'inverse, et en août, on observe une prolifération intense des bactéries sulfato-réductrices au sein de l'herbier avec 95 000 bact.ml⁻¹, alors que leur nombre à l'extérieur n'est que de 4,5 bact.ml⁻¹.

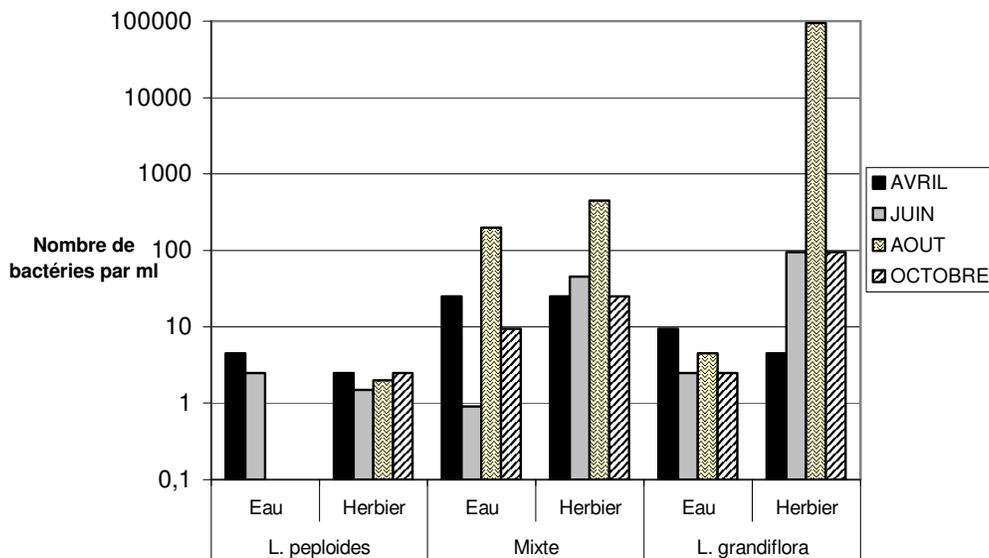


Figure 5. 2 : Variation du nombre de bactéries sulfato-réductrices par ml en pleine eau et dans l'herbier des trois sites prospectés en avril, juin, août et octobre 2004

	<i>L. peploides</i> Souille		Herbier mixte Scamandre		<i>L. grandiflora</i> Siagne	
	Int	Ext	Int	Ext	Int	Ext
AVRIL	2,5	4,5	25	25	4,5	9,5
JUIN	1,5	2,5	45	0,9	95	2,5
AOUT	2	0	450	200	95 000	4,5
OCTOBRE	2,5	0	25	9,5	95	2,5

Tableau 5. 5 : Nombre de bactéries sulfato-réductrices par ml dans les trois sites prospectés en 2004 (Int : Intra-herbier ; Ext : Extra-herbier)

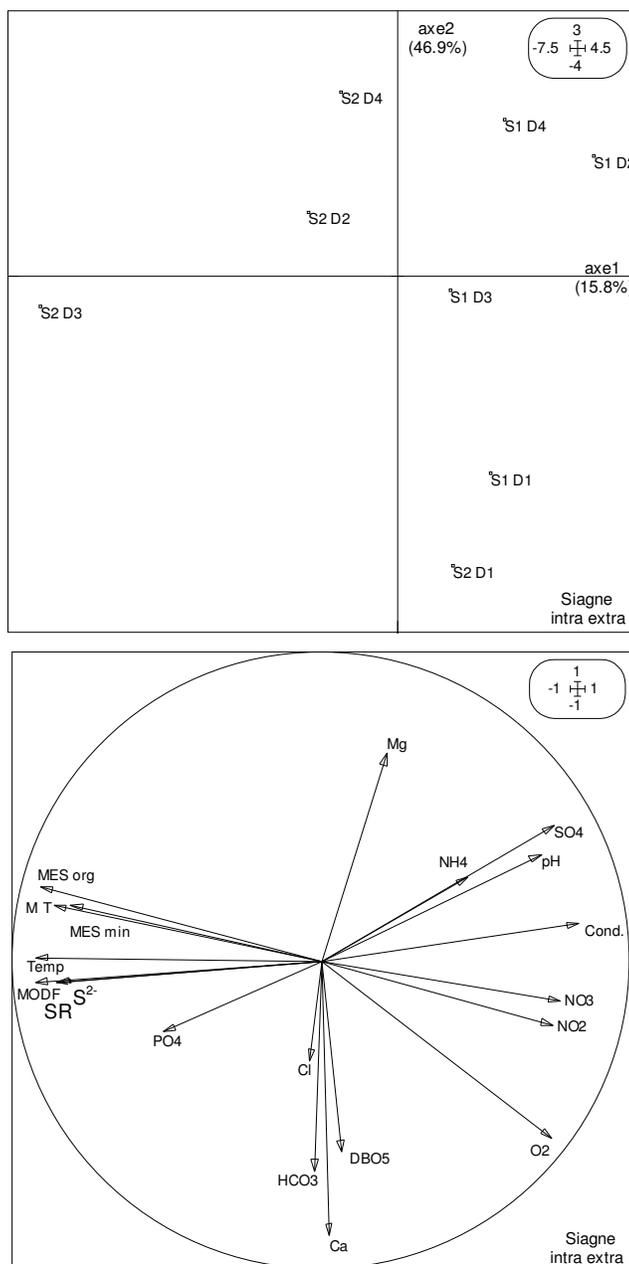
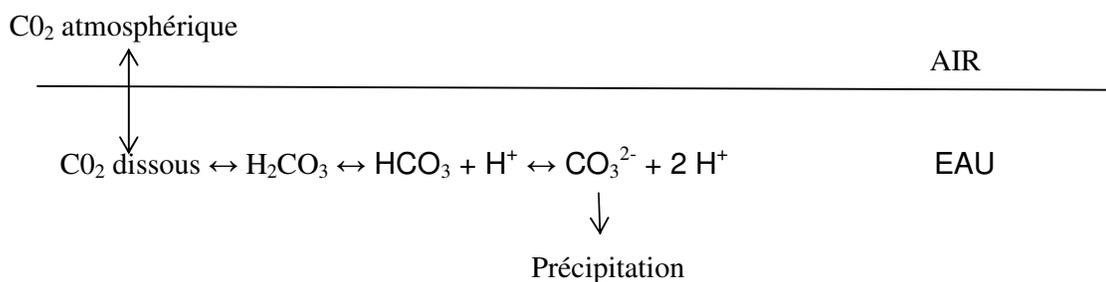


Figure 5. 3 : Analyse en Composante Principale (ACP) des paramètres physico-chimiques, du nombre de bactéries de Microflore Totale et de bactéries sulfato-réductrices mesurés sur la Siagne en 2004. S1 = Pleine eau, S2 = Herbier ; D1 = Avril ; D2 = Juin ; D3 = Août ; D4 = Octobre

L'analyse en composantes principales, effectuée sur les paramètres biotiques et abiotiques mesurés sur la Siagne (Fig. 5. 3), montre une corrélation positive entre les nombres de bactéries, la température, les teneurs en matières en suspension, en phosphates et en sulfures. En outre, les communautés bactériennes sont corrélées de manière négative avec les teneurs en sulfates.

1. 3 DISCUSSION

Ces premiers résultats indiquent que l'herbier à *L. peploides* de la Souille et celui « mixte » du Scamandre (20% de *L. grandiflora*) engendrent assez peu de variations vis-à-vis des paramètres physico-chimiques des écosystèmes aquatiques. Le développement des herbiers à *Ludwigia* provoque généralement une diminution du pH par rapport à la pleine eau, en Provence comme dans le marais d'Orx (Saint-Macary, 1998). Chez certaines macrophytes, l'émergence des axes floraux en été, la respiration racinaire ainsi que la libération de composés acides par fermentation peuvent expliquer cette diminution du pH au sein des herbiers (Blake, 1985). L'apparition de conditions hypoxiques diurnes en été, au sein des herbiers de la Siagne et du Scamandre, peut être mise en relation avec l'augmentation des températures, l'émergence totale des macrophytes et la dégradation de la matière organique par une importante activité biologique. En effet, l'enrichissement organique entraîne des consommations élevées d'oxygène par divers organismes non compensées par la photosynthèse ou par les échanges avec l'atmosphère. Les processus de décomposition font alors intervenir des accepteurs d'électrons tels que NO_3^- , Fe^+ , SO_4^{2-} et CO_2 (Zehnder & Stumm, 1988). Les conditions hypoxiques voire anoxiques sont particulièrement marquées dans l'herbier de la Siagne et correspondent à un milieu devenu hostile à la vie aquatique aérobie. Dès le mois de juin, la forte DBO5 peut expliquer, en partie, la baisse des concentrations en oxygène dissous. La diminution des concentrations en calcium et en bicarbonate, en été dans les trois herbiers étudiés, pourrait être liée à des phénomènes de précipitations de carbonate de calcium selon l'équilibre chimique suivant :



Les sites de la Souille et du Scamandre ne montrent pas de différences significatives entre les concentrations en sulfates, nitrates et orthophosphates à l'intérieur et à l'extérieur des herbiers. En revanche, le peuplement à *L. grandiflora* de la Siagne présente des teneurs sensiblement différentes entre la pleine eau et l'intérieur de l'herbier. La différence entre la concentration en nitrates à l'intérieur et à l'extérieur de l'herbier de la Siagne peut s'expliquer, en partie, par l'utilisation de ce nutriment pour la croissance des plantes, mais probablement aussi par des processus bactériens de dénitrification qui engendrent sa consommation lors de la décomposition de la matière organique en conditions anoxiques. La dénitrification, ou réduction dissimilatrice des nitrates, représente un phénomène respiratoire anaérobie presque exclusivement bactérien, au cours duquel le nitrate remplace l'oxygène comme accepteur final d'électrons. En l'absence d'oxygène ou à de très faibles concentrations en oxygène, le nitrate est réduit au cours de plusieurs étapes en azote moléculaire.

La diminution des teneurs en sulfates ainsi que l'augmentation des concentrations en orthophosphates, dans l'herbier de la Siagne à partir du mois de juin, peuvent être mises en relation avec des processus de sulfato-réduction. Ils se réalisent lorsque la température augmente et que les conditions deviennent anoxiques du fait de la dégradation active de la matière organique. Les bactéries sulfato-réductrices responsables de ce processus respiratoire anaérobie, dénommé aussi réduction dissimilatrice des sulfates, utilisent les sulfates comme accepteurs d'électrons et les réduisent en sulfures. Ce phénomène est courant dans les milieux anoxiques recevant des apports salés. Cependant, en zones dulçaquicoles, bien que les teneurs en sulfates soient deux à trois fois inférieures, on observe parfois la prolifération de bactéries sulfato-réductrices (Laporte, 1979). La minéralisation de la matière organique dans les vases anoxiques des lacs eutrophes entraîne la libération de soufre sous forme de sulfure, cependant celle-ci n'est pas à l'origine d'une production importante de sulfures, car la teneur en soufre de la matière organique est réduite (Widdel, 1986). En présence de sulfates, l'accumulation de matière organique corrélée à une chute brutale des concentrations en oxygène dissous provoque la prolifération de bactéries sulfato-réductrices. Sous l'action de ces bactéries, apparaît une surproduction de sulfures dans le sédiment qui s'accompagne, en général, d'une crise dystrophique. Ces bactéries sont capables de dégrader complètement les composés organiques jusqu'à la formation de CO₂ et assurent ainsi l'oxydation terminale de la matière organique dans les milieux anoxiques réduits en utilisant les sulfates comme

accepteurs finaux d'électrons (Jørgensen & Fenchel, 1974). Le sulfate de fer étant plus insoluble que le phosphate de fer, au cours de la sulfato-réduction, le fer du phosphate est déplacé vers les sulfures. Le phosphore est alors libéré du sédiment sous forme d'orthophosphates solubles dans la colonne d'eau (Ramade, 1974). Le sulfure formé s'accumule dans la zone anoxique, puis diffuse vers la colonne d'eau. On assiste alors à une crise dystrophique, définie comme une réaction violente d'un écosystème saturé par une accumulation de matières organiques végétales.

2. RELATIONS ENTRE LES *LUDWIGIA* ET LES AUTRES ORGANISMES

2.1 EFFETS ALLELOPATHIQUES

La compétition entre les espèces végétales peut se réaliser par des phénomènes d'allélopathie. Elle est définie comme tout effet direct ou indirect, positif ou négatif, d'une plante (y compris les micro-organismes) sur une autre à travers la production de composés libérés dans l'environnement (Rice, 1984). Ce phénomène est important en écologie, car il peut modifier le cycle de l'azote (Rice, 1992), influencer la dynamique et la structure de la végétation (Rice, 1984) et faciliter l'invasion d'espèces exotiques (Einhellig, 1995). Le stress caractéristique de la région méditerranéenne (xéricité estivale) augmente la production de composés allélopathiques chez les végétaux (Rice, 1984 ; Gershenzon, 1984 ; Rizvi & al., 1992). Ces effets sont dus à la concentration des produits dans le sol durant l'été et au lessivage printanier et automnal, au cours des phases de germination et de croissance de la végétation (Robles, 1999). On peut facilement imaginer des conséquences encore plus néfastes sur les écosystèmes aquatiques, notamment dans les milieux plus fermés comme les plans d'eau.

Pour montrer l'existence de phénomènes allélopathiques en milieu naturel, il convient de déterminer si certaines molécules synthétisées par le végétal possèdent des potentialités toxiques pour d'autres organismes (Leather & Einhellig, 1987). Par exemple, des études récentes ont mis en évidence les propriétés allélopathiques de l'hydrophyte *Myriophyllum spicatum* L. et son effet inhibiteur très fort, grâce à la présence de 4

polyphénols, sur le développement de deux espèces d'algues : *Microcystis aeruginosa* et *Phormidium tenue* (Nakai *et al.*, 2000). Comme nous l'avons déjà signalé, les *Ludwigia* contiennent de très nombreux composés possédant de multiples propriétés, notamment médicinales, qui en font *a priori* d'excellents candidats pour ce type de recherche. De plus, certaines caractéristiques écologiques de ces invasives nous incitent à penser que plusieurs de leurs métabolites secondaires pourraient avoir des effets allélopathiques sur d'autres organismes. Tout d'abord, les animaux évitent de les consommer et peu d'hydrophytes cohabitent avec les *Ludwigia* au sein de ces herbiers plus ou moins monospécifiques. De plus, on observe des substances huileuses, apparemment excrétées par les poils, l'épiderme, les stipules et les minifeuilles des tiges émergées qui se répandent à la surface de l'eau et forment de vastes taches irisées. Enfin, nous avons mis en évidence au moins 5 composés de types flavonoïdes communs aux deux taxons étudiés, dont la Myricétine et la Quercétine (Fig. 3. 22).

En général, les tests d'allélopathie sont réalisés à partir de broyats ou de substances extraites de la plante, isolées et plus ou moins concentrées. Sachant que l'action des allélochimiques est effective si les composés sont véhiculés jusqu'aux espèces cibles, nous avons directement cherché à savoir si l'eau des herbiers de *Ludwigia* présentait des substances inhibant la germination des graines et la croissance des plantules d'autres espèces végétales. La toxicité des taxons de *Ludwigia* a été évaluée sur deux espèces cibles : *Lactuca sativa* L. var. *batavia* et *Nasturtium officinale* R. Brown. La première correspond au cultivar standard le plus utilisé pour les bio-essais, de par sa sensibilité aux allélochimiques (Robles, 1999). La seconde a été choisie car il s'agit d'une plante aquatique commune et assez résistante aux variations des conditions environnementales. Notre expérimentation consiste à effectuer des bio-essais mettant en contact de l'eau prélevée au sein des bacs de culture de *Ludwigia* avec des graines de *Lactuca* et de *Nasturtium*. Des tests statistiques ont été réalisés sur les moyennes des mesures de croissance à l'aide des analyses de variance (ANOVA).

2. 1. 1. GERMINATION ET ANOMALIES

Les taux de germination se révèlent toujours très élevés pour la laitue (> 90 %), mais bien inférieurs et variables pour le cresson (entre 53 % et 71 %). Ces pourcentages ne

présentent pas de différences significatives au cours des trois mois d'expérimentation, entre les plantules témoins et les celles poussant sur les milieux à *Ludwigia* (Fig. 5. 4 et 5).

Les anomalies rencontrées se caractérisent par des cotylédons mal formés, des plantules flétries et des arrêts de croissance après germination. Leurs taux montrent des divergences flagrantes, notamment à partir du mois de mai.

- En février, les pourcentages d'anomalies sont très faibles (< 4%) pour les graines témoins et celles germant sur l'eau des bacs à *L. peploides* et *L. grandiflora*.

- En mai, ces taux s'élèvent à 2,4% pour les plantules témoins des deux espèces cibles. En revanche, pour la laitue, ils atteignent 3,9% avec l'eau des bacs de *L. peploides* et 4,3% avec l'eau de *L. grandiflora*. Les plantules de cresson présentent des taux d'anomalies encore plus importants : 7,1% et 8,2% respectivement.

- En août, le pourcentage d'anomalies croît jusqu'à 8,6% pour les plantules témoins de cresson et celles traitées avec le milieu de *L. peploides* et atteignent 16,4% pour les germinations poussant avec l'eau des bacs de *L. grandiflora*. Cette tendance s'accroît chez la laitue où le taux de malformations de 1,8% seulement dans les boîtes témoins, s'élève à 10,7 % pour les plantules traitées avec l'eau des bacs à *L. peploides* et parvient même à 22% pour celles des boîtes de *L. grandiflora*.

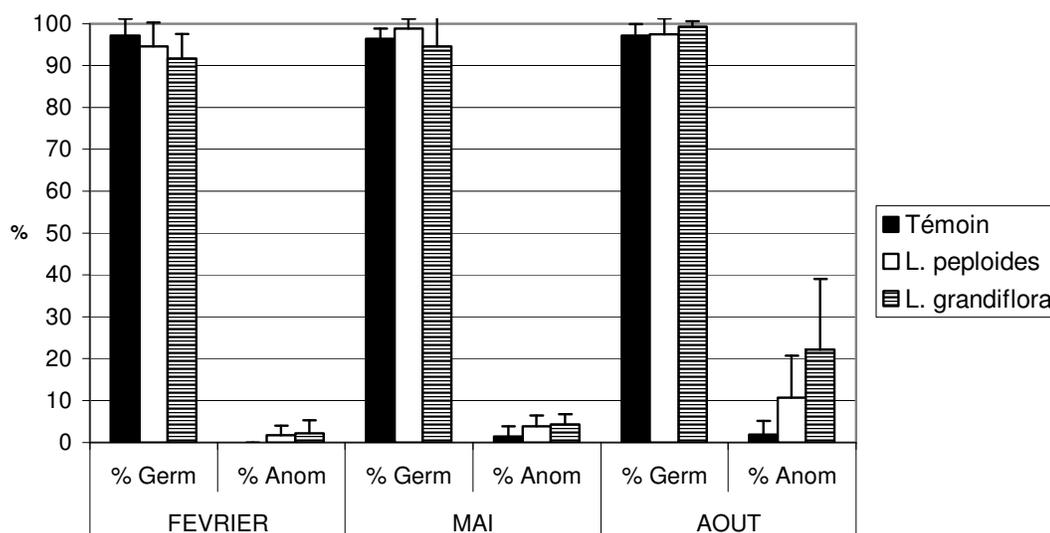


Figure 5. 4 : Variation des pourcentages de germinations (Germ) et d'anomalies (Anom) après 15 jours de germination des plantules de Laitue.

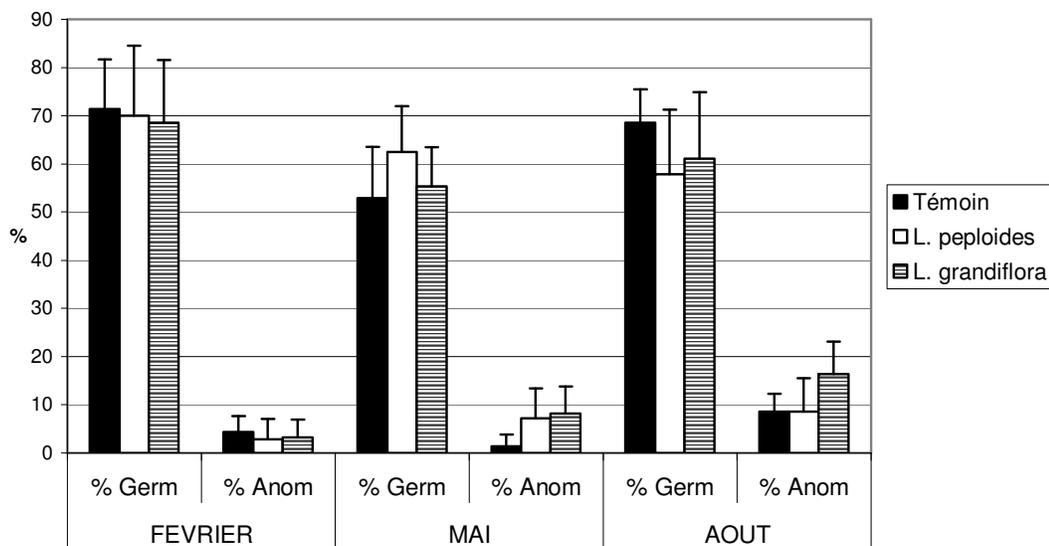


Figure 5. 5 : Variation des pourcentages de germinations (Germ) et d'anomalies (Anom) après 15 jours de germination des plantules de Cresson

2. 1. 2. CROISSANCE

La croissance des plantules (Fig. 5. 6 et 5. 7) est plus importante en février qu'en mai et août. Cela peut correspondre à des conditions environnementales moins favorables aux germinations (température, humidité, ensoleillement...) à partir du mois de mai.

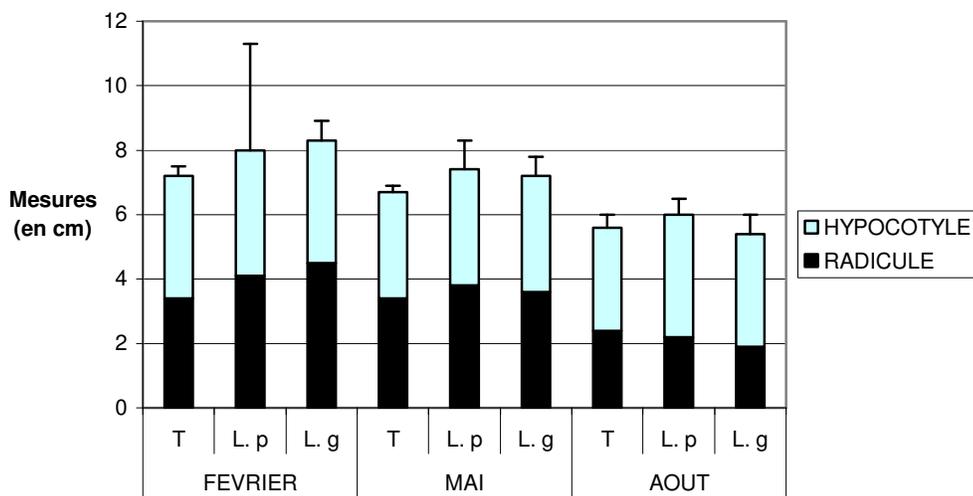


Figure 5. 6 : Variation de la longueur de la radicule et de l'hypocotyle des plantules de Laitue après 15 jours de germination (T : Témoin, L. p : *Ludwigia peploides* ; L. g : *Ludwigia grandiflora*)

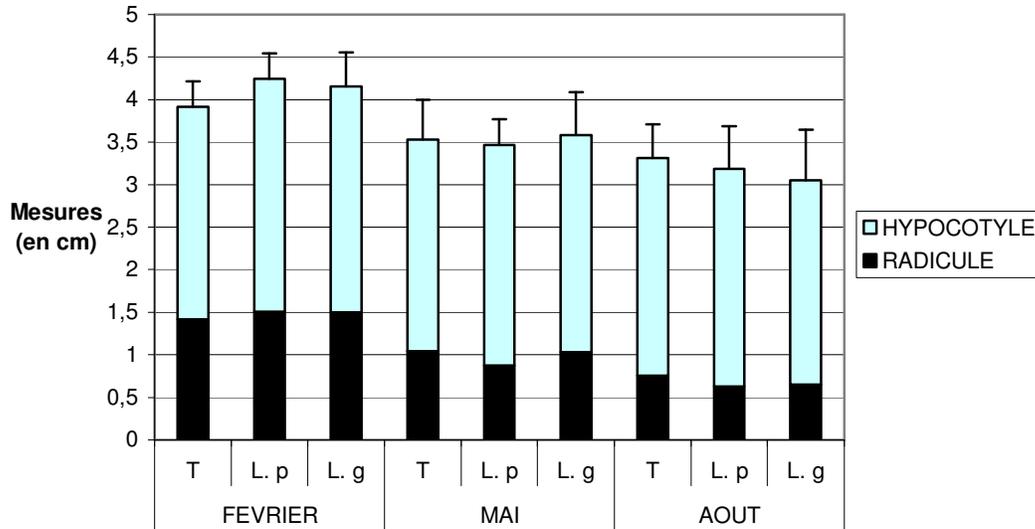


Figure 5. 7 : Variation de la longueur de la racine et de l'hypocotyle des plantules de Cresson après 15 jours de germination (T : Témoin, L. p : *Ludwigia peploides* ; L. g : *Ludwigia grandiflora*)

L'analyse statistique des variances (Tab. 5. 6) montre un effet significatif d'interaction mois*invasif ($p < 0.01$) sur les pourcentages d'anomalies et la croissance des racines (Fig. 5. 8) et des hypocotyles (Fig. 5. 9) des plantules de laitue. *L. grandiflora* semble d'ailleurs avoir un effet négatif plus important sur le développement de cette espèce que *L. peploides*. En revanche, seul l'effet mois joue sur la croissance des jeunes pousses de cresson (Fig. 5. 10 et 5. 11).

A première vue, le taux de germination des deux espèces cibles ne semble pas vraiment influencé par le développement des *Ludwigia*. Cependant, les taux d'anomalies après 15 jours de germination s'avèrent plus importants lorsque les jeunes pousses croissent en présence de l'eau des bacs des *Ludwigia*. En outre, nous avons mis en évidence un effet significatif d'interaction mois*invasif sur la croissance des plantules de laitue. *L. grandiflora* montre d'ailleurs un effet négatif supérieur à *L. peploides*. L'existence de ces perturbations du développement nous paraît fondamentale si l'on considère le parfait état et le dynamisme des deux espèces cibles choisies. Par contre, si on envisage le cas de maintes espèces rares et très menacées des zones humides en France, on peut, à juste titre, craindre le pire et des répercussions plus sévères.

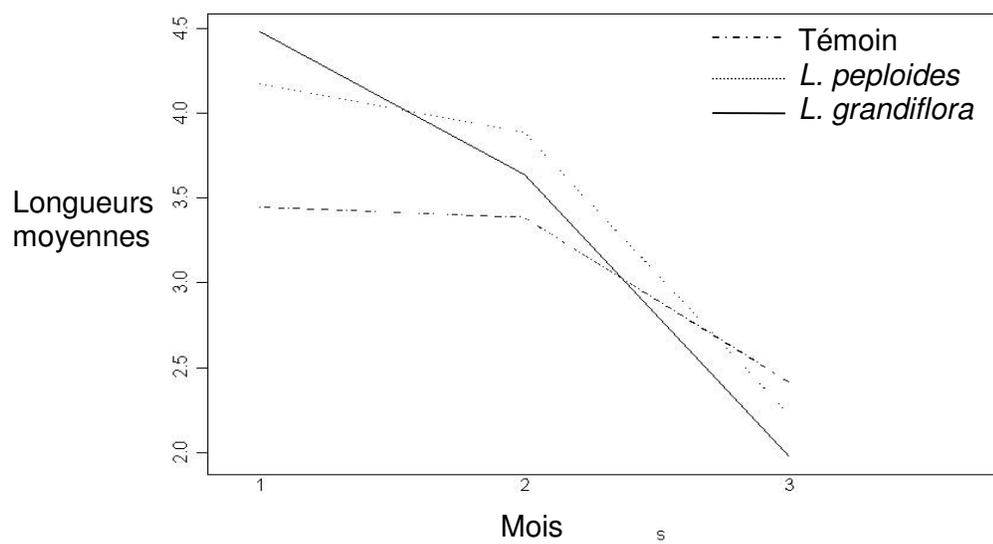


Figure 5. 8 : Interaction des effets mois*invasives sur la longueur moyenne de la racine des plantules de laitue (Mois : 1 = février ; 2 = mai ; 3 = août)

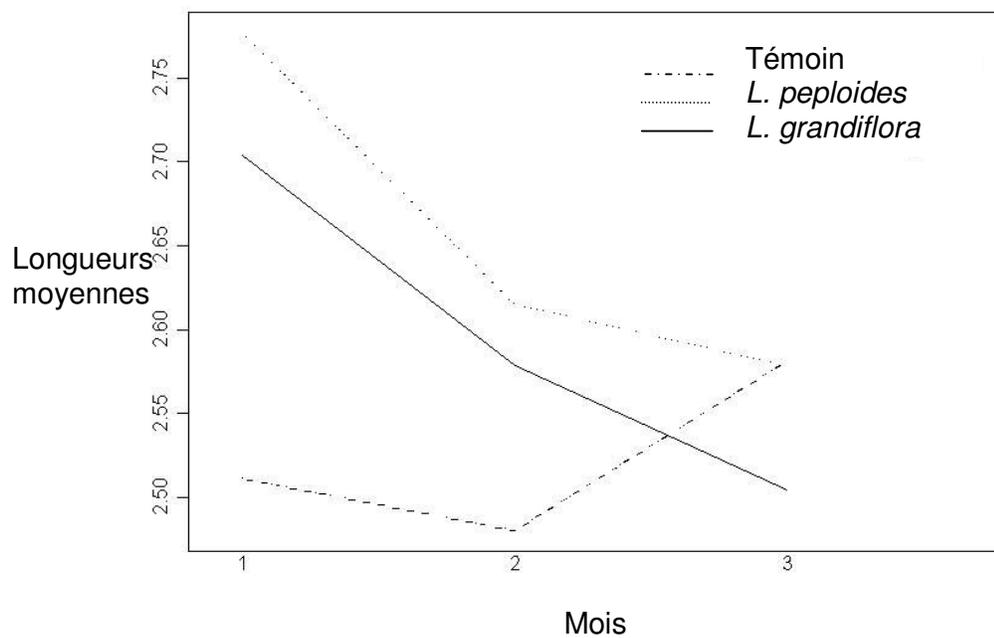


Figure 5. 9 : Interaction des effets mois*invasives sur la longueur moyenne de l'hypocotyle de plantules de laitue (Mois : 1 = février ; 2 = mai ; 3 = août)

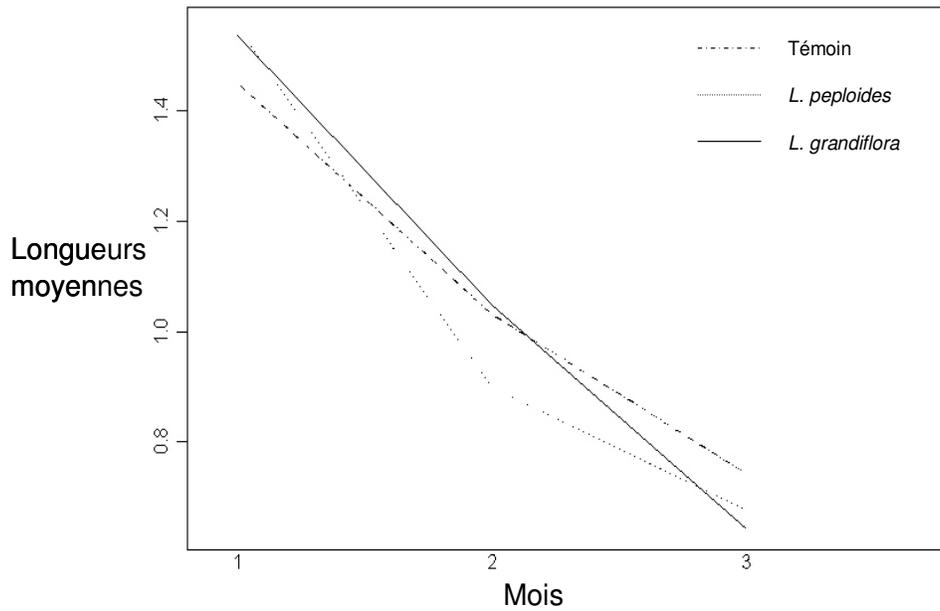


Figure 5. 10 : Interaction des effets mois*invasives sur la longueur moyenne de la racicule du cresson (Mois : 1 = février ; 2 = mai ; 3 = août)

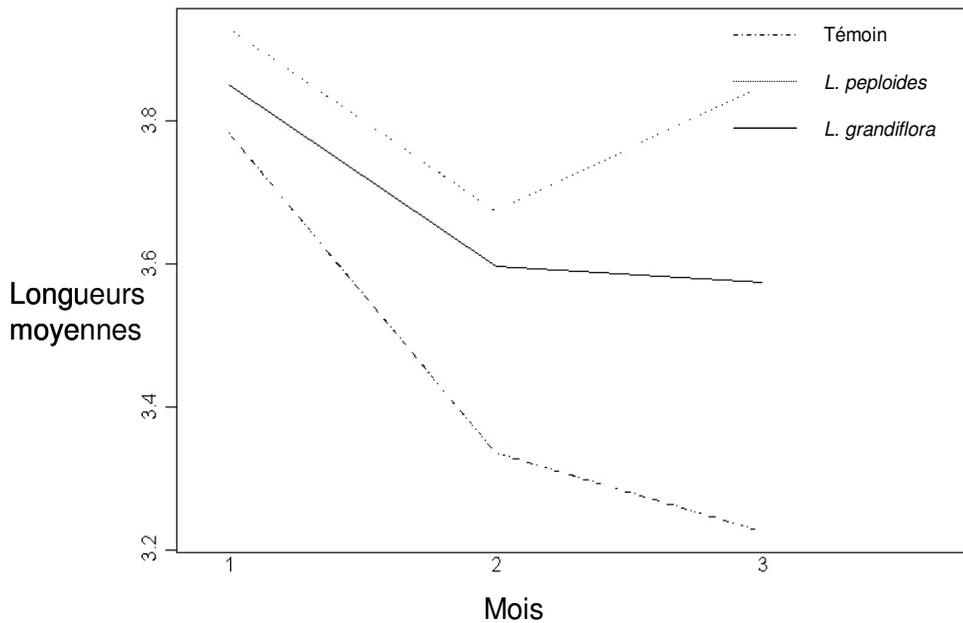


Figure 5. 11 : Interaction des effets mois*invasives sur la longueur moyenne de l'hypocotyle du cresson (Mois : 1 = février ; 2 = mai ; 3 = août)

	Df	Sum of Sq	Mean Sq	F Value	Pr(F)
invasive	2	32.959	16.4793	17.7891	0.0000000
Mois	2	1135.249	567.6243	612.7421	0.0000000
Bacs %in% invasive	2	9.033	4.5166	4.8756	0.0077280
invasive:Mois	4	101.604	25.4011	27.4201	0.0000000
(Bacs %in% invasive):Mois	4	6.749	1.6871	1.8212	0.1220668
Residuals	1862	1724.896	0.9264		

Résultats de l'analyse de la variance pour la croissance des racines de Laitue

	Df	Sum of Sq	Mean Sq	F Value	Pr(F)
invasive	2	35.6520	17.82600	57.58128	0.0000000
Mois	2	36.6768	18.33841	59.23645	0.0000000
Bacs %in% invasive	2	0.7469	0.37344	1.20627	0.2995448
invasive:Mois	4	10.6696	2.66740	8.61621	0.0000007
(Bacs %in% invasive):Mois	4	1.1159	0.27896	0.90111	0.4624086
Residuals	1862	576.4376	0.30958		

Résultats de l'analyse de la variance pour la croissance des hypocotyles de Laitue

	Df	Sum of Sq	Mean Sq	F Value	Pr(F)
invasive	2	0.5925	0.29627	0.9049	0.4048701
Mois	2	134.6939	67.34694	205.7043	0.0000000
Bacs %in% invasive	2	1.7213	0.86063	2.6287	0.0726135
invasive:Mois	4	2.7104	0.67759	2.0696	0.0826493
(Bacs %in% invasive):Mois	4	0.9939	0.24848	0.7590	0.5520724
Residuals	1129	369.6311	0.32740		

Résultats de l'analyse de la variance pour la croissance des racines de Cresson

	Df	Sum of Sq	Mean Sq	F Value	Pr(F)
invasive	2	2.4451	1.222542	2.827411	0.0595848
Mois	2	4.0629	2.031469	4.698241	0.0092902
Bacs %in% invasive	2	0.2339	0.116949	0.270471	0.7630696
invasive:Mois	4	2.7482	0.687046	1.588951	0.1749161
(Bacs %in% invasive):Mois	4	2.3517	0.587931	1.359727	0.2458930
Residuals	1129	488.1675	0.432389		

Résultats de l'analyse de la variance pour la croissance des hypocotyles de Cresson

Tableaux 5. 6 : Résumé des résultats de l'analyse des variances.

Ces premiers résultats positifs sont probablement en-dessous de la réalité de terrain puisque nous avons maintenu les bacs à volume constant (30 L par ajout d'eau du robinet). Or, dans la nature, au printemps et surtout en été, l'eau s'évapore et les concentrations des divers produits s'élèvent, en particulier dans la région méditerranéenne. La réalisation de tests complémentaires à partir de substances extraites directement des plantes permettra de faire la part réelle des phénomènes allélochimiques sur la germination et la croissance des espèces végétales cibles.

2. 2 RELATIONS DYNAMIQUES AVEC LES AUTRES MACROPHYTES

2. 2. 1. RELATIONS ENTRE LES *LUDWIGIA* ET LES HELOPHYTES

En 2002, l'herbier à *L. grandiflora* de la Siagne s'étendait sur 750 m² et la profondeur d'eau atteignait en moyenne 60 cm. Ce peuplement est bordé par une roselière à *Typha latifolia* L. qui forme une anse côté rive. En 2003, la superficie de l'herbier a augmenté jusqu'à 1090 m², en progressant vers le centre du cours d'eau, grâce à l'accumulation de matières en suspension qui a engendré un comblement progressif de ce milieu. La profondeur du sédiment était d'ailleurs impressionnante (plus de 2 m) alors que le substrat initial se composait essentiellement de cailloux et de graviers. Pourtant, en 2004, l'herbier a fortement régressé jusqu'à 225 m² et la profondeur d'eau n'était plus que de 30 cm en été. Ce recul provient peut être de la canicule de l'été 2003 qui a engendré une baisse importante du niveau de l'eau. L'herbier s'est déplacé vers les berges et, en contre partie, la population de *Typha latifolia*, dotée d'un meilleur ancrage au sol, a progressé plus vite en profitant du comblement antérieur du milieu. Sur les zones exondées, *L. grandiflora* reste présente mais sous forme prostrée d'où la dominance des Massettes, véritables héliophytes opportunistes. Ce processus montre les fluctuations et aussi les limites de l'invasive *L. grandiflora*. En occupant des niches vacantes entre la pleine eau et la rive, ce taxon engendre un comblement progressif du milieu et transforme ainsi la topographie des berges qui deviennent accessibles aux autres hydrophytes, mais surtout aux héliophytes dotés de tiges à développement saisonnier et longtemps persistantes durant l'année. Si la progression et la croissance de l'herbier à *Ludwigia* ne sont pas assez rapides, celui-ci est vite rattrapé par les autres macrophytes. Sur le site de la Siagne, cette avancée

semble freinée par la vitesse importante du courant au centre du cours d'eau et le fort marnage dû aux lâchers réguliers de la retenue EDF située à quelques kilomètres en amont.

L. peplodes subit la même concurrence interspécifique sur le site de la Souille. En effet, la progression de cet herbier est suivie de près par un immense peuplement à *Phragmites australis* (Car.) Steudel qui semble chaque année gagner du terrain sur ce taxon invasif. Cependant, les contraintes hydrodynamiques ne posent ici aucun problème à l'avancée de l'herbier vers le centre du plan d'eau car le système est quasiment clos.

2. 2. 2. RELATIONS ENTRE LES *LUDWIGIA* ET LES AUTRES HYDROPHYTES

Un certain nombre de macro-algues se développent au sein des herbiers de *Ludwigia*. Plusieurs espèces appartenant aux genres *Spirogyra* Link., *Mougeotia* Agardh, *Zygnema* Agardh, *Melosira* Agardh et *Diatoma* Bory se rencontrent dans le peuplement du site de Durance, ainsi que des *Cladophora* Kützing dans celui de la Souille. Nous avons souvent observé *Ceratophyllum demersum* L. dans de nombreux herbiers du Sud de la France. En Camargue, dans les milieux plus ou moins exondés, *L. peplodes* se retrouve régulièrement en mélange avec des *Ranunculus spp.* et des *Scirpus spp.*

Par contre, peu de macrophytes ont été inventoriés dans les herbiers à *L. grandiflora*. Nous avons cependant remarqué quelques pieds de *Myriophyllum spicatum* L. dans le peuplement de la Siagne. Le site de la Frayère montre plus de diversité avec la présence d'autres espèces aquatiques, mais aussi de nombreuses espèces terrestres dont un cortège impressionnant de xénophytes. Toutefois, pendant l'été, *L. grandiflora* prédomine largement. Une première analyse des communautés macrophytiques de ce cours d'eau méditerranéen temporaire, soumis à de fortes perturbations naturelles et anthropiques, a été réalisée au cours d'un cycle hydrologique. Les perturbations naturelles se caractérisent par des crues annuelles régulières et cataclysmiques (juin 1994 : débit de 150 m³.s⁻¹), et de longues périodes d'étiage (de juin à octobre). Les pressions anthropiques sont liées à l'urbanisation intense de ce secteur pavillonnaire, à l'agriculture, aux rejets d'une station d'épuration, aux curages et recalibrations fréquents de ce cours d'eau.

A chaque campagne de prélèvements, les macrophytes ont été inventoriés et leur pourcentage de recouvrement spécifique estimé, sur un tronçon de rivière retenu comme

aire d'échantillonnage (protocole IBMR : Indice Biologique des Macrophytes des Rivières). La communauté macrophytique de la station étudiée sur la Frayère se caractérise par une grande richesse spécifique, avec une composition mixte d'espèces aquatiques et terrestres. En effet, de par ses caractéristiques hydrologiques et ses fréquentes perturbations, ce secteur comprend un cortège important d'espèces terrestres (33 dont une majorité de rudérales et de xénophytes) et 35 espèces aquatiques, dont seulement 3 hydrophytes : *Ludwigia grandiflora*, *Cladophora* sp. et *Vaucheria* sp. (Tab. 5. 7).

Tableau 5.7 : Liste floristique des taxons recensés sur l'aire prospectée (Frayère 2002 et 2003).

Hydrophytes

Cladophora sp.
Vaucheria sp.
Ludwigia grandiflora subsp. *hexapetala*

Hélophytes

Apium nodiflorum (L.) Lag.
Carex pendula Hudson
Carex pseudocyperus L.
Cyperus eragrostis Lam.
Cyperus longus L.
Lycopus europaeus L.
Lythrum salicaria L.
Nasturtium officinale R. Br.
Phalaris arundinacea L.
Polygonum hydropiper L.
Polygonum mite Schrank
Polygonum persicaria L.
Veronica anagallis-aquatica L.

Espèces des milieux humides

Agrostis stolonifera L.
Bidens tripartita L.
Brachypodium sylvaticum (Hudson) Beauv.
Calystegia sepium (L.) R. Br.
Cyperus fuscus L.
Dorycnium rectum (L.) Ser.
Echinochloa crus-galli (L.) Beauv.
Equisetum arvense L.
Equisetum telmateia Ehrh.
Epilobium hirsutum L.
Epilobium parviflorum Shreber
Eupatorium cannabinum L.
Juncus sp.
Mentha suaveolens Ehrh.
Polypogon viridis (Gouan) Breistr.
Ranunculus ficaria L. subsp. *ficariiformis* (Schultz) Rouy
Saponaria officinalis L.
Scrophularia auriculata L.
Solanum dulcamara L.

Espèces terrestres

Artemisia grex vulgaris
Artemisia cf. *verlotiorum* Lamotte
Cardamine hirsuta L.
Cerastium glomeratum Thuill.
Chenopodium album L.
Coronopus didymus (L.) Sn.
Erigeron karvinskianus DC.
Euphorbia peplus L.
Foeniculum vulgare Miller
Fumaria capreolata L.
Galium aparine L.
Galium mollugo L. subsp. *erectum* Syme
Geranium robertianum L. subsp. *purpureum* (Vill.) Nyman
Lactuca serriola L.
Medicago sativa L.
Melilotus officinalis (L.) Pallas
Plantago major L.
Poa annua L.
Polygonum grex aviculare
Ranunculus sp.
Ranunculus repens L.
Rumex crispus L.
Rumex sp.
Senecio vulgaris L.
Sonchus oleraceus L.
Stellaria grex media
Trifolium pratense L.
Trifolium repens L.
Urtica dioica L.
Verbena officinalis L.
Veronica persica Poiret
Xanthium italicum L.
Xanthium strumarium L.

En juillet 2002 (Fig. 5. 8) l'aire étudiée est recouverte à 97% par les végétaux. *Ludwigia grandiflora* prédomine avec un taux de recouvrement de 66 % et s'accompagne de *Apium nodiflorum* (9 %), *Brachypodium sylvaticum* (3%) et *Bidens tripartita* (1,5%). *Nasturtium officinale* n'est pas encore visible.

Après le curage du site début août, la reconstitution de la végétation a été très rapide. Ainsi, en septembre, grâce à une forte croissance, *L. grandiflora* montre un recouvrement de 35%, en mélange avec *Nasturtium officinale* (37 %) et *Apium nodiflorum* (3 %). Les espèces strictement aquatiques, qui s'étaient développées dans le lit avant le curage, sont toujours représentées : *Cladophora* sp. et *Vaucheria* sp. Parmi les espèces des milieux humides *Polypogon viridis* et *Bidens tripartita* recouvrent 8% du secteur d'étude. Certains hygrophytes disparaissent (*Brachypodium sylvaticum*, *Eupatorium cannabinum*, *Ranunculus ficaria*, *Scrophularia auriculata* et *Solanum dulcamara*), tandis que *Cyperus fuscus* se développe. En ce qui concerne les espèces terrestres, on constate l'absence de *Galium aparine* et l'apparition de *Xanthium strumarium*. *Rumex crispus* et *Urtica dioica* présentent un taux de recouvrement inférieur à 5%.

En décembre, le couvert végétal devient assez faible (7%) et se compose essentiellement de 4% d'algues (*Cladophora* sp. et *Vaucheria* sp.) et de 1,5% de *Polypogon viridis*. *L. grandiflora* subsiste uniquement sous forme de rares tiges éparses qui ne recouvrent plus que 0,3% de la station. Seules quelques plantes terrestres très robustes, ayant résisté à la crue, sont encore présentes sur le site.

L'année suivante, en juin 2003, la période d'étiage commence et les espèces terrestres recolonisent petit à petit l'ensemble du lit du cours d'eau. Parmi les plantes aquatiques, *L. grandiflora* croît rapidement et devient dominante (32%). *Brachypodium sylvaticum* et *Phalaris arundinaceae* présentent chacune un recouvrement de 13%, et *Apium nodiflororum* seulement 8%. Au cours du mois d'août, *L. grandiflora* envahit totalement le milieu, et résiste même à un assec drastique durant tout cet été de canicule.

L. grandiflora paraît parfaitement adapté aux perturbations naturelles et anthropiques qui semblent même constituées des facteurs favorisant son invasion. De par ses fortes capacités de bouturage et sa multiplication végétative intense, ce taxon eurycène colonise facilement des niches vacantes puis prolifère et empêche ainsi les autres espèces

de s'y installer ou de s'y maintenir, en raison de ses importantes capacités de compétition. De plus, il est à craindre que les changements climatiques globaux et les perturbations d'origine anthropique (raclages, pollutions, aménagements divers...) lui permettent de croître encore d'avantage. Les milieux aquatiques très perturbés sont donc des secteurs à hauts risques susceptibles de subir l'invasion de cette peste végétale. Même si leur développement est régulé par des périodes de crues et d'étiages, de nombreuses espèces vulnérables ou protégées ne pourront peut-être pas résister à l'impressionnante dynamique de colonisation de *L. grandiflora*. Rappelons que partout en France, les hydrophytes indigènes constituent, de très loin, l'élément de la Flore le plus menacé d'extinction (Verlaque *et al.*, 2002 ; Lavergne, 2003).

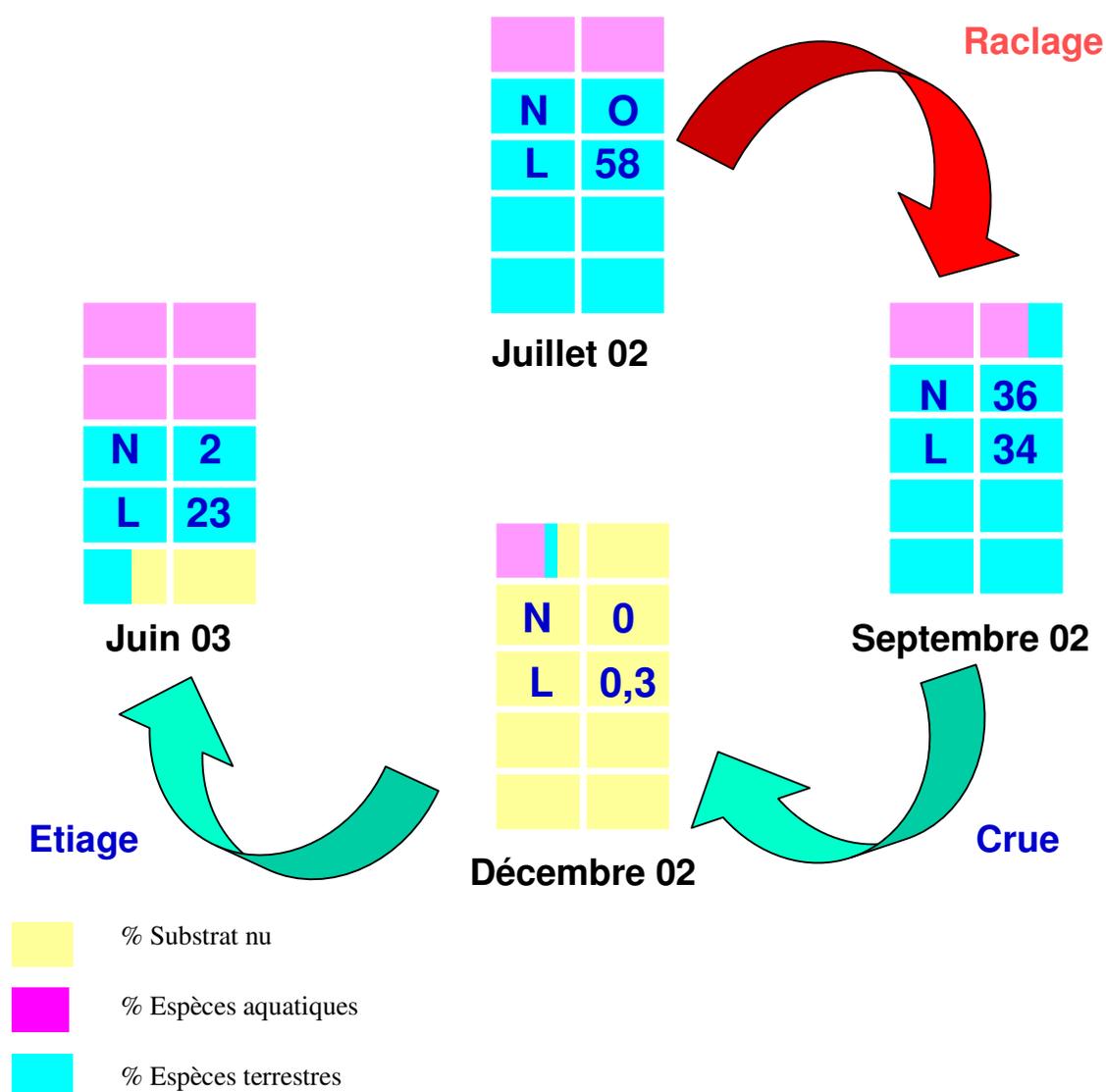


Figure 5. 8 : Schéma du cycle de développement de *Ludwigia grandiflora* (L) par rapport à *Nasturtium officinale* (N) et aux autres végétaux aquatiques ou terrestres.

2. 3 RELATIONS ENTRE LES *LUDWIGIA* ET LA MACROFAUNE

La macrofaune vivant dans les herbiers prospectés en avril 2002 est assez variée, et composée de quatre classes d'invertébrés benthiques : Annélides (Achètes, Oligochètes), Mollusques (Gastéropodes), Crustacés (Amphipodes) et Insectes (Coléoptères, Diptères, Epheméroptères, Odonates, Plécoptères et Trichoptères). Ces différentes communautés de macro-invertébrés, caractérisées par une richesse spécifique et une diversité importantes, montrent qu'il s'agit bien d'un biotope potentiel pour la macrofaune (Fig. 5. 8).

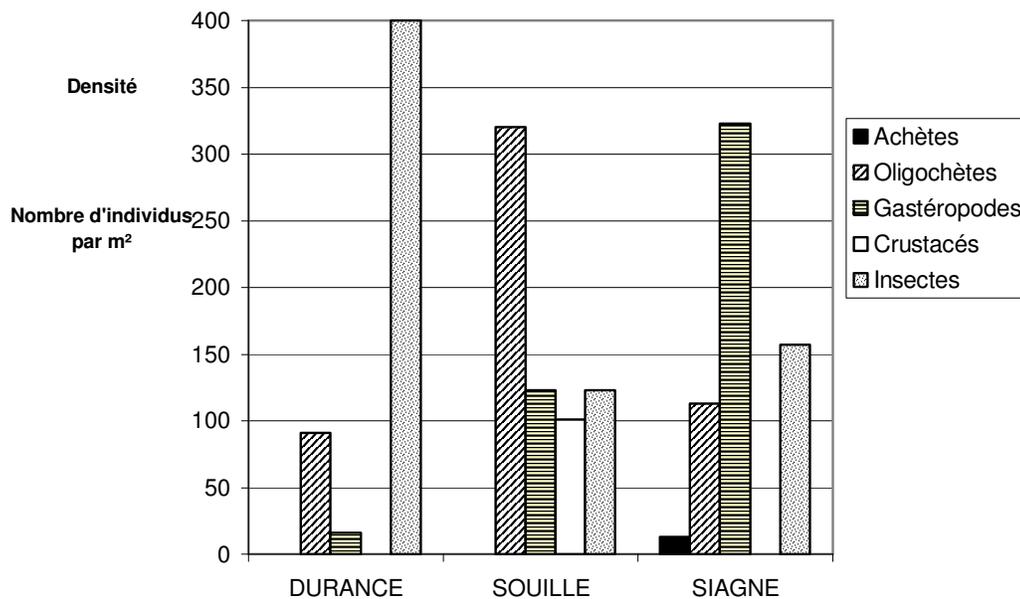


Figure 5. 8 : Variation de la densité en macro-invertébrés (nombre d'individus par mètre carré) dans les différents herbiers prospectés en avril 2002

Les Oligochètes, organismes appartenant au groupe fonctionnel des décomposeurs constituent une part importante de ces communautés ; ils sont principalement représentés par *Eiseniella tetraedra*. L'existence de nombreux Gastéropodes dans l'herbier à *L. grandiflora* de la Frayère (*Potamopyrgus jenkinsi*, *Lymnea truncatula*, *Lymnea peregra*, *Physa fontinalis*, *Gyraulus laevis* et *Succinea putris*) et dans celui à *L. peploides* de la Souille (*Bithynia tentaculata* et *Aplexa hypnorum*) laisse envisager l'hypothèse d'un éventuel broutage, ce qui confirmerait leur développement sur les feuilles de nos plantes en aquarium. Il ne faut cependant pas minimiser le rôle des autres végétaux associés aux herbiers de *Ludwigia* (macrophytes, macroalgues et épiphyton) qui pourraient représenter une ressource naturelle, et peut-être privilégiée, de nourriture pour cette faune de

consommateurs primaires. Dans ces conditions, les populations de *Ludwigia* ne constitueraient qu'un type d'habitat (parmi d'autres) favorable à l'installation et à la vie de ces invertébrés. Les différents herbiers sont également peuplés de nombreux Odonates (*Caenis luctuosa* sur la Siagne), Ephémères (*Ephemera danica* sur la Siagne), Trichoptères (*Limnophilus rhombicus* sur la Souille) et Coléoptères (*Stenelmis canaliculata*, *Oulimnius troglodytes*, *Elmis maugetii*, *Helicus substriatus* sur la Frayère).

Enfin, la présence de certains vertébrés (grenouilles, poissons) se déplaçant au sein de l'herbier de Durance, au cours de l'été, témoigne aussi d'une possibilité d'hébergement pour la macrofaune sur ces sites à certaines périodes de l'année. De nombreuses poules d'eau ont été souvent observées au niveau du vaste peuplement de la Souille.

3. DISCUSSION

L'impact des herbiers de *Ludwigia* sur les **paramètres abiotiques** du milieu indique des tendances différentes selon les taxons. Les populations de Durance, à *L. peploides*, et mixte de Camargue (20% de *L. grandiflora*) engendrent peu de modifications de la qualité de l'eau. Par contre, le peuplement monospécifique à *L. grandiflora* de la Siagne génère, en été, une crise dystrophique caractérisée par une importante hypoxie et une forte concentration en sulfures. Un processus analogue a été décrit dans l'étang du Prévost (lagune du littoral languedocien), suite à la prolifération d'*Ulva lactuca* (Caumette, 1987). Dès l'anoxie et la présence de sulfures dans la colonne d'eau, la mortalité des organismes devient spectaculaire et des bancs entiers de poissons sont alors décimés. Une concentration de 1 ppm de sulfures dans l'eau est considérée comme toxique pour les animaux, car ce composé réagit avec les groupements métalliques des systèmes cytochromes et d'autres molécules comportant des éléments métalliques. Les fortes teneurs en sulfures mesurées dans la Siagne témoignent d'une importante intoxication du milieu. Or, il s'agit d'un système ouvert avec une épaisse couche d'eau (secteur lénitique du cours d'eau) qui paraissait *a priori* moins propice à une crise dystrophique que les deux autres sites (Souille et Scamandre : milieux fermés et moins profonds). Des carpes mortes s'observent parfois au milieu du peuplement. Ces individus, venus sans doute frayer dans l'herbier, ont été piégés et intoxiqués par les sulfures. Dans les Landes, on peut ramasser des poissons morts après une forte chaleur dans le Marais d'Orx (Lebougne, 2001). Dans

cet écosystème fermé, l'impact des sulfures devrait être encore plus marqué. Tout ceci explique pourquoi les pêcheurs de Gironde arrachent, depuis longtemps, sans pitié les *Ludwigia* (Jovet & Bourasseau, 1952).

En s'appuyant sur l'hypothèse des propriétés **allélopathiques** et/ou antibiotiques de certaines plantes supérieures, certains auteurs ont démontré que les fortes densités d'hélo- et hydrophytes engendraient une inhibition du phytoplancton de la zone littorale (Hogetsu *et al.*, 1960 ; Goulder, 1969 ; Dokulil, 1973). Quelques études ont déjà mis en évidence les propriétés antibactériennes de *Carpobrotus edulis* L. (Watt & Pretorius, 2001) et de *Ludwigia octovalvis* L. (sur *Streptococcus mutans* : Chen *et al.*, 1972). D'après nos premières observations, l'eau des herbiers de *L. peploides* et surtout de *L. grandiflora* stimule plutôt la prolifération de certaines communautés bactériennes. Leur composition devra prochainement être précisée afin de vérifier d'éventuelles propriétés bactéricides. En fait, il est assez surprenant de constater l'absence de toute prolifération et de turbidité dans l'eau non renouvelée des aquariums.

Certains végétaux méditerranéens tels que *Cistus monspeliensis* L. et *Lavandula stoechas* L. émettent dans le sol des substances solubles toxiques inhibant la régénération de leurs concurrentes. Après la germination, les plantules utilisent leurs substances de réserve, ensuite elles puisent dans le substrat les nutriments indispensables à leur croissance. En présence de produits toxiques ou allélopathiques, il y a souvent apparition de nombreuses anomalies chez les jeunes pousses (plus ou moins viables). On constate aussi une inhibition de la croissance des plantules d'aspect normal qui affecte en priorité le système racinaire (Deleuil, 1962, 1966 ; Robles, 1999). Ces malformations limitent l'absorption des éléments nutritifs nécessaires au développement des individus, condamnés ainsi à dépérir. Nous avons pu observer les mêmes phénomènes chez *L. peploides* et surtout *L. grandiflora* : effets allélopathiques notables sur la croissance des plantules de l'espèce cible standard *Lactuca sativa*. Ces premiers résultats prouvent que les deux taxons ont un effet négatif sur les écosystèmes aquatiques. D'autres tests complémentaires de germination et de croissance devront être effectués sur des composés extraits des plantes, afin de cibler les substances responsables de cette inhibition.

Les **végétaux** entretiennent des relations le plus souvent de type compétition. La principale conséquence d'une invasion sur les écosystèmes est la régression des espèces autochtones, voire la disparition des taxons rares et vulnérables (Burke & Grime, 1996). En effet, les plantes envahissantes peuvent modifier les habitats naturels ou semi-naturels en remplaçant un système à forte biodiversité par un peuplement presque monospécifique. Une espèce à croissance rapide et à forte capacité de colonisation pourra occuper un espace disponible et limiter l'accès à la lumière pour les concurrentes. C'est le cas pour les deux taxons de *Ludwigia* qui envahissent très vite tout l'espace disponible en « étouffant », et même en empoisonnant les autres espèces. Certains hydrophytes cohabitent parfois avec les *Ludwigia*, mais restent toujours sous représentés.

Pour de nombreux auteurs, parmi les plus graves menaces qui pèsent sur la biodiversité, juste après les pressions humaines directes (destruction et dégradation des habitats) se placent les dégâts occasionnés par l'expansion des taxons introduits (Heywood, 1989 ; Olivier *et al.*, 1995 ; Wilcove *et al.*, 1998 ; Muller, 2000 ; Olivieri & Vitalis, 2001). En réalité, l'invasion ne constitue souvent qu'une des diverses causes des extinctions et représente elle-même une conséquence de l'altération des habitats. L'invasion ne serait alors qu'un « coup de grâce » pour les espèces indigènes déjà en régression. En fait, comme le suggèrent Gurevitch et Padilla (2004), il existe très peu d'exemples probant sur la disparition d'espèces natives due à la prolifération des pestes végétales. Cependant, la disparition de maintes hydrophytes indigènes (ex : *Ludwigia palustris* dans plusieurs départements français) pourrait être corrélée à l'intense expansion des deux invasives. Seuls quelques héliophytes très robustes (*Typha*, *Phragmites*) montrent un réel caractère compétiteur dans certains secteurs exondés. En effet, le développement des herbiers de *Ludwigia*, en modifiant le type de substrat, faciliterait parfois l'implantation et l'expansion de ces espèces.

Les deux taxons de *Ludwigia* forment des herbiers *a priori* compatibles avec une vie aquatique variée, s'ils ne deviennent pas trop denses – ce qui est rarement le cas. En outre, l'apparition dans ces peuplements (en particulier ceux à *L. grandiflora*) de conditions hypoxiques et toxiques au cours de l'été, tout comme leurs propriétés allélopathiques pourraient décimer, à court terme, ces communautés aquatiques très vulnérables.

PARTIE 6

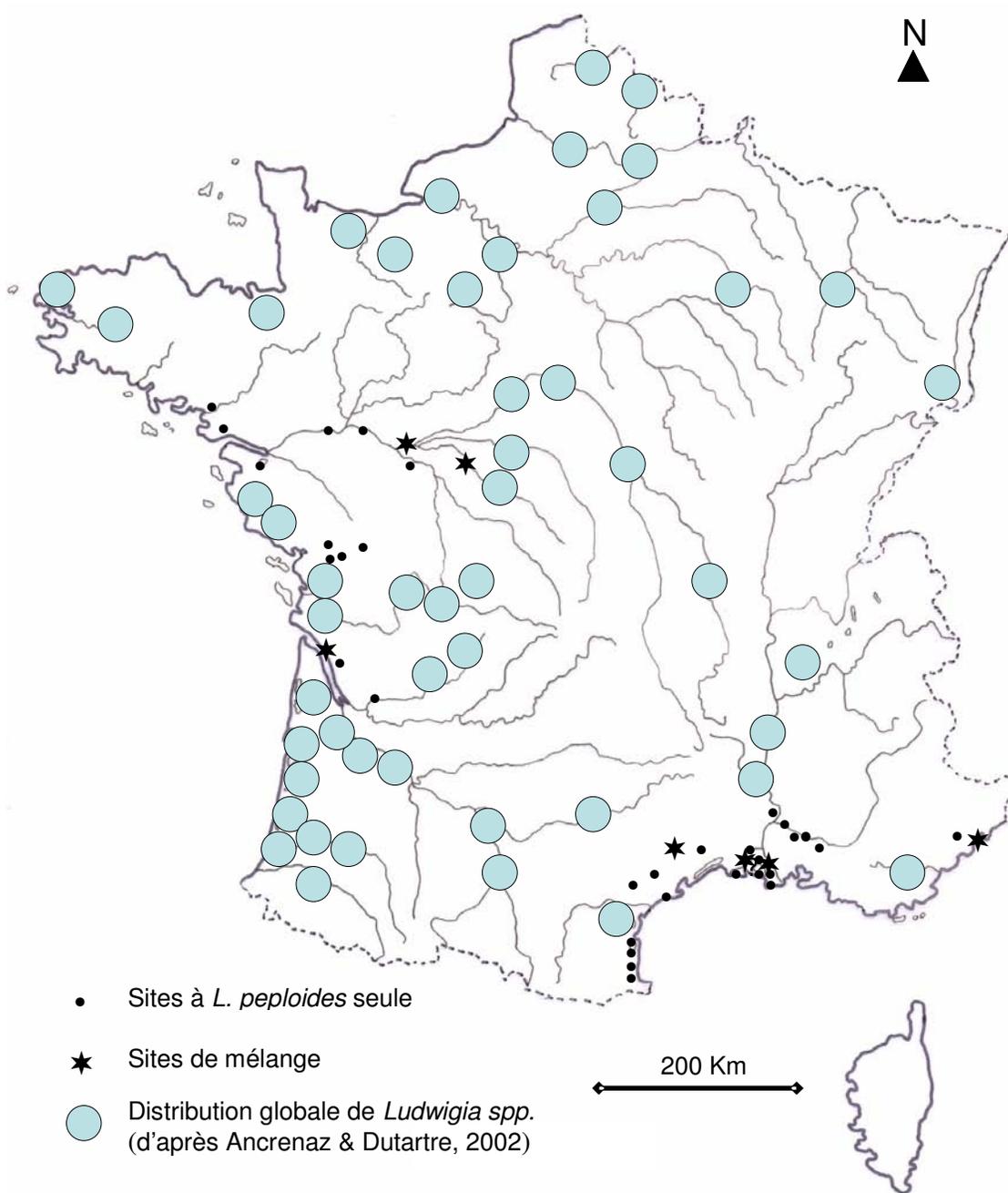
REPARTITION ACTUELLE ET PASSEE DES *LUDWIGIA* INVASIVES EN FRANCE

1. REPARTITION ACTUELLE DES *LUDWIGIA* EN FRANCE

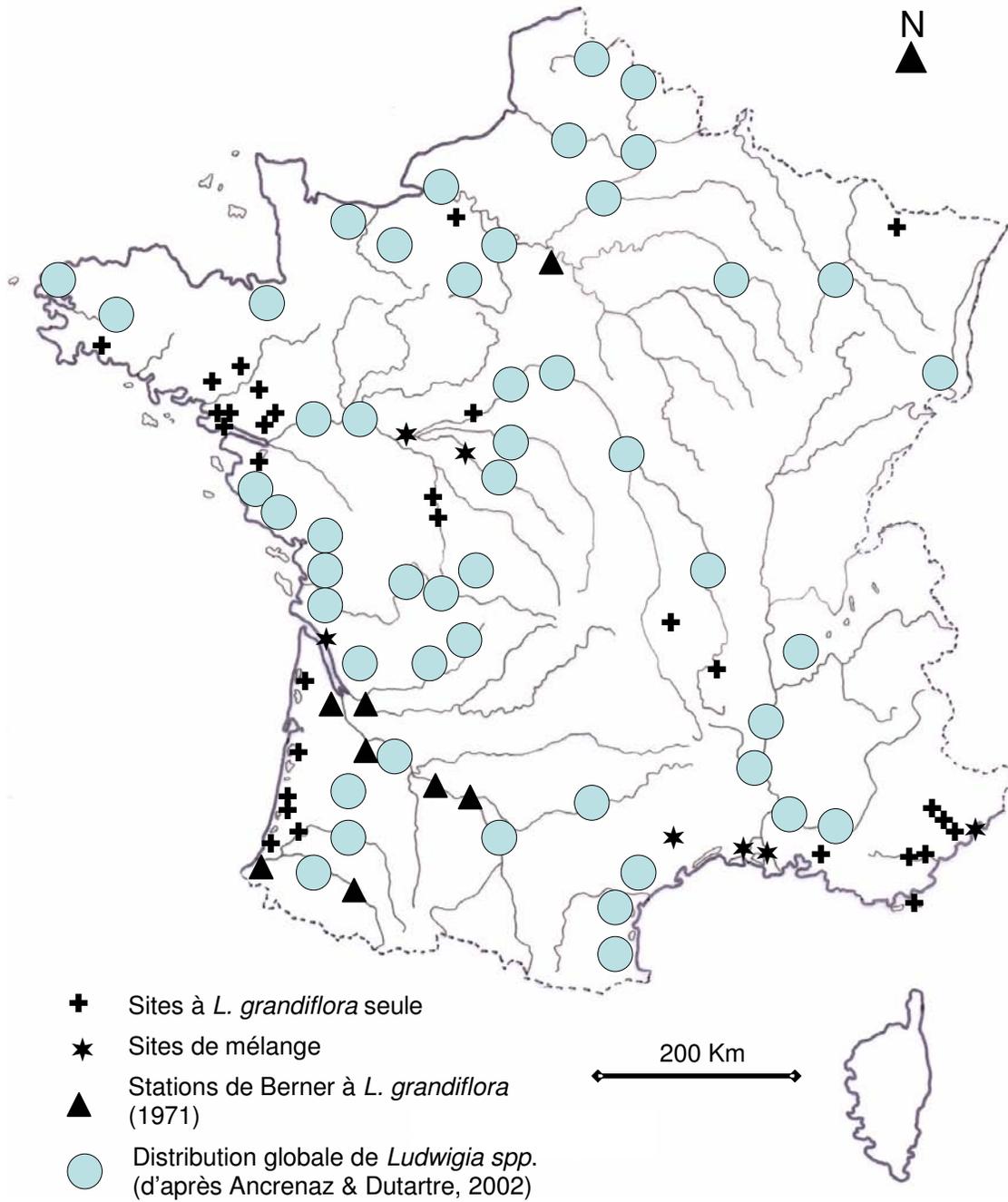
Grâce à la synthèse des innombrables signalisations des botanistes de terrain, Ancrenaz et Dutartre (2002) ont établi la distribution géographique actuelle des *Ludwigia* spp. invasives en France. Nous avons reporté sur les cartes 6. 1 et 2 l'ensemble des sites respectifs de *L. peploides* subsp. *montevidensis* (2x) et *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* (10x), après les vérifications taxonomiques indispensables, sur nos récoltes dans le Sud de la France et sur les échantillons d'herbiers aimablement envoyés par nos correspondants.

La cartographie des deux espèces demeure encore partielle, mais révèle déjà une certaine tendance. Le taxon diploïde colonise surtout la région méditerranéenne où il domine très largement. En Provence (Bouches-du-Rhône, Vaucluse et Gard), il pullule sur la Durance, la Touloubre, le Rhône et particulièrement en Camargue où il envahit presque tous les marais, les étangs littoraux d'eau douce et les canaux. Plus à l'Ouest, dans le Languedoc-Roussillon, l'Hérault, l'Aude et les Pyrénées-Orientales, il prolifère dans le Lez, l'Hérault, l'Orb, la Peyne, l'île Sainte-Lucie, le Tech, la Têt et l'Agly. Le seul secteur méditerranéen encore peu colonisé se situe dans les Alpes-Maritimes, où *L. peploides* ne se rencontre pour l'instant que sur la Brague à Antibes en mélange avec le polyploïde. Dans le reste de la France, ce taxon est également bien présent dans certains secteurs du Nord de la Gironde et du cours inférieur de la Loire (Deux-Sèvres, Indre et Loire, Loire Atlantique et Maine et Loire), mais surtout dans le Marais Poitevin.

En revanche, par rapport au diploïde *L. peploides*, le polyploïde *L. grandiflora* prédomine très largement et se rencontre un peu partout en France (Carte 6. 2). Dans le Sud-Est (Alpes-Maritimes, Var), ce dernier infeste la majorité des rivières et des plans d'eau. Sur la façade atlantique, il s'étend dans la plupart des nombreux réseaux hydrographiques : Finistère, Morbihan, Loire-Atlantique, Gironde et surtout dans les Landes où il pose de sérieux problèmes écologiques et économiques. Ce taxon a également envahi certains secteurs continentaux de notre territoire (la Garonne et ses affluents, l'Ile-et-Vilaine, l'Indre-et-Loire, et même le Puy-de-Dôme), jusque dans l'Est (Moselle) et le Nord.



Carte 6. 1 : Distribution des sites prospectés de *Ludwigia peploides* subsp. *montevicensis* (seule ou en mélange) et totalité des stations actuelles à *Ludwigia* spp.



Carte 6. 2 : Distribution des sites prospectés de *Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala*, (seule ou en mélange), stations de Berner (1971) et totalité des stations actuelles à *Ludwigia* spp.

Cependant, ces deux espèces cohabitent dans quelques sites : sur la Loire (Bertignolles et Thoureil), en Gironde (Mortagne), en Camargue (étang du Scamandre et marais du Vigueirat), dans les Alpes-Maritimes (Brague) et dans l'Hérault (Orb). En général, le diploïde domine dans ces herbiers mixtes, sauf dans le site de Gironde. Compte tenu de nos tests en partie fructueux lors des croisements interspécifiques, on peut à juste titre redouter la création d'hybrides, souvent réputés très agressifs. Par chance, nous n'en avons pas encore détecté. Notre première cartographie devra être complétée par l'examen d'exsiccata d'autres régions, afin de restituer plus exactement la répartition de chacune des deux espèces.

2. HISTORIQUE DE L'INVASION DES *LUDWIGIA* EN FRANCE

2.1. INTRODUCTION VOLONTAIRE OU ACCIDENTELLE ?

Les espèces de *Ludwigia* proviennent probablement d'Amérique (USA ?), suite aux échanges fréquents entre les Jardins Botaniques de l'époque (après un transit par Kew en Grande-Bretagne). Rappelons que ce groupe invasif (« *Jussieua repens* L. s.l.») est apparu pour la première fois, en milieu naturel, en France au début du XIX^{ème} siècle dans la rivière le Lez, à Montpellier.

Deux hypothèses s'affrontent au sujet du vecteur de cette introduction. Tout d'abord, selon Martins (1966), le jardinier Millois aurait délibérément apporté dans le lez, entre 1825 et 1830, quelques individus cultivés à l'Ecole Botanique du Jardin des Plantes de Montpellier par M. Delile dès 1823. A l'opposé, Mangaud et Graule (*In Berner*, 1971) accusent les usines de lavage des laines, importées dans le port Juvénal de Montpellier puis à Mazamet, d'être responsables de ces introductions accidentelles. Les lavoirs de laine fonctionnaient depuis 1700, et aucun écrit ni échantillon d'herbier n'atteste de la présence *in situ* de *J. repens* s.l. à Montpellier avant 1829 (contrairement à d'autres espèces de la « Flora Juvenalis »). Avant cette date, les échantillons proviennent tous de propriétés privées (bassins ornementaux des Bastides provençales) ou de jardins botaniques (à Kew en 1820). A partir de l'arrêt des activités du port Juvénal, en 1880, la riche « Flora Juvenalis » (Godron, 1854) a peu à peu disparu (Rioux & Quezel, 1950). Le commerce des laines fut alors déplacé à Mazamet, mais les « Jussies » n'y apparurent jamais ; par contre

d'autres xénophytes redoutables furent ainsi introduites, comme *Senecio inaequidens* DC. d'Afrique du Sud. En fait, les fruits lisses et barochores des *Ludwigia* invasives tombent au fond de l'eau en fin d'automne ; ils ne sont pas consommés par des brouteurs en France et ne présentent aucune adaptation à l'épizoochorie. Il semble donc bien improbable qu'ils puissent être déplacés avec la laine. De plus, les échantillons récoltés en région méditerranéenne à cette époque sont presque exclusivement composés d'individus non fructifères de *L. grandiflora*. Selon Jovet et Bourrasseau (1952), l'implantation de *L. grandiflora* à Moissac en Gironde coïnciderait avec l'apparition d'une perche américaine : « le black-bass » (poisson carnivore qui n'a pas pu disperser la plante). Enfin, la majorité des apparitions de ce groupe ont été constatées à proximité des grandes villes et la succession des introductions ne montre aucune logique de propagation : implantations successives à des centaines de km de distance et en remontant les cours d'eau. **Il s'agit donc, au départ, et durant 2 siècles, d'introductions presque exclusivement volontaires (plantes ornementales), où le hasard n'a pas sa place.**

2. 2. HISTORIQUE

Comme le montre le tableau 6. 1, la naturalisation des *Ludwigia* a suivi de très près leur introduction. Le lez a été envahi en quelques années seulement (Martins, 1866), puis peu à peu tout le Languedoc, le Roussillon et la Provence. La colonisation du reste de la France (tableau 6. 2) s'avère beaucoup plus tardive : première signalisation sur la Façade atlantique en 1883 à Bayonne. Cependant grâce à l'examen et à la redétermination d'innombrables exsiccata d'herbiers (Collections de Marseille, Montpellier, Bayonne et Clermont-Ferrand), un phénomène tout à fait étonnant est apparu. Telle ne fut pas notre surprise, lors de la synthèse de cette étude, de voir qu'en région méditerranéenne les deux espèces de *Ludwigia* ont suivi deux dynamiques bien distinctes de colonisation.

- 1- Tout d'abord *L. grandiflora* a proliféré, en s'étendant progressivement partout dans le Midi, durant le XIX^{ème} siècle.
- 2- Puis, peu à peu *L. peploides* a gagné du terrain, en concurrençant sa congénère, du début du XX^{ème} siècle à nos jours.
- 3- Actuellement, les peuplements monospécifiques de cette dernière prédominent en région méditerranéenne.

	<i>Ludwigia grandiflora</i>		<i>Ludwigia peploides</i>	
Hérault	1822	Jardin des plantes de Montpellier (Herbier Delile)		
	1829	Port Juvénal → 1904, puis en 1909, 1919, 1936, 1941, 1970	1866	Montpellier (sans localisation) puis 1902 : Lez et 1911 : Port Juvénal
	1836	Lez envahi		
	1844	La Mosson		
	1847	Gramont		
	1876	Lattes → 1892		
	1877 - 1887	Saint-Jean de Vedas → 1924		
Bouches-du-Rhône	1876	Marseille, Parc Borély → 1912		
Gard	1880	Marais d'Alès		
Hérault	1881	Orb : La Poujol → 1961		
	1887	Orb : Lamalou-les-Bains	1887	Orb : Lamalou-les-Bains
	1892	Orb : Bédarieux → 1968 Fertile	1890	Orb : Béziers et Bédarieux puis 1905 et 1928
	1893	Orb : Hérépian → 1911 Fertile	1895	Orb : Cessenon (N. Béziers)
	1893	Canal de Lunel → 1911	1888 - 1890	Lunel
	1906	Orb : Lamalou-les-Bains Fertile	1905	Orb : Sérignan (S. Béziers)
	1907 - 1920 1913 - 1968	Néffies Orb : Lamalou-les-Bains		
Gard	1916	Saint-Gilles		
Aude	1919	Ile Sainte-Lucie	1900	Ile Sainte-Lucie → 1923
Gard	1930	Canal de Sète		
Bouches-du-Rhône	1930	Mas Thibert		
Hérault	1935	Agde	1899	Vias (près d'Agde) → 1965
	1936	Roque-Haute (près de Béziers)	1913	Roque-Haute → 1964
			1965	Canal de Capestang
Aude			1965	Narbonne
Bouches-du-Rhône			1985	Durance : Puy-Sainte-Réparate
Pyrénées-Orientales			1989	Tech : Argelès

Tableau 6. 1 : Chronologie de l'apparition et de l'expansion des deux *Ludwigia* en Région Méditerranéenne française.
Résumé des examens et redéterminations des herbiers de Montpellier, Marseille, Clermont-Ferrand et indications de Berner (1971) (→ : Revu régulièrement jusqu'en...)

Tout ceci explique les distributions géographiques fausses des flores de France et les divergences entre auteurs : uniquement *L. grandiflora* (Raven, 1963) sur examen d'herbiers, et seulement *L. peplodes* (Zardini *et al.*, 1991) sur les plantes actuelles. D'ailleurs Coste (1937) illustre l'espèce par un dessin de ce premier taxon ; comme toujours seul Rouy (1901) signale deux variétés qui, de toute évidence, correspondent bien à l'existence de deux espèces distinctes, dès cette époque. L'explosion de *L. grandiflora*, dans certains sites (Lez, Orb, Néffies, Ile Sainte-Lucie), a donné lieu à la réalisation de plusieurs « centuries » ; ces innombrables exsiccata figurent dans tous les herbiers français et internationaux. Ils permettent d'évaluer la fréquence des deux taxons au cours du temps : jusqu'en 1910 *L. peplodes* reste rarissime (1 échantillon sur plus de 30 de *L. grandiflora*), puis augmente, mais il ne devient fréquent qu'à partir de 1960.

Comme le souligne Berner (1971), une question demeure : « laquelle de ces deux espèces a vraiment été jetée dans le Lez ? ». De toute évidence, d'après nos recherches, les deux taxons étaient présents et mélangés (sous divers noms) dans les collections du Jardin des Plantes de Montpellier de l'époque, tout comme dans les sites envahis dès 1866. Le jardinier Millois a probablement introduit les deux en même temps : plantes adultes des deux taxons, ou bien *L. grandiflora* avec du sédiment et des racines contenant des graines de *L. peplodes* (cultures côte-à-côte). Enfin, des graines de cette dernière ont peut-être pu aussi s'échapper du Jardin.

Quoiqu'il en soit, dès 1823 le même morphotype de *L. grandiflora* non fructifère a envahi très vite la région grâce à son intense multiplication végétative. Cette prolifération a dû masquer la présence de *L. peplodes*, qui n'apparaît dans les herbiers qu'en 1866. Cependant avec le temps, certains clones du polyploïde vont régresser et disparaître, après 40 à 60 ans, comme à Marseille (1876 à 1912), Lunel (1876 à 1939), Néffies et Bédarieux-sur-Orb (Berner, 1971). Plusieurs causes peuvent expliquer ce fait : la dégénérescence normale de ces clones stériles, l'arrachage des populations (volontaire ou lors des crues ?), le comblement des sites, ou bien l'empoisonnement du milieu conduisant sans doute à l'auto-intoxication des peuplements (cf. partie 5)... *L. peplodes* va alors profiter du recul de *L. grandiflora* et de la place laissée vacante, mais surtout des conditions d'anoxie (précédemment réalisées) très favorables à la germination de ses propres graines. Avec le temps, seul ce taxon perdurera et colonisera la région entière.

Par sa toxicité et son développement exubérant, le polyploïde *L. grandiflora* a donc réalisé le vide dans les milieux, en provoquant la régression, voire l'extinction locale, de plusieurs hydrophytes indigènes. Ainsi, ce taxon « a fait le lit » de *L. peploides* et facilité l'expansion de ce diploïde devenu alors son seul concurrent direct.

Apparemment, en région méditerranéenne, on constate plusieurs introductions successives du morphotype non fructifère de *L. grandiflora* dans de nombreux sites, avec toujours les mêmes résultats : substitution progressive du polyploïde par le diploïde. Cependant, le cas le plus curieux réside dans l'introduction, en 1892 puis l'expansion d'une population bien différente, tout le long de l'Orb : de Bédarieux à Agde. Ces plantes appartiennent toutes au même morphotype très particulier et unique en France : très fructifère (dès l'origine) et auto-compatible. En dépit de leur reproduction sexuée efficace, la plupart de ces peuplements ont disparu, sauf un seul : Hérépian. Peut-être y-a-t'il eu un phénomène de dépression de consanguinité dans ces populations autogames ?

L'invasion du reste de la France s'avère beaucoup plus tardive, à partir de 1883 à Bayonne (Tab. 6. 2). Les premières plantes introduites dans le Sud-Ouest provenaient sans doute du Jardin Botanique de Bordeaux (Guillaud, 1883). Ces populations, sûrement issues de souches d'origines distinctes, sont génétiquement bien diversifiées, hermaphrodites et assez fructifères. Sur la plupart de ces sites, nous sommes actuellement dans une première phase d'expansion ; la situation semble donc radicalement différente de celle de la région méditerranéenne. La présence (même minimale) de germinations et de plantules viables de *L. grandiflora* laisse envisager le pire pour le futur : régénération naturelle probable des populations. De ce fait, l'évolution de ces peuplements souvent monospécifiques et la concurrence avec *L. peploides* se dérouleront sans doute différemment que dans le Midi.

1883	Pyrénées-Atlantiques	Bayonne	<i>L. grandiflora</i>
1903	Haute-Garonne	Villefranche-de-Lauragais	<i>L. grandiflora</i>
1907	Tarn	Naves (fruits avortés)	<i>L. grandiflora</i>
1913	Gironde	Bordeaux →1970	<i>L. grandiflora</i>
1918	Haute-Garonne	Toulouse : canal du midi	<i>L. grandiflora</i>
1919	Gironde	Bordeaux	Les 2 taxons (Berner, 1971)
1920	Basses-Pyrénées	Pau	<i>L. grandiflora</i>
1921	Haute-Garonne	Castelnau-d'Estréfonds	<i>L. grandiflora</i>
1924	Basses-Pyrénées	Pau : Gave	<i>L. grandiflora</i>
1936 et 1952	Charente-Maritime	Saint-Dizant du Gua	Les 2 taxons (Jovet <i>et al.</i> , 1952)
1942	Tarn-et-Garonne	Moissac	<i>L. grandiflora</i>
1946	Lot-et-Garonne	Agen	<i>L. grandiflora</i>
1950	Tarn-et-Garonne	La Française → 1970	<i>L. grandiflora</i>
1955	Lot-et-Garonne	Marmande	<i>L. grandiflora</i>
1961	Gironde	Coutras	<i>L. grandiflora</i>
1963	Seine-et-Marne	Armainvilliers	<i>L. grandiflora</i>
1970	Landes, Pyrénées-Atlantiques, Vienne		<i>L. grandiflora</i>
1973	Lot-et-Garonne	Mazières-Naresse	<i>L. grandiflora</i>
1979	Isère	Anjou	<i>L. grandiflora</i>
1979	Loire-Atlantique	Nantes	<i>L. peploides</i>
1980	Façade-Atlantique, Nord et Alpes-Maritimes		<i>L. grandiflora</i>
1982	Maine-et-Loire	Saint-Sulpice	<i>L. peploides</i>
1989	Puy-de-Dôme	Mézel	<i>L. grandiflora</i>
1990	Indre-et-Loire		<i>L. grandiflora</i>
1991	Auvergne		<i>L. grandiflora</i>
1995	Vendée		<i>L. grandiflora</i>

Tableau 6. 2 : Dates des premières signalisations de *Ludwigia spp.* en France
(hors Méditerranée)

3. DISCUSSION : Les leçons du passé

Grâce aux herbiers et à deux siècles de recul, nous pouvons tirer quelques leçons du Passé sur les invasions des deux *Ludwigia* en région méditerranéenne. Soulignons qu'il s'agit là d'un exemple unique d'expansion et de compétition interspécifique directe entre deux exotiques. Quand elles sont en concurrence avec une espèce dotée d'une reproduction sexuée efficace, les populations clonales stériles ou autogames semblent, avec le temps, défavorisées et à terme condamnées au déclin. Ainsi *L. grandiflora*, malgré une première phase d'expansion fulgurante, a pratiquement disparu de manière naturelle. Par contre, *L. peploides*, installée presque en même temps, s'est développée d'abord très lentement, mais de façon inexorable grâce à sa régénération et à sa dispersion par plantules, avant d'exploser suite à l'effondrement de sa congénère. Cependant, rien ne dit que ces vastes peuplements monospécifiques perdureront des siècles.

Le cas des deux espèces du genre *Ludwigia* illustre assez bien les généralités sur les invasions et les limites de certains processus, tout en offrant certaines particularités. Parmi les xénophytes les plus envahissants en France, on compte 77% de taxons polyploïdes (contre 50,7% dans la flore indigène) et 23% de diploïdes. Ces derniers s'installent en général en région méditerranéenne, et proviennent le plus souvent d'Afrique et d'Amérique du Sud (Verlaque *et al.*, 2002). De plus, parmi les grands biotopes naturels, seuls le littoral et les écosystèmes aquatiques hébergent un contingent d'invasives caractérisé par un taux de diploïdes supérieur à la moyenne nationale. A l'opposé les exotiques polyploïdes colonisent en pionnières des milieux plus variés dans toute la France.

CONCLUSION

Pour de nombreux auteurs, les pressions humaines directes et l'expansion des espèces exotiques menacent la biodiversité mondiale (Heywood, 1989 ; Olivier *et al.*, 1995 ; Olivieri & Vitalis, 2001 ; Wilcove *et al.*, 1998 ; Muller, 2000). Encore faut-il savoir la part réelle de chacun de ces deux phénomènes (Gurevitch & Padilla, 2004). En fait, en ce qui concerne la flore, ils semblent étroitement liés, car les biotopes les plus perturbés par l'Homme sont souvent les plus touchés par les invasions (Kruger *et al.*, 1989 ; McIntyre & Lavorel, 1994 ; Burke & Grime, 1996). Les conséquences varient selon les régions et les écosystèmes considérés ; ainsi, parmi les xénophytes très envahissants présents en France, une large majorité colonise la région méditerranéenne et les zones humides (Verlaque *et al.*, 2002). Une lutte efficace contre ces pestes végétales que sont les *Ludwigia spp.* passe obligatoirement par une connaissance plus précise de leur biologie et de leur écologie, dans les différentes régions touchées.

Dès son introduction, vers 1830 à Montpellier, ce groupe invasif a montré une expansion fulgurante, brûlant ainsi les étapes classiques de latence liées à la naturalisation et à la facilitation. En moins de 20 ans, le Lez a entièrement été envahi, puis successivement la plupart des écosystèmes aquatiques méditerranéens. Aujourd'hui, l'ensemble du réseau hydrographique français est touché car l'utilisation généralisée des *Ludwigia* comme plantes ornementales et les nombreux aménagements hydrauliques ont facilité leur propagation. Par exemple, la disparition de la période de stress hydrique hivernal et la désalinisation des sols ont sans doute permis leur fort développement en Camargue depuis une trentaine d'années (Grillas *et al.*, 1992).

L'impact néfaste des *Ludwigia spp.* sur l'ensemble des écosystèmes aquatiques est reconnu seulement depuis quelques années, car il a fallu attendre l'apparition de sérieux problèmes économiques pour se préoccuper des véritables conséquences écologiques. D'après la classification des xénophytes (Pysek *et al.*, 2004), les *Ludwigia* invasives en France appartiennent à la fois (1) aux « transformers » puisqu'elles modifient très profondément le milieu naturel et même (2) aux « weeds » en raison des graves nuisances occasionnées aux activités humaines. Il convient donc d'éradiquer ces pestes végétales.

Deux espèces bien distinctes

Les premiers résultats de notre étude montrent qu'au moins deux espèces ont été introduites, de toute évidence volontairement, sur le territoire français : *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* et de *Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala*. La première colonise principalement le pourtour méditerranéen et le cours inférieur de la Loire, alors que la deuxième domine partout ailleurs ; les deux taxons cohabitent seulement dans quelques zones (Camargue : Vigueirat et Scamandre ; Hérault : Orb). Les caractères morphologiques diagnostics majeurs permettant de les distinguer sont :

- La forme des stipules (caractère inédit), en toute saison ;
- La taille des sépales, de la floraison jusqu'en fin de saison.

Certains critères complémentaires de terrain et de laboratoire peuvent aussi être utilisés.

Reproduction et propagation

Si les deux *Ludwigia* développent une intense multiplication végétative et une entomogamie quasiment obligatoire (absence d'agamospermie et de cléistogamie), les modalités de leur reproduction sexuée diffèrent. *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* se caractérise par son autocompatibilité, avec une auto- et allogamie facultative. Par contre, le taxon androdioïque *Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala* présente plusieurs types de populations (hermaphrodites ou mâles) et divers modes de reproduction, avec une auto-incompatibilité et une allogamie stricte dominantes (à l'exception de la population hermaphrodite autocompatible de l'Orb). Ces résultats mettent en évidence la diversité des systèmes de reproduction en fonction des espèces et des populations (clonales ou diversifiées). De plus, ce fait empêche toutes généralisations hâtives et souligne la nécessité de réaliser plusieurs autres études régionales en France.

Si la propagation de proche en proche est activement assurée par les tiges radicales des deux taxons, la dispersion lointaine se réalise seulement grâce aux boutures et aux plantules flottantes. Cependant, les conditions optimales de germination diffèrent d'un taxon à l'autre. Les graines de *L. peploides* germent facilement en conditions anoxiques et à l'obscurité : ce qui correspond aux caractéristiques de la litière des herbiers. Par contre, celles de *L. grandiflora* présentent des taux de germination souvent faibles, et

variables selon les populations. Cependant, compte tenu de la densité des populations en France, les deux espèces semblent malheureusement tout à fait capables de se régénérer et de continuer à se répandre grâce à leurs plantules (en plus du bouturage).

Des mélanges sur un même site de ces plantules hydrochores constituent l'unique moyen d'établir de nouveaux peuplements génétiques diversifiés et capables de satisfaire aux contraintes de la fécondation essentiellement allogame de ces deux espèces. Sur leur territoire natal, ces conditions pourraient être assurées par les cours d'eau lents et sinueux, mais semblent moins compatibles avec des plans d'eau fermés (clonales peu ou pas fructifères).

Relations invasives-milieus

L'analyse de nombreux paramètres physico-chimiques mesurés dans plusieurs écosystèmes du Sud-Est de la France montre la grande plasticité de ces deux taxons. Ils peuvent ainsi coloniser n'importe quel type de milieu aquatique (perturbé ou non) pourvu :

- d'une qualité de l'eau, en général, mésotrophe à eutrophe,
- d'une luminosité suffisante,
- d'un courant faible à moyen,
- d'une profondeur de l'eau d'environ 50 cm, en zone lénitique.

Les milieux préférentiels où se développent les herbiers les plus denses correspondent à des plans d'eau, ou à des milieux lénitiques bien ensoleillés, sur substrat vaseux, offrant une charge importante en éléments nutritifs. En fait, le type d'habitat présente peu d'importance puisque **l'herbier modifie les caractéristiques physico-chimiques du secteur envahi** par une :

- augmentation de la sédimentation et accumulation de matière organique,
- baisse du pH : acidification générale,
- diminution de la concentration en oxygène dissous en été, parfois jusqu'à l'anoxie.

Le développement des *Ludwigia spp.* favorise la prolifération de la microflore totale dans l'eau des herbiers. Par rapport à *L. peploides*, *L. grandiflora* semble provoquer des modifications plus profondes du milieu. La présence de bactéries sulfato-réductrices au

sein des herbiers à *L. grandiflora* confirme l'apparition de conditions très toxiques pour les autres organismes, avec en été l'apparition de **fortes teneurs en sulfures** liées à une importante anoxie. Cet « empoisonnement » de l'eau entraîne la disparition de la plupart des plantes indigènes (notamment de nombreux hydrophytes très vulnérables), mais également la fuite ou la mort de la faune aquatique. A terme, peut-être *L. grandiflora* s'intoxique-t-elle aussi ?

Par ailleurs, les deux *Ludwigia* étudiées présentent une **nette activité allélopathique**, vis-à-vis de la germination (anomalies des plantules) et du développement de l'espèce cible standard *Lactuca sativa* (inhibition de la croissance). Au sein des herbiers, on observe certaines macrophytes aquatiques mais toujours fortement sous-représentées : quelques macro-algues, *Myriophyllum spicatum*, *Lagarosiphon major* (xénophyte redoutable), *Nasturtium officinalis*, et *Ceratophyllum demersum*. La diversité floristique s'avère, en général, plus importante en milieu exondé, par exemple dans le cours d'eau temporaire de la Frayère (Alpes-Maritimes).

En conclusion, les *Ludwigia* modifient profondément les caractéristiques des écosystèmes aquatiques envahis par :

- leur développement exubérant qui étouffe les autres végétaux,
- les conditions d'anoxie,
- les substances allélopathiques,
- la production de fortes teneurs en sulfures.

L'invasion des *Ludwigia* peut donc conduire à des extinctions locales d'espèces indigènes vulnérables. Tous ces effets devraient être beaucoup plus néfastes pour les plans d'eau (destinés à disparaître à court et moyen terme) que pour les cours d'eau.

Stratégies concurrentes ou succession ?

Presque tous les attributs favorables qui caractériseraient les espèces envahissantes des milieux naturels sont réunis chez les deux *Ludwigia* : aurait-on trouvé le profil-type de l'invasive idéale ? Cependant, leurs deux siècles d'acclimatation nous permettent de comparer l'efficacité et les inconvénients des stratégies distinctes mises en œuvre par ces

deux espèces pour conquérir les mêmes niches écologiques. La constatation majeure de ce travail réside dans : la substitution, dans le Sud de la France, des polyploïdes (correspondant à la première phase d'invasion au XIX^{ème} siècle) par les diploïdes au XX^{ème} siècle. Or, il s'agit d'un cas peu fréquent, compte tenu des capacités généralement reconnues chez les polyploïdes. Les deux taxons se concurrencent-ils ou se succèdent-ils ? Même en considérant l'aspect très aléatoire des introductions, la rareté des zones de mélange des deux *Ludwigia* en France paraît bien curieuse.

La comparaison du nombre d'atouts favorables de chacune des deux espèces révèle, en théorie, la supériorité de *L. grandiflora*. En effet, cette dernière présente, dès son implantation dans le milieu, une expansion fulgurante (intense multiplication végétative), une forte compétitivité, une large valence écologique et une bonne aptitude à survivre à la fragmentation et à l'isolement. Ce qui correspond aux caractéristiques essentielles de la plupart des polyploïdes développant une stratégie de vie de type compétiteur (Grime, 1979) et « d'opportuniste » (Lumaret *et al.*, 1981, 1997 ; Hodgson, 1987 ; Médail, 1996). De plus, *L. grandiflora* perturbe et intoxique sévèrement son milieu en faisant le vide autour d'elle. Cependant, les contraintes liées à sa reproduction sexuée complexe entraînent une fructification très aléatoire, selon les régions, une mauvaise germination et une régénération faible à nulle. Ainsi, avec le temps, certaines populations clonales (mâles ou hermaphrodites autocompatibles) de la région méditerranéenne ont régressé puis disparu naturellement.

Par contre, *L. peploides* s'avère beaucoup moins agressive que sa congénère polyploïde et présente une valence écologique plus faible, comme la plupart des diploïdes inféodés aux milieux très spécialisés (« taxons tolérants au stress ») et souvent inaptes à la concurrence (Pignatti, 1960 ; Ehrendorfer, 1962 ; Favarger, 1967 ; Lumaret, 1981 ; Médail, 1996 ; Verlaque *et al.*, 2002). Ce taxon s'implante très progressivement, mais de manière inexorable, notamment quand l'habitat lui est devenu propice. Les atouts majeurs de *L. peploides* semblent être, de toute évidence, la plasticité de sa reproduction sexuée (auto- et allogamie facultative) qui lui permet de fructifier abondamment, en toute circonstance. De plus, de forts taux de germination et de survie des plantules lui assurent une bonne dispersion et donc, une régénération durable.

Pour le succès d'une invasion sur le long terme, les *Ludwigia* illustrent bien la supériorité de la reproduction sexuée sur la multiplication végétative (efficace seulement lors des premières phases d'expansion). En outre, l'autocompatibilité représente un avantage sélectif par rapport à l'allogamie stricte pour les populations isolées ou à faible effectif (Ramsey & Vaughn, 1996).

Par ailleurs, au cours de l'invasion successive des *Ludwigia*, il semble exister une sorte de « coalition » et d'entraide entre ces taxons ; par la suite, peut-être se concurrencent-ils ? On peut alors se demander s'il s'agit d'un cas isolé, ou d'une stratégie plus générale de conquête. Curieusement, parmi les xénophytes en expansion en France, la majorité des genres sont représentés par des « cohortes » plurispécifiques qui envahissent en général les mêmes habitats (Verlaque, comm. pers.), et ceci aussi bien dans les milieux humides (*Elodea* : 3 taxons, *Lemna* : 4 taxons, *Bidens* : 3 taxons, *Cyperus* : 4 taxons, *Impatiens* : 4 taxons...) que dans les écosystèmes terrestres : *Senecio* (5 taxons), *Acacia* (4 taxons), *Carpobrotus* (2 taxons), etc.

Enfin, en Méditerranée, un parallèle tout à fait surprenant peut être effectué entre les invasions des deux *Ludwigia* et des Caulerpes. Comme *L. grandiflora*, dès son arrivée en 1984, « l'algue tueuse » *Caulerpa taxifolia* est apparue comme un taxon redoutable en raison de son intense multiplication végétative ; ce clone mâle se cantonne toujours actuellement au littoral Nord-Ouest de la Méditerranée. A l'instar de *L. peploides*, *Caulerpa racemosa*, apparue un peu plus tard vers 1990, présente des individus hermaphrodites à reproduction sexuée efficace. En quelques années, elle a envahi toute la Méditerranée (Marc Verlaque, comm. Pers.). Les Jussies pourraient correspondre aux « Caulerpes des eaux douces ».

Comment gérer ces invasions ?

Les responsabilités humaines dans les invasions s'avèrent primordiales puisqu'en France, environ ¾ des xénophytes les plus envahissants ont été introduits volontairement pour leur caractère ornemental, mais aussi à des fins de reboisement, de fourrages... (Verlaque *et al.*, 2002). En outre, certains taxons ont bénéficié d'une longue période d'acclimatation et parfois d'épisodes d'hybridations, voire de sélection artificielle

(horticulture). La majorité d'entre eux étaient donc déjà connus pour leur pouvoir colonisateur et leur tolérance écologique. De plus, l'essentiel de ces pestes, très dangereuses et bien inutiles (vu la richesse de la flore méditerranéenne) demeurent partout en vente libre sans aucune information quant aux conséquences de leur prolifération sur nos écosystèmes. La législation constitue certainement l'outil le plus efficace contre les introductions d'espèces, cependant, contrairement à la plupart des pays développés, la France n'en possède aucune dans ce domaine. Par ailleurs, compte tenu de l'altération des zones humides et du déclin des espèces héliophytes et hydrophytes indigènes, les $\frac{3}{4}$ d'entre elles sont actuellement protégées par la loi, malheureusement sans grand résultat.

L'éradication d'un taxon invasif étant déjà presque toujours impossible, comment réduire la prolifération de deux pestes pourvues de modalités de reproduction distinctes ? Quoi qu'il en soit, il sera certainement plus facile de maîtriser des herbiers monoclonaux dotés d'un seul mode de propagation par multiplication végétative (certains peuplements à *L. grandiflora*). Le sédiment, dépourvu de graines, ne constituera donc pas, un vecteur de contamination supplémentaire. Par contre, dans le cas des populations fructifères (*L. peploides* et certains herbiers à *L. grandiflora*), même avec des taux de germinations faibles, leur régénération sera assurée. De plus, s'agissant des zones lotiques, la stratégie de gestion devra prendre en considération les risques de colonisation de nouveaux secteurs suite à la dérive des plantules (les grilles ou les filets devenant alors inopérants).

Dans le cas des *Ludwigia*, Il est indispensable de réaliser des campagnes à grande échelle de prévention destinées à informer le public, et surtout les chasseurs et les pêcheurs, des graves dangers de l'implantation de ces hydrophytes en milieu naturel afin d'éviter la colonisation de nouveaux écosystèmes aquatiques.

Compte tenu de la contre productivité générale des différents moyens de lutte déjà utilisés, il faut impérativement trouver d'autres voies. Comme nous avons pu le constater, l'arrachage (raclage sur l'herbier de la Frayère) stimule fortement la repousse, et ce, quelle que soit la saison à laquelle il est pratiqué. De plus, il faut tenir compte de l'importante masse racinaire et des innombrables fruits contenus dans le sédiment. Quoi qu'il en soit, les produits phytosanitaires sont à déconseiller vu les graves conséquences sur le reste de l'écosystème aquatique.

Les systèmes de **lutte biologique** demeurent encore peu expérimentés et pourraient néanmoins être testés en utilisant de préférence des espèces indigènes. Encore faudrait-il d'abord rechercher des prédateurs ou des agents pathogènes capables d'attaquer les *Ludwigia*. En France, peu de prédateurs consomment les *Ludwigia*, mis à part quelques cas de broutage en fin de saison. Les grands herbivores d'Amérique du Sud, faisant cruellement défaut en Europe, constituent sans doute un facteur de régulation des herbiers. Le taxon polyploïde semble assez sensible à l'attaque des pucerons et des champignons qui engendrent des névroses sur les feuilles émergées. Par contre, dès l'émergence des tiges, *L. peploides* exsude des composés huileux ou cireux qui paraissent la protéger efficacement contre ce type d'agression. Il serait intéressant de mettre en évidence et de tester *ex situ* l'impact de certains prédateurs indigènes sur la croissance des herbiers et cumuler cette méthode à d'autres techniques, dans le cadre d'une lutte intégrée moins néfaste pour l'écosystème.

Les *Ludwigia* constituent de véritables « usines chimiques » produisant de très nombreux composés encore mal connus, mais certainement exploitables en cosmétologie ou en phytothérapie. En effet, plusieurs *Ludwigia* sont déjà utilisées pour leurs propriétés antidiarrhéiques (Murugesan *et al.*, 2000), antitumorales et antibactériennes (Das *et al.*, 2002). La présence de divers composés de types flavonoïdes, de tanins et de substances huileuses dans les tissus de nos deux taxons pourrait sans doute trouver une valorisation dans divers domaines. Les graines de *L. longifolia* (DC.) Hara et *L. peruviana* Camb. possèdent des taux d'acide linoléique de 80 et 77% respectivement (Zygadlo *et al.*, 1994), c'est-à-dire supérieurs aux 71% de l'huile d'Onagre (*Oenothera biennis* L.) ; cette dernière est déjà largement utilisée en cosmétologie (assouplissant et régénérateur pour la peau) et surtout en phytothérapie (régulateurs des cycles mensuels, complément alimentaire, etc.). Madrack (1986) recommande son utilisation thérapeutique car il s'agit d'un acide gras poly-insaturé indispensable (précurseur des Oméga 3). Les *Ludwigia spp.* rentrent dans la composition de baumes pour la peau, à usage traditionnel en Amérique. La **valorisation** de nos espèces pourrait ainsi représenter une des voies de gestion afin d'amortir les coûts liés à l'arrachage et à l'indispensable évacuation des déchets.

Perspectives

Au terme de ce travail, tant de questions demeurent. Le premier point sur lequel nous allons nous attacher sera de poursuivre et de confirmer nos premiers résultats par :

- la recherche de critères permettant de distinguer les trois races sexuelles de *L. grandiflora* (clones mâles, individus hermaphrodites autogames ou auto-incompatibles). En effet il est important, en terme de gestion, de connaître les potentialités reproductives des différentes populations ;
- la poursuite des investigations sur les capacités de germination des graines prises *in situ* ou issues de nos tests de fécondations, en particulier celles provenant des croisements interspécifiques ;
- l'amélioration des techniques de biologie moléculaire, afin de mettre en évidence la structure génétique des populations ;
- la réalisation de tests complémentaires sur les potentialités allélopathiques des taxons de *Ludwigia*, en effectuant des bio-essais à partir d'extraits de plantes ;
- le suivi plus précis de la crise dystrophique constatée sur l'herbier à *L. grandiflora* de la Siagne, afin de mieux comprendre les mécanismes chimiques et biologiques responsables de ce phénomène.

L'ensemble de ces résultats devrait permettre d'élaborer des stratégies plus efficaces de lutte intégrée en collaboration avec les gestionnaires.

*

* *

REFERENCES

REFERENCES

- Abbott R.J., James J.K., Milne R.I. & Gillies A.C.M., 2003. Plant introductions, hybridization and gene flow. *Philosophical Transactions. Biological Sciences*, 358 : 1123-1132.
- Aboucaya A., 1999. Premier bilan d'une enquête nationale destinée à identifier les xénophytes invasifs sur le territoire métropolitain français (Corse comprise). *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, mém. sp.* 19 : 463-482.
- Aboucaya A., Verlaque R. & Guyot I., 2001. La conservation des plantes rares et menacées en France. *In* : Gomez-Campo C. (Ed.), *Conservacion de especies vegetales amenazadas en la region mediterranea occidental*, Madrid : 199-227.
- Ainouche M.L., Baumel A., Salmon A. & Yannic G., 2004. Hybridization, polyploidy and speciation in *Spartina*. *New Phytologist*, 161 : 165-172.
- Ancrenaz K. & Dutartre A., 2002. Cartographie des Jussies (*Ludwigia spp*) en France métropolitaine. Cemagref, étude n° 73, Département Gestion des Milieux Aquatiques, 18pp.
- Anderson M.R. & Kalf J., 1986. Nutrient limitation of *Myriophyllum spicatum* grown in situ. *Freshwater biology*, 16 : 735-743.
- Arènes J., 1930. Les associations végétales de la Basse-Provence. Le Chevalier (éd.), Paris.
- Averett J.E., Raven P.H., & Zardini E.M., 1987. Flavonoid systematics of seven sections of *Ludwigia* (Onagraceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 74 : 595-599.
- Averett J.E., Zardini E.M. & Hoch P.C., 1990. Flavonoid Systematics of Ten Sections of *Ludwigia* (Onagraceae). *Biochemical Systematics and Ecology*, 18 : 529-532.
- Bagander L.E., 1980. Bacterial cycling of sulfur in a baltic sediment : an in situ study in closed systems. *Geomicrobiol. J.*, 2 : 141-159.
- Baillon H., 1877. Histoire des plantes VI. Hachette (éd.), Paris.
- Baker H.G., 1955. Characteristics and modes of origin of weeds. *In* : Baker H.G. & Stebbins G.L. (eds). *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New York : 147-168.
- Baker H.G., 1967. Support for Bakers's Law-as a rule. *Evolution*, 21 : 853-856.
- Ballais C., 1969. Plantes adventices de la Gironde. *Le Monde des Plantes*, 365 : 5-9.
- Barbier A. & Contre E., 1973. Une plante en extension : *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven ; sa présence dans la Vienne. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, 4 : 30-32.
- Barnwell P., Blanchard A.N, Bryant J.A, Smirnoff N. & Weir F., 1998. Isolation of DNA from the highly mucilaginous succulent plant *Sedum telephium*. *Plant molecular biology reporter*, 16 : 133-138.
- Barrett S. C. H., 1989. Mating system evolution and speciation in heterostilous plants. *In* : Otte D., Endler J. A.(Eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts : 257-283.
- Barrett S.C.H. & Eckert C., 1990. Variation and evolution of mating systems in seed plants. *In* : *Biological approaches and evolutionary trends in plants*. S. Kawano (éd.), Academic press, Tokyo : 229-254.
- Barrett S.C.H., 1996. The reproductive biology and genetics of island plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 351 : 725-733.
- Bayer R.J., 1999. New perspectives in the evolution of polyploid complexes. *In* : "plant evolution in man-made habitats", *Proceedings of the VIIth international symposium of the international organization of plant biosystematists*. L.W.D. Van Raamsdonk and J.C.M. den Nijs. (Eds), Hugo de Vries Laboratory, Amsterdam. The Netherlands, 133-159.

- Beck N. & Sinassamy J.M., 2001. Espaces naturels de Sollac Fos. Plan de gestion 1996-2000. Rapport annuel 2000. Tour du Valat.
- Berner L., 1966. Observations sur *Jussieua repens* L. (= *J. grandiflora* Michx.), Archiv. fur hydrobiologie. Stuttgart, 52 : 287.
- Berner L., 1971. Note sur *Jussieua* en France. Bulletin du Centre d'Etude et de Recherche Scientifique de Biarritz, 8 : 675-692.
- Bidault M., 1971. Variation et spéciation chez les végétaux supérieurs. Notions fondamentales et systématique moderne. Doin (éds.), Paris.
- Blake G., 1985. Les macrophytes lacustres : Production et décomposition. Thèse, Université Scientifique et Médicale de Grenoble.
- Bretagnolle F., Felber F., Calame F.G. & Küpfer P., 1998. La polyploïdie chez les plantes. Bot. Helv., 108 : 5-37.
- Burke M.J.W & Grime J.P., 1996. An experimental study of plant community invasibility. Ecology, 77 : 776-790.
- Carignan R. & Kalff J., 1982. Phosphorus release by submerged macrophytes : significance to epiphyton and phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 27 : 419-427.
- Carlton J.T., 1996. Biological invasions and cryptogenic species. Ecology, 77 : 1653.
- Carlton J.T., 1999. Imperiled aquatic fauna. A review of aquatic fauna in peril : the southeastern perspective. Conservation Biology, 13 : 458.
- Carr G.D. & Powell E.A., 1986. Self-incompatibility in the Hawaiian *Madiinae* (Compositae) : An exception to Baker's rule. Evolution, 40 : 430-434.
- Castagnos E. & Dutartre A., 2000. Gestion des plantes aquatiques proliférantes dans le cadre du schéma d'aménagement et de gestion des eaux du bassin versant de la Vilaine. Bilan de l'extension des plantes et proposition d'un plan de gestion. CEMAGREF, étude n°54.
- Caumette P., 1987. Rôle des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires. Etudes et Thèses, Orstom (éds.).
- Chang C.I., Kuo C.C., Chang J.Y. & Kuo Y.H., 2004. Three new oleanane-type triterpenes from *Ludwigia octovalvis* with cytotoxic activity against two human cancer cell lines. J. natural products print, 67 : 91-93.
- Charbonnier C., 1999. Dynamique de développement de *Ludwigia ssp.* DEA « écologie des systèmes aquatiques continentaux », Cemagref.
- Charlesworth D. & Charlesworth B., 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. Ann. Rev. Ecol. Syst., 18 : 237-268.
- Chen C.P., Lin C.C. & Namba T., 1972. Screening of Taiwanese crude drugs for antibacterial activity against *Streptococcus mutans*. J. Pharm. Sci., 61 : 1336-1338.
- Cline J.D., 1969. Spectrophotometric determination of hydrogen sulfide in natural waters. Limnol. Oceanogr., 14 : 454-458.
- Conseil Général des Landes, 2001. Prolifération des plantes exotiques aquatiques dans les Landes.
- Cordo H.A. & Deloach C.J., 1982. The flea beetle, *Lysathia flavipes*, that attacks *Ludwigia* (water primrose) and *Myriophyllum* (parrotfeather) in Argentina. Coleopterists Bull., 36 : 298-301.

- Cordo H.A. & Deloach C.J., 1982. Notes on the weevils *Tyloderma*, *Auleutes* and *Onychylus* that feed on *Ludwigia* ploidies and other aquatic plants in southern South America. *Coleopterists Bull.*, 36 : 291-297.
- Corillon R., 1994. Flore aquatique du Massif Armoricaïn. Bulletin ERICA N°5.
- Coste H., 1937. Flore descriptive et illustrée de la France et des contrées limitrophes. Tome 2. Librairie des Sciences et des Arts, Paris.
- Cronk Q.C.B. & Fuller J.L., 1995. Plant invaders : The threat to natural ecosystems. Chapman and Hall, London.
- Dandelot S., Verlaque R., Dutartre A. & Cazaubon A., 2004. The alien *Ludwigia* (Onagraceae) in France : Biosystematical problems and distribution. *Hydrobiologia* (sous presse).
- Darwin C.R., 1876. The effects of cross and self-fertilization in the vegetable kingdom. John Murray, London.
- D'Antonio C. & Dudley T., 1995. Biological invasions as agents of change on islands versus mainlands. *In* : Vitousek P. & Loope L. (eds). *Islands : Biological diversity and ecosystem function*. Ecol. Studies 115, Springer, Berlin : 103-121.
- Das B., Bachar S.C. & Kundu J.K., 2002. Evaluation of antitumor and antibacterial activity of *Ludwigia hyssopifolia* Linn. *Bangladesh Journal of Botany*, 31 : 15-18.
- Dauphin J.P., 1996. Les *Ludwigia* (Oenothéracées) plantes hôtes des *Galerucella* du groupe *Nymphaea* (col. Chrysomelidae). *Bull. Soc. Linnéenne de Bordeaux*.
- Deleuil G., 1962. Télétoxie chronique accumulative. 87^{ème} Congrès des Sociétés savantes : 1025-1028.
- Deleuil G., 1966. Nanisme et télétoxie. Influence des sécrétions toxiques radiculaires de *Cistus monspeliensis* L. et de *Lavandula stoechas* L. sur les germinations de *Senecio vulgaris* L. *Mémoires* : 86-91.
- Diadema K., Suehs C., Verlaque R., Affre L. & Médail F., 2001. Invasion associated hybridization and change : a karyological and morphological of native and Mediterranean *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa (soumis).
- Diadema K., Médail F., Affre L., Castagné H., Torre F. & Bretagnolle F. 2004. Ecology and demography of two endangered narrow endemic plants (*Leucojum*, Amaryllidaceae) in southern France. *In* : Arianoutsou M. & Papanastasis V.P. (eds.). *Proceedings of the 10th MEDECOS Conference. Ecology, conservation and management of Mediterranean climate ecosystems*. Millpress Science Publishers, Rotterdam : 1-9.
- Dokulil M., 1973. Planctonic primary production within the *Pragmites* community of lake Neusiedlersee (Austria). *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 20 : 175-180.
- Dutartre A., 1988. Nuisances occasionnées par les plantes aquatiques imputables aux végétaux. Analyses de cas. *In* : Ann. ANPP, 15^{ème} Conférences du COLUMA, Versailles, ANPP (eds.), Paris : 1075-1082.
- Dutartre, A., 1993. Retenue de la Forge, Ychoux (Landes). Développements de végétaux aquatiques. Bilan des opérations de contrôle. Propositions. *Compte rendu n° 87*. Cemagref, Bordeaux.
- Dutartre A., 1993. Gestion des plantes aquatiques dans les lacs et les étangs landais. Etang blanc, étang de Hardy. Observations sur la répartition de la Jussie. Cemagref, groupement de Bordeaux, division qualité des eaux.
- Dutartre A., Haury J. & Planty-Tabacchi A.M., 1997. Introduction des macrophytes aquatiques et riverains dans les hydrosystèmes français métropolitains : essai de bilan. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344-345 : 407-420.
- Dutartre A. & Fare A., 2002. Guide de gestion des proliférations des plantes aquatiques. Cemagref, Agence de l'Eau Adour Garonne. Rapport.
- Eckert C. G., & Schaefer A., 1998. Does self-pollinisation provide reproductive assurance in wild columbine, *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae)? *Am. J. Bot.*, 85 : 919-924.
- Eckert C.G., 2000. Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant. *Ecology*, 81 : 532-542.

- Ehrendorfer F., 1962. Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der mitteleuropäischen Flora und Vegetation. Ber. dt. bot. Ges., 75 : 137-152.
- Einhellig F.A., 1995. Allelopathy : Current status and future goals. *In* : Inderjit K., Darkshini K.M.M. & Einhellig F.A. (eds). Allelopathy : Organisms, Processes and Applications, ACS Symposium Series 582, American Chemical Society, DC : 1-24.
- Ellmore G. S., 1981. Root dimorphism in *Ludwigia peploides* (Onagraceae) : structure and gas content of mature roots. Amer. J. Bot., 68 : 557-568.
- Ellstrand N.C. & Schierenbeck K.A., 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants ? PNAS, 97 : 7043-7050.
- Elton C.S., 1958. The Ecology of Invasions by Animals and plants. Methuen (éd.).
- Engler A., 1964. Syllabus der Pflanzenfamilien, 12th ed. H. Melchior (éd.), Berlin.
- Eno N.C., Clark R.A. & Sanderson W.G., 1997. Non native marine species in British waters : a review and directory. Peterborough : Joint Nature Conservation Committee.
- Erard M., 1995. La prolifération végétale dans les milieux aquatiques. Causes, conséquences et méthode de lutte. Mém. de DESS, Univ. Bourgogne.
- Erdtman G., 1952. Pollen morphology and Plant taxonomy Angiosperms. Almquist & Wiksells (Eds.), Stockholm.
- Escarré J., Houssard C. & Briane J.P., 1987. Evolution du rapport des sexes de populations de *Rumex acetosella* le long d'une succession postculturale. Can. J. Bot., 65 : 2668-2675.
- Escarré J. & Houssard C., 1991. Changes in sex ratio in experimental populations of *Rumex acetosella*. J. of Ecology, 79 : 379-387.
- Eugelink A. H., 1998. Phosphorus uptake and active growth of *Elodea canadensis* Michx. and *Elodea nutalli* (Planch.) St. John. Water Sci. Tech., 37 : 59-65.
- Eyde R. H., 1977. Reproductive structures and evolution in *Ludwigia* (Onagraceae). I. Androecium, placentation, merism. Ann. Missouri Bot. Gard., 64 : 644-655.
- Eyde R. H., 1979. *idem*. II. Fruits and seeds. *ibid*, 66 : 656-575.
- Eyde R. H., 1981. *idem*. III. Vasculature, nectaries, conclusions. *ibid*, 68 : 470-503.
- Eyde R. H., 1982. Evolution and systematics of the Onagraceae : Floral anatomy. *idem*, 69 : 735-747.
- Favarger C., 1967. Cytologie et distribution des plantes. Biol. Rev., 42 : 163-206.
- Favarger C., 1984. Cytogeography and Biosystematics. *In* : Grant W. (ed.) Plant Biosystematics. Academic Press, Ontario : 453-476.
- Fernald M. L., 1950. Gray's : Manual of Botany, 8^{ème} édit.
- Fournier P., 1947. Les quatre Flores de la France (Corse comprise). P. Lechevalier (ed.) Paris.
- Geneves L., 1962. Manipulations de Botanique. Dunod (ed.), Paris.
- GEREPI, 2000. Etude de la colonisation de la jussie dans la Vienne.
- Gershenson J., 1984. Changes in the level of plant secondary metabolite production under water and nutrient stress. *In* : Loewus F.A., Timmermann B.N. & Steelink C. (eds). Phytochemical adaptation to stress. Recent advances in phytochemistry, Plenum Press, New York : 273-320.

- GIS Macrophyte, 1997. Biologie et écologie des espèces végétales aquatiques proliférant en France. Synthèse bibliographique, 68.
- Glemin S., 1999. Dépression de consanguinité en petites populations de plantes auto-incompatibles. DEA, Université François Rabelais, Tours.
- Godron D.A., 1854. Sur la flore de Montpellier. Extr. Mém. Soc. Emul. Doubs, 2 : 5.
- Goldstein M. & Morrall S., 1970. Gametogenesis and fertilization in *Caulerpa*. Ann. New York Acad. Sci., 175 : 660-672.
- Goulder R., 1969. Interactions between the rates of production of a freshwater macrophyte and phytoplankton in a pond. Oikos, 20 : 300-309.
- Grant V., 1971. Plant speciation. Columbia Univ. Press, New York, 435 p.
- Gray A.J., 1986. Do invading species have definable genetics characteristics? Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 314 : 655-674.
- Greenway M. & Wooley A., 1996. Constructed wetlands in Queensland : Performance efficiency and nutrient bioaccumulation. Ecological engineering. Tanner C.D., Raisin G., Ho G., Mitsch W.J. (éds.), Perth.
- Grillas P., Tan Ham L., Dutartre A. & Mesleard F., 1992. Distribution de *Ludwigia* en France, Etudes des causes de l'expansion récente en Camargue. In : XV^e Conférence de Columa, Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes, Versailles (FRA) 2-4/12/92. COLUMA Paris (FRA) : 1083-1090.
- Grillas P., 2001. Bilan des actions de gestion de *Ludwigia spp.* dans les espaces protégés du Languedoc-Roussillon. Rapport d'activité 2000. AME, Tour du Valat.
- Grime J.P., 1979. Plant Strategies and Vegetations processes. John Wiley and Sons, Chichester.
- Grosjean J., 1950. Substances with fungicidal activity in the bark of deciduous trees. Nature Lond., 165 : 853-854.
- Guillaud J., 1883. Flore de Bordeaux et du Sud-Ouest, Paris.
- Guinochet M. & Vilmorin R. de, 1984. Flore de France, Tome 5. CNRS (ed.) Paris.
- Gurevitch J. & Padilla D.K., 2004. Are invasive species a major cause of extinction ? Trends in Ecology and Evolution, 19 : 470-474.
- Gustafson T. D., 1976. Production, photosynthesis, storage and utilisation of reserves in a natural stand of *Typha latifolia*. Ph. D. Thèse Univ. Wisconsin. USA.
- Hangelbroek H.H., Ouborg N.J., Santamaria L. & Schwenk K., 2002. Clonal diversity and structure within a population of the pondweed *Potamogeton pectinatus* foraged by Bewick's swans. Molecular ecology, 11 : 2137-2150.
- Henley W.J., 1998. Baseline limnology of Boomer lake, Oklahoma, a recently reexcavated urban reservoir. J. Freshwater Ecol., 13 : 235-247.
- Hennig W., 1966. Phylogenetic Systematics. University Illinois Press, Urbana. 263 pp.
- Heywood V.H., 1989. Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants. In : Drake J., Mooney H., Di Castri F., et al. (eds). Biological Invasions : a global perspective. Wiley, New York : 31-60.
- Hodgson J.G., 1987. Why do so few plant species exploit productive habitats ? An investigation into cytology, plant strategies and abundance within a local flora. Funct. Ecol., 1 : 243-250.

- Hogetsu K., Okanishi Y. & Sugawara, 1960. Studies on the antagonist relationship between phytoplankton and rooted aquatic plants. *Japan J. Limnol.*, 21 : 124-130.
- Husband B. C. & Schemske D. W., 1996. Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, 50 : 54-70.
- Imbert S., 1992. Contribution à l'étude biosystématique et génétique d'un complexe polyploïde : *Brachypodium rupestre* sur la montagne de Lure. Mem. DEA.
- Jahier J., Chèvre A.M., Delourme R., Eber F. & Tanguy A.M., 1992. Techniques de cytogénétique végétale, techniques et pratiques. INRA (eds) Paris.
- Jain S. K., 1976. The evolution of inbreeding in plants. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 7 : 69-95.
- Jovet P. & Bourasseau A., 1952. *Jussiaea repens* L. var. *glabrescens* Ktze et *J. michauxiana* Fern. (= *J. grandiflora* Michx.) en France. *Le Monde des Plantes*, 5 : 285-286.
- Jovet P. & Vilmorin R. de, 1974. Flore descriptive et illustrée de la France. Second supplément. Blanchard A. (ed.) Paris.
- Jørgensen B.B. & Fenchel T., 1974. The sulfur cycle of a marine sediment model system. *Marine bio.*, 24 : 189-2001.
- Klekowski E.J., 1988a. Genetic load and its causes in long-lived plants. *Trees*, 2 : 195-203.
- Klekowski E.J., 1988b. Mutation, developmental selection and plant evolution. Columbia Univ. Press, New York.
- Klekowski E.J. & Godfrey P.J., 1989. Ageing and mutation in plants. *Nature*, 340 : 389-391.
- Kruger F., Breytenbach G., Macdonald I. & Richardson D., 1989. The characteristics of invaded Mediterranean-climate Regions. In : Drake J., Mooney H., Di Castri F. *et al.* (eds). *Biological Invasions : a global perspective*. Wiley, New York : 181-213.
- Küpfer P., 1974. Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celles des Pyrénées. *Boissiera*, 23 : 1-330.
- Laporte J., 1979. Structure hydrologique des étangs littoraux. Les cycles minéraux annuels dans l'eau et les sédiments dans les étangs du Prévost et de Maugio. In : *Gestion des ressources naturelles renouvelables AC étangs littoraux méditerranéens*. DGRST, Compte rendu scientifique des travaux : 15-34.
- Latta R. & Ritland K., 1994. The relationship between inbreeding depression and prior inbreeding among populations of four *Mimulus* taxa. *Evolution*, 48 : 806-817.
- Lavergne S., 2003. Les espèces végétales rares ont-elles des caractéristiques écologiques et biologiques qui leur sont propres ? Thèse de Doctorat en Biologie des Populations et Ecologie. Ecole nationale supérieure agronomique de Montpellier.
- Leather G. R. & Einhellig F. A., 1987. Bioassays of naturally occurring allelochemicals for phytotoxicity. *J. Chem. Ecol.*, 14 : 1821-1828.
- Lebougre C., 2001. Caractéristiques de développement de la Jussie (*Ludwigia sp.*) dans la réserve naturelle du Marais d'Orx. DESS « Dynamique des Ecosystèmes Aquatiques », Univ. de Pau et des Pays de l'Adour.
- Legrand C., 2002. Pour contrôler la prolifération des Jussies (*Ludwigia spp.*) dans les zones humides méditerranéennes. Guide technique. Agence Méditerranéenne de l'Environnement.
- Leitch I. J. & Bennett M. D., 1997. Polyploidy in angiosperms. *Trends in Plant Science*, 2: 470-470.
- Lewis W.H., 1980. Polyploidy : biological relevance. Plenum Press, New York.

- Lin Ling-Yang, Kun-Ying-Yen, Kiso-y & Hikino H., 1987. Antihepatotoxic actions of formosan plant drugs. *J. of ethnopharmacology*, 19 : 103-110.
- Lloyd D.G., 1980. Demographic factors and mating patterns in angiosperms. *In* : Solbrig O. T. (ed.). *Demography and Evolution in Plant Populations*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 67-88.
- Lueling K.H., 1975. Scientific results of the Argentine-Southbrasilian-Expedition Dr K.H. Lueling. *Zool. Anz.*, 195 : 171-185.
- Lumaret R., 1981. Structure génétique d'un complexe polyploïde : *Dactylis glomerata* L. Thèse Montpellier.
- Lumaret R., Guillem J.L., Maillet J., & Verlaque R., 1997. Plant species diversity and polyploidy in islands of natural vegetation isolated in extensive cultivated lands. *Biodiversity and Conservation*, 6 : 591-613.
- Madrack H., 1986. Plantes à acides gras polyinsaturés et prostaglandines. *J. Pharm. Belg.*, 41, vol. 3 : 159-171.
- Martins C., 1866. Sur les racines aérifères ou vessies natatoires des espèces aquatiques de genre *Jussiaea* L. *Mém. Acad. Sci. Montpellier* : 353-370.
- Mason C. F. & Bryant R. J., 1975. Production nutrient content and decomposition of *Phragmites communis*. Trin. and *Typha angustifolia*. L. *J. Ecol.*, 63 : 71-95.
- Masterson J., 1994. Stomatal size in fossil plants : evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science*, 264: 421-423.
- McIntyre R. & Lavorel S., 1994. How environmental and disturbance factors influence species composition in temperate Australian grasslands. *J. Veg. Sci.* 5 : 373-384.
- Médail F., 1996. Structure de la biodiversité de peuplements végétaux méditerranéens en situation d'isolement. Thèse Doct. Sci., Univ. Aix-Marseille III.
- Médail F. & Quézel P., 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean basin. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 84 : 112-127.
- Médail F., 1999. Ecologie, biologie et structure génétique des griffes-de-sorcière (*Carpobrotus ssp.*) végétaux exotiques envahissants dans le Parc National de Port-Cros. *Sci. Rep. Port-Cros Park*.
- Meusel H., Jäger E., Rauschert S. & Weinert E., 1978. Vergleichende chorologie der zentraneuropäischen Flora. Band II. Veb Gustav Fischer Verlag Jena.
- Muller S., 2000. Les espèces végétales invasives en France : Bilan des connaissances et propositions d'actions. *Rev. Ecol. (Terre Vie), Suppl.* 7 : 53-69.
- Mulligan G.A., 1965. Recent colonization by herbaceous plants in Canada. *In* : Baker H.G. & Stebbins G.L. (eds). *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New York : 127-146.
- Munz P.A., 1942. Studies in Onagraceae XII. A revision of the new world species of *Jussiaea*. *Darwiniana*, 4 : 179-284.
- Murugesan T., Ghosh L., Mukherjee K., Das J., Pal M. & Saha B.P., 2000. Evaluation of antidiarrhoeal profile of *Jussiaea suffruticosa* Linn. extract in rats. *Phytotherapy research*, 14 : 381-383.
- Myers N., Mittermeier R., Mittermeier C., da Fonseca G. & Kent J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403 : 853-858.
- Nakai S., Inoue Y., Hosomi M. & Murakami A., 2000. *Myriophyllum spicatum* released allelopathic polyphenols inhibiting growth of blue-green algae *Microcystis aeruginosa*. *Wat. Res.*, 34 : 3026-3032.
- Natali A. & Jeanmonod D., 1996. Flore analytique des plantes introduites en Corse. *In* : Jeanmonod D. et Burdet H.M. (eds). *Compléments au Prodrome de la Flore Corse*. Conserv. & Jard. Bot. Genève.

- Navarro L., 1996. Biología reproductiva y conservación de dos endemismos del Noroccidente Ibérico : *Petrocoptis grandiflora* Rothm. y *Petrocoptis viscosa* Rothm. (Caryophyllaceae). PhD Thesis, Univ. De Santiago de Compostela, Spain.
- Navarro L. & Guitan J., 2002. The role of floral biology and breeding system on the reproductive success of the narrow endemic *Petrocoptis viscosa* Rothm. (Caryophyllaceae). *Biological conservation*, 103 : 125-132.
- Nesom G. L. & Kartesz J. T., 2000. Observations on the *Ludwigia uruguayensis* complex (Onagraceae) in the United States. *Castanea*, 65 : 123-125.
- Olivier L., Galland J.P., Maurin H. & Roux J.P., 1995. Livre rouge de la flore menacée de France. Tome 1 : Espèces prioritaires. Coll. Patrimoine naturel vol. 20. MNHN, CBN Porquerolles, Ministère de l'Environnement, Paris.
- Olivieri I. & Vitalis R., 2001. La biologie des extinctions. *Médecine Sciences*, 17 : 63-69.
- Paris R. R. & Moyses H., 1967, 1971, 1976. Précis de matière médicale. 3 tomes, Masson (éd.) Paris.
- Peng C.I., 1988. The biosystematics of *Ludwigia* sect. *Microcarpum* (Onagraceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 75 : 970-1009.
- Peng C.I., 1989. The systematics and evolution of *Ludwigia* section *Microcarpum* (Onagraceae). *idem*, 76 : 221-302.
- Pignatti S., 1960. Il significato delle specie poliploidi nelle associazioni vegetali. *Atti. Isti. Venet. Sc.*, 118 : 75-98.
- Planty-Tabacchi A.M., 1993. Invasions des corridors riverains fluviaux par des espèces végétales d'origine étrangère. Mém. Thèse, Université Paul Sabatier, Toulouse III, 177pp.
- Pochon J. & Tardieux P., 1962. Techniques d'analyse en microbiologie du sol. Editions de la Tourelle, Saint Mandé.
- Pojar J., 1973. Levels of polyploidy in four vegetation types of S-W British Columbia. *Can. J. Bot.*, 51 : 621-628.
- Prygiel J. & Peltre M.C., 1997. Biologie et écologie des espèces végétales aquatiques proliférant en France. Synthèse bibliographique. Les études de l'Agence de l'Eau n°68. Ed. Agence de l'Eau Artois-Picardie.
- Pysek P., Prach K., & Smilauer P., 1995. Relating invasion success to plant traits : an analyse of the Czech alien flora. *In* : Pysek P., Prach K., Rejmanek M. & Wade M. (eds.). *Plant invasions*. SPB Academic, Amsterdam : 39-60.
- Pysek P., Richardson D.M., Rejmanek M., Webster G.L., Williamson M. & Kirschner J., 2004. Alien plants in checklists and floras : towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53 : 131-143.
- Ramade F., 1974. *Eléments d'écologie appliquée*. Paris : Ediscience.
- Ramamorthy T.P., 1979. A sectional revision of *Ludwigia* sect. *Myrtocarpus* s.l. (Onagraceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 66 : 893-896.
- Ramamorthy T.P. & Zardini E., 1987. The systematics and evolution of *Ludwigia* sect. *Myrtocarpus* s.l. (Onagraceae). *Monographs in systematic botany of the Missouri Botanical Garden*, 19 : 1-120.
- Ramsey M. & Vaughton G., 1996. Inbreeding depression and pollinator availability in a partially self-fertile perennial herb *Blandfordia grandiflora* (Liliaceae). *Oikos*, 76 : 465-474.
- Raven P.H., 1963. The Old World species of *Ludwigia* (including *Jussiaea*) with the synopsis of the genus (Onagraceae). *Reinwardtia*, 6 : 327-427.

- Raven P.H., 1968. *Ludwigia* L. (*Isnardia* L., *Jussiaea* L.) In : Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M. & Webb D.A., 1964-1980. Flora Europa. 5 vol. Cambridge Univ. Press., Cambridge.
- Raven P. H., 1979. A survey of reproductive biology in Onagraceae. *New Zealand J. Bot.*, 17 : 575-593.
- Raven P. H. & Tai W., 1979. Observation chromosomes in *Ludwigia* (Onagraceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 66 : 862-879.
- Raven P. H., 1988. Onagraceae as a model of plant evolution. In L.D. Gottlieb and S.K. Jain (Eds.), *Plant evolutionary biology : a symposium honoring G. Ledyard Stebbins*, 85–107. Chapman and Hall, London, UK.
- Rejmankova E., 1992. Ecology of creeping macrophytes with special reference to *Ludwigia peploides* Raven. *Aquatic botany*, 43 : 283-299.
- Rice E.L., 1984. *Allelopathy*, ed. 2, Academic Press, Londres.
- Rice E.L., 1992. Allelopathic effects on nitrogen cycling. In : Rizvi S.J.H. & Rizvi V. (eds.) : *Allelopathy : Basic and Applied Aspects*. Chapman and Hall, Londres : 31-58.
- Richards A. J., 1986. *Plant breeding Systems*. Unwin Hyman Ltd, London.
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D. & West C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants : concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6 : 93-107.
- Rioux J. & Quézel P., 1950. La « Flora juvenalis » en 1950. *Le Monde des Plantes*, 272 : 73-75.
- Rizvi S.J.H., Haque H., Singh V.K. & Rizvi V., 1992. A discipline called allelopathy. In : Rizvi S.J.H. & Rizvi V. (eds). *Allelopathy : Basic and applied aspects*. Chapman and Hall. (ed. 1), Londres : 1-10.
- Robles C., 1999. Potentialités autotoxiques et allélopathiques de *Cistus albidus* L. *Biologie et pathologie végétales*. C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie, 322 : 677-685.
- Rouy G., 1901. *Flore de France*. Tome VII. Soc. Sc. Nat. Charente inférieure. Tours.
- Saes V., 1996. Distribution de *Ludwigia grandiflora* en Camargue. Etudes sur les moyens de lutte. Exemple des marais du Vigueirat. *Mem. ESA Purpan*.
- Saint-Macary I., 1998. Dynamique de *Ludwigia peploides* au Marais d'Orx. *Mém. DESS Dynamique des écosystèmes aquatiques*, Université de Pau et des Pays de l'Adour. Syndicat mixte pour la gestion et l'aménagement du Marais d'Orx, 23pp.
- Salanon R., 2000. Trois xénophytes envahissantes des cours d'eau, récemment observées dans les Alpes-Maritimes (France) : *Myriophyllum aquaticum* (Velloso) Verdcourt, *Ludwigia grandiflora* (Michaux) Geuter & Burdet et *Sagittaria latifolia* Willd. *Biocosme Méditerranéen*, Nice, 16 : 125-145.
- Schemske D. W. & Lande R., 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution*, 39 : 41-52.
- Simberloff D., 1995. Why do introduced species appear to devastate islands more than mainland areas ? *Pac. Sci.*, 49 : 87-97.
- Skvarla J. J., Raven P. H., Chissoe W. F. & Sharp M., 1978. An ultrastructural study of viscin threads in Onagraceae pollen. *Pollen et Spores*, 20 : 5-143.
- Soltis D.E. & Soltis P.S., 1999. Polyploidy : recurrent formation and genome evolution. *Trends Ecol Evol.*, 14 : 348-352.
- Spasovski S., 2001. Essai d'analyse du coût et du bénéfice de la gestion de la Jussie dans trois espaces protégés pilotes du Languedoc-Roussillon. *Mém. Maîtrise de géographie*, Univ. P. Valéry, Montpellier III.

- Sprengel K. P. J., 1825. *Systema vegetabilium*, 2 : 232.
- Stebbins G.L., 1950. *Plant variation and evolution*. Columbia University Press.
- Stebbins G. L., 1971. *Chromosome evolution in higher plants*. E. Arnold (ed.) London.
- Stebbins G. L., 1985. Polyploidy, hybridization and the invasion of new habitats. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 72 : 824-832.
- Stohlgren T.J., Binkley D., Chong G.W., Kalkhan M.A., Schell L.D., Bull K.A., Otsuki Y., Newman G., Bashkin M. & Son Y., 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecol. Monogr.*, 69 : 25-46.
- Suehs C., Médail F. & Affre L., 2001. Ecological and genetic features of the invasion by the alien *Carpobrotus* plants in Mediterranean Island habitats. *In* : Brundu G. *et al.* (eds.). *Plant invasions : Species Ecology and Ecosystem Management*. Backhuys Pub. Leiden : 145-158.
- Suehs C., Affre L. & Médail F., 2004. Dynamique d'invasion de deux végétaux introduits dans le bassin méditerranéen, *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae) sur l'île de Bagaud. *Travaux scientifiques du Parc national de Port-Cros*, 20 : 19-46.
- Sytsma M., 1989. A study of growth, resource allocation and nutrient requirement of *Myriophyllum aquaticum*. Technical Progress Report for USGS Grant N° 14-08-0001-G1626. Univ. California, Davis, CA.
- Szcepanowska W. & Szcepanowski A., 1973. Emergent macrophytes and their role in wetland ecosystems. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 20 : 41-50.
- Tal M., 1980. Physiology of polyploids. *In* Lewis W.H., "Polyploidy : Biological relevance", Plenum Press, New York, p 61-76.
- Ting W. S., 1966. Pollen morphology of Onagraceae. *Pollen et Spores*, 8 : 9-36.
- Touzot O. & Dutartre A., 2001. Expérimentation de germination de graines et de développement de plantules de Jussies en conditions de laboratoire. *Actes des Journées Techniques, Jussies Soustons* (version provisoire).
- Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M. & Webb D.A., 1964-1980. *Flora Europa*. 5 vol. Cambridge Univ. Press., Cambridge.
- UNIMA (Union des Marais du Département de la Charente-Maritime), 2001. *Le Don - la Chère*. Fédération de Loire-Atlantique pour la Pêche et la Protection des Milieux Aquatiques.
- Verlaque R. & Contandriopoulos J., 1990. Analyse des variations chromosomiques en région méditerranéenne : Polyploïdie, différenciation et adaptation. *Ecologia Mediterranea*, 16 : 93-112.
- Verlaque R., Médail F. & Aboucaya A., 2001. Valeur prédictive des types biologiques pour la conservation de la flore méditerranéenne. *C.R. Acad. Sc., Sc. Vie*, 324 : 1157-1165.
- Verlaque R., Aboucaya A. & Fridlender A., 2002. Les xénophytes envahissants en France : Ecologie, types biologiques et polyploïdie. *Bot. Helv.*, 112 : 121-136.
- Watt E. & Pretorius J.C., 2001. Purification and identification of active antibacterial components in *Carpobrotus edulis* L. *J. of Ethnopharmacology*, 76 : 87-91.
- Webb C.J. & Lloyd D.G., 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas of angiosperms. II. Herkogamy. *New Zealand J. of Bot.*, 24 : 163-178.
- Weber E., 1997. The alien flora of Europe : a taxonomic and biogeographic review. *J. Veg. Sci.* 8 : 565-572.
- Wilcove D.S., Rothstein D., Dubow J., Phillips A. & Losos E., 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience*. 48 : 607-615.

- Widdel F., 1986. Sulphate reducing Bacteria and their ecological niches. *In* : Anaerobic bacteria in habitats other than man. Barnes E.M. & Mead G.C., Blackwell scient. pub. (éd.) London : 157-184.
- Williamson M., 1999. Invasions. *Ecography*, 22 : 5-12.
- Wogu A. & Ugborogho R.E., 2000. Seed morphology, germination and seedling characters in *Ludwigia* species (Onagraceae) in Nigeria as aids to identification. *Seed science and technology*, 28 : 657-697.
- Wyatt R., 1988. Phylogenetic aspects of the evolution of self-pollination. *In* : Gottlieb L. D. & Jain S. K. (eds.). *plant Evolutionary Biology*. Chapman and Hall, London : 109-131.
- Xiao-Shui W., 1990. *Altica cyanea* (Coleoptera : Chrysomelidae) for the biological control for *Ludwigia prostrata* (Onagraceae) in China. *Tropical pest management*, 36 : 368-370.
- Yen S. & Myerscough P.J., 1989. Co-existence of three species of amphibious plants in relation to spatial and temporal variation : field evidence. *Aus. J. Ecology*, 14 : 291-303.
- Zardini E. M., Gu H. & Raven P.H., 1991 a. On the Separation of two Species within the *Ludwigia uruguayensis* Complex (Onagraceae). *Systematic Botany*, 16 : 242-244.
- Zardini E., Peng C-I. & Hoch P., 1991 b. Chromosome numbers in *Ludwigia* sect. *Oligospermum* and sect. *Oocarpon* (Onagraceae). *Taxon*, 40 : 221-230.
- Zardini E. & Raven P.H., 1992. A new section of *Ludwigia* (Onagraceae) with a key to the sections of the genus. *Systematic Botany*, 17 : 481-485.
- Zehnder A.J.B. & Stumm W., 1988. Geochemistry and biogeochemistry of anaerobic habitats. *In* : *Biology of anaerobic micro-organism*. A.J.B. Zehnder (éd.). John Wiley & Sons (USA).
- Zuljevic A. & Antolic B., 2000. Synchronus release of male gametes of *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *Phycologia*, 39 : 157-159.
- Zygadlo J.A., Morero R.E., Abburra R.E., Guzman C.A., 1994. Fatty acid composition in seed oils of some Onagraceae. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 71 (8) : 915-916.