

ÉCOLE DOCTORALE SST

UMR CNRS 6173 CITERES

Equipe Ingénierie du Projet en Aménagement – Paysage et Environnement

THÈSE présentée par :

Brigitte RUAUX

soutenue le : 4 décembre 2008

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université François - Rabelais**

Discipline/ Spécialité : Sciences de la vie/ Ecologie

**Les plantes envahissantes des corridors
fluviaux : traits biologiques, impacts de
Ludwigia peploides et *L. grandiflora* en Loire
moyenne et implications pour la gestion**

THÈSE dirigée par :

M. BERTON Jean-Pierre

M. HAURY Jacques

Professeur émérite, Université François - Rabelais

Professeur, Agrocampus Ouest, Rennes

RAPPORTEURS :

M. LACHAVANNE Jean-Bernard

M. TABACCHI Eric

Professeur, Université de Genève (Suisse)

Chargé de recherche CNRS, HDR

JURY :

M. BERTON Jean-Pierre

M. DUTARTRE Alain

Mme GREULICH Sabine

M. HAURY Jacques

M. LACHAVANNE Jean-Bernard

M. MAMAN Lucien

M. MULLER Serge

M. TABACCHI Eric

Professeur émérite, Université François Rabelais, Tours

Ingénieur de recherche, Cemagref de Bordeaux

Maître de Conférences, Université François Rabelais, Tours

Professeur, Agrocampus Ouest, Rennes

Professeur, Université de Genève (Suisse)

Docteur, Agence de l'Eau Loire-Bretagne

Professeur, Université de Metz

Chargé de recherche CNRS, HDR, Toulouse

A Papa.

Remerciements

Au terme de ces années passées sur la Loire moyenne, il m'est agréable de remercier ici toutes les personnes qui par leur aide, leur soutien ont permis la réalisation de ce travail. Elles ne seront pas toutes nommées ci-dessous mais mes remerciements ne sont pas pour autant moins grands.

Je tiens tout d'abord à remercier Messieurs Jean-Pierre Berton et Jacques Haury de m'avoir proposé cette étude sur la Loire et les plantes invasives.

Je remercie très chaleureusement Sabine Greulich pour son aide précieuse, ses remarques et ses conseils lors de chaque étape de ce travail de longue haleine. Merci de m'avoir apporté le recul qui me manque souvent.

Je remercie également Catherine Boisneau d'avoir bien voulu partager avec moi ses connaissances sur les invertébrés et les statistiques. La « bureaucratie » a été pour moi très agréable.

Je tiens à remercier Messieurs Jean-Bernard Lachavanne et Eric Tabacchi d'avoir accepté de juger mon travail en tant que rapporteurs. Merci à Messieurs Alain Dutartre, Lucien Maman et Serge Muller d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Mes remerciements vont aussi aux personnes non citées précédemment composant mon comité de thèse, Thierry Cornier, Elisabeth Lambert et François Olivereau pour leurs remarques et discussions constructives lors des rendez-vous annuels.

Je remercie aussi les membres du Groupe de travail « plantes envahissantes région Centre » de m'avoir accueillie et permis de garder un lien entre la recherche et les gestionnaires.

Un grand merci à Julie Coudreuse pour ses nombreux encouragements, sa bonne humeur lors du temps passé à mesurer « les plantes dont on ne doit pas prononcer le nom » et la relecture.

Un merci très chaleureux à Muriel Guernion pour sa bonne humeur sans faille même dans la vase, à Clélia Carreau pour sa détermination surtout lors des mesures des graines, à

Mathieu Bonnefond, Lotfi Medhi et Benoît Pin pour l'ambiance au 3^{ème}, à David Vincent de les avoir vus, aux voisins de la rue de la Fuye, à Maman, à Philippe Jugé d'avoir bravé la neige, les fourmis,..., à Nina, à Fanny, à Kipouick d'avoir mangé les *Ludwigia*.....

Enfin, je remercie Laurent de m'avoir soutenue et supportée sans relâche au cours de ces années. Promis, les *Ludwigia* seront moins « envahissantes » à présent.

Résumé

Dans le bassin de la Loire, et plus particulièrement en Loire moyenne, deux espèces de Jussies (*Ludwigia peploides* (Kunth) Raven subsp. *montevidensis* (Spreng.) Raven, *L. grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet subsp. *hexapetala* (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz) amphiphytes exotiques invasives colonisent principalement les annexes hydrauliques et les grèves du lit endigué. Cette thèse étudie la biologie (reproduction, implantation, dissémination, ...) de ces deux taxons, leurs impacts sur les communautés végétales et animales (macroinvertébrés aquatiques) afin de mieux adapter leur gestion.

Les résultats des suivis de terrain et des expérimentations *in situ* et *ex situ* démontrent en particulier : (i) des différences entre les deux espèces concernant leurs traits reproductifs et leur développement sur les annexes hydrauliques et les grèves, (ii) la possibilité d'un cycle de reproduction sexuée complet sous le climat ligérien, (iii) un impact nul sur les communautés végétales d'hydrophytes mais qui semble négatif sur les communautés riveraines étudiées, (iv) peu de différences entre la diversité et la structuration des communautés d'invertébrés dans les herbiers de macrophytes autochtones et exotiques.

A partir de ces résultats, nous proposons de mettre en oeuvre un protocole de veille et de gestion des Jussies dans les deux types d'habitats (annexes hydrauliques et grèves), en intégrant tout particulièrement la nouvelle donnée de forte probabilité de reproduction sexuée.

Mots-clefs : espèces invasives, Loire moyenne, phénologie, reproduction, compétition, effets sur les communautés végétales, macroinvertébrés, *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis*, *L. grandiflora* subsp. *hexapetala*.

Résumé en anglais

In the Loire catchment, and more particularly in the middle reaches of the Loire, two species of water primrose (*Ludwigia peploides* (Kunth) Raven subsp. *montevidensis* (Spreng.) Raven and *L. grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet subsp. *hexapetala* (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz) are invading exotic amphiphytes. They mainly colonize former channels and river banks in the embanked floodplain. This thesis studies the biology (reproduction, establishment, dispersal, etc) of these two taxa, their effects on plant and animal communities (aquatic macro-invertebrates) in order to optimize their management.

The results of the field surveys as well as *in situ* and *ex situ* experimentations show in particular: (i) differences between the two species concerning their reproduction features and their development in former channels and on river banks, (ii) the possibility of a complete sexual reproduction cycle in the climatic conditions of the middle Loire River, (iii) the absence of effects on hydrophyte communities, but a negative effect on the riparian communities studied, (iv) few differences between the diversity and the structure of invertebrate communities in stands of both native macrophytes and exotic ones.

From those results we suggest a monitor and management protocol for water primroses in the two types of habitats (former channels and river banks) taking into account in particular the new data on the high probability of sexual reproduction.

Key-words: invasive species, middle Loire River, phenology, reproduction, competition, effects on vegetal communities, macro invertebrates, *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis*, *L. grandiflora* subsp. *hexapetala*.

Table des matières

Remerciements	3
Résumé	5
Résumé en anglais	6
Table des matières	7

Introduction 11

Première partie : Contexte général, localisation dans l'hydrosystème Loire 33

1. Les *Ludwigia* en France, état des connaissances et problèmes liés à leur expansion..... 34

1.1 Les <i>Ludwigia</i> introduites et leurs caractères distinctifs	34
1.2 Historique de l'invasion et distribution actuelle	35
1.3 Ecologie et biologie des <i>Ludwigia</i> introduites en France	39
1.3.1 Biotopes d'élection.....	39
1.3.2 Ecologie.....	40
1.3.3 Cycle annuel de développement.....	41
1.3.4 Mode de propagation et reproduction	42
1.4 Nuisances sur l'environnement	44
1.5 Nuisances aux activités humaines et coûts de gestion	46

2. La Loire moyenne..... 49

2.1 La Loire	49
2.2 Aspects climatiques, hydrologiques et hydrogéologiques de la Loire moyenne .	50
2.2.1 Climat	50
2.2.2 Hydrologie.....	52
2.2.3 Hydrogéologie et géomorphologie.....	53
2.3 Les différents écosystèmes de la Loire moyenne endiguée	54
2.4 La végétation	56
2.4.1 Les communautés végétales du lit endigué	57
2.4.2 Les communautés d'intérêt communautaire colonisables par les <i>Ludwigia</i>	61

Deuxième partie : Matériels et méthodes..... 63

1. Les sites étudiés..... 64

1.1 Les annexes hydrauliques.....	65
1.2 Les grèves.....	66

2. Etude du développement des <i>Ludwigia</i> spp.	68
2.1 Suivi sur les annexes hydrauliques.....	68
2.2 Suivi sur les grèves : dépressions limoneuses, basses.....	70
3. Analyse des modes de propagation des <i>Ludwigia</i>	71
3.1 Etude de l'implantation et du développement de fragments végétatifs	71
3.2 Analyse de la capacité de reproduction sexuée	72
3.2.1 Hydrochorie et viabilité des graines.....	73
3.2.2 Implantation et développement des germinations	73
4. Relations entre les <i>Ludwigia</i>, le milieu et les communautés végétales.....	75
4.1 Effet des herbiers de <i>Ludwigia peploides</i> sur la physico-chimie de l'eau des annexes hydrauliques	75
4.2 Etude de l'impact sur les communautés végétales	75
4.2.1 Relations entre les communautés végétales et les <i>Ludwigia</i>	75
4.2.2 Compétition entre les <i>Ludwigia</i> et les hydrophytes présentes au sein des annexes hydrauliques	76
5. Relations entre les <i>Ludwigia</i> envahissantes et les invertébrés aquatiques	78
5.1 Les communautés de macroinvertébrés dans des herbiers denses	79
5.2 Les communautés de macroinvertébrés dans des herbiers à densités modifiées .	79
5.3 Effet de la présence des <i>Ludwigia</i> sur les communautés de macroinvertébrés....	79
6. Traitements statistiques.....	81

Troisième partie : Développement des *Ludwigia* dans les écosystèmes de Loire moyenne les plus colonisés 84

1. Développement des <i>Ludwigia</i> au sein des annexes hydrauliques.....	86
1.1 Caractéristiques physiques des annexes hydrauliques	86
1.2 Relation entre les caractéristiques physiques et le développement des <i>Ludwigia</i>	89
1.3 Phénologie de croissance des <i>Ludwigia</i>	90
1.3.1 Développement sans intervention humaine.....	90
1.3.2 Développement perturbé par des arrachages manuels	94
1.4 Phénologie de reproduction des <i>Ludwigia</i>	96
1.4.1 Développement sans intervention humaine.....	96
1.4.2 Développement perturbé par des arrachages manuels	97
2. Développement des <i>Ludwigia</i> dans les dépressions limoneuses des grèves (« basses vaseuses »)	99
2.1 Caractéristiques physiques	99
2.2 Relation entre les caractéristiques physiques et le développement des <i>Ludwigia</i>	100

2.3	Phénologie de croissance des <i>Ludwigia</i>	101
2.4	Phénologie de reproduction.....	103
3.	Discussion.....	105
Quatrième partie : Modes de propagation des <i>Ludwigia</i> invasives.....		108
1.	Multiplication végétative	111
2.	Capacité de reproduction sexuée	116
2.1	Viabilité des graines	116
2.1.1	Résumé.....	116
2.1.2	Sexual reproduction of two alien invasive <i>Ludwigia</i> (Onagracea) on the middle Loire River, France	117
2.2	Survie et capacité d'implantation des germinations sur deux types de substrat	123
3.	Discussion.....	126
Cinquième partie : Relation entre les <i>Ludwigia</i>, le milieu et les communautés végétales.....		130
1.	Effet des <i>Ludwigia</i> sur les paramètres abiotiques	132
2.	Effet des <i>Ludwigia</i> sur les communautés végétales	136
2.1	Les communautés présentes dans les annexes hydrauliques.....	136
2.1.1	Les communautés aquatiques.....	136
2.1.2	Les communautés en milieu asséchant.....	137
2.2	Effet de la compétition des <i>Ludwigia</i> sur les espèces aquatiques présentes au sein des annexes hydrauliques	145
2.3	Les communautés présentes sur les grèves	152
2.3.1	Les communautés présentes sur les zones restant en eau.....	152
2.3.2	Les communautés présentes sur les zones s'asséchant	153
3.	Discussion.....	157
3.1	Impact des <i>Ludwigia</i> sur la physico-chimie de l'eau	157
3.2	Impact des <i>Ludwigia</i> sur les communautés végétales	158
3.2.1	En milieu aquatique.....	158
3.2.2	En milieu s'asséchant	159
Sixième partie : Impact des <i>Ludwigia</i> sur les communautés d'invertébrés aquatiques		162
1.	Les macroinvertébrés d'herbiers de <i>Ludwigia</i> non modifiés	164
1.1	Résumé.....	164

1.2	Comparaison des communautés d'invertébrés présentes au sein des herbiers des deux <i>Ludwigia</i>	164
2.	Les macroinvertébrés d'herbiers de densités modifiées	179
2.1	Caractéristiques des habitats	179
2.2	Abondances et mesures de la structure des communautés	181
2.2.1	Abondances	181
2.2.2	Composition et structure des communautés	182
2.2.3	Trait d'histoire de vie	186
3.	Comparaison des communautés de macroinvertébrés d'herbiers natifs et d'herbiers allochtones	188
3.1	Abondance et structure des communautés	188
3.2	Trait d'histoire de vie	190
3.3	Comparaison entre les communautés : Indice de persistance	192
4.	Discussion	195
Septième partie : Discussion générale et conclusion : vers des préconisations de gestion		200
1.	Réponses aux questions théoriques initiales	201
2.	Les mécanismes d'invasion	212
3.	Retombées pour la gestion	216
4.	Perspectives	221
	Bibliographie	222
	Liste des tableaux	248
	Liste des figures	250
	Liste des annexes	256
Annexes		257

Introduction

L'invasion des communautés végétales par des plantes introduites est considérée comme une des plus sérieuses menaces pour la biodiversité (Vitousek et al., 1997a). Pour Usher (1988), il n'existe plus une zone naturelle protégée dans le monde, mis à part l'Antarctique, n'abritant pas une plante introduite. Les zones humides semblent être particulièrement vulnérables aux invasions (Moyle and Light, 1996; van der Velde et al., 2006). Bien que celles-ci représentent moins de 6 % de la surface de la terre, 24 % (8 sur 33) des plantes les plus envahissantes du monde sont des espèces liées à ces milieux (Zedler and Kercher, 2004). De plus, par comparaison à de nombreux autres écosystèmes naturels, les corridors riverains semblent particulièrement sensibles aux invasions, en partie suite à leur structure linéaire qui favorise la propagation des nouvelles espèces sur de grandes distances (Planty-Tabacchi et al., 2001). Pour Daehler (1998), bien qu'il y ait un risque pour que chacune des plantes non-natives (donc introduites) devienne envahissante d'espaces naturels, les espèces aquatiques et semi-aquatiques sont celles ayant, dans le monde, le plus fort risque de devenir envahissantes.

Les échanges entre les hommes ne cessant d'augmenter, les échanges des espèces font de même (Lodge, 1993). Aujourd'hui, après la fragmentation ou la disparition des habitats, l'introduction d'espèces animales ou végétales exogènes et les dégâts liés à leur extension est un facteur d'importance majeure dans le mécanisme de la perte de diversité biologique (MacNeely and Strahm, 1997; Muller, 2004). Dans les cours d'eau tempérés, la biodiversité est affectée tant par le changement d'utilisation des terres (Harding et al., 1998) que par les échanges biotiques (Richter et al., 1997). Pour Sala et al. (2000), comparé à l'ensemble des écosystèmes, c'est au sein des écosystèmes d'eau douce que l'impact de l'introduction d'espèces est le plus fort.

Qu'est ce qu'une espèce exotique, naturalisée, envahissante... ?

Exogène, invasif, proliférante, exotique, allochtone, introduit, néophyte, adventice, mauvaise herbe, nouvel arrivant, naturalisé, non-natif, non-indigène, immigrant, xénophyte sont des termes utilisés pour définir une plante présente dans une région dont elle n'est pas native (Pyšek, 1995). Ces termes sont souvent utilisés sans définition précise, parfois comme synonyme.

Une **espèce exotique** (« alien plant ») est une plante dont la présence sur une aire donnée est due à une introduction intentionnelle ou accidentelle résultant de l'activité humaine (Richardson et al., 2000), et aussi par extension sans intervention des hommes, par exemple certaines graminées dont les semences traversent la méditerranée transportées par le vent. Parmi les espèces exotiques, plusieurs dénominatifs sont utilisés, permettant de différencier les espèces en fonction des étapes d'un processus d'invasion réalisé ou non. Ainsi, parmi les **espèces importées**, certaines apparaissent de manière plus ou moins fugace à l'état sauvage et correspondent alors à des **espèces introduites** (Muller, 2004). Lorsqu'une plante exotique se reproduit avec succès et permet la survie de populations sur plusieurs cycles sans intervention directe de l'Homme, elle correspond à une **plante naturalisée** (« naturalised plant » (Richardson et al., 2000) ou « non-indigenous species » (Williamson and Fitter, 1996)).

Parmi les espèces naturalisées sont considérées comme **envahissantes** ou **invasives**¹ (« invasive »), les plantes qui produisent une descendance nombreuse, elle-même fertile, à une grande distance des pieds parents et donc ayant un fort potentiel d'expansion sur de large surface (Richardson et al., 2000 ; Heger and Trepl, 2003). Dit autrement, les plantes envahissantes sont des espèces ou des variétés qui augmentent rapidement leur distribution spatiale en se développant densément au sein de communautés végétales existantes (Kercher and Zedler, 2004). Cronk et Fuller (1995), Pysek (1995) et Mack (1996) précisent que la prolifération produit des changements significatifs de composition, de structure et/ou de fonctionnement des écosystèmes. Pour Richardson et al. (2000), le passage de « naturalisée non invasive » à « invasive » représente le point à partir duquel une espèce exotique commence à avoir des conséquences écologiques et économiques visibles.

L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN, 2000), le Programme mondial sur les espèces exotiques envahissantes (McNeely, 2001; McNeely et al., 2001) et la Convention sur la Diversité Biologique (CNUED, 1992) définissent une espèce exotique envahissante comme une espèce exotique (allochtone, non indigène) dont l'introduction par l'homme (volontaire ou fortuite), l'implantation et la propagation menacent

¹ « L'adjectif « invasif » ne fait pas partie du vocabulaire français. Il a par contre été adopté par plusieurs auteurs notamment lors de travaux sur *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée, d'un ouvrage de synthèses. Ce néologisme permet de lui accorder un sens précis, dépourvu d'ambiguïté Muller, S., 2004, Plantes invasives en France. Muséum d'Histoire Naturelle, Paris. ».

les écosystèmes, les habitats ou les espèces indigènes avec des conséquences écologiques et/ou économiques et/ou sanitaires négatives.

Pour les espèces envahissantes entraînant le plus de dommages dans une région donnée, Richardson et al. (2000) reprennent le terme de **transformateur** (« transformer ») proposé par Wells et al. (1986). Ce terme, caractérisant les espèces envahissantes qui changent le caractère, la forme ou la nature des écosystèmes sur une partie significative de l'aire de répartition de cet écosystème. Ce sont donc les espèces envahissantes qui ont des impacts écologiques importants sur les écosystèmes qu'elles colonisent (Muller, 2004). A ce titre, il est également judicieux de les appeler « espèces ingénieurs » (Jones et al., 1997).

Comment une espèce exotique devient-elle envahissante ?

Dans un premier temps, la distinction d'une espèce native et d'une espèce non-native ou exotique est le premier problème qui se pose lorsqu'on étudie les invasions biologiques (Pyšek, 1995; Sukopp and Starfinger, 1995). Pour Webb (1985), les seuls critères fiables sont les données fossiles et les preuves historiques. Mais l'avis généralement accepté et utilisé comme un critère de base pour définir le statut natif d'une espèce, pour une région donnée, est l'indépendance de sa présence par rapport aux activités humaines. Cependant, une importante limite peut être ajoutée : les espèces arrivées avant le début du néolithique (5-6000 ans BC) sont aussi considérées comme natives, même si elles ont été introduites par l'Homme. Mais concrètement, Pyšek (1995) et Pyšek et Parch (1995), ont relevé que les espèces introduites avant 1500 sont généralement écartées des études sur les invasions. Ainsi, suivant la définition stricte, une espèce doit être considérée comme non-native, si sans l'activité humaine, elle n'aurait jamais pu atteindre la région étudiée (Pyšek, 1995).

Pour devenir envahissante, une espèce végétale exotique doit dépasser de nombreuses barrières géographiques et écologiques (Richardson et al., 2000). Tout d'abord, elle doit être prélevée, transportée et implantée dans une nouvelle région. Après son arrivée, l'espèce doit survivre et se reproduire afin de s'établir. Une fois l'établissement réalisé, l'espèce doit se développer en nombre d'individus et de populations et se propager. Ainsi, le processus d'invasion peut être divisé en séries de seuils (étapes) (« steps ») et de phases (« stages ») (Richardson et al., 2000; Heger, 2001; Heger and Trepl, 2003; Colautti and MacIsaac, 2004; Williamson, 2006a). Bien qu'il y n'ait pas de consensus sur la dénomination des différentes

étapes, cinq principales peuvent être distinguées (Williamson, 2006b) : l'**importation** dans un nouveau pays, l'**introduction** intentionnelle ou non dans le milieu naturel, l'**acclimatation** ou la **naturalisation** avec reproduction des plantes sans l'aide de l'Homme, l'**installation** d'une population puis la **propagation** de l'espèce entraînant une gêne que certains veulent supprimer (Figure 1).

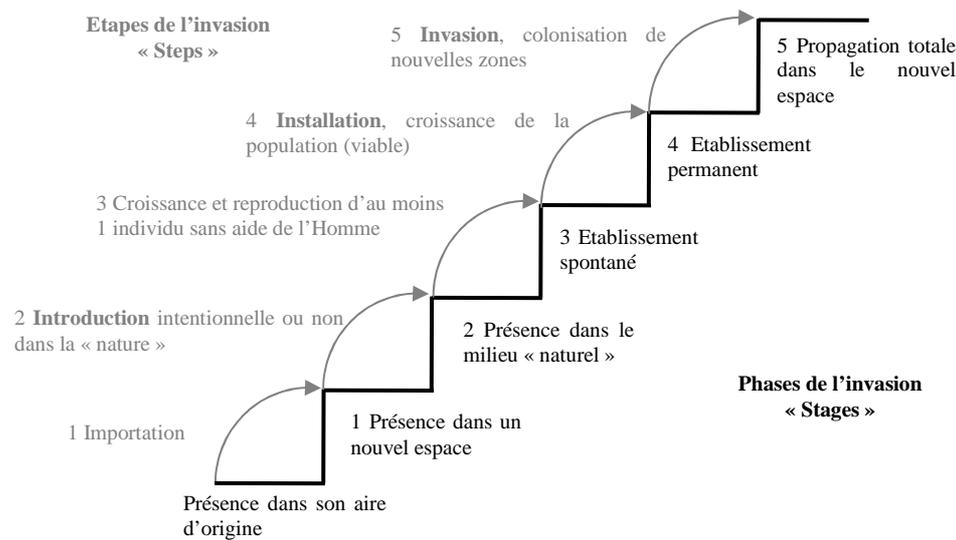


Figure 1 : Chronologie du processus idéal d'une invasion par phases et par étapes. Les différentes phases sont atteintes en passant une succession d'étapes au cours d'une invasion (Modifié d'après (Heger, 2001)).

Seules quelques espèces importées suivent l'ensemble du processus d'invasion. Williamson et Fitter (1996) suggèrent que seulement 10% des espèces passant une phase réussissent à passer la suivante (c'est à dire importée, introduite, naturalisée puis envahissante).

La division du processus d'invasion en différentes phases et étapes permet de mieux comprendre les invasions biologiques. De plus, si le processus d'invasion est divisé, différentes approches peuvent être utilisées afin d'expliquer le succès ou non à chaque étape de l'invasion.

Etape d'introduction

Pour être introduite, une espèce doit d'abord être prélevée au sein de son aire d'origine, transportée dans une nouvelle aire (aire receveuse) et libérée dans l'environnement. Les espèces peuvent être introduites intentionnellement ou non. Les introductions intentionnelles de plantes aquatiques comprennent les espèces ornementales (Cook, 1990; Newman and Dawson, 1999; Maki and Galatowitsch, 2004) ou les espèces cultivées (Hill and Cilliers, 1999). D'un autre côté, les espèces introduites fortuitement sont des espèces qui ont été prélevées, transportées et introduites en mélange ou attachées à une autre espèce, celle-ci introduite intentionnellement.

Le succès de l'invasion diffère probablement entre les espèces récoltées intentionnellement et celles prélevées par mégarde. Celles prélevées dans l'intention d'une introduction étant souvent transportées dans des conditions favorables. De plus, les individus prélevés sont souvent les plus viables. Pour les espèces introduites par mégarde, aucune sélection des spécimens les plus viables n'est réalisée, le transport est probablement réalisé sous de mauvaises conditions jusqu'à leur introduction dans un nouvel environnement. Cependant il existe une relation entre l'intentionnel et le non-intentionnel lors de la phase d'introduction. Par exemple, une espèce peut être importée intentionnellement dans une région, pour l'aquariophilie (Wallentinus, 2002), mais implantée dans le milieu par mégarde ou méconnaissance des impacts négatifs éventuels.

L'introduction est l'étape du processus d'invasion la plus influencée par l'Homme. L'Homme contrôlant le choix des espèces introduites et le lieu de leur introduction, les facteurs économiques et sociaux sont importants lors de cette première étape (Williamson, 2006b).

Etape d'installation

Sur les espèces introduites dans un nouvel environnement, seule une partie des individus constitue des populations viables (Williamson and Fitter, 1996). Pour être considérées comme naturalisées, les espèces introduites doivent survivre et se reproduire régulièrement (Richardson et al., 2000). Les individus implantés doivent tolérer les conditions de la nouvelle région, principalement déterminées par le climat et par la chimie de l'eau pour

le cas des hydrophytes. Ainsi, pour une espèce introduite dans une région présentant les mêmes conditions que sa région d'origine, la probabilité de survie augmente (Rejmànek, 1995). La reproduction nécessite souvent l'introduction de nombreux individus, mais les exceptions ne sont pas rares. Par exemple, de nombreuses espèces aquatiques exotiques sont capables de se reproduire végétativement. Ainsi, théoriquement, l'introduction d'un seul individu suffit. Le succès de survie et de reproduction est plus probable si l'espèce a été introduite intentionnellement puisque ces espèces sont sélectionnées pour résister aux conditions de la région d'introduction et le nombre d'individus introduits est plus important.

La pression d'introduction (« propagule pressure » ou « introduction effort »), c'est-à-dire l'importance (nombre d'individus) de chaque apport et le nombre d'introductions (Williamson and Fitter, 1996; Blackburn and Duncan, 2001), est généralement considérée comme un des plus importants facteurs du succès d'implantation d'une espèce introduite (Courchamp et al., 1999; Colautti and MacIsaac, 2004 ; Lockwood et al., 2005; Jongejans et al., 2007). Plus le nombre d'individus introduits est important, plus la probabilité qu'au moins l'un d'entre eux se retrouve dans un environnement favorable est élevée. De plus, un grand nombre d'introductions augmente la probabilité qu'une propagule (graine ou fragment) arrive dans le nouvel environnement au cours d'une saison favorable.

Etape d'invasion

De nombreuses espèces qui forment des populations viables hors de leur aire de répartition native ne deviennent pas envahissantes. Pour devenir envahissante, une espèce établie doit augmenter en nombre d'individus et se propager (Richardson et al., 2000; Kolar and Lodge, 2001). La propagation peut se faire de façon naturelle (anémochorie, hydrochorie, zoochorie ...) ou par action indirecte de l'Homme (par exemple des fragments attachés aux bateaux de plaisance (Johnstone et al., 1985; Johnson et al., 2001)). La propagation est toujours un processus complexe (Hastings et al., 2005). Néanmoins, la question du risque de propagation au sein de l'aire d'introduction est cruciale car la capacité à atteindre de nouveaux milieux influence considérablement la taille finale de la zone envahie. L'impact d'une espèce non-indigène sur le site initial d'introduction peut être négligeable, mais si elle s'installe sur des sites plus favorables, elle peut produire de nombreux changements. Les espèces qui deviennent envahissantes peuvent affecter directement les espèces natives par la

compétition (Huenneke et al., 1990; Hierro and Callaway, 2003). Elles peuvent aussi avoir sur elles une action indirecte par l'apport de parasites, de pathogènes ou en modifiant les habitats. Toutes ces actions directes et indirectes rendent la prédiction des impacts d'une espèce envahissante difficile (Ricciardi and Rasmussen, 1998).

Les espèces invasives se développent dans une région dans laquelle elles n'ont pas évolué (Roy, 1990). Le manque d'**évolution commune** (« evolutionary history ») entre les espèces envahissantes et les espèces autochtones ou déjà présentes dans la région d'introduction et le fait que les espèces envahissantes ont souvent de plus grandes aptitudes à la reproduction et à la croissance (« fitness ») ont entraîné la formulation de **l'hypothèse de soustraction à l'impact des ennemis** (« enemy release hypothesis=ERH» (Keane and Crawley, 2002)) (e.g. parasites et parasitoïdes, pathogènes et prédateurs). Selon cette hypothèse, le succès des espèces invasives est dû à l'absence de prédateurs spécialisés qui, dans leur aire d'origine, réduisent leur abondance (par l'herbivories, des maladies) (Keane and Crawley, 2002; Mitchell and Power, 2003). Cette hypothèse est souvent associée à celle de **l'accroissement de la compétitivité des espèces non indigènes** (« EICA : Evolution of Increased Competition Ability ») (Blossey and Notzold, 1995; Alpert et al., 2000). Cette dernière postule que le caractère invasif d'une espèce introduite est le résultat de changements dans l'allocation des ressources vers la production de biomasse et la compétition. L'espèce investit ses ressources dans sa croissance et non dans la lutte contre les prédateurs. Ainsi l'augmentation de compétitivité serait liée à l'absence de consommateurs ou de pathogènes. Mais, même si de nombreuses espèces non-indigènes échappent à leurs ennemis naturels, de nouveaux prédateurs ou compétiteurs peuvent être présents dans la nouvelle région d'introduction. De plus, l'écosystème récepteur peut avoir une certaine résistance biotique. **L'hypothèse de résistance biotique** (« biotic resistance ») décrit la capacité des espèces locales d'une communauté à réduire le succès d'invasions d'espèces non-indigènes (Maron and Vila, 2001; Parker and Hay, 2005). Pour Tilman (2004), la faible invasibilité d'une communauté végétale est liée à sa forte diversité qui indirectement entraîne de faibles niveaux de disponibilité en ressources. Cependant, l'inverse est aussi observé : des communautés diversifiées peuvent être fortement envahies (Lonsdale, 1999; Stohlgren et al., 1999; Stohlgren et al., 2003; Hazell et al., 2008). Ceci est notamment observé pour le cas des berges des cours d'eau, où par exemple Tabacchi et Planty-Tabacchi (2005), notent que la richesse en espèces natives est corrélée positivement à celle des espèces exotiques aussi bien à l'échelle locale qu'à l'échelle du paysage. Une corrélation positive entre diversité d'espèces

natives et d'espèces exotiques est aussi notée lors de travaux à grande échelle (échelle du paysage). Ainsi Davies et al. (2005) proposent une hypothèse alternative : à grande échelle, la relation positive est déterminée par l'hétérogénéité spatiale de la composition spécifique, elle-même gouvernée par l'hétérogénéité spatiale de l'environnement. Ainsi un paysage hétérogène (en habitats et en ressources) peut accueillir un plus grand nombre d'espèces qu'elles soient natives ou exotiques. De plus, l'effet de la diversité spécifique sur la vulnérabilité à l'invasion dépend des composants de la diversité impliqués (richesse, équité, composition et interaction spécifique) et de leurs interactions avec d'autres facteurs écologiques comme le régime de perturbation, la disponibilité des ressources et le taux d'arrivée de propagules (Chapin et al., 2000).

De nombreuses hypothèses tentent d'expliquer pourquoi quelques espèces non-natives qui s'implantent deviennent envahissantes. Par exemple, la théorie **des variations de ressources disponibles** (« fluctuating resource availability ») (Davis et al., 2000; Davis and Pelsor, 2001), qui postule que la colonisation est facilitée par la forte disponibilité de ressources, qui, elle, résulte soit d'une forte provision en ressources du milieu, soit d'une faible assimilation de ces ressources par les espèces présentes (Davis et al., 2000). L'importance des ressources dans la réalisation ou non de l'invasion est suggérée par la corrélation entre invasions et perturbations, qui peuvent augmenter la disponibilité des ressources, en diminuant son assimilation ou en stimulant la minéralisation (Hobbs and Huenneke, 1996; Davis et al., 2000), et la corrélation entre invasion et eutrophisation (Bobbink et al., 1998). La théorie de la variation de la disponibilité des ressources est aussi combinée avec celle de la soustraction à l'impact des ennemis (Blumenthal, 2005, 2006; Blumenthal and Mitchell, 2007). Pour que cette hypothèse (« **Resource-Enemy Release hypothesis** : R-ERH ») se tienne, deux conditions doivent être rencontrées (i) une plus forte régulation par leurs ennemis des espèces à croissance rapide et adaptées à de fortes disponibilités en ressources par rapport aux espèces à croissance lente et adaptées à de faibles quantités de ressources disponibles ; et (ii) une soustraction à l'ennemi des espèces exotiques (Blumenthal, 2006). Ainsi la capacité d'exploiter efficacement de fortes disponibilités en ressources est associée par cet auteur à un faible investissement dans les défenses, une forte valeur nutritionnelle, des dégâts importants occasionnés par les ennemis (prédateurs) et par conséquent une forte régulation de l'espèce par ces ennemis. Par conséquent, les espèces végétales invasives adaptées à de forte disponibilité en ressource peuvent aussi tirer plus de profit de la soustraction à l'ennemi.

La prévision des invasions biologiques

De nombreux efforts ont été faits afin de prédire quelles espèces exotiques pourraient devenir envahissantes et quels habitats pourraient être envahis par une espèce non-indigène (Richardson and Pysek, 2006). Cependant, évaluer les risques qu'une espèce non-indigène devienne envahissante est très complexe (Simberloff and Alexander, 1998; Andersen et al., 2004; Landis, 2004).

L'invasion d'un écosystème par une nouvelle espèce est influencée par trois facteurs : le nombre et la bonne qualité de propagules arrivant dans ce nouvel environnement (« propagule pressure »), les caractéristiques de cette nouvelle espèce, et enfin la prédisposition à l'invasion de l'environnement par cette nouvelle espèce (« invasibility ») (Lonsdale, 1999). Il en découle différentes approches pour expliquer les mécanismes d'invasions biologiques. Il est possible de se focaliser (1) sur les caractéristiques des espèces invasives, (2) sur celles des écosystèmes envahis, (3) d'examiner la relation entre les deux. Chacune de ces approches permet d'améliorer la compréhension de quelques aspects des invasions biologiques (Heger and Trepl, 2003).

(1) Caractéristiques des espèces envahissantes

Bien que la capacité ou non à prédire qu'une espèce puisse devenir envahissante reste en suspens (Lodge, 1993; Mack, 1996; Williamson and Fitter, 1996), plusieurs auteurs ont essayé de définir quelles caractéristiques biologiques font d'une espèce un « bon envahisseur » (Thompson et al., 1995; Williamson and Fitter, 1996; Bryson and Carter, 2004; Cadotte et al., 2006) par exemple). En premier, Baker (1974) a défini les caractéristiques d'une mauvaise herbe « idéale » (« ideal weed »), en prenant comme définition qu'une plante est une mauvaise herbe, si, dans chaque aire géographique définie, ses populations croissent entièrement ou de façon prédominante dans des situations nettement perturbées par l'Homme. Baker (1974) a fait ses prédictions de la biologie d'un « ideal weed » a priori, en utilisant des caractères qu'il pensait être avantageux pour une espèce envahissante (Rejmànek, 2000). Par exemple, une capacité à conserver des aptitudes dans différents types d'environnement, des plantes dépendant de mutualismes non spécifiques (par exemple pour les pollinisateurs) sont des caractéristiques des plantes envahissantes données par Baker (1974). Le but de ces généralisations étant de mieux surveiller les espèces potentiellement envahissantes et ainsi de

réduire considérablement les dépenses de gestion de l'invasion, en empêchant les introductions initiales (Goodwin et al., 1999) ou les extensions à partir des zones d'introduction.

Les caractéristiques les plus souvent citées sont de deux ordres. Dans un premier temps, le succès d'invasion d'une espèce exotique semble lié à son abondance et sa distribution dans son aire d'origine (Baker, 1986; Williamson and Fitter, 1996; Goodwin et al., 1999). Ainsi, une espèce abondante dans son aire d'origine a de plus fortes chances d'être propagée et de devenir envahissante qu'une espèce qu'il ne l'est pas. De plus, la provenance d'un climat similaire semble aller aussi dans ce sens (Rejmànek, 1995). Ensuite, des caractéristiques biologiques semblent se dessiner comme la capacité de s'auto-fertiliser, une croissance rapide dès l'ajout de nutriments (Leishman and Thomson, 2005), une courte durée de vie (Cadotte et al., 2006), une forte croissance végétative (dans le cas des pérennes) (Kolar and Lodge, 2001; Pysek et al., 2003) et la production de petits fruits (Moravcova et al., 2005). De plus, une forte productivité, de larges tolérances écologiques et une facilité de dispersion par propagules, caractérisant de nombreuses espèces vasculaires de macrophytes, sont des caractéristiques souvent notées pour les espèces envahissantes. Ces caractéristiques peuvent expliquer que parmi les plantes invasives posant le plus de problèmes dans le monde, plusieurs d'entre elles sont des plantes aquatiques (Pieterse and Murphy, 1993).

En revanche, aucune de ces caractéristiques « d'invasive » n'est portée par toutes les espèces végétales envahissantes et aucune des espèces invasives ne possède l'ensemble de ces caractères (Di Castri, 1990).

(2) Caractéristiques des écosystèmes envahis

Une autre approche pour comprendre l'écologie des invasions est de prendre en considération l'écologie des écosystèmes envahis (Crawley, 1987; Levine, 2000; Bimova et al., 2004; Levine et al., 2004) et de se concentrer sur les communautés résistantes aux invasions biologiques. Ainsi Davis et al. (2005) définissent l'« invasibilité » comme la sensibilité d'un environnement à la colonisation et à l'implantation d'individus d'une espèce ne faisant pas partie actuellement de la communauté en place. Ces études se concentrent sur les facteurs abiotiques et biotiques qui peuvent permettre de comprendre la résistance des écosystèmes comme une forte diversité, l'absence de perturbations (anthropiques) ou une

couverture végétale dense (Tilman, 1997; Knops et al., 1999; Davis et al., 2000). Cependant, pour Levine (1999), il n'est pas possible de prouver expérimentalement que ces résistances existent, et les expériences empiriques (*in situ*) n'ont pas produit de résultats irréfutables.

(3) Relations entre espèces envahissantes et milieux envahis

Les deux approches précédentes traitent seulement d'un protagoniste (l'espèce envahissante ou l'écosystème envahi) et non de leurs relations. Cornelius et al. (1990) ont développé un modèle pour décrire ces relations et l'ont dénommé le modèle « clef-serrure » (« key-lock model »). Il ne se base pas sur des caractères « clef » communs à toutes les espèces envahissantes mais sur le fait que chaque caractère peut convenir à des conditions particulières présentes dans le nouvel environnement. Dans ce cas, la relation entre les caractéristiques des espèces envahissantes et les traits des écosystèmes envahis est cruciale pour le succès de l'invasion.

La théorie de la variation des ressources disponibles (« theory of fluctuating resource availability » (Sher and Hyatt, 1999; Davis et al., 2000)) combine les approches non relationnelles (1 et 2) et le modèle « clef-serrure ». La disponibilité des ressources est le facteur clef dans le succès ou l'échec de l'invasion. Une communauté végétale devient plus vulnérable aux invasions lorsque la quantité de ressources inutilisée augmente. L'hypothèse sous-jacente est que l'intensité de la compétition est négativement corrélée avec la quantité de ressources disponibles. Chaque facteur qui augmente la disponibilité d'une ressource diminue l'intensité de la compétition pour cette ressource, et donc augmente la probabilité de la communauté d'être envahie. Davis et al. (2000) maintiennent que la complexité du phénomène d'invasion est seulement basée sur les différentes façons d'augmenter la disponibilité des ressources. Cette théorie permet un nouveau point de vue sur l'« invasibilité » et la résistance d'un écosystème : les propriétés d'une communauté ne sont pas statiques mais sont plutôt basées sur les conditions du milieu qui peuvent évoluer dans le temps (réduction de la consommation de la ressource : perturbation, maladie, pâture ; augmentation de la ressource disponible : nouvelle disponibilité en eau, eutrophisation, abattage d'arbre). L'étude de la relation entre espèce non-indigène et son nouvel environnement a aussi abouti à différentes théories prometteuses déjà citées ci-dessus, comme l'hypothèse de soustraction à l'impact des ennemis (Keane and Crawley, 2002), celle de Resource-Enemy Release (Blumenthal, 2006) et celle de l'accroissement de la compétitivité des espèces non-indigènes (Blossey and Notzold, 1995).

Ainsi pour expliquer le succès d'une invasion, les traits de l'espèce envahissante, les caractéristiques de l'écosystème envahi et les circonstances de l'introduction doivent être pris en compte (Starfinger, 1998). Mais prédire les invasions reste difficile (Williamson, 2006b). De plus, être capable d'expliquer pourquoi une espèce est devenue invasive n'induit pas la capacité à prédire quelles espèces seront les nouvelles envahissantes (Williamson, 1999).

Conséquences des invasions

Les impacts des plantes envahissantes sur les écosystèmes naturels apparaissent à chaque niveau d'organisation biotique et dans le pire des cas, se traduisent par des extinctions et la modification des propriétés fondamentales des écosystèmes, rendant leur restauration quasiment impossible (Henderson et al., 2006).

Le coût économique de la gestion des plantes envahissantes est important et celui-ci ne cesse d'augmenter. Par exemple, aux USA, il est estimé à 125 milliards de dollars par an (Baker, 2001) et les mauvaises herbes introduites comptent pour environ 23,4 milliards de dollars de pertes annuelles dans les cultures (Pimentel et al., 2000). Pour une seule plante, la Salicaire (*Lythrum salicaria*), les dépenses nationales des USA s'élèvent à 45 millions de dollars (Pimentel et al., 2000).

Les impacts des plantes envahissantes et les facteurs facilitant ces invasions sont étroitement liés (Henderson et al., 2006). Par exemple, la perturbation d'un milieu, en changeant la composition spécifique, facilite l'implantation d'une plante envahissante qui elle-même perturbe ce milieu et donc augmente la probabilité d'envahissement par d'autres espèces (Dukes and Mooney, 2004).

Les impacts des plantes envahissantes peuvent être directs, indirects et/ou cumulés et peuvent être perçus à tous les niveaux d'organisation biologique. Les interactions directes et indirectes entre espèces natives et envahissantes peuvent être représentées par un modèle simplifié (Figure 2).

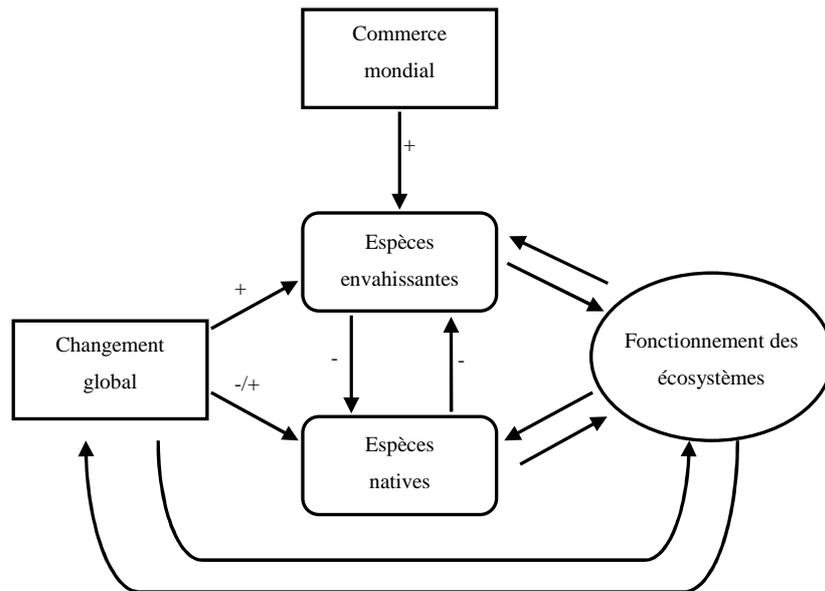


Figure 2 : Modèle conceptuel des interactions entre les espèces envahissantes, espèces natives, fonctionnements des écosystèmes, le commerce mondial et le changement global. Les flèches donnent la direction de l'influence et les signes (+ ; -) la qualité de l'influence : positive ou négative (d'après (Dukes and Mooney, 1999 ; 2004)). Le fonctionnement des écosystèmes étant composé de nombreux éléments indépendants qui ne peuvent être généralisés, les flèches ne sont pas accompagnées de la qualité de leur influence.

Impacts au niveau spécifique

L'impact le plus souvent cité est la diminution de la diversité et de l'abondance des espèces natives suite à la compétition (D'Antonio and Mahall, 1991; Huenneke and Thomson, 1995). Dans le pire des cas, l'invasion peut entraîner une extinction. Par exemple, dans les îles Galápagos, *Linum cratericola*, un petit arbuste endémique autrefois faiblement présent est considéré comme éteint. Le site où des individus avaient été notés a été recouvert, en quelques années, par un petit arbuste invasif (*Lantana camara*) (Mauchamp et al., 1998). Même si la perte des populations locales peut être observée, dans de nombreux cas la diminution d'abondance n'est cependant pas si drastique (Hobbs and Mooney, 1998).

La présence d'allélopathies, interactions biochimiques d'une plante sur une autre, est une hypothèse alternative du succès de certaines plantes envahissantes (Callaway and Aschehoug, 2000). Cette forme de compétition, peu étudiée pour les plantes aquatiques, peut avoir un effet négatif sur le taux de germination des autres plantes (Szczepanski, 1971) ou des autres individus de son espèce (McNaughton, 1975; Van der Valk and Davis, 1978). L'allélopathie peut aussi affecter la croissance, la distribution ou l'implantation d'autres plantes. C'est le cas pour les deux taxons de *Ludwigia* envahissants en France qui

interviendraient principalement en diminuant les taux de germination des graines et le développement des autres espèces présentes (Dandelot et al., 2008)

Impacts au niveau des communautés

Etant donnée la complexité des interactions au sein des systèmes biotiques, les effets des espèces envahissantes ne sont pas limités à une seule espèce ou un seul groupe systématique. La présence d'une espèce envahissante peut entraîner, par exemple, la diminution significative de la richesse et de l'abondance des communautés aquatiques de macroinvertébrés (Bailey et al., 2001) ou réduire la richesse spécifique d'une communauté végétale suite à l'ombrage qu'elle occasionne dans un habitat autrefois ouvert (Costello et al., 2000). La lumière est en effet considérée comme l'un des facteurs les plus importants dans la structuration (distribution, abondance) des communautés végétales aquatiques (Canfield and Hoyer, 1988)

Impacts sur les écosystèmes principalement aquatiques

Après les extinctions, les impacts les plus significatifs à long terme des invasives impliquent la modification du fonctionnement des écosystèmes (Dukes and Mooney, 2004). Les espèces envahissantes peuvent entraîner des changements physiques et chimiques des milieux. De par leurs caractéristiques (traits biologiques), certaines plantes envahissantes accèdent plus tôt aux ressources ou les utilisent plus efficacement que les plantes natives. Par exemple, à Hawaï, *Myrica faya* fixe le nitrate et enrichi de cet élément les nouveaux sites volcaniques, alors que la croissance des végétaux natifs est limitée par les faibles quantités de nitrate disponible (Vitousek et al., 1987). Ces plantes invasives peuvent ainsi modifier la productivité du milieu, la consommation des ressources, la décomposition, les flux d'eau, le cycle des substances nutritives, la fertilité du sol et l'érosion (Vitousek et al., 1986). Les plantes envahissantes inféodées aux zones humides forment généralement des monotypes denses amplifiant d'autant leurs impacts sur les milieux (Zedler and Kercher, 2004). Ces modifications concernent le plus souvent l'azote, le carbone et l'eau que les espèces non-natives envahissantes prélèvent de façon particulièrement efficace (Henderson et al., 2006).

Souvent les habitats envahis et les réseaux trophiques qui leur sont liés ont été préalablement altérés par l'Homme (Vitousek et al., 1997a), entraînant de profonds changements environnementaux. Ces modifications sont cependant trop rapides pour engendrer des réponses évolutives des espèces natives. Ainsi, des perturbations anthropogéniques peuvent créer une dissonance entre les traits des espèces natives et leur environnement. Cette évolution permet que certaines espèces envahissantes soient aussi, sinon mieux, adaptées que les espèces natives concurrentes (Byers, 2002). Par exemple, l'eutrophisation des milieux aquatiques, couramment observée (Cooper and Brush, 1991; Parker and O'Reilly, 1991; Iversen et al., 1998), entraîne une modification des habitats. Une eutrophisation prononcée des milieux aquatiques déclenche souvent des changements spectaculaires au sein d'environnements plutôt stables (Scheffer et al., 2001). Avec l'augmentation de la trophie des habitats, les plantes bonnes compétitrices à de forts niveaux de nutriments et les animaux tolérants à de faibles taux d'oxygène dissous sont favorisés. Souvent l'eutrophisation et l'invasion vont de pair (Koonce et al., 1996; Madsen, 1998; Schnitzler and Muller, 1998), mais la causalité est souvent difficilement visible à cause de la complexité des altérations apparaissant dans les environnements eutrophes. Pour les *Ludwigia* envahissantes de France, Cornier (2002), soulève la question de la relation entre richesse de l'eau en nutriments et développement de ces plantes non-natives.

En fin de compte, les nouvelles combinaisons d'espèces qui n'auraient probablement jamais vu le jour en l'absence de l'Homme, produiront des évolutions aux conséquences imprévisibles (Mooney and Cleland, 2001).

La gestion des plantes invasives

La gestion des plantes invasives est toujours difficile (Hobbs and Humphries, 1995; Ruiz and Carlton, 2003) car des mesures sont souvent mises en place après l'établissement et la colonisation de nombreuses régions. La prévention des invasions doit donc être une priorité (Ruiz and Carlton, 2003). Cependant, des actions peuvent d'ores et déjà être entreprises afin de gérer les invasions et limiter la propagation et l'abondance des espèces envahissantes. Pour cela, des études démographiques peuvent fournir des outils importants pour la prédiction du succès d'invasion d'une espèce sur un territoire (Parker, 2000). Elles peuvent aussi permettre

d'évaluer les actions de gestion (Bullock et al., 1994; Shea and Kelly, 1998; McEvoy and Coombs, 1999).

Comme les caractéristiques des différentes plantes envahissantes ne sont pas identiques (Kolar and Lodge, 2001), connaître l'autoécologie et les dynamiques de populations de l'espèce que l'on souhaite gérer est souvent d'une importance cruciale pour mettre en place avec succès une gestion (Buckley et al., 2003). Ainsi, mieux comprendre les facteurs qui influencent la croissance, la survie et la fécondité d'une plante donne un aperçu sur les facteurs qui déterminent l'augmentation et la persistance des populations dans un nouvel environnement. La détermination des facteurs qui influent sur les différents stades et processus du cycle de vie d'une plante invasive (Figure 3) est ainsi, nécessaire pour mieux cibler les actions de gestion.

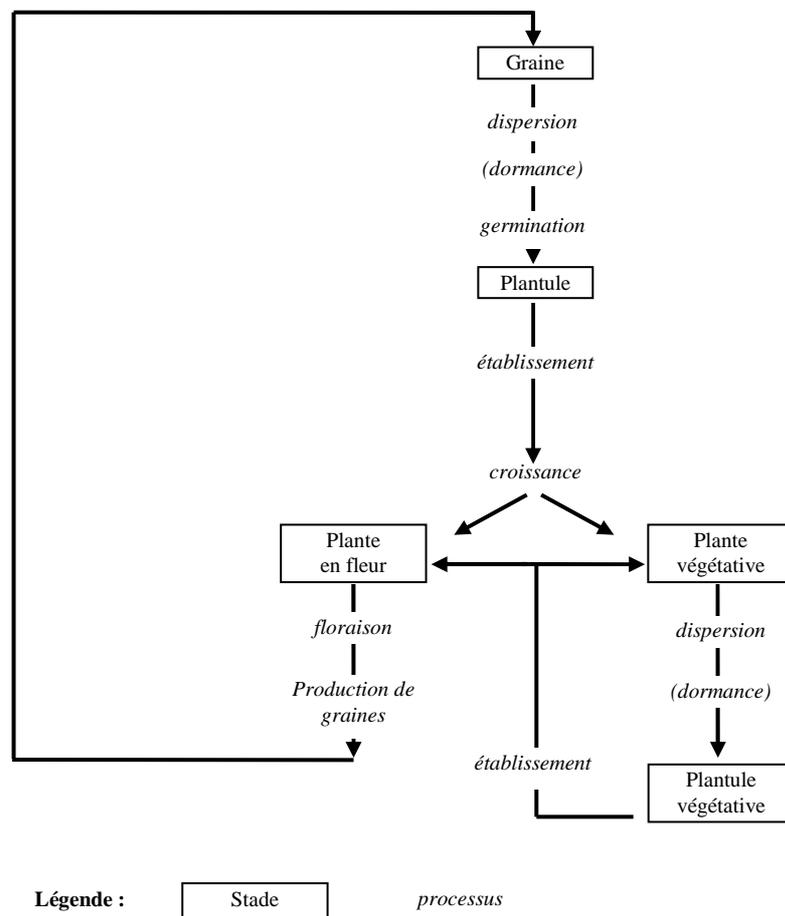


Figure 3 : Cycle vital (stade et processus) d'une plante se reproduisant à la fois par voie sexuée et asexuée ((Grime, 1979), modifié)

De plus, les espèces végétales possèdent différentes stratégies (combinaison de traits d'histoire de vie (Southwood, 1977)). Grime (1979) considère que pour un même organisme,

il est nécessaire de séparer les stratégies de la phase juvénile et de la phase mature, car l'organisme y présente des tailles et fonctionnements différents. Il est possible alors qu'il réponde de manière différente à une même force sélective. Mieux connaître les caractéristiques des différentes phases de développement d'une espèce peut ainsi permettre d'adapter les méthodes de gestion.

Place des deux taxons de *Ludwigia* envahissants en France et sur la Loire moyenne

Dans six pays européens, sur les 123 espèces aquatiques (animales et végétales) introduites, 63 % en moyenne se sont établies (García-Berthou et al., 2005). Pour ces mêmes auteurs, la France, au même titre que le Royaume-Uni et l'Allemagne, est classée en pays « receveur et fournisseur » (e.g. fournissant et recevant la majorité des invasions). Pour Vitousek et al. (1997a), la France compte un total de 480 plantes vasculaires non-natives naturalisées, soit 9,9 % de la flore vasculaire métropolitaine. Ce pourcentage est supérieur au taux européen d'espèces naturalisées (5,7%). Une vaste enquête sur le territoire métropolitain a permis en 1999 de lister 217 plantes exotiques invasives (Aboucaya, 1999). Cette liste distingue trois sous ensembles : 61 espèces invasives avérées, 65 espèces invasives potentielles et 91 espèces à surveiller. A un niveau plus local, une liste des principales espèces envahissantes à prendre en compte dans le bassin Loire-Bretagne a été élaborée par le Groupe de travail plantes envahissantes (Groupe de travail Loire-Bretagne plantes envahissantes, 2004). Celle-ci est divisée en deux grandes catégories : les espèces prioritaires et les espèces secondaires. Les espèces prioritaires ont été classées comme telles du fait de l'importance de la menace qu'elles représentent sur la conservation des habitats et la biodiversité ou des risques existant en terme de santé publique.

Aussi bien au niveau européen (OEPP-EPPO, 2004; Sheppard et al., 2006), français (Aboucaya, 1999; Muller, 2004) que du bassin de la Loire (Groupe de travail Loire-Bretagne plantes envahissantes, 2004), les *Ludwigia*, communément appelées « Jussies » sont citées dans les listes des espèces envahissantes avérées. Elles posent, depuis une vingtaine d'années, de sérieux problèmes écologiques et économiques.

Depuis 2004 (Dandelot, 2004), les taxons envahissants de *Ludwigia* présents en France ont été bien identifiés. Il s'agit de deux espèces distinctes :

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

Ces deux espèces, apparemment très semblables phénologiquement, se sont propagées rapidement au sein des zones humides françaises. Sur le bassin de la Loire, *L. peploides* est notée depuis la fin des années 1970 (Corillion, 1995). Dès le début des années 1980, les deux taxons étaient présents en basse Loire et en Anjou (Corillion, 1981, 1982). De ces zones, ils se sont ensuite largement répandus en Indre-et-Loire et en Loir-et-Cher (Cornier, 2002). En 2002, Cornier cite les peuplements des deux *Ludwigia* envahissantes comme prenant une part très importante dans les paysages ligériens. Leurs peuplements presque purs contribueraient à la diminution de la diversité des groupements préexistants et patrimoniaux du *Bidention tripartitae* et de l'ensemble des communautés aquatiques ou amphibies (Cornier, 2002).

Hormis pour les études sur la distribution de ces espèces ((Cornier, 2002; Lejas, 2002), travaux de G. Delaunay du PNR Loire-Anjou-Touraine et d'E. Lambert du Centre d'Etude et de Recherche des Ecosystèmes Aquatiques, inventaires du CNBBP), le corridor fluvial de la Loire avec ses habitats lotiques et périfluviaux a été relativement peu pris en compte par les recherches passées sinon par quelques mémoires de courte durée (Vermeil, 2004; Le Breton, 2005; Méheust, 2005; Suaudeau, 2005).

Dans cette zone, l'implantation des Jussies concerne deux types d'habitats:

- les grèves, hors d'eau pendant la période d'étiage,
- et les boires, annexes fluviales humides ou avec un plan d'eau stagnante, connectées au cours principal pendant la période des hautes eaux.

Les connexions des grèves et des boires au chenal vif de la Loire interviennent lors des périodes de hautes eaux. D'une part, elles sont susceptibles de détruire partiellement les herbiers de *Ludwigia* produits pendant l'étiage, et, d'autre part, elles facilitent la colonisation de nouveaux milieux par les deux espèces de jussies *via* l'apport de fragments végétatifs. Les conditions pour l'implantation et la croissance des Jussies dans les habitats ligériens sont alors fondamentalement différentes de celles étudiées dans le cadre du programme de recherche

« Invasions Biologiques » 2003-2006 lancé à l'initiative du Ministère de l'Environnement. Ces études, hormis les travaux du Centre d'Etude et de Recherche sur les Ecosystèmes Aquatiques (CEREA) d'Angers sur quelques aspects du développement des *Ludwigia* spp. sur les annexes hydrauliques de la Loire moyenne, se focalisent sur des milieux plus stables sur le plan hydraulique (milieux stagnants ou faiblement courants).

Sur la Loire moyenne, les annexes hydrauliques et les grèves sont les habitats les plus colonisés par les *Ludwigia* envahissantes. Le **développement** des deux taxons, **leurs impacts sur les communautés végétales** affectées par leur développement excessif et **leurs impacts sur les communautés animales**, ne sont pas connus. Comment alors pouvoir mettre en place une gestion patrimoniale de ces habitats ?

Objectifs de l'étude

Ce travail vise à fournir les éléments nécessaires au développement d'un outil pour la gestion patrimoniale des habitats de Loire moyenne menacés par les Jussies. Pour cela, il s'intéressera aux différents stades du cycle de vie des deux taxons de Jussies dans ces habitats, à leur phénologie, *e.g.* l'agencement temporel des processus du cycle vital, et à l'impact des Jussies sur les communautés végétales et animales (Tableau I).

Tableau I : Etudes envisagées dans le cadre de ce travail et retombées attendues pour la gestion des milieux. Entre crochets : position du volet dans le manuscrit.

Objectifs de la thèse	Questions théoriques au début du travail	Retombées pour la gestion
I - Phénologie [Troisième partie]	A quel moment de l'année se situent les principales phases de propagation, de colonisation, de croissance et de reproduction des jussies et des espèces autochtones ? Quels sont les facteurs environnementaux (nature du sédiment, vitesse du courant,...) qui influencent l'importance de ces phases ?	Reconnaître le meilleur moment pour une intervention sur les herbiers de jussies (arrachages etc.) dans différents types de milieux, et estimation du temps jusqu'à ce qu'une nouvelle intervention devienne nécessaire.
II - Impact sur la végétation [Cinquième partie]	Quelles sont les espèces végétales les plus affectées par la colonisation des milieux par les Jussies ? Quantifier les pertes (ou gains) de diversité végétale dues à la présence des Jussies Quels sont les facteurs environnementaux qui influencent ces relations ?	Etre en mesure de définir des priorités d'intervention sur les Jussies en fonction du type de milieu, du type de communauté végétale et animale.
II - Impact sur la faune [Sixième partie]	Quelles sont les espèces animales les plus affectées par la colonisation des milieux par les Jussies ? Quantifier les pertes ou gains de diversité animale dus aux Jussies Quels sont les facteurs environnementaux qui influencent ces relations ?	
II - Impact sur le milieu physique [Cinquième partie]	Est-ce que, et dans quelle mesure, la présence de Jussies modifie-t-elle la qualité de l'eau, la nature du substrat, la vitesse du courant etc., comparé à des milieux à végétation autochtone ?	
III - Reproduction : La production et viabilité des graines [Quatrième partie]	Dans quels types de milieu les jussies produisent-elles des graines viables et en quelle quantité ? Dans quelles conditions ces graines sont-elles capables de survivre à la période hivernale en Loire moyenne ?	Connaître les conditions pour éviter la formation d'une banque de graines dans le sol --> savoir si et où une intervention sur les jussies doit se situer avant la période de production de graines.
III -Reproduction : La propagation [Quatrième partie]	Quels types de fragments peuvent régénérer une nouvelle plante, pendant combien de temps, sous quelles conditions ? Dans quelles situations se forment ces fragments ? (courant moyen, crues, travaux...) Sur quelles distances se propagent-ils ?	(i) Clés pour la mise en place de mesures pour prévenir de nouvelles colonisations (p. ex. campagnes de récolte de fragments ciblées sur des sites sensibles ou exposés après des événements générateurs de fragments (travaux, crues,...)). (ii) Une meilleure appréciation du risque d'invasion pour des boires à restaurer, en fonction de la périodicité de leur connexion à la Loire prévue et l'emplacement des herbiers de Jussies en amont de la boire.

Après une présentation du contexte du corridor ligérien, ce travail de recherche se propose donc de répondre en particulier aux questions suivantes :

- Quels sont les phases de développement et les paramètres influant sur le développement des *Ludwigia* ?
- Quelles sont les modalités de propagation et de reproduction des *Ludwigia*?
- Quelles sont les conséquences du développement des *Ludwigia* sur les communautés végétales ?
- Quels sont les impacts des *Ludwigia* sur les communautés faunistiques aquatiques des boires ?

La réponse à ces questions permettra de proposer des orientations de gestion visant une meilleure maîtrise des proliférations des *Ludwigia* dans les habitats de Loire moyenne à potentiellement forte valeur patrimoniale.

Première partie :
Contexte général, localisation dans
l'hydrosystème Loire

1. Les *Ludwigia* en France, état des connaissances et problèmes liés à leur expansion

1.1 Les *Ludwigia* introduites et leurs caractères distinctifs

Le terme de « Jussie », couramment employé en France par l'ensemble des acteurs confrontés de près ou de loin à leur gestion, regroupe deux espèces. Ces deux espèces du genre *Ludwigia* ont été déterminées avec exactitude (études cytogénétique et biosystématique) dans les années 2000 (Dandelot et al., 2005b; Dandelot et al., 2008). Il s'agit de deux espèces de la famille des *Onagraceae* et de la section *Oligospermum* comprenant huit espèces :

- *Ludwigia peploides* (Kunth) Raven subsp. *montevidensis* (Spreng.) Raven (1963), qui est diploïde ($2n=16$). Elle est répandue en Amérique du Sud (Chili, Uruguay, Argentine, Brésil), Etats-Unis (Californie), dans l'Est de l'Australie et en Nouvelle-Zélande.
- *Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet (1987) subsp. *hexapetala* (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz (2000), qui est la seule décuploïde de la section ($2n=80$). Elle est originaire d'Amérique (Sud-Est des Etats-Unis, Cuba, Paraguay et Argentine).

Ces deux espèces, souvent confondues, peuvent tout de même se différencier à l'aide de caractères plus ou moins fiables en fonction de l'état de la plante et des conditions du milieu (Figure 4). Les différents critères présentés ci-après ont été décrits ou testés par Dandelot (2004).



Figure 4 : Fleur de *L. peploides* (à gauche) et fleur de *L. grandiflora* (à droite)

Ludwigia peploides subsp. *montevidensis* présente :

- des stipules réniformes et des minifeuilles glanduleuses situées de part et d'autre du pétiole des feuilles des axes floraux,
- des tiges huileuses collantes,
- des sépales < 10 mm,
- des feuilles axillant les fleurs à limbe oblong à obovale, brusquement atténué en pétiole net,
- des pneumatophores rares.

Ludwigia grandiflora subsp. *hexapetala* présente :

- des stipules oblongues acuminées et des minifeuilles rarement glanduleuses situées de part et d'autre du pétiole des feuilles des axes floraux,
- des tiges peu ou pas huileuses,
- des sépales > 10 mm,
- des feuilles axillant les fleurs à limbe lancéolé régulièrement atténué en pétiole,
- des pneumatophores fréquents.

Ces critères utilisables sur le terrain peuvent être complétés par des observations au microscope optique et concernent la longueur des stomates, la forme des ornements et les diamètres des grains de pollens. *L. peploides* subsp. *montevidensis* a des stomates toujours plus petits ($19 \pm 2 \mu\text{m}$) que ceux de *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* ($28 \pm 3 \mu\text{m}$). Pour les grains de pollen, la différence de taille s'effectue dans le même sens. *L. peploides* subsp. *montevidensis* produit des pollens de diamètre (en vue équatoriale) inférieur ($62 \pm 4 \mu\text{m}$) à ceux de *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* ($82 \pm 9 \mu\text{m}$) (Dandelot, 2004).

1.2 Historique de l'invasion et distribution actuelle

Les *Ludwigia* envahissantes présentes sur le territoire métropolitain sont probablement apparues, en milieu naturel, au début du XIX^{ème} siècle dans la rivière le Lez, à Montpellier (Martins, 1866). A partir de cette rivière, elles ont colonisé la plupart du réseau hydrographique du Midi méditerranéen. A la fin du XIX^{ème} siècle, début XX^{ème}, des populations de *Ludwigia* ont été signalées dans le Sud-Ouest d'abord à Bayonne en 1883

(Guillaud, 1983), puis à Bordeaux en 1919 (Bernier, 1971). Les *Ludwigia* spp. sont ainsi présentes sur le territoire depuis plus d'un siècle et demi (Bernier, 1956, 1971), mais leur extension s'est accélérée depuis environ quatre décennies. Jusqu'à 2007 où un arrêté ministériel a interdit leur vente, leur utilisation pour l'ornement des plans d'eau et des aquariums a probablement permis de nombreuses introductions en milieu naturel. Ces introductions et la grande capacité de ces espèces à coloniser des habitats très divers rendent rapidement obsolètes les cartographies globales de leur répartition. Tout de même, des enquêtes successives (Grillas et al., 1992; Salanon, 2000; Ancrenaz and Dutartre, 2002) sur l'ensemble du territoire ont tenté de suivre l'évolution de la prolifération de ces amphiphytes. Le dernier inventaire indique que les *Ludwigia* spp. ont été notées sur l'ensemble des bassins hydrographiques français avec des degrés d'intensité variables (Ancrenaz and Dutartre, 2002). Elles sont très largement présentes dans les parties Sud et Ouest du territoire et leur propagation vers le Nord et l'Est semble continue (Dutartre et al., 2004) (Figure 5).

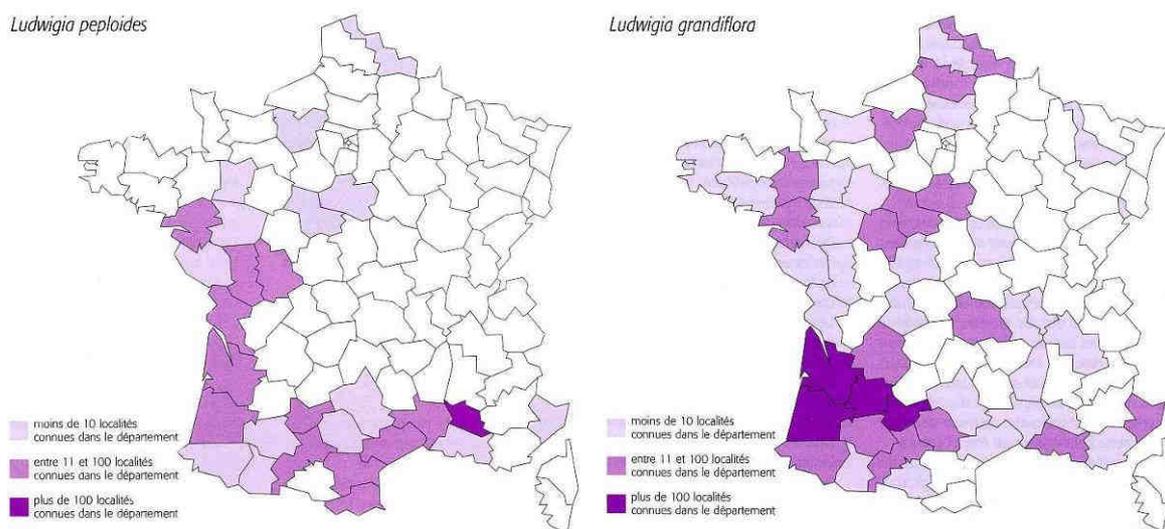


Figure 5 : Cartes de distribution des *Ludwigia* invasives en France (Muller, 2004)

Des tendances se dessinent tout de même. *L. peploides* colonise surtout la région méditerranéenne où elle domine très largement. Ce taxon est également bien présent dans certains secteurs de Gironde et sur le cours inférieur de la Loire (Loire Atlantique, Maine-et-Loire, Deux-Sèvres et Indre-et-Loire) et dans le marais Poitevin (Dutartre et al., 2006). En revanche, *L. grandiflora* prédomine très largement et est observée un peu partout en France (Sud-Est, façade atlantique jusqu'à l'Est (Moselle) et le Nord) (Dutartre et al., 2006). Dans de nombreux sites, les deux espèces cohabitent. Bien qu'il est généralement considéré que la propagation des Jussies s'est faite par multiplication végétative (bouturage), compte tenu des tests en partie fructueux lors des croisements interspécifiques (Dandelot, 2004), la possibilité

d'apparition d'hybrides, souvent réputés très agressifs, ne peut être totalement écartée. Actuellement, aucun hybride n'a cependant été détecté en France et la littérature n'en fait pas mention.

Sur la Loire, les deux taxons ont été signalés dès le début des années 1980 dans un premier temps sur la partie aval (Corillion, 1981, 1982). De ces zones, ils se sont largement répandus en Indre-et-Loire et en Loir-et-Cher (Cornier, 2002). Sur l'ensemble du linéaire de la Loire, la colonisation des deux taxons n'est pas homogène. Ils sont en mélange de Blois à Nantes avec dans la partie aval une dominance de *L. peploides* (Cornier et al., 2002). En revanche, du bec d'Allier aux environs d'Orléans, environ 200 km de Loire endiguée sont très faiblement colonisés par *L. peploides* (Lejas, 2002; Boudin et al., 2007). Cette portion est notée colonisée par *L. grandiflora* entre 2000 et 2003 (Boudin et al., 2007). Pour *L. grandiflora*, la colonisation de la Loire moyenne semble s'être réalisée à partir de l'aval comme de l'amont. Elle avait été signalée antérieurement sur l'Allier et les bords de la Loire amont. Aujourd'hui, *L. grandiflora* est considérée comme extrêmement commune en Val de Loire entre le bec d'Allier et le bec de Vienne (Boudin et al., 2007). Elle y est plus fréquente (en présence/absence) que *L. peploides*. Ce dernier taxon est peu présent du bec d'Allier jusqu'en en amont de Blois mais dominant sur la partie aval de la Loire (Montsoreau au Ponts de Cé, (Suaudeau, 2005)) (Figure 6 et Figure 7). Sur la Loire, dans le département d'Indre-et-Loire, *L. peploides* domine largement (présence et abondance), lors de nos prospections, du moins en amont de la confluence avec le Cher. Sur le Val de Loire, la présence des deux *Ludwigia* est restreinte au lit endigué (Boudin et al., 2007). Elles colonisaient 53% du linéaire du fleuve en 2003 (Chatard, 2003).

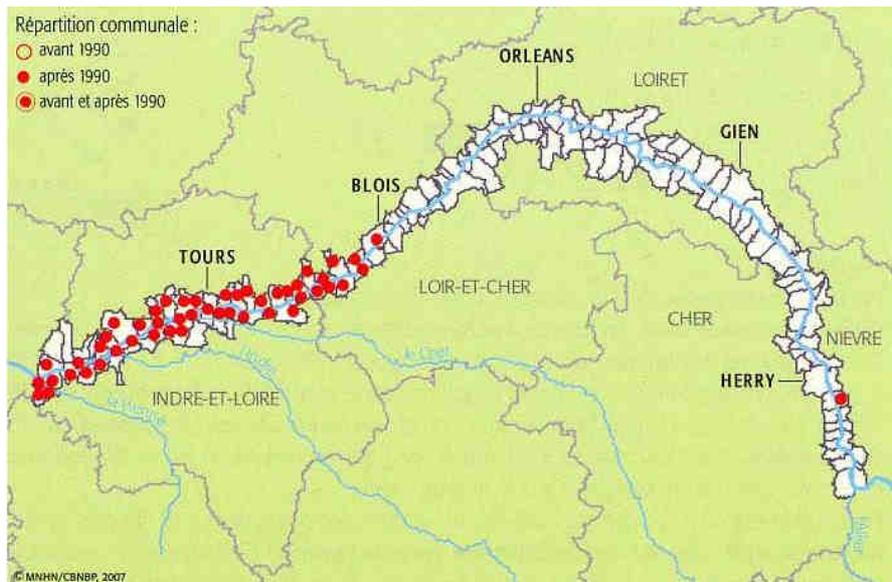


Figure 6 : Répartition de *L. peploides* entre le bec d'Allier et le bec de Vienne (Boudin et al., 2007)



Figure 7 : Répartition de *L. grandiflora* entre le bec d'Allier et le bec de Vienne (Boudin et al., 2007)

Les *Ludwigia* spp. ne s'étendent pas qu'en France. L'une ou l'autre ou les deux espèces ont été signalées, en milieu naturel, en Espagne, en Italie, en Suisse (Genève depuis 2002), en Belgique, aux Pays Bas et en Angleterre (présente mais pas envahissante) (Vauthey et al., 2003; Wittenberg, 2005). Parmi ces pays, certains comme la Suisse, ont placé rapidement *L. grandiflora* sur la liste noire des plantes envahissantes de leur pays (Wittenberg, 2005).

En France, depuis le 2 mai 2007, un arrêté ministériel (publié au J. O. n°114 du 17 mai 2007), interdit la commercialisation, l'utilisation et l'introduction dans le milieu naturel de *Ludwigia grandiflora* et de *Ludwigia peploides* :

« Art. 2. – Sont interdits sur tout le territoire métropolitain et en tout temps, le colportage, la mise en vente, la vente, l’achat, l’utilisation ainsi que l’introduction dans le milieu naturel, volontaire, par négligence ou par imprudence de tout spécimen des espèces végétales suivantes :

- *Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet, Ludwigie à grandes fleurs ;
- *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven, Jussie. »

Suite à cet arrêté, de nouvelles introductions en milieu naturel, délibérées ou par négligence, devraient être évitées.

1.3 Ecologie et biologie des *Ludwigia* introduites en France

1.3.1 Biotopes d’élection

Les milieux colonisés par les *Ludwigia* spp. présentent des caractéristiques hydrologiques, climatologiques et géomorphologiques très hétérogènes. Les jussies colonisent tout de même de préférence les milieux aquatiques stagnants ou à faibles courants (Pieterse and Murphy, 1993). En Amérique du sud (Chili), *L. peploides* forme des herbiers étendus sur les berges des cours d’eau, toujours en eau ou s’asséchant, (San Martin Padovani et al., 1999). En France, elles ont été observées au sein de différents types de plans d’eau, cours d’eau et zones humides, de nature et de fonctionnement très variables (Tableau II).

Tableau II : Typologie des sites colonisés par *Ludwigia* spp. en France (Ancrenaz and Dutartre, 2002; Dutartre et al., 2006)

Type de milieu	%
Cours d’eau (fleuves, rivières, ruisseaux)	31,2
Plans d’eau naturels	16,7
Canaux	14,3
Annexes hydrauliques de cours d’eau	10,8
Plans d’eau artificiels (étangs, gravières)	8,3
Zones humides permanentes ou temporaires	7,9
Fossés et réseaux de fossé	6,2
Prairies humides	4,1
Divers (sources, déversoirs de plans d’eau, etc.)	0,5

Sur la Loire moyenne, une typologie des sites occupés par les jussies a été esquissée (Suaudeau, 2005). Cette typologie est constituée de trois modalités (habitats, topographie et hydrologie) permettant d’obtenir toutes les possibilités de milieux (par exemple : plantes

aquatiques, sur berge, en boire connectée). La modalité « habitat » comprend 14 groupes, celle de la « topographie » 2 groupes et celle de l'« hydrologie » 6 groupes. Dans le lit mineur, sur la section de la Loire moyenne comprise entre Montsoreau et les Ponts de Cé, les *Ludwigia* spp. colonisent principalement les berges de la Loire et les **grèves exondées**. Sur cette même portion, les **annexes hydrauliques** sont particulièrement touchées (90%) (Suaudeau, 2005). La colonisation de ces deux types de milieux a été notée, en Indre-et-Loire, lors de la recherche de sites (2005) pour les expérimentations *in situ* de cette thèse, sans toutefois quantifier le phénomène (proportion des types de milieu et estimation de l'importance de la colonisation dans chaque site). Cette forte colonisation des annexes hydrauliques s'explique par les conditions environnementales favorables aux *Ludwigia* spp. (eau stagnante lors de leur développement, peu profonde, ensoleillement généralement important...).

1.3.2 Ecologie

Les *Ludwigia* spp. sont des espèces relativement ubiquistes. Cette tolérance face à des conditions environnementales diverses est visible au vu des différents milieux colonisés. En France, le nombre d'études sur l'écologie des deux taxons a largement augmenté ces dernières années. De plus, quelques études ont été réalisées aux USA et en Australie, ces dernières ne concernant que *L. peploides*.

Les *Ludwigia* spp. ont une **large amplitude thermique**. Pour *L. peploides*, Yen & Myerscough (1989) ont démontré que sa croissance est faible à 10°C et très forte à 40°C (dans l'eau ou sur substrat frais), mais sans production de fleurs. Pour ces auteurs, le développement de ce taxon est optimum entre 20 et 30 °C. Sous nos latitudes, en hiver, leur survie est possible grâce aux rhizomes enfouis dans la vase (G.I.S. Macrophyte et al., 1997). Sur la Loire, les *Ludwigia* spp. se développent, entre autres, sur les grèves, un habitat dans lequel des températures estivales peuvent dépasser les 50°C (Corillion, 1995).

La **qualité de l'eau** ne semble pas affecter fortement leur développement. La biomasse produite par *L. peploides* reste la même dans une gamme de nitrate allant de 20 à 140 mg l⁻¹ (Rejmankova, 1992). Cependant, la production de biomasse est positivement corrélée à la concentration en matière organique et en azote (Charbonnier, 1999). Les biomasses produites peuvent atteindre 2 à 3 Kg de matière sèche par mètre carré (G.I.S. Macrophyte et al., 1997; Saint-Macary, 1998; Charbonnier, 1999) dans des milieux très

favorables (faible profondeur, fort ensoleillement, courant nul, substrat organique). Pour les sites de la façade atlantique, les productions journalières varient de 10 à 15 g.m² (Dutartre et al., 2000). La biomasse peut doubler en deux semaines environ en milieu stagnant et en 68 jours en milieu courant (Charbonnier, 1999). Un **écoulement** contraint le développement des herbiers de *Ludwigia* (Dutartre et al., 2000; Suaudeau, 2005), mais ceux-ci peuvent tout de même s'installer sur des cours d'eau ou dans de micro-biotopes protégés (Dutartre et al., 2006).

La **gamme d'implantation** des *Ludwigia* par rapport à un niveau moyen de l'eau est très étendue. Elle va d'une profondeur de 3 m dans certains plans d'eau à plus 0,80 m au dessus du niveau moyen de l'eau (libre ou nappe)(Dutartre et al., 2006). Cependant, en milieu contrôlé, l'implantation de fragments végétatifs de *L. grandiflora* s'est révélée difficile à 1 m de fond (60% de mortalité) (Coudreuse et al., 2007). Pour *L. peploides*, des tiges immergées dans 40 cm ou 100 cm d'eau, sans manque de nutriments et à environ 20°C, poussent rapidement et atteignent la surface respectivement en 2 jours et 6 jours (Yen and Myerscough, 1989).

Les **conditions climatiques** influent aussi sur leur développement. Ainsi un développement plus tardif (environ 1 mois) a été constaté sur la Loire moyenne par rapport à la région méditerranéenne (Suaudeau, 2005). De même, un printemps doux favorise l'expansion des herbiers (Legrand, 2002).

La **lumière** semble jouer un rôle prépondérant pour la croissance des Jussies (Lejas, 2002). Cornier et al. (2002) caractérisent les populations de *Ludwigia* d'héliophiles vraies. Les *Ludwigia* préfèrent globalement les sites bien ensoleillés mais sont observées aussi dans des milieux plus ombragés (Suaudeau, 2005).

Ces 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 ou calcaires (Dandelot, 2004). Sur la Loire, les peuplements colonisent aussi des substrats variés et hétérogènes, allant des limons fins aux graviers (Cornier et al., 2002).

1.3.3 Cycle annuel de développement

Les *Ludwigia* invasives commencent leur croissance au printemps à partir des rhizomes enfouis dans la vase. Les tiges alors immergées sont peu ramifiées et ont des feuilles

assez distantes les unes des autres. Lorsqu'elles atteignent la surface, elles forment alors des rosettes constituées de petites feuilles rondes. Au début de l'été, les tiges s'allongent horizontalement et se ramifient intensément, permettant ainsi de coloniser un maximum de surface. La lumière pénétrant sous la surface de l'eau diminuant, les tiges immergées s'effeuillent. Les tiges portent aussi aux nœuds de nombreuses racines. Cinq types de racines ont été décrits par Martin (1866). Celles-ci n'ont souvent aucun contact avec le substrat. Elles puisent directement dans l'eau les éléments nutritifs nécessaire à la croissance des parties végétatives (Sytsma, 1989). Des racines aérifères non géocentriques avec un aerenchyme très développé ou pneumatophores (Berner, 1971) se développent fréquemment chez *L. grandiflora* (Dandelot, 2004). Pour *L. peploides*, Yen et Myerscough (1989) ont noté leur absence dans une eau en dessous de 20°C. Ces racines assurent donc, en plus d'une plus forte flottabilité, un contact direct avec l'air indispensable aux plantes dans des conditions d'anoxie qui peuvent être observées en été au sein d'herbiers denses. Après leur extension latérale, les nombreuses tiges s'érigent. Elles portent alors des feuilles oblongues. Sur ces rameaux dressés se développent les organes reproducteurs dont les fleurs jaunes caractéristiques de fin juin à octobre (juillet sur la Loire près d'Angers, (Suaudeau, 2005)). A l'automne (septembre en Loire moyenne), la dégénérescence des herbiers débute. Un phénomène, dénommé « croissance inversée » (Suaudeau, 2005), se produit avec une densification de la tige principale (lignification) et une diminution du nombre et des longueurs cumulées des ramifications. C'est aussi à ce moment que le nombre de fruits (capsules) est le plus important. Ensuite, les parties émergées des plantes se dessèchent et seules subsistent les tiges radicales enfouies dans la vase et la litière. Elles y sont ainsi à l'abri des fortes gelées. Sur les cours d'eau et les fleuves, l'intensité des crues, hivernales ou de printemps, entraîne ou non le déplacement des herbiers vers l'aval. Ce cycle annuel de développement est aussi observé pour *L. peploides* au Chili (San Martin Padovani et al., 1999).

1.3.4 Mode de propagation et reproduction

La reproduction végétative par bouturage est le mode de reproduction qui a permis aux deux espèces de *Ludwigia* spp. d'être présentes sur un territoire aussi étendu (Dutartre et al., 2006). Ce mode de reproduction par propagation des fragments végétatifs est indéniable pour les populations polyploïdes non fructifères (*L. grandiflora*) de la région méditerranéenne (Dandelot, 2004). Des fragments de tiges peuvent facilement être cassés par le vent, le courant ou le passage d'animaux. Par exemple, sur un canal d'alimentation de 10 m de large, 40 à 881

boutures ont été récupérées journallement au niveau d'un filtre (Legrand, 2002). Ces fragments, dès lors qu'ils comprennent un nœud, peuvent suffire à reconstituer une plante (G.I.S. Macrophyte et al., 1997). En milieu contrôlé, une tige de *L. peploides* est capable de régénérer 67% de sa biomasse initiale en 45 jours après que 95 % de sa biomasse aient été coupés et exportés (Rejmankova, 1992).

En ce qui concerne la reproduction sexuée, peu de connaissances étaient réunies en France, avant les travaux de Dandelot (2004). Ce paragraphe résume ses travaux. Les *Ludwigia* introduites se caractérisent par des fleurs hercogames². L'ovaire infère produit des fruits à déhiscence septicide tardive. Ces capsules ligneuses, couronnées par le calice, persistent longtemps sur les tiges émergées avant de tomber. Pour les deux taxons, chaque axe dressé produit une fleur épanouie par jour (Dandelot, 2004). Les fleurs sont intensément visitées par de nombreux insectes pollinisateurs. Pour les deux taxons, les insectes sont le principal vecteur permettant la fécondation. La floraison est intense pour les deux taxons mais la fructification est, en revanche, très variable. *L. peploides* est toujours fructifère. *L. grandiflora* est globalement stérile en région méditerranéenne et dans le Massif-Central et peut être très fructifère dans les Landes et en Gironde. Des tests de fécondation en laboratoire sur des populations françaises ont montré que *L. peploides* était autocompatible avec un phénomène d'auto-allogamie facultative (Dandelot, 2004). *L. grandiflora* par contre se caractérise par la présence de plusieurs types de populations et plusieurs modes de reproduction déterminés par une auto-incompatibilité et une allogamie stricte dominantes. Seuls les croisements de *L. peploides* (♀) et *L. grandiflora* (♂) laissent envisager la présence possible d'hybrides dans les zones de mélange où le diploïde domine.

En France, les données concernant la fructification et de la régénération par graines des populations s'avèrent très controversées selon les secteurs (Tableau III). Selon ces données, les taux de germination pour *L. peploides* peuvent être très élevés alors que pour *L. grandiflora*, ils ne dépassent pas 10%.

² Se dit pour une plante allogame dont la difficulté dans l'autopollinisation d'une fleur est établie par l'organisation physique de la fleur. Cette organisation empêche le rapprochement du pollen d'une fleur au stigmate de la même fleur.

Tableau III : Taux de germination des graines de *L. peploides* et *L. grandiflora* notés en France d'après la littérature

Lieu et taxon	Taux de germination	Référence
<i>L. peploides</i>		
Marais Poitevin (79)	40 à 74%	(Touzot and Dutartre, 1999)
Canal de L'Isle, Bénévent (33)	5 %	(Touzot and Dutartre, 1999)
Camargue	< 60%	(Dandelot, 2004)
Marais Poitevin (79)	0 à 76%	(Pipet et al., 2002)
Marais Poitevin (79)	0 à 100%	(Pipet et al., 2003)
Marais Poitevin (79)	0 à 75%	(Pipet et al., 2004)
<i>L. grandiflora</i>		
Petit étang de Biscarosse (40)	5%	(Touzot and Dutartre, 1999)
Marais d'Orx (40)	0 à 10%	(Touzot and Dutartre, 1999)
Tarn (81)	4%	(Berner, 1971)
La Siagne (06)	0%	(Dandelot, 2004)
Maraix d'Orx (40)	0%	(Dandelot, 2004)

Ces dernières années, des plantules ont été observées en milieu naturel. C'est le cas pour les biotopes rivulaire du lac de Parentis (40), en bordure d'herbier de la Durance et de Camargue (2003), sur le marais d'Orx (2004), sur l'Erdre (Le Treis, 2003). Ces plantules ont une faible probabilité de survie dans les herbiers déjà constitués de *Ludwigia* mais semblent tout à fait aptes à se développer dans des zones dépourvues de végétation (Dutartre and Petelczyc, 2005).

1.4 Nuisances sur l'environnement

Il est souvent fait référence aux nombreux effets de *Ludwigia* sur le milieu, mais ceux-ci ne restent que partiellement étudiés. Tout de même, Dandelot et al. (2005a) montrent que le développement de trois herbiers de *Ludwigia* spp. du Sud-Est de la France ont un impact négatif non négligeable sur les paramètres abiotiques des écosystèmes aquatiques.

La production estivale d'une importante biomasse entraîne l'accumulation d'une forte quantité de matière organique qui s'accumule dans les habitats stagnants (Dutartre et al., 2006). Cette litière peut représenter jusqu'à 55% de la biomasse totale de Jussie dans la colonne d'eau, soit 7 à 10 cm de litière en 5 ans (Saint-Macary, 1998). En l'absence de courant, cette matière s'accumule et peut entraîner une accélération de l'atterrissement des zones humides peu profondes. En présence d'un courant faible, les herbiers denses gênant les écoulements, favorisent ainsi le dépôt des matières en suspension, et accélèrent aussi la **sédimentation** (Cornier et al., 2002; Muller, 2004).

Les herbiers de *Ludwigia*, comme souvent les herbiers denses de macrophytes (Scheffer, 1998), provoquent une **augmentation du pH** en leur sein par rapport à la pleine eau (Dandelot, 2004). Par contre, des diminutions de pH au sein des herbiers de *L. grandiflora* sont parfois notées (Saint-Macary, 1998; Dandelot, 2004). Ces diminutions, en été, peuvent être expliquées chez certains macrophytes par l'émergence des axes floraux, la respiration racinaire ainsi que la libération de composés acides par fermentation (Blake, 1985). En été, des conditions **d'hypoxie diurne** (avec des concentrations d'oxygène dissous inférieures à 1 mg.l⁻¹) voire d'**anoxie**, ont aussi été observées (Lejas, 2002; Dandelot, 2004). De plus, Dandelot et al. (2005a) ont observé au cours de l'été 2004, au sein d'un herbier de *L. grandiflora*, en présence d'une grande quantité de matières organiques et de sulfates, une prolifération de bactéries sulfato-réductrices lorsqu'une chute brutale des concentrations en oxygène dissous survient. Il apparaît alors une surproduction de sulfures (Mudryk et al., 2000), toxiques à partir de 1 ppm dans l'eau (Caumette, 1987), qui peut aboutir, à terme, à une crise dystrophique³. Ce phénomène, bien connu dans les sédiments marins, est considéré comme insignifiant au sein des habitats dulçaquicoles (Kuivila et al., 1989).

En milieu aquatique, les *Ludwigia* constituent des herbiers quasi mono-spécifiques. Cependant, des macroalgues ont été identifiées au sein des herbiers (Dandelot, 2004). Pour les macrophytes, la prolifération des *Ludwigia* provoque fréquemment une **réduction locale de la biodiversité floristique** (Grillas et al., 1992; Méheust, 2005; Dutartre et al., 2006). Ainsi, les *Ludwigia* représentent-elles une menace potentielle pour certains habitats d'intérêt communautaires présents dans le Val de Loire, dont l'*Hydrocharition morsi-ranae*, le *Potamion pectinati*, le *Potamion polygonifolii*, le *Charion vulgaris*, ainsi que le *Ranunculion aquatilis* (Cornier et al., 2002). Seuls quelques hélophytes, comme *Typha latifolia*, *Phragmites australis* ou *Glyceria maxima*, montrent un réel caractère compétiteur dans certains secteurs exondés (Dandelot, 2004). Des habitats d'intérêt communautaire s'asséchant, comme les grèves de Loire moyenne, sont aussi menacés comme le *Chenopodion rubri*, le *Bidention tripartitae* et le *Nanocyperion flavescens* (Cornier et al., 2002). De plus, il a été prouvé que les deux *Ludwigia* introduites ont une activité allélopathique influençant la qualité de l'eau tout au long de l'année (Dandelot et al., 2008). Cette propriété, combinée avec les divers attributs compétitifs, peut contribuer au grand succès d'expansion des deux *Ludwigia*.

³ Une crise dystrophique est définie par une réaction violente d'un écosystème saturé par une accumulation de matière organique d'origine végétale Dandelot, S., Matheron, R., Le Petit, J., Verlaque, R., Cazaubon, A., 2005a. Variations temporelles des paramètres physicochimiques et microbiologiques de trois écosystèmes aquatiques (Sud-Est de la France) envahis par des *Ludwigia*. C. R. Biol. 338, 991-999.

L'effet des herbiers de *Ludwigia* sur la faune a aussi fait l'objet d'observations. La biodiversité en macro-invertébrés semble moins importante au sein des herbiers de *Ludwigia* que dans ceux des peuplements d'herbiers indigènes (GEREPI, 2000). Dandelot (2004) est moins catégorique. Pour elle, les herbiers constitueraient un type d'habitat, parmi d'autres, favorable à l'installation et à la vie de ces invertébrés. Sur la partie aérienne de *Ludwigia*, en plus des nombreux pollinisateurs, un coléoptère phytophage (*Altica lythri* Aubé) a été observé. En condition de laboratoire, sa consommation de *L. grandiflora* est notable (Petelczyc et al., 2006). De plus, deux coléoptères du genre *Galerucella* (*G. nymphaeae* (Linné) et *G. aquatica* (Foucroy)), qui se nourrissent habituellement de feuilles de nénuphars et de potamots, ont été trouvés sur des feuilles des *Ludwigia* (Dauphin, 1996). Aux Etats-Unis, d'autres coléoptères du genre *Lysathia* (*Altica*) (*Lysathia flavipes* (Boheman) et *Lysathia ludoviciana* (Fall)) consomment, aux stades larvaire et adulte, les feuilles des *Ludwigia*. Ils sont considérés comme des agents potentiels de contrôle biologique des *Ludwigia* (Cordo and Deloach, 1982; McGregor et al., 1996). De plus, il est à noter des observations ponctuelles de broutage des *Ludwigia* par l'écrevisse américaine (*Orconectes limosus*) et le ragondin sur la Vienne (GEREPI, 2000) et en Brière (Haury, comm. pers.), par le bétail en Gironde et des chevaux en Camargue (Legrand, 2002). Ces observations restent ponctuelles et ne constituent pas de forts dommages à ces macrophytes. Pour l'ichtyofaune, les herbiers peu denses peuvent jouer un rôle protecteur pour les alevins. Par contre, les herbiers denses empêchent le déplacement des plus grands individus (Legrand, 2002). Ponctuellement, en été, des poissons sont retrouvés morts au sein d'herbiers denses (GEREPI, 2000; Guernion, 2006).

1.5 Nuisances aux activités humaines et coûts de gestion

Les *Ludwigia* colonisent des milieux très divers. Lorsqu'elles se développent en herbiers denses, elles contraignent les usages récréatifs et les activités économiques présents sur ces milieux. Les nuisances engendrées par leur fort développement ont conduit à la mise en place d'un nombre croissant d'actions de gestion plus ou moins coordonnées.

Les techniques utilisées pour gérer les *Ludwigia* sont diverses : arrachage manuel, mécanique, destruction chimique, assèchement, pose de bâches, de filtres... Ces différentes techniques peuvent être combinées ou mises en œuvre à différents moments sur un même site. Les arrachages manuels et mécaniques sont les techniques les plus utilisées (Mineau, 2007).

Le **traitement chimique** bien que très utilisé (29% des moyens de luttés utilisés par les gestionnaires (Ancrenaz and Dutartre, 2002)) est déconseillé par la majorité des instances territoriales notamment les Agences de l'Eau, et des arrêtés préfectoraux interdisent désormais l'utilisation de tout pesticide en zone inondable dans de nombreux départements.

Le traitement par **arrachage mécanique** est principalement utilisé sur de gros foyers de *Ludwigia* installés depuis plusieurs années. Son efficacité est limitée lorsqu'il est utilisé seul. Par contre associée à un arrache manuel de finition et par la suite, d'entretien, la technique s'avère efficace.

L'**arrachage manuel** produit d'une manière générale des résultats satisfaisants lorsqu'il s'inscrit dans le long terme avec des interventions répétées au minimum deux fois par an. Sur de petites populations de *Ludwigia*, ce mode d'intervention constitue les bases d'une gestion rationnelle tant du point de vue technique que financier (Mineau, 2007). Cependant, son coût et sa pénibilité restent non négligeables (Menozzi, 2005).

Les coûts de gestion des *Ludwigia* restent difficiles à appréhender de par la diversité des contextes des chantiers, de la taille des herbiers et des techniques mises en œuvre. De plus, la très grande hétérogénéité des modes de chiffrage des chantiers ne simplifie pas la tâche. Cependant, des coûts d'arrachage manuel ont été estimés en fonction de la taille des populations de *Ludwigia* et des unités de mesure utilisées par les gestionnaires (Mineau, 2007) (Tableau IV et Tableau V).

Tableau IV : Coûts d'arrachage manuel à la tonne (Mineau, 2007)

Populations bien installées (de l'ordre de la tonne prélevée)	850 euros TTC/T
Petites populations (quelques centaines de kilogramme prélevées)	3 500 euros TTC/T
Populations éparses (quelques dizaines de Kilogramme prélevées)	> 8 000 euros TTC/T

Tableau V : Evaluation des coûts d'arrachage au mètre carré (Mineau, 2007)

	Evaluation des quantités	Coût unitaire/Kg	Coût au mètre carré colonisé
Petites populations éparses	5 Kg/m ²	0.85 € TTC/Kg	4 à 5 € TTC/m ²
Populations bien installées	20 Kg/m ²	0.85 € TTC/Kg	15 à 20 € TTC/m ²

Ces estimations ainsi que les données sur l'évolution des populations de *Ludwigia* traitées montrent que des actions répétées par arrachage manuel permettent bien de réduire les foyers de *Ludwigia*. Pour cela, il est nécessaire de prévoir des efforts budgétaires à long terme (Mineau, 2007).

L'arrachage des *Ludwigia* entraîne la production de « déchets » dont la gestion ne doit pas être négligée. Différentes méthodes existent comme le séchage, le dépôt en décharge, l'enfouissement, l'incinération, l'épandage et le compostage. Le choix de la méthode est effectué en fonction des volumes de végétaux récoltés, des possibilités de traitement proche et des coûts. L'**enfouissement** souvent utilisé dans le cadre d'arrachage mécanique n'est pas recommandé par le guide technique de gestion des plantes exotiques envahissantes (2004). Le **dépôt en décharge** est couramment effectué et économique (mais à terme il risque d'être interdit puisque les jussies ne sont pas des déchets ultimes) ; mais dans ce cas le gestionnaire de la décharge doit tenir compte du caractère envahissant des végétaux pour éviter de nouvelles contaminations à partir du site de décharge. L'**incinération** sur le site de petite quantité après séchage de ceux-ci est très économique (mais polluant). Par contre, l'incinération industrielle de grandes quantités s'avère difficile à gérer et occasionne des rejets de gaz (CO₂ et CO). La solution du **compostage** s'avère de plus en plus attrayante. Des études montrent qu'une température supérieure à 50 °C inhibe la germination des graines (Pipet et al., 2003; 2004). Lors d'un essai de compostage intégrant des *Ludwigia*, des températures avoisinant les 60°C sur une durée supérieure à 20 jours ont été relevées (Fruteau, 2004). De plus, le compostage de *Ludwigia* fraîchement arrachée est possible (Debril, 2005). Il évite ainsi le temps de séchage qui est nécessaire avant incinération par exemple. Enfin, le compost, en fonction de ses qualités, peut être valorisé en agriculture, en horticulture, etc (Debril, 2005).

2. La Loire moyenne

2.1 La Loire

La Loire s'écoule sur 1012 km et draine un bassin de 117 800 km². Elle est caractérisée par des topographies très variables. La longueur importante du cours principal de la Loire et la taille de son bassin versant (20% du territoire national) conduisent à des différences relativement marquées entre le secteur amont, la Loire moyenne et l'estuaire.

Ainsi, le cours de la Loire peut être divisé en trois, tant par ses particularités géographiques que physiques et géologiques (Figure 8).

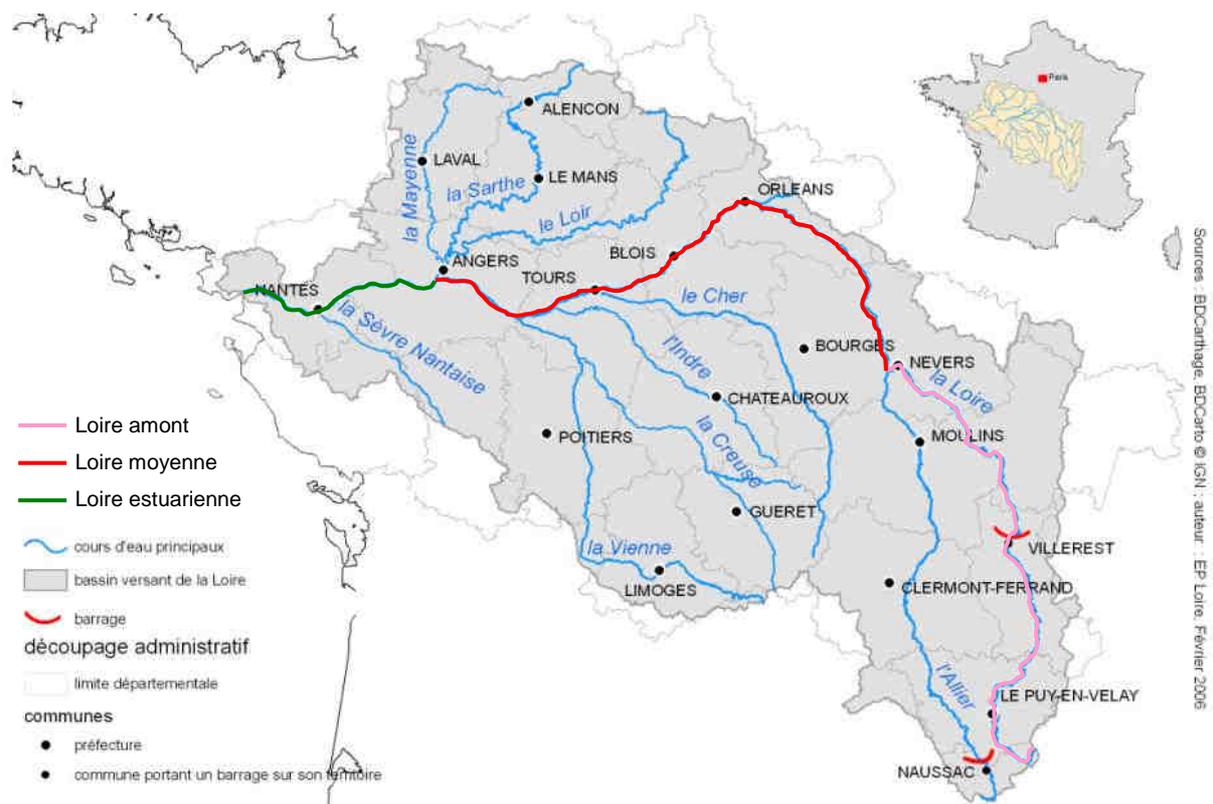


Figure 8 : Bassin versant de la Loire divisée en trois grandes entités et ces principaux affluents (source : BDCarthage, BDCarto, IGN, modifiée)

Sur son cours supérieur, la Loire et l'Allier, son principal affluent, coulent du Sud vers le Nord sur un substrat de roche plutonique et volcanique. Leurs lits occupent des gorges étroites, les pentes sont fortes, entraînant un régime torrentiel. A 450 km des sources, la Loire

et l'Allier se rejoignent près de Nevers. Cette confluence entraîne un doublement du débit de la Loire (Grosbois, 1998).

Dans la partie médiane et inférieure, la Loire coule d'Est en Ouest avant de se jeter dans l'Océan Atlantique. La **Loire moyenne** s'étend, au sud du Bassin Parisien, de Nevers à Bouchemaine. La vallée s'élargit et la pente est beaucoup plus faible. Son régime hydraulique est plus calme même si les trois affluents principaux de la rive gauche (Cher, Indre et Vienne) viennent s'ajouter à la Loire, en aval de Tours, sur seulement 35km de son linéaire.

Puis, la **Loire inférieure** coule, au sud du Massif Armoricaire, de Bouchemaine à Saint-Nazaire (l'estuaire). Le cours reste très large et les pentes diminuent encore. L'entrée dans l'estuaire se remarque à l'effet de la salinité de l'eau et de la marée dynamique dont l'influence est marquée jusqu'à 50 km en amont de Nantes (Grosbois, 1998).

2.2 Aspects climatiques, hydrologiques et hydrogéologiques de la Loire moyenne

2.2.1 Climat

Le climat qui règne sur le bassin de la Loire est influencé par deux paramètres majeurs : la disposition des reliefs et le rôle des masses d'air. Les vents d'Ouest s'engouffrent loin à l'intérieur des terres. Le talus cévenol dans le sud des hauts bassins de la Loire et de l'Allier joue un rôle majeur dans la confrontation des masses d'air atlantiques et méditerranéennes.

Les conditions climatiques de la vallée alluviale de la Loire moyenne sont particulières compte tenu de la superposition d'un climat général, de climats locaux, voire de microclimats (Cornier, 2002). Le couloir ligérien possède un climat sensiblement différent des territoires avoisinants. Il constitue une unité originale en traversant plusieurs régions différentes (Corillion, 1989) et est caractérisé en partie par une végétation azonale (Ellenberg, 1988). La végétation étant sous l'influence prépondérante des conditions abiotiques particulières qui règnent dans l'hydrosystème (dynamique fluviale, bilan hydrique, régime de perturbation et de stress écologique), les conditions climatiques régionales ne jouant qu'un rôle secondaire.

Sur la Loire moyenne, le climat est caractérisé par une influence océanique et une relative douceur thermique. Les températures moyennes annuelles varient respectivement de 6,8 °C à 15,6 °C et le nombre de jours de gelées est compris entre 46 et 50 jours (Bouchardy, 2002). Les précipitations annuelles varient de 600 à 700 mm (Bouchardy, 2002). Le climat du département d'Indre-et-Loire se situe dans la gamme des variations climatique de Loire moyenne. Les masses d'air qui déterminent le climat du département ont généralement une origine océanique. Au fur et à mesure qu'elles pénètrent sur le continent, leurs caractéristiques évoluent lentement : le climat d'Indre-et-Loire est donc un climat océanique dégradé, caractérisé par des températures douces (moyenne interannuelle 11,4°C entre 1971 et 2000, Figure 9) et une répartition régulière des précipitations (650 à 700 mm par an entre 1971 et 2000, Figure 10).

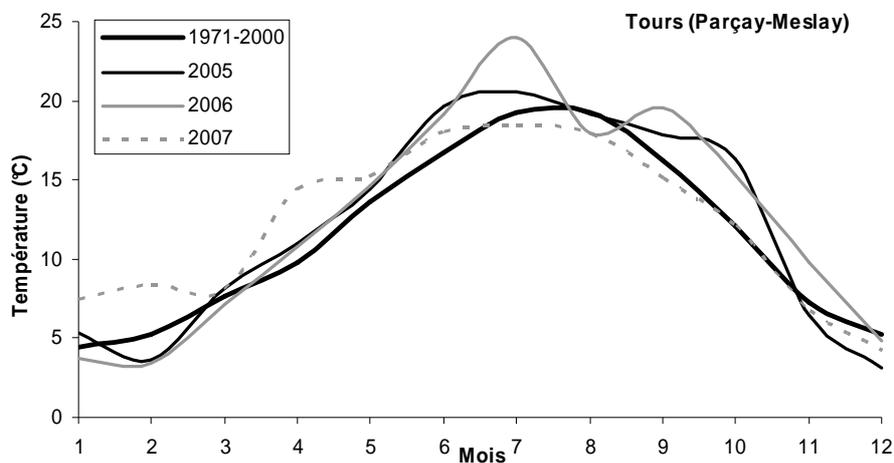


Figure 9 : Températures mensuelles moyennes sur 29 ans (1971-2000) et mensuelles des années 2005, 2006 et 2007, à la station de Tours (source : Météo France)

En 2005 et 2006, les températures mensuelles moyennes sont supérieures aux moyennes interannuelles d'avril à octobre. En 2007, les températures mensuelles sont supérieures aux moyennes interannuelles de janvier à juin. Elles sont ensuite inférieures durant le reste de l'année.

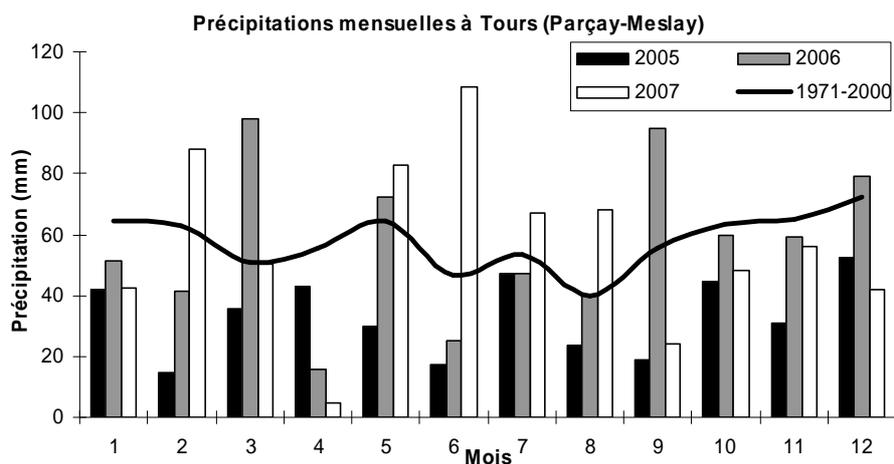


Figure 10 : Précipitations mensuelles moyennes sur 29 ans (1971-2000) et mensuelles des années 2005, 2006 et 2007, à la station de Tours (source : Météo France)

Les précipitations mensuelles de la période 2005-2007 sont déficitaires par rapport aux moyennes interannuelles. Seuls les mois de mars, mai et septembre 2006 et les mois de février et de mai à août 2007 sont excédentaires (Figure 10).

2.2.2 Hydrologie

Les débits de la Loire sont très contrastés, marqués par des étiages très sévères en été mais également par des crues importantes en hiver et au printemps. Le débit moyen interannuel à la station de Tours est de $359 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, le débit des crues biennales d'environ $1500 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, celui des décennales de $2400 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ et le débit mensuel minimal quinquennal est de $66 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (données DIREN Centre/Bassin Loire-Bretagne, calculées entre 1957 à 2008).

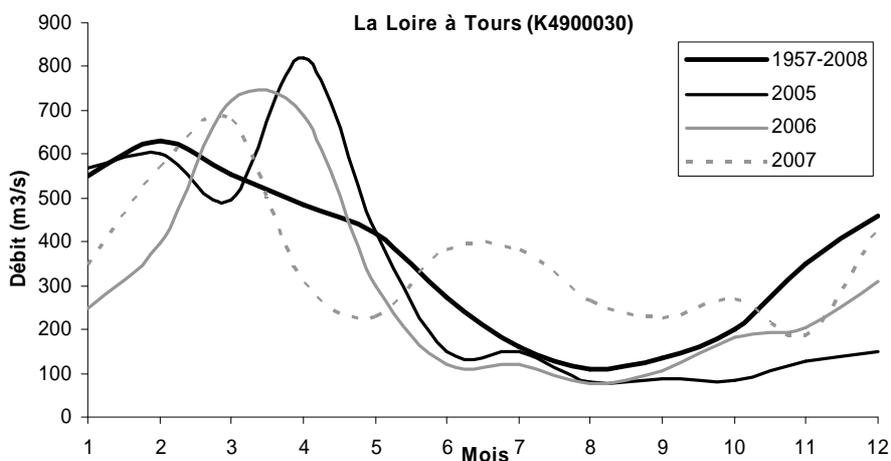


Figure 11 : Débit mensuel moyen sur 51 ans et les débits mensuels de 2005 à 2007, à la station de Tours (K4900030). Données : DIREN Centre/Bassin Loire-Bretagne

A Tours, les débits oscillent en moyenne mensuelle interannuelle de 109 à 630 m³ s⁻¹ (Figure 11). Les débits mesurés sur la Loire pour la période 2005-2006 sont globalement plus faibles que la moyenne interannuelle, hormis des pics d'avril 2005, mars et avril 2006. Les étiages sont plus sévères que la normale avec une prolongation jusqu'en décembre 2005. L'année 2007 se distingue par l'absence d'étiage estival et un débit mensuel minimal « élevé » de 187 m³ s⁻¹ et tardif (novembre).

Depuis 1881, la température des eaux de la Loire moyenne a augmenté d'environ 0,8°C en moyenne annuelle et estivale. Cette hausse s'accroît depuis la fin des années 1980, du fait du réchauffement de la température de l'air, mais aussi à cause de l'hydraulicité plus faible ces dernières années (Moatar and Gailhard, 2006).

2.2.3 Hydrogéologie et géomorphologie

La Loire moyenne et son bassin versant sont riches en aquifères étendus. Cinq réservoirs principaux peuvent être distingués (Roux, 2006) :

- la nappe des alluvions de la vallée de la Loire. Elle est exploitée par de nombreuses villes pour l'alimentation en eau potable.
- les réseaux aquifères des calcaires de Beauce présents au nord d'Orléans et en rive gauche dans le coude ligérien, dont les niveaux hydrométriques varient lentement.
- les nappes de la craie et des tuffeaux du Crétacé, principalement en aval de Blois, en relation directe avec les alluvions.
- la nappe des sables Cénomaniens et Albien. Cette nappe est captive en Touraine et libre en Sologne et très étendue en profondeur. Elle peut être en communication avec les calcaires du Jurassique supérieur. Cette nappe est très exploitée dans la région de Tours pour l'alimentation en eau potable de l'agglomération et pour l'irrigation des terres cultivées.
- la nappe des calcaires jurassiques, présente surtout dans le Berry. Il en existe de nombreuses résurgences dans les vallées de la Creuse et du Cher.

La géologie, le relief, les caractéristiques de la vallée (largeur, pente...) et les débits ont aussi permis une sectorisation de la Loire moyenne (Ginestet, 1999). La Loire a donc été sectorisée en unités, tronçons et sous-tronçons. Cette étude s'étend sur une unité allant du Bec

du Beuvron aux ponts de Cé et cinq sous-tonçons. Cette unité géomorphologique se caractérise par la traversée des plateaux calcaires du crétacé au faible relief. Elle est marquée par une succession de vals : val de Cisse, val de confluence du Cher et de la Loire, val d'Authion. La pente du fond de vallée diminue de l'amont vers l'aval de l'unité, et connaît une rupture importante à la confluence avec la Vienne (passage de 0,4‰ à 0,2‰). Contenue dans un lit endigué étroit (790 m), la Loire entre dans une activité morphodynamique plus intense : large bande active due aux apports du Cher et de la Vienne, écoulement s'effectuant sur deux chenaux en présence d'îles de largeur de 80 mètres en moyenne (Ginestet, 1999).

2.3 Les différents écosystèmes de la Loire moyenne endiguée

La plaine alluviale de la Loire se compose de deux compartiments principaux (Figure 12):

- le lit endigué, est délimité par des digues. Ces digues peuvent être situées en bordure immédiate du fleuve, le lit endigué est alors quasiment confondu avec le lit mineur, ou bien en être plus éloignées, le lit endigué pouvant alors s'étendre sur plusieurs centaines de mètres de largeur.
- le val situé de part et d'autre des levées, à l'abri de la majorité des inondations.

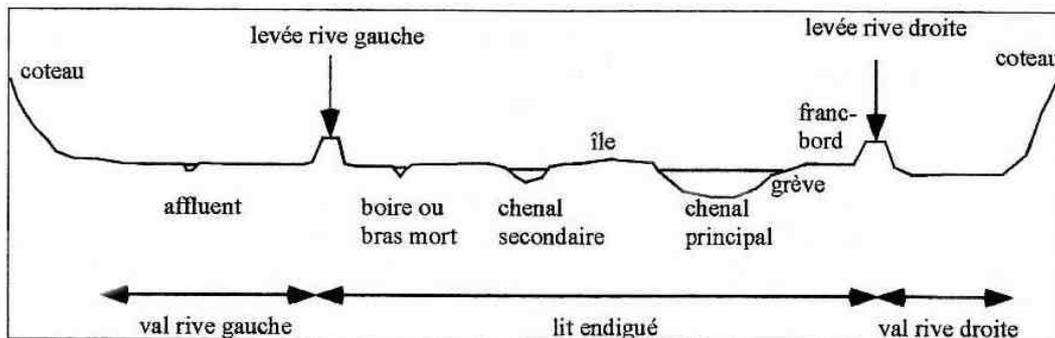


Figure 12 : Organisation générale de la plaine alluviale en Loire moyenne (Cornier, 2002)

Ces ensembles fonctionnels (ou compartiments bio-hydriques) se distinguent bien par leur végétation (Cornier, 1999) :

- le val, avec une végétation largement zonale caractéristique des plaines atlantiques, où les successions de végétations sont dominées par les processus autogéniques ;
- le lit endigué, caractérisé par une végétation plus azonale liée à la dynamique fluviale, et où les successions subissent majoritairement les processus allogéniques.

L'étude étant restreinte au lit endigué, seuls les éléments de ce compartiment seront définis dans l'ordre décroissant de leur dépendance au facteur « connexion au lit vif ». Les définitions ci-dessous sont largement inspirées de celles de Cornier (2002) qui prend en compte la végétation, mais aussi la géomorphologie et l'anthropisation des milieux.

Le **lit vif** est constitué par le chenal ou les chenaux toujours en eau.

Les **grèves** sont constituées par des unités sédimentaires sableuses ou graveleuses, facilement inondables et faiblement végétalisées. La végétation y est essentiellement pionnière et majoritairement herbacée. Les grèves les plus basses, découvertes uniquement à l'étiage sont colonisées principalement par des communautés de plantes annuelles hygrophiles. Les plus hautes sont occupées par des plantes ligneuses et herbacées vivaces ou annuelles mésophiles à mésoxérophiles. Au sein des grèves ou jalonnant les berges, de petites dépressions (vasques, basses) notablement enrichies en limons et en matière organique se distinguent par la présence d'espèces nitrophiles de taille souvent importante. Elles sont dénommées « basses vaseuses » par Cornier (2002). Les communautés s'y développant *Bidention tripartitae* (Nordh. 1940) ainsi que le *Chenopodium rubri* (Tüxen ex Poli & J. Tüxen 1960, Kopeck 1969) sont de plus en plus souvent substituées en Loire occidentale par :

- des peuplements à *Ludwigia* spp.
- des peuplements à *Paspalum distichum* L.

Les **annexes hydrauliques** (dénommées **boires** sur la Loire) sont déconnectées par l'aval et/ou l'amont. Sur le plan hydraulique, ce type d'annexe ne participe à l'écoulement des eaux qu'en période de débit moyen (module) ou de crue. (Pujol, 1999). En absence de connexion avec le lit vif, l'alimentation en eau se fait uniquement par la nappe alluviale. Lors des crues, il existe une communication préférentielle par l'aval. En absence de connexion amont, une dynamique sédimentaire d'eau courante n'y est, en général, pas possible (Bacchi, 2000). Il s'agit d'un espace relativement protégé vis-à-vis des contraintes hydrauliques, ce qui favorise le dépôt de sédiments fins (notamment de limons). Le fond est relativement stable et le substrat enrichi en matière organique, ce qui autorise l'implantation de communautés de plantes vivaces, d'hélophytes et d'hydrophytes.

L'incision du lit (Grosbois, 1998) est responsable de la déconnexion et de l'assèchement de nombreuses annexes hydrauliques. Les annexes hydrauliques de Loire ont un fonctionnement bien individualisé durant les basses eaux (Grosbois, 1998). Dès qu'elles sont déconnectées du système hydrologique général et ne sont plus alimentées en eau courante, le système s'autorégule. Les caractéristiques physico-chimiques de l'eau dépendent alors uniquement de l'activité biologique et des apports locaux d'eau de source ou de la nappe alluviale (Grosbois, 1998). Dès la fin des années 1990, une régression généralisée, en Loire moyenne, des communautés aquatiques et semi-aquatiques décrites par Corillion (1981) est observée (Cornier, 1999), ce qui se traduit par des impacts négatifs sur la diversité des types biologiques et des groupes écologiques.

Les annexes hydrauliques sont des habitats aquatiques « asséchants » comportant de nombreuses contraintes dues à leurs fortes variabilités abiotiques. Elles offrent aux espèces possédant des adaptations particulières de nombreuses opportunités d'implantation et de développement (Schwartz and Jenkins, 2000). Pour les macrophytes vivants dans des eaux temporaires, la sécheresse est la principale contrainte. Cette contrainte est un évènement majeur car il est imprévisible et l'alternance des phases sèches et humides varie d'une année à l'autre. Les stratégies de survie des macrophytes confrontés à la fluctuation des conditions environnementales nécessite des spores résistantes, des graines, des parties végétatives dormantes et des cycles de vie adaptés (Brock, 1991; Nicolet et al., 2004; Cherry and Gough, 2006). Le développement des cycles de vie de différentes durées, la dominance d'une forme de reproduction (sexuée ou végétative), un fort ou faible investissement dans la production de graines et les schémas de germination, semblent concourir à la structuration des communautés de macrophytes dans les zones humides aux périodes hydrologiques contrastées (Casanova and Brock, 1996; Fernández-Aláez et al., 1999; Warwick and Brock, 2003; Capon, 2005; Tabacchi et al., 2005; Liu et al., 2006).

2.4 La végétation

Au sein de la plaine alluviale de la Loire (entre la plaine du Forez et l'amont de l'estuaire), environ 45 communautés végétales (niveau alliance) et 1340 espèces de plantes vasculaires (475 genres et 119 familles) ont été identifiées (Cornier, 2002). Environ 800 phanérogames peuvent être dénombrés dans la limite du lit fluvial dont, en excluant les phanérogames très rares ou non observés récemment, 82 taxons strictement liés au Val et 102

taxons plus répandus dans le val qu'au dehors (Loiseau and Felzines, 1995). L'importance et le haut degré d'originalité de la flore médio-ligérienne qui témoignent de la richesse phytocœnotique sont conditionnés en grande partie par la dynamique du fleuve.

La grande richesse floristique du Val a plusieurs causes :

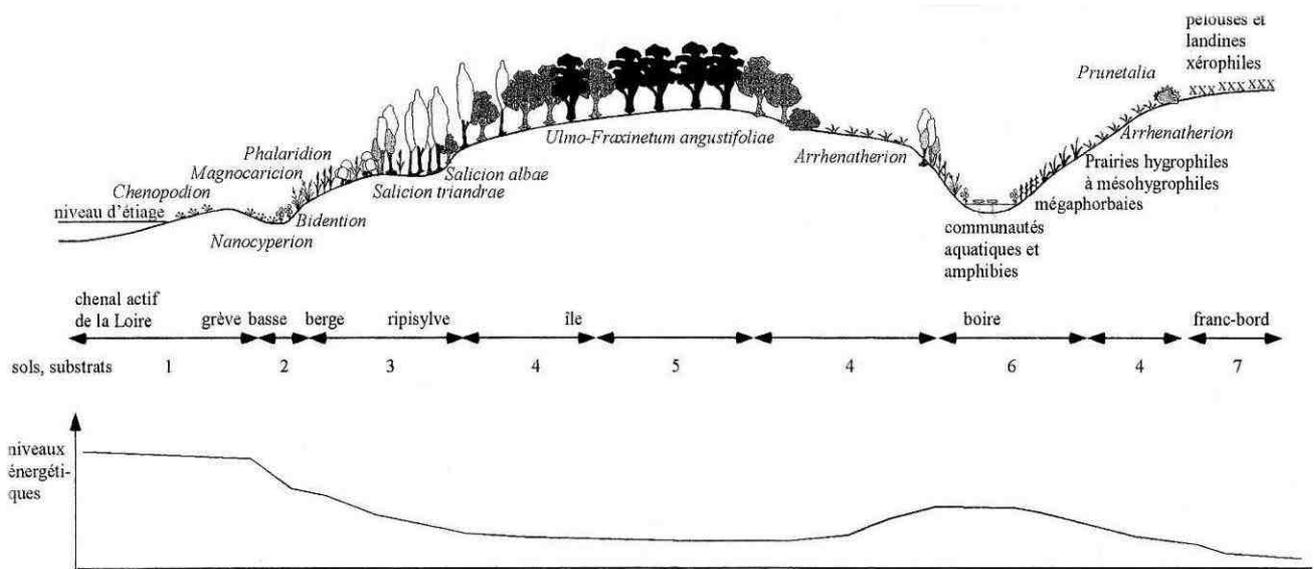
- la diversité des milieux créés par le fleuve et maintenu grâce à un certain espace de liberté géomorphologique (Cornier, 1999),
- des conditions édapho-climatiques propres qui instaurent une grande variabilité micro-climatique, l'existence d'un climat « ligérien » (Corillion, 1982, 1989, 1995),
- une alimentation perpétuelle en espèces adventices (Loiseau, 1997) : la Loire moyenne est riche de près de 300 espèces allochtones (Cornier, 2002),
- et la présence de taxons propres au domaine fluvial (Loiseau and Felzines, 1995).

En revanche, les types biologiques sont différemment représentés. Comme le montre une étude de la végétation à l'aval de Tours (Bréhémont) (Cornier, 1998), les hémicryptophytes vivaces et bisannuels puis les thérophytes et phanérophytes dominant. Les héliophytes et les hydrophytes sont peu nombreux.

2.4.1 Les communautés végétales du lit endigué

La Loire comprend de nombreux biotopes particuliers auxquels des groupements végétaux sont liés. Au sein des compartiments étudiés, Corillion (1981; 1982) puis Cornier (2002; 2003) ont défini plusieurs communautés végétales. La Figure 13 synthétise la distribution des communautés végétales dans le lit endigué en fonction des substrats, du facteur énergétique et des structures géomorphologiques.

Cornier (2002; 2003), à partir de données bibliographiques et de ses travaux, a proposé une typologie des communautés végétales alluviales de Loire moyenne. Ce travail portant sur les milieux les plus envahis par les *Ludwigia*, seules les communautés de ces habitats sont détaillées ci-dessous.



- 1 : fluvisols brut : graviers, galets, sables
- 2 : fluvisol typique : sables, graviers, limons en surface et matière organique (dépôts récents par les eaux)
- 3 : fluvisol typique : sables, graviers, limons
- 4 : fluvisol typique à brunifié sableux enrichi en limons
- 5 : fluvisol brunifié et/ou brunisol fluviatique (pH < 7)
- 6 : fluvisol typique sableux fortement enrichi en limons et en matière organique
- 7 : arnésol : sables purs

Figure 13 : Organisation des communautés végétales dans le lit endigué de la Loire moyenne (Cornier, 2002)

2.4.1.1 Les communautés aquatiques

Dans les annexes hydrauliques, à la faveur de substrats fortement enrichis en nutriments et d'eaux fortement réchauffées en été, des **algues** coloniales caractéristiques (Corillion, 1981), comme *Hydrodictyon reticulatum* (L.) Lagerh, sont bien représentées. A l'inverse, les communautés à *Characeae* ont fortement régressé (Cornier, 2002; Cornier and Lejas, 2003), compte tenu de la dégradation de la qualité de l'eau après 1945 (trophie excessive).

A la surface des eaux stagnantes ou à courant très lent, des **communautés d'hydrophytes flottants** sont couramment observées. Les plus répandues sont les **communautés à lentilles d'eau** à *Lemna minor* L., *Lemna gibba* L. (plutôt dans les eaux polluées), *Azolla filiculoides* Lam., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleiden, *Lemna trisulca* L. (dans les eaux claires ou peu polluées), *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimme, *Lemna minuta* H.B.K.

Les **communautés dominées par les potamots** se rencontrent dans les mêmes milieux d'eaux stagnantes ou à très faible courant et pouvant s'assécher. Deux catégories peuvent être distinguées :

- un type plutôt eutrophe, du *Potamion pectinati* (W. Koch 1926) Libbert 1931,

- un type regroupant les communautés davantage mésotrophes, du *Potamion polygonifollii* Hartog & Segal 1964.

Les **communautés dominées par les myriophylles et les nénuphars** sont très répandues en conditions mésotrophes à eutrophes.

L'incision du chenal principal a entraîné un abaissement de la nappe alluviale, principalement marqué en période de basses eaux. Il en découle différentes atteintes écologiques dont l'assèchement des annexes hydrauliques, provoquant la régression des communautés végétales aquatiques et amphibies (Cornier and Lejas, 2003).

2.4.1.2 Les communautés d'hélophytes, les mégaphorbaies et les ourlets riverains

Les **communautés d'amphiphytes** peuvent être observées dans les annexes hydrauliques (boires et bras morts). Elles ont besoin d'une nappe d'eau proche et/ou d'un substrat de texture suffisamment fine pour permettre une bonne rétention de l'eau. Ces communautés, composées d'amphiphytes (Corillion, 1981) appartiennent au *Phragmition communis* (W.Koch 1926) ou à *Oenanthion aquaticae* (Heijn ex Neuhäusl 1959) avec *Butomus umbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Rorripa amphibia* (L.) Besser, *Eleocharis palustris* (L.) Roemer & Schultes, *Iris pseudacorus* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poiret, *Phalaris arundinacea* L., etc.

Les **roselières** (Phragmitaies, glycéraies ...) sont rares et d'importance limitée dans le lit endigué de la Loire moyenne. Leur installation est fortement contrainte par la forte amplitude annuelle de variation des lignes d'eau et le substrat drainant.

Les **mégaphorbaies**, se développent généralement dans les dépressions à proximité des boires. Les espèces les plus fréquemment rencontrées sont *Lythrum salicaria* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Stachys palustris* L., *Eupatorium cannabinum* L., *Lysimachia vulgaris* L. etc.

Les **phalaridaies** à *Phalaris arundinacea* L. peuvent se retrouver en groupements équilibrés hygrophiles sur des substrats assez grossiers soumis presque directement aux perturbations fluviales ou bien avoir un caractère rudéral soit davantage pionnier, soit sur des substrats riches en nutriments avec de forts peuplements d'*Urtica dioica* L.

Les **ourlets mésohygrophiles à mésophiles** surmontent généralement les phalaridaies et forment une transition avec les communautés de bois tendres. *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Symphytum officinale* L., *Aristolochia clematis* L., *Rubus caesius* L. etc. sont des espèces caractéristiques de ces ourlets.

Les **magnocariçaies** à *Carex acutiformis* Ehrh., *Carex riparia* Curtis, *Carex acuta* L. forment l'essentiel des cariçaies frangeantes en bordure du lit vif.

2.4.1.3 Les communautés herbacées du lit mineur

Au sein de ces communautés peuvent être distinguées les communautés des grèves humides à développement estival et les communautés des hauts de grèves.

Les **communautés de grèves humides à développement estival** sont dominées par les thérophytes. Il s'agit de communautés pionnières se développant sur les alluvions inondées pendant la plus grande partie de l'année. La végétation est soumise à de nombreuses variables stationnelles. Toutefois, les paramètres d'alimentation en eau, de composition granulométrique du substrat et la richesse en nutriments sont considérés les plus discriminants pour ces communautés alors que les paramètres biotiques comme la compétition inter et intra-spécifiques semblent être négligeables.

Sur les sables humides se développent les **communautés du *Chenopodium rubri*** dont l'abondance relative des différentes espèces fluctue en fonction de la richesse en nutriments ou de l'eau. Ainsi, *Chenopodium rubrum* L. peu commun en Loire méridienne, devient très fréquent en Touraine. Cette variation d'abondance est attribuée à l'augmentation de la richesse de l'eau en nutriments (eau plus riche en azote, phosphore, potassium et nettement plus minéralisée en Loire occidentale par rapport à l'amont du Bec d'Allier). Les espèces les plus courantes de ces communautés sont par exemple : *Chenopodium rubrum* L., *C. ambrosioides* L., *Corrigiola littoralis* L., *Cyperus fuscus* L..

Les **communautés pionnières des vases exondées du *Nanocyperion flavescens*** forment une mosaïque complexe avec celles du *Chenopodium rubri*. Ces communautés pionnières hygrophiles et héliophiles se situent à des niveaux topographiques à peine inférieurs qui peuvent varier au cours de l'été, notamment par minéralisation de la matière organique. Les communautés du *Nanocyperion flavescens* sont menacées par la qualité médiocre des eaux qui provoque la raréfaction et même la disparition de certaines espèces

comme *Pycreus flavescens* (L.) Reichenb., *Limosella quatica* L. ou *Lindernia palustris* F.X. Hartmann.

Un peu plus haut sur les grèves ou au niveau de petites dépressions (vasques, basses) se trouvent les **communautés des basses vaseuses du lit mineur du *Bidention tripartitae***. Ces communautés sont davantage pourvues en espèces vivaces par rapport aux précédentes, et constituées d'espèces nitrophiles. *Bidens tripartita* L., *Bidens cernua* L., *B. frondosa* L., *Polygonum lapathifolium* L. *P. hydropiper* L. y sont couramment rencontrées. Elles sont, ainsi que celles du *Chenopodium rubri* dans une moindre mesure, de plus en plus souvent substituées en Loire occidentale par des peuplements de *Ludwigia* exotiques ou de *Paspalum distichum* L.

Les **communautés des hauts de grèves** sont très diverses et forment sur le terrain par combinaisons une grande variété de groupements souvent difficiles à circonscrire. Elles se présentent généralement sous forme de friches herbacées héliophiles ouvertes sur substrat sableux à graveleux. Les espèces stress-résistantes à la sécheresse sont favorisées sur ces substrats grossiers.

2.4.1.4 Autres communautés

D'autres communautés se rencontrent dans la plaine alluviale de la Loire. Elles peuvent être divisées en deux grands ensembles : les communautés des prairies, landes, friches et autres communautés à l'écart du lit mineur ainsi que les communautés forestières. Ces ensembles n'ont pas été étudiés lors de cette étude. La typologie de ces communautés n'est donc pas détaillée ici.

2.4.2 Les communautés d'intérêt communautaire colonisables par les *Ludwigia*

Les Jussies se développent parfois dans des habitats d'intérêt communautaire. Elles menacent donc certaines communautés d'intérêt patrimonial qui y sont présentes. A l'heure actuelle, faute de recul et de suivi détaillé des communautés, on ne peut parler d'élimination définitive des espèces de ces communautés (Dutartre et al., 2006). L'impact des plantes invasives sur la diminution de la biodiversité de plantes et des communautés autochtones n'est pas facilement quantifiable. Par exemple, sur l'Adour, aucune conclusion définitive n'a pu être établie par Tabacchi (Tabacchi, 1992; Planty-Tabacchi, 1993). Il s'agirait plutôt d'un mauvais état de conservation des habitats ; la proportion d'espèces exotiques pouvant être

utilisée comme un marqueur du dysfonctionnement des systèmes fluviaux (Planty-Tabacchi, 1997). Sur la Loire, différents habitats d'intérêt communautaire sont menacés (Dutartre et al., 2006) :

- la déclinaison de l'habitat des eaux stagnantes oligotrophes à mésotrophes à végétation des *Littorelletea uniflorae* et/ou des *Isoeto-Nanojuncetea* (3130), représentée par **l'alliance du *Nanocyperion flavescens*** (3130-5), caractéristique des milieux limono-vaseux localisés en frange des grèves alluviales dans les zones de battement des eaux est colonisée et potentiellement en danger sur les grèves de Loire
- l'ensemble des **rivières des étages planitiaire à montagnard avec végétation du *Ranunculion fluitantis* et du *Callitriche-Batrachion*** (3260) est potentiellement colonisable. Les systèmes les plus concernés correspondent aux cours d'eau aval méso-eutrophes à eutrophes (3260-5) dans lesquels les *Ludwigia* peuvent s'implanter dans l'ensemble des anses, à l'abri de la végétation autochtone, comme sur le chenal principal de la Loire. L'effet corridor est très marqué dans ces milieux.
- les **rivières avec berges vaseuses avec végétation du *Chenopodion rubri p.p.* et du *Bidention p.p.*** (3270) avec ses deux habitats élémentaires correspondant l'un aux communautés des sols limoneux et parfois argileux du *Bidention tripartitae*, l'autre aux communautés composées d'espèces mésohygrophiles et thermophiles des sols sableux à graveleux, parfois envasés du *Chenopodion rubri* typique des grèves humides à relativement sèches dans le lit de la Loire pendant la période d'étiage, sont parmi les habitats les plus concernés dans l'ensemble des annexes hydrauliques, au moins pour le 3270-1.

Deuxième partie :
Matériels et méthodes

1. Les sites étudiés

Pour appréhender les caractéristiques écologiques des *Ludwigia* sur la Loire moyenne, nos recherches se sont focalisées sur les entités les plus colonisées :

- des annexes hydrauliques (boires)
- et des grèves, présentes sur le bord du lit vif de la Loire.

Ceux-ci sont localisés, au sein du lit endigué, entre Amboise et Langeais dans le département d'Indre-et-Loire (Figure 14).

Les sites ont été sélectionnés en fonction des données de présence de *Ludwigia* (Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien, Fédération de Pêche et de Protection du Milieu Aquatique d'Indre-et-Loire) ainsi que celles d'interventions d'entretien ou de restauration réalisées ou à venir sur différents sites (subdivision fluviale de la DDE d'Indre-et-Loire). Les sites, où des interventions étaient programmées, ont été évités. Un avis complémentaire a été pris auprès de Thierry Cornier, à partir des résultats de son travail de thèse (Cornier, 2002).

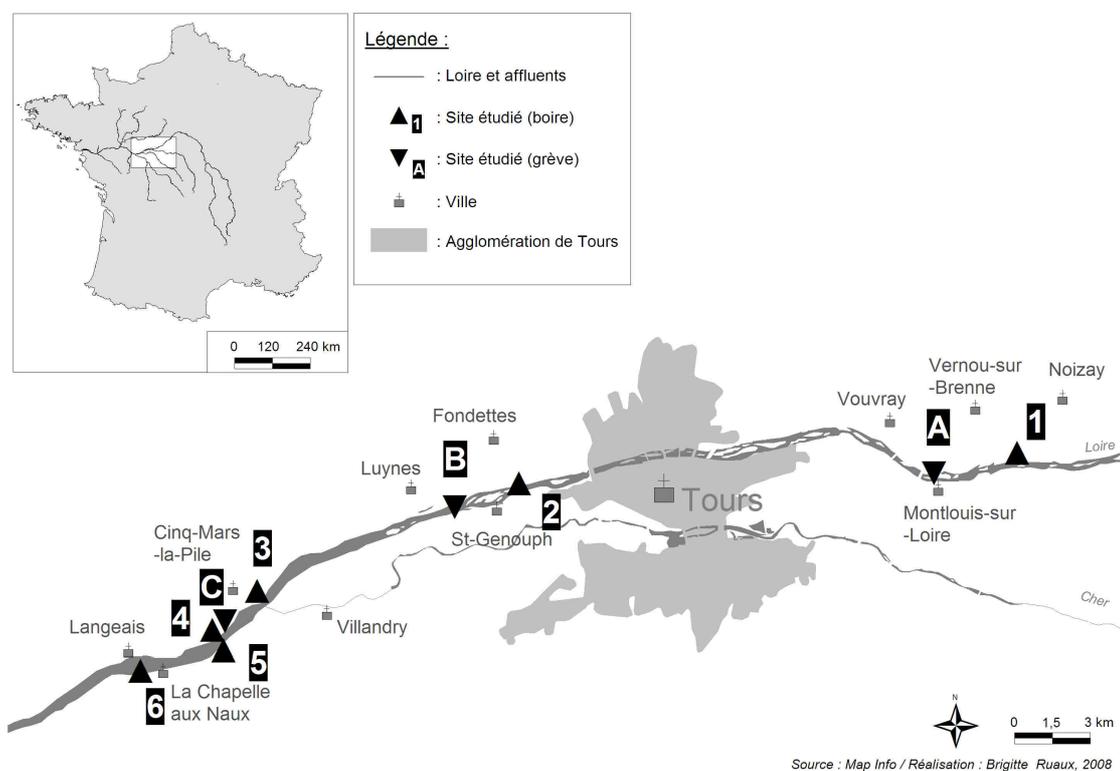


Figure 14 : Localisation des différents sites étudiés en Loire moyenne

1.1 Les annexes hydrauliques

Six annexes hydrauliques de Loire moyenne ont été étudiées entre 2005 et 2007. Elles se localisent autour de Tours (entre 25 km amont et 30 km aval). Ces annexes sont colonisées par l'une ou l'autre des *Ludwigia* et parfois les deux taxons en mélange (Tableau VI).

Tableau VI : Nom, localisation et taxon de *Ludwigia* présents sur les annexes hydrauliques étudiées. RD : rive droite ; RG : rive gauche

N°	Rive	Lieu dit	<i>Ludwigia</i> sp. présente	Commune (s)
1	RD	Ile du Chapeau Bas	<i>L. peploides</i>	Noizay/Vernou sur Brenne
2	RD	Port de Vallières	<i>L. peploides</i>	Fondettes
3	RD	Ile César - Ile aux Bœufs	<i>L. peploides</i>	Cinq-Mars-la-Pile
4	RD	Ile Joli Coeur	<i>L. peploides</i> / <i>L. grandiflora</i>	Cinq-Mars-la-Pile / Langeais
5	RG	Les Raguins	<i>L. grandiflora</i>	Villandry
6	RG	Ile du Château	<i>L. grandiflora</i> / <i>L. peploides</i>	La Chapelle-aux-Naux

Les annexes hydrauliques étudiées sont très contrastées vis à vis de la durée et hauteur d'eau présente au cours d'un été. Certaines zones des annexes sont restées en eau tout au long du suivi, par contre d'autres se sont asséchées rapidement (Figure 15). En 2005, seules quelques zones étudiées sur le site 1 (Chapeau bas), le site 2 (Port Vallière), le site 3 (Ile César) et le site 4 (Joli cœur) sont restées en eau tout au long de l'année. Il faut noter que les relevés toujours en eau du site 3 ne seront pas toujours utilisés au cours de cette étude car ils n'ont pas pu être réalisés lors de chaque campagne en 2005. L'ensemble des autres zones étudiées ont été asséchées au moins deux mois cette même année (début août à fin septembre). Début août 2005, 15% des quadrats inventoriés étaient en eau. A la même période en 2007, 73% des quadrats inventoriés étaient en eau. Les débits de la Loire à Tours en août 2007 étaient supérieurs d'au moins $110 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ par rapport à août 2005.



Figure 15 : Début Août site 6 (Ile du Château) toujours en eau (A) et site 4 (les Raguins) asséché (B)

1.2 Les grèves

Trois sites de grèves ont été étudiés (Tableau VII). Ces trois sites (A, B, et C) comportaient tous de petites dépressions (vasques, basses) colonisées par les *Ludwigia* (Figure 16). Dans ces dépressions, le développement phénologique des *Ludwigia* et leurs impacts sur les communautés végétales ont été suivis (Deuxième partie 2.2 et 4.2). Sur la partie basse de la grève du site B, hors d'eau seulement lors de l'étiage, le développement des fragments végétatifs des deux taxons de *Ludwigia* spp. a été étudié (Deuxième partie 3.1).

Tableau VII : Nom, localisation et taxon de *Ludwigia* présent sur les grèves étudiées

N°	Rive	Lieu dit	<i>Ludwigia</i> sp. présente	Commune (s)
A	RD	La Frillière	<i>L. peploides</i>	Noizay/Vernou sur Brenne
B	RD	Ile de Quinquengrogne	<i>L. peploides</i>	Luynes
C	RD	Ile Joli Coeur	<i>L. peploides</i> / <i>L. grandiflora</i>	Cinq-Mars-la-Pile

Les grèves sont des milieux très changeants. Les caractéristiques des sites étudiés développées ci-dessous sont donc valables pour les années de suivis (2005 et 2006).

Les basses étudiées sont globalement très ensoleillées. Seules quelques parties des sites A et C, sont ombragées par des bosquets de saules et/ou de peupliers.

La granulométrie de surface est constituée principalement de sables et de graviers. La présence de galets est notée seulement sur le site B. Sur les trois sites, le substrat minéral est recouvert partiellement d'une mince couche de particules fines (quelques millimètres).

Au cours de l'été 2005, les hauteurs d'eau au sein des basses s'amenuisent de juin à fin septembre suivant le niveau de la Loire. Sur les quadrats étudiés, très peu sont restés en eau à partir de début août.



Figure 16 : Basses sur les grèves de la Frillière (site A), Quinquengrogne (site B) et Joli Cœur (site C) en juin 2005

2. Etude du développement des *Ludwigia* spp.

Afin de suivre le développement des *Ludwigia* en milieu naturel, un protocole de suivi par quadrats fixes a été mis en place en 2005. Les quadrats ont été implantés en juin 2005 sur des boires et grèves de Loire moyenne. Ces quadrats ont été suivis lors de cinq campagnes de mesures (environ une toutes les 4 semaines de juin à fin septembre 2005). Sur les boires, une campagne complémentaire a été réalisée en août 2007, afin de mettre en évidence l'évolution des populations après deux ans.

2.1 Suivi sur les annexes hydrauliques

Sur les six sites retenus (Figure 14), trois à cinq lignes transversales (dénommées transects par la suite) ont été mises en place en fonction de la longueur du site. Elles étaient localisées au niveau des zones en eau, début juin 2005 (date de mise en place des transects), ou distribuées à égale distance sur les annexes entièrement en eau (Annexe 1). Début juin 2005, sur chacun des transects, trois à cinq quadrats fixes (1m²) ont été implantés. Les bords de deux quadrats (« quadrat extérieurs ») ont été calés sur la ligne d'eau du jour (un en rive droite, l'autre en rive gauche). Le ou les quadrat(s) situés entre les deux « quadrats extérieurs » ont été placés à égale distance les uns des autres. Le nombre de quadrats par transect étant déterminé par la largeur de l'annexe hydraulique afin qu'ils soient séparés d'au moins un mètre (Tableau VIII).

Tableau VIII : Nombre de transects et de quadrats par transect sur les boires étudiées

N°	Lieu dit	<i>Ludwigia</i> sp. présente	Nombre de (transect) et de quadrat sur chacun d'eux
1	Ile du Chapeau Bas	<i>L. peploides</i>	(3) : 5, 5, 5
2	Port de Vallières	<i>L. peploides</i>	(3) : 3, 5, 5
3	Ile César - Ile aux Bœufs	<i>L. peploides</i>	(3) : 5, 5, 5
4	Ile Joli Coeur	<i>L. peploides</i> / <i>L. grandiflora</i>	(5) : 3, 3, 3, 3, 3
5	Les Raguins	<i>L. grandiflora</i>	(4) : 5, 3, 3, 3
6	Ile du Château	<i>L. grandiflora</i> / <i>L. peploides</i>	(2) : 5, 5

Pour faciliter les relevés, les quadrats de 1m² ont été subdivisés en quatre sous-quadrats de 50x50cm (1/4 de m²). A chaque passage, quatre mesures sur le milieu physique et sur les *Ludwigia* ont été réalisées par quadrat de 1m². Les paramètres abiotiques mesurés à l'aide d'une perche graduée ou estimés ont été :

- la hauteur d'eau (cm),
- l'épaisseur de substrat meuble (« vase ») (cm),
- la granulométrie de surface (cinq classes, estimées visuellement : (1) limons, vases, argileux (<0,02mm), (2) sables (0,02 à 0,2mm), (3) graviers (0,2 à 2cm), (4) galets et (5) blocs (>20cm)),
- l'ensoleillement (trois classes estimées visuellement : faible (1 : <3 heures/jour), moyen (2) ; fort (3 : >12 heures/jour)) en tenant compte de la présence ou non d'arbre à proximité,
- la vitesse du courant (quatre classes : (0) nul à (3) modéré : $25 < v < 50 \text{ cm s}^{-1}$).

Les paramètres biotiques mesurés sur les *Ludwigia* ont consisté, sur chaque sous-quadrat, en la mesure de leur hauteur maximale, leur recouvrement (en pourcentage), leur écophase et leur forme (cf. ci-dessous) ainsi que la présence ou non d'organes reproducteurs (présence de bourgeons, fleurs, fruits). Pour ce qui est de leur écophase et forme, cinq classes ont été retenues :

- 1 : écophase aquatique, forme immergée
- 2 : écophase aquatique, forme rosette (Figure 17)
- 3 : écophase aquatique, forme dressée (Figure 17)
- 4 : écophase exondée, forme rampante
- 5 : écophase exondée, forme dressée.

Il est à noter que le recouvrement des *Ludwigia* a été estimé, au sein de chaque sous-quadrat.

Au total 82 quadrats (328 sous-quadrats) ont été suivis mensuellement de mi-juin à fin septembre 2005 (cinq campagnes). Le nombre total de relevés en 2005 correspond donc à 1640 sous-quadrats et en août 2007 à 328 sous-quadrats.

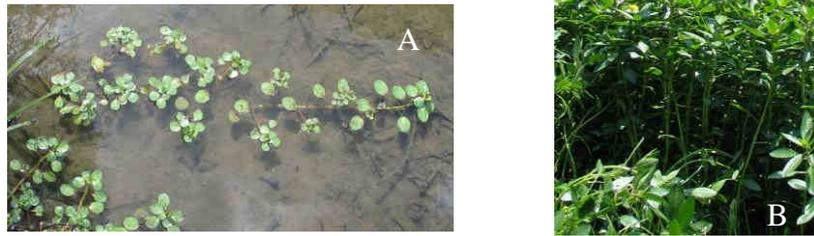


Figure 17 : Forme rosette (A) et forme dressée (B) des Jussies

2.2 Suivi sur les grèves : dépressions limoneuses, basses

Sur les trois sites de grèves retenus, le même principe de relevé que sur les annexes hydrauliques a été mis en place (Deuxième partie 2.1, Annexe 1). Sur chaque site, un à trois transects ont été installés. Sur chaque transect, trois quadrats fixes (1m² subdivisé en quatre sous-quadrats de surface égale à ¼ de m²) ont été inventoriés lors de chaque campagne (Tableau IX).

Tableau IX : Nombre de transects par site de grèves étudiées

N°	Lieu dit	<i>Ludwigia</i> sp. présente	Nombre de (transects) et de quadrat sur chacun d'eux
A	La Frillière	<i>L. peploides</i>	(1) : 3
B	Ile de Quinquengrogne	<i>L. peploides</i>	(3) : 3, 3, 3
C	Ile Joli Coeur	<i>L. peploides</i> / <i>L. grandiflora</i>	(2) : 3, 3

Lors de chaque campagne, les mêmes mesures physiques et floristiques ont été relevées comme sur les quadrats des annexes hydrauliques (Deuxième partie 2.1). Au total 18 quadrats (72 sous-quadrats) ont été suivis mensuellement de mi-juin à fin septembre 2005.

3. Analyse des modes de propagation des *Ludwigia*

Afin de mieux comprendre les mécanismes de dispersion des *Ludwigia* sur la Loire moyenne, nous avons procédé à différentes expériences *in situ* et en laboratoire sur l'implantation de propagules végétatives, de germinations et sur la viabilité des graines produites dans les habitats de Loire moyenne les plus colonisés.

3.1 Etude de l'implantation et du développement de fragments végétatifs

La présence de fragments végétatifs a souvent été observée sur les grèves de Loire moyenne. Par contre, au vu des conditions particulières (stress hydrique, fortes chaleurs estivales) régnant sur ces habitats, ces propagules survivent-elles ?

Pour suivre le développement de fragments végétatifs de *Ludwigia peploides* et de *Ludwigia grandiflora* dans une gamme contrastée de conditions hydriques, des boutures ont été implantées sur le site de Quinquengrogne (site B, substrat limono-sablo-graveleux (S. Greulich comm. Pers.) à différents niveaux d'eau au cours de la saison estivale 2006.

Des boutures de *Ludwigia* ont été récoltées fin juin 2006, au sein du site 2 pour *L. peploides* et du site 6 pour *L. grandiflora*, et conservées à l'extérieur dans des bacs alimentés régulièrement en eau. En juillet, lorsque les grèves ont été suffisamment découvertes, une première ligne de 20 fragments de *Ludwigia* a été implantée (Ligne 2). Une seconde ligne (Ligne 3) a été mise en place lorsque le niveau de la Loire à Tours a baissé de 10cm. Les niveaux de la Loire n'ont alors plus baissé. Ainsi, 14 jours plus tard, une dernière ligne a été implantée (Ligne 1), cette fois, plus haut sur la grève (Figure 18). Les dix boutures de chaque *Ludwigia* implantées sur chaque ligne avaient la même longueur (20cm) et la même forme (rosette). Elles ont été maintenues en place à l'aide d'un cavalier métallique pour éviter toute dispersion. Sur une même ligne, environ deux mètres séparaient chaque bouture. Les lignes d'eau sont quant à elles séparées d'environ 10 cm de hauteur.

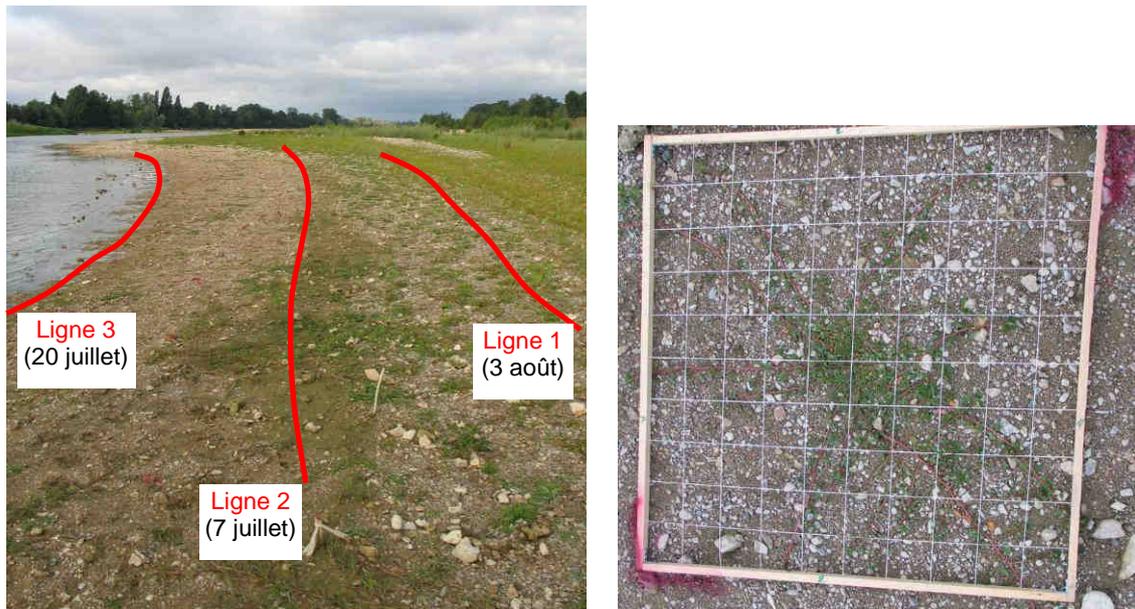


Figure 18 : Photographie du dispositif expérimental d'implantation des boutures de *Ludwigia* mis en place sur la grève de Quinquengrogne (Site B : Ligne 1 : haut de grève ; Ligne 2 : niveau intermédiaire ; Ligne 3 : bas de grève) et quadrat de 1m² permettant la mesure de l'extension latérale.

A chaque passage sur le site (7 et 20 juillet, 3 et 18 août 2006), la croissance (extension latérale, Figure 18) des propagues implantées a été suivie à l'aide d'un quadrat de 1m² divisé en carré de 10cm de côté. Le recouvrement des *Ludwigia* au sein de chacun des carrés touchés a été estimé en classe de recouvrement (<2%, de 2 à 25%, de 26 à 50%, de 51 à 75% et plus de 76%). En octobre, les propagues implantées ont été déterrées et la longueur des racines mesurée. Le matériel végétal récolté a été rapporté au laboratoire.

Afin de quantifier le développement des *Ludwigia*, des biomasses différentielles de poids sec ont été réalisées : dans un premier temps sur des propagues de 20 cm de long comparables à celles implantées, puis sur les plantes récoltées en fin de saison (octobre). Les biomasses des racines, tiges et feuilles ont été mesurées après séchage en étuve à 105°C pendant 48 heures afin d'obtenir un poids sec stable.

3.2 Analyse de la capacité de reproduction sexuée

Les capsules et graines utilisées au cours des expériences proviennent des sites de Loire moyenne décrits précédemment (Deuxième partie 1.). Les fruits ont été récoltés mi-octobre 2005, sur les quadrats fixes implantés en juin de cette même année.

3.2.1 Hydrochorie et viabilité des graines

Le protocole est détaillé au sein de la quatrième partie (paragraphe 2.1) : article publié dans *Aquatic Botany* **90**, 143-148, intitulé : « Sexual reproduction of two alien invasive *Ludwigia* (Onagraceae) on the middle Loire River ».

3.2.2 Implantation et développement des germinations

Des germinations étant survenues sur des graines restées à température ambiante et dans l'eau, le suivi de leur enracinement et de leur développement a été entrepris. En condition de laboratoire, l'implantation et le développement des germinations de *Ludwigia* sur deux substrats différents ont été suivis durant 18 semaines (mai 2007 à septembre 2007). Pour l'expérience, les deux substrats utilisés (vase et sable) ont été prélevés sur le site 1.

Les germinations de chaque espèce de *Ludwigia* envahissante ont été placées dans des microcosmes (boîtes transparentes : 11 x 8 x 5cm) tapissés d'un centimètre de sable ou de vase et sur-saturée (immergée) d'eau du réseau d'alimentation en eau potable (Figure 19). Les deux substrats d'implantation, prélevés en milieu naturel, ont été caractérisés par une analyse de sol (laboratoire de Touraine). Les microcosmes ont été disposés aléatoirement sur une paille, à la lumière naturelle et à température ambiante (18-22°C). Pour les deux espèces, cinq plantules par boîte et quatre réplicats ont été mis en place. Chaque semaine, un suivi des plantules a été effectué. Il consistait en :

- un réajustement du niveau d'eau,
- un comptage des plantules mortes et vivantes,
- un relevé de la position de chaque plantule par rapport à la surface de l'eau (en surface, au fond, entre deux eaux),
- un dénombrement des feuilles (> 1mm) pour chaque germination,
- un dénombrement du nombre de germinations enracinées.

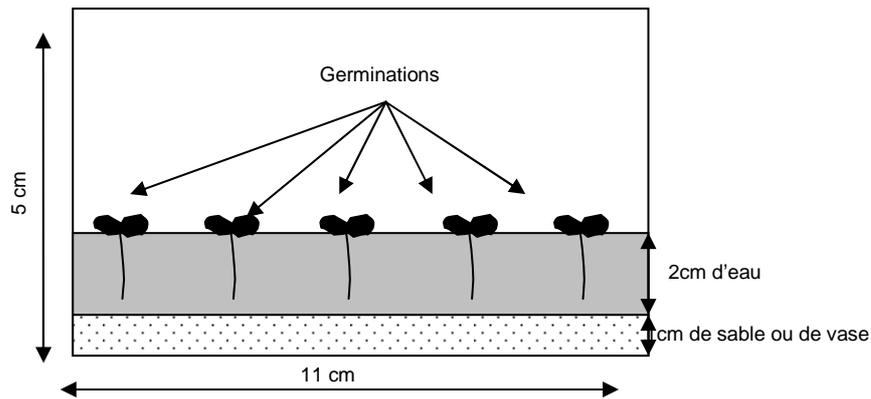


Figure 19 : Schéma de l'implantation des germinations en microcosmes (mai 2007)

Après 18 semaines, chaque germination a été sortie de l'eau et des mesures phénologiques ont été effectuées. Les mesures suivantes ont été réalisées :

- mesure de la longueur de la tige principale,
- nombre de nœuds (hors les cinq derniers mm de l'apex pour limiter les erreurs suite au fort rapprochement des nœuds dans la partie apicale des tiges),
- nombre total de feuilles,
- mesure de la longueur et de la largeur maximales des 5 feuilles situées en dessous des 5 mm apicaux (feuilles > 5 mm de long)
- nombre de nœuds avec racines
- nombre de ramifications et mesures sur celles-ci des mêmes paramètres que pour la tige principale.

4. Relations entre les *Ludwigia*, le milieu et les communautés végétales

4.1 Effet des herbiers de *Ludwigia peploides* sur la physico-chimie de l'eau des annexes hydrauliques

En juillet 2007, durant la pleine saison de croissance, sur le site 4, puis en début de période de sénescence mais avant les premières gelées (octobre 2007 sur les sites 1 et 4) les variations de trois paramètres (Température (°C), Oxygène dissous (mg.L⁻¹) et pH) ont été mesurées, durant 24 heures, au sein d'un herbier dense de *L. peploides* et comparées aux cycles des mêmes paramètres mesurés hors herbier. Les mesures ont été effectuées à 10 cm sous la surface de l'eau. Au minimum une mesure toutes les heures a été effectuée. Ponctuellement, au minimum une fois le matin vers 8h et une fois en début d'après midi (vers 13h) des mesures de conductivité ont été réalisées.

Début octobre, sur les mêmes sites et au cours de la même journée, deux profils verticaux (avec les trois paramètres) au sein de l'herbier ont été réalisés entre midi et 15h (heure à laquelle la production d'oxygène par l'herbier est la plus forte) et au petit matin, entre 8h et 9h (possibilité d'anoxie). En juillet 2007 sur le site 4 et mi-octobre 2007 sur le site 1, un seul profil a été relevé vers 13h. Les profils dans et hors herbiers ont été relevés en plongeant progressivement les sondes dans la colonne d'eau. Les mesures ont été réalisées, environ tous les 20 cm, après stabilisation. Environ une demie heure sépare les deux profils verticaux dans et hors herbier de *L. peploides* (Annexe 2).

4.2 Etude de l'impact sur les communautés végétales

4.2.1 Relations entre les communautés végétales et les *Ludwigia*

Le dispositif expérimental mis en place pour suivre le développement des *Ludwigia* (PartieIII) sur les annexes hydrauliques et les grèves de Loire moyenne a aussi servi à l'inventaire des espèces présentes sur ces habitats et au suivi de leur développement. Sur

chaque quadrat fixe, les taxons présents ont été déterminés, leur recouvrement estimé en pourcentage de recouvrement sur chaque sous-quadrat ($\frac{1}{4} \text{ m}^2$) et leur hauteur maximale mesurée. La présence d'organes reproducteurs a aussi été notée mais cette fois sans détailler sa nature (bourgeon, fleur, fruit).

Afin de déterminer l'effet des *Ludwigia* sur les communautés floristiques présentes, les *Ludwigia* ont été exclues des calculs de recouvrements et des indices biocénologiques. Des tests statistiques paramétrique (Z-test) et non-paramétriques (Kruskal & Wallis et Wilcoxon) ont permis de mettre en évidence d'éventuelles différences au sein des communautés lorsque les *Ludwigia* sont présentes ou absentes.

4.2.2 Compétition entre les *Ludwigia* et les hydrophytes présentes au sein des annexes hydrauliques

Sur deux annexes hydrauliques (sites 1 et 2) envahies par *L. peploides* et une annexe (site 6) envahie principalement par *L. grandiflora*, trois manipulations des densités de Jussies ont été réalisées en 2006. Mi-mai, sur chaque site, six quadrats de 4 m^2 ($2 \text{ m} \times 2 \text{ m}$) ont été implantés aléatoirement au sein des herbiers de *Ludwigia*. Parmi ceux-ci ont été tirés au hasard :

- deux quadrats « témoin » sur lesquels aucune manipulation n'a été réalisée,
- deux quadrats où le recouvrement initial de *Ludwigia* a été diminué de moitié (Ar. $\frac{1}{2}$),
- et deux quadrats où la totalité des *Ludwigia* présentes ont été arrachées manuellement (Ar. tot).

Les arrachages ont consisté à prélever les tiges visibles des *Ludwigia* ainsi que, du mieux possible, leurs racines. Lors de ces interventions, l'ensemble des autres espèces végétales présentes a été conservé. Quatre relevés ont été effectués (mi-mai (t1), fin-mai (t2), fin-juin (t3) et début août (t4)), chacun suivi d'un arrachage total ou partiel des repousses, en fonction du traitement appliqué.

Lors de chaque relevé, la hauteur d'eau et l'épaisseur de substrat meuble ont été notées. Pour le matériel végétal, les taxons ont été déterminés et leurs recouvrements estimés à l'aide d'une grille comportant des cellules de 40 cm de côté. Sur chacune de ces cellules, le recouvrement (en pourcentage) de chaque taxon a été estimé. Sur les *Ludwigia*, la hauteur

maximale des tiges ainsi que la présence d'organes reproducteurs (bourgeons, fleurs, fruits) ont été notées (au sein de chaque cellule).

5. Relations entre les *Ludwigia* envahissantes et les invertébrés aquatiques

Pour l'ensemble de cette partie, les prélèvements de macrophytes et les macroinvertébrés associés proviennent du site de Chapeau Bas (site 1) envahi par *L. peploides* et du site de l'Île du Château (site 6) envahi principalement par *L. grandiflora*. Lorsqu'ils proviennent d'un autre site (années 2003 et 2004), celui-ci sera précisé. Les deux annexes hydrauliques sont déconnectées du lit actif de la Loire pour des débits de $341 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ pour le site 1 et $327 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ pour le site 6 (débits mesurés à Langeais, Banque Hydro).

Les prélèvements de macroinvertébrés ont eu lieu trois fois au cours de la saison de développement des *Ludwigia* : en mai, juillet et août 2006. Pour chaque date et sur chaque site, trois réplicats ont été réalisés.

Lors de chaque prélèvement, la hauteur d'eau et l'épaisseur de vase ont été mesurées sur chaque réplikat.

Afin de prélever les macroinvertébrés dans le compartiment pleine eau puis dans le compartiment substrat/litière, nous avons opté pour un échantillonnage au filet Surber (0,2 x 0,3m, maille 250 μm) en l'adaptant à nos besoins :

- un filet Surber ouvert aux deux extrémités pour la récolte des macroinvertébrés au sein des herbiers de macrophytes ou dans la colonne d'eau. Le filet Surber modifié a été placé verticalement dans la colonne d'eau jusqu'à la surface du sol. Les macrophytes ont été coupés à la surface du sol juste au dessus de la litière. Les macroinvertébrés ainsi récoltés appartiennent au **compartiment pleine eau**.
- un filet Surber classique posé horizontalement sur le fond, à la même place que le filet précédent, a permis de récolter les cinq premiers centimètres de litière et de substrat. Les macroinvertébrés ainsi récoltés appartiennent au **compartiment substrat/litière**.

Chaque échantillon a été ensaché et transporté au laboratoire. Les macrophytes et la litière de chaque réplikat ont été lavés séparément sur un tamis de 500 μm afin de recueillir les macroinvertébrés. Ils ont été stockés dans de l'alcool à 70%. Les macroinvertébrés ont été

triés à l'œil et sous loupe binoculaire. Chaque spécimen a été identifié au niveau du genre, excepté pour les Oligochètes (niveau Classe), pour les Diptères (niveau Famille) et pour les *Chironominae* (niveau Tribu) (Tachet et al., 2000). Les macrophytes et la litière ont été séchés séparément en étuve durant 48 heures à 105°C afin d'obtenir un poids sec.

5.1 Les communautés de macroinvertébrés dans des herbiers denses

Le protocole est détaillé au sein de la sixième (partie 1.2.) : article en préparation

5.2 Les communautés de macroinvertébrés dans des herbiers à densités modifiées

Sur les sites 1 et 6, une semaine avant les trois dates de prélèvements de macroinvertébrés (5), les recouvrements de *Ludwigia* de la colonne d'eau ont été modifiés à la main. Le temps d'une semaine est un compromis entre le temps de repousse des *Ludwigia* spp. et la colonisation possible de la zone par les macroinvertébrés. Trois zones d'herbier de *Ludwigia* de recouvrement homogène et égal au recouvrement maximal observé sur l'annexe hydraulique ont été choisies. Sur ces trois zones, le recouvrement initial de *Ludwigia* (dénommé recouvrement 100%) a été diminué de moitié (recouvrement 50%) ou totalement (recouvrement de 0%). Cette manipulation a été réalisée trois fois au cours de l'été 2006 avec pour chaque recouvrement théorique et pour chaque site, trois réplicats. Il en résulte neuf échantillons par site et par recouvrement théorique. De plus, le compartiment pleine eau et le compartiment substrat/litière ont été prélevés et étudiés séparément.

Afin de mieux percevoir l'influence de la densité des herbiers sur les communautés de macroinvertébrés, les échantillons ont été regroupés en fonction du recouvrement théorique sans prendre en compte les dates de prélèvement.

5.3 Effet de la présence des *Ludwigia* sur les communautés de macroinvertébrés

Lors de cette étude, en plus des prélèvements dans les herbiers de *Ludwigia* (5.1), les macroinvertébrés de deux autres macrophytes (*Egeria densa* Planchon et *Ceratophyllum demersum* L.) ont été prélevés en août 2006. Ces prélèvements ont suivi le même mode

opératoire que pour les prélèvements des *Ludwigia* dans le compartiment pleine eau détaillé précédemment (5).

Afin de compléter cette approche, des données récoltées par Nina Richard (SAIC, Université de Tours) sur le site de Chapeau bas (Site 1) et le site de Bréhémont (non étudié au cours de cette thèse) ont été utilisées. Ces données ont été récoltées dans le cadre d'un contrat avec la DIREN Centre intitulé « Etude de l'impact des travaux dans le lit de la Loire sur la biodiversité et les paysages de Loire ». Ainsi des communautés macrobenthiques d'annexes hydrauliques de Loire moyenne, vivant au sein d'herbiers de *Potamogeton* sp. (à feuilles larges et flottantes probablement *P. natans*), de *C. demersum* et de *L. peploides*, prélevés au cours des étés 2003 et/ou 2004, ont été confrontés à nos résultats. Les prélèvements pour cette étude ont été réalisés à l'aide d'un filet Surber non modifié (1/20m², 0,2 x 0,3 m, maille de 250 µm). Le conditionnement et la conservation des échantillons, le tri et l'identification des macroinvertébrés ont été réalisés de la même façon pour les deux études (5). Le nombre de prélèvements disponibles pour chaque macrophyte étant fluctuant, les communautés évoluant dans le temps et l'espace, il a été choisi de regrouper les prélèvements, par année et par espèce de macrophyte (Tableau X).

Tableau X : Nombre d'échantillons prélevés par espèce de macrophyte et par année

Espèce	<i>Potamogeton</i> sp.	<i>C. demersum</i>		<i>L. peploides</i>			<i>L. grandiflora</i>	<i>E. densa</i>
Année	2004	2003	2006	2003	2004	2006	2006	2006
Nombre de prélèvement	2	1	3	1	3	6	6	3

Pour chaque année et chaque espèce de macrophyte, la moyenne du nombre d'individus de chaque taxon d'invertébré par m³ d'eau a été calculée. L'ensemble des analyses sur les structures des communautés, les traits d'histoire de vie et les comparaisons ont été réalisées sur ces moyennes.

6. Traitements statistiques

Différents tests statistiques ont été utilisés lors de ce travail. Les tests paramétriques et non-paramétriques ne sont pas tous présentés ci-après. Ils sont nommés, lors de leur utilisation dans la partie résultats. Pour chaque test, le seuil de significativité choisi est de 5% ($\alpha = 5\%$). Dans le cas de comparaisons multiples sur le même jeu de données, une correction suivant la méthode de Bonferroni a été appliquée sur le seuil de significativité (Sokal and Rohlf, 1995). Les tests statistiques ont été réalisés à l'aide des logiciels EXCEL 2003 (Microsoft office) et SYSTAT version 11 (Systat, 2004).

- Indices biocénotiques

Afin de caractériser et de comparer les communautés floristiques et de macroinvertébrés, différents descripteurs ont été choisis.

Deux descripteurs synthétiques ont été utilisés, à savoir :

- pour la flore, la richesse taxonomique par quadrat de 1m^2 ou $\frac{1}{4}$ de m^2 ;
- pour les macroinvertébrés, le nombre de macroinvertébrés dénombrés par unité de volume (densité totale par m^3), ou par unité de volume et de biomasse de végétaux (densité totale par m^3 et gramme de matière sèche de macrophyte) et le nombre de taxons observés par volume ou volume et poids sec de végétaux (richesse taxonomique totale).

Des indices ont aussi été calculés pour chaque communauté échantillonnée à savoir :

- pour la flore, l'indice de Shannon (H') en assimilant les recouvrements de chaque taxon à un nombre d'individus ;
- pour les macroinvertébrés, l'indice de Shannon (H'), l'indice d'Équitabilité (E) et l'indice de persistance ($P=1-T$ avec $T=(C+E)/Sc$; C : nombre de taxon apparus, E : nombre de taxon disparus et Sc : nombre de taxon total dans les deux communautés).

Les deux premiers indices s'appuyant sur les fréquences relatives des taxons et leur richesse, permettent de juger de la stabilité des communautés. L'indice de persistance (P) a permis de comparer de façon synthétique deux communautés.

- Analyse des traits d'histoire de vie

Un autre descripteur a été utilisé afin de caractériser les communautés de macroinvertébrés. Il s'agit des traits biologiques, physiologiques et écologiques des taxons détaillés par Tachet et al. (2000). Les traits dominants dans une communauté renseignent sur les caractéristiques du milieu dans lequel elle se développe. Ainsi, pour chaque trait étudié, les densités de chaque taxon ont été réparties en fonction de leur affinité avec les différentes modalités. Au maximum six traits d'histoire de vie ont été choisis : la reproduction, le type de nourriture, le mode d'alimentation, la respiration, la valeur saprobiale et les microhabitats (Tableau XI).

Tableau XI : Traits d'histoire de vie utilisés dans cette étude (source : (Tachet et al., 2000))

N°	Traits	Code de la modalité	Nature de la modalité
5	Reproduction	1	Ovoviviparité + soins aux jeunes (1)
		2	Œufs isolés, libres
		3	Œufs isolés, fixés
		4	Pontes (cimentées ou fixées)
		5	Pontes, libres
		6	Pontes endophytiques
		7	Pontes terrestres
		8	Reproduction asexuée
		9	Parthenogenèse
8	Type de nourriture	1	Sédiments fins + micro-organismes
		2	Débris < 1 mm
		3	Débris végétaux > 1mm
		4	Microphytes vivants
		5	Macrophytes vivants
		6	Animaux morts > 1 mm
		7	Microinvertébrés vivants
		8	Macroinvertébrés vivants
		9	Vertébrés
9	Mode d'alimentation	1	Absorption à travers les téguments
		2	Mangeur de sédiments fins
		3	Broyeur
		4	Racleur, brouteur
		5	Filtreur
		6	Perceur (algivore ou prédateur suceur)
		7	Prédateur (découpeur ou avaleur)
		8	Parasite
10	Respiration	1	Tégument
		2	Branchies
		3	Plastron
		4	Stigmates (respiration aérienne)
		5	Vésicules hydrostatiques

N°	Traits	Code de la modalité	Nature de la modalité
14	Valeur saprobiale	1	Xénosaprobe
		2	Oligosaprobe
		3	Béta mésosaprobe
		4	Alpha mésosaprobe
		5	Polysaprobe
20	Microhabitats (préférendum)	1	Dalles, blocs, pierres, galets
		2	Graviers
		3	Sable
		4	Limon
		5	Macrophytes, algues filamenteuses
		6	Microphytes
		7	Branches, racines
		8	Litière
		9	Vase

La modalité 1 du Trait 20 n'a pas été utilisée car non présente sur les sites de prélèvement

- Analyses multivariées

Des analyses en composantes principales (ACP) et des analyses factorielles des correspondances (AFC) ont été réalisées à l'aide du logiciel ADE4 (Thioulouse et al., 1997).

L'ACP s'applique à des tableaux à deux dimensions croisant des individus et des variables quantitatives. La ressemblance entre les individus et les liaisons entre les variables sont évaluées. Cette analyse permet, par exemple, de visualiser les individus les plus semblables, l'existence de liaisons positives ou négatives entre variables.

L'AFC a été conçue, à l'origine, pour étudier des tableaux de contingence. Elle permet d'étudier les relations éventuelles entre des variables discontinues, non quantitatives. En écologie, elle est souvent utilisée pour l'analyse de tableaux floro-faunistiques où chaque donnée est l'abondance (densité, présence ou absence) d'une espèce dans un échantillon (Dolédec and Chessel, 1991). L'AFC présente le grand intérêt d'ordonner simultanément des espèces et des relevés (Ludwig and Reynolds, 1988). Une AFC a été réalisée sur les traits d'histoire de vie des macroinvertébrés présents au sein de différentes espèces de macrophytes.

Troisième partie :

Développement des *Ludwigia* dans les
écosystèmes de Loire moyenne les plus
colonisés

Le développement des macrophytes est influencé par des facteurs environnementaux tels que la transparence de l'eau (Chambers and Kalff, 1985), les caractéristiques des sédiments (Barko et al., 1991), la température (Rooney and Kalff, 2000). Les *Ludwigia* spp. ne font pas exception. Dans le cas de la Loire moyenne, leur développement sur les annexes hydrauliques et les grèves a donc été suivi au cours d'une saison de végétation et, dans le cas des annexes hydrauliques, un deuxième jeu de données a été récolté après deux années.

Dans cette partie, nous cherchons à répondre aux questions suivantes (Figure 17) :

- A quel moment de l'année se situent les principales phases de propagation, de colonisation, de croissance et de reproduction des *Ludwigia* spp. ?
- Quels sont les facteurs environnementaux qui influencent l'importance de ces phases ?

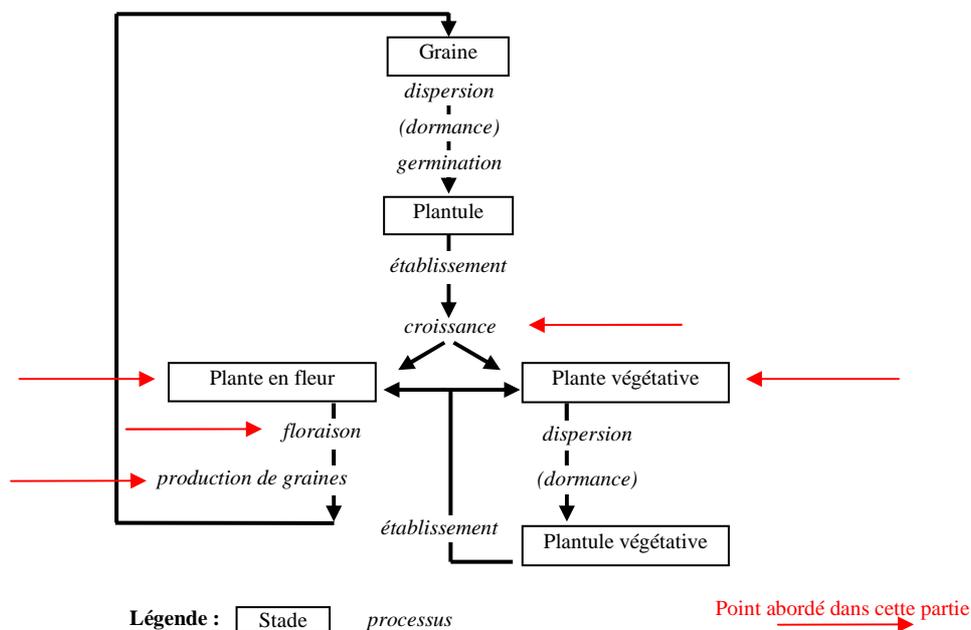


Figure 20 : Cycle vital (stade et processus) d'une plante se reproduisant à la fois par voies sexuée et asexuée, d'après Grime (1979), modifié

1. Développement des *Ludwigia* au sein des annexes hydrauliques

1.1 Caractéristiques physiques des annexes hydrauliques

- En 2005

Sur les six annexes étudiées, 328 mesures abiotiques ont été effectuées lors de chaque campagne pour chacun des quatre paramètres (hauteur d'eau, épaisseur de substrat fluide « vase », granulométrie de surface et ensoleillement). L'ACP centrée normée présente l'ensemble de ces mesures regroupées par campagne puis par site (Figure 21). Les deux premiers facteurs représentent 66% de l'inertie totale. La projection des deux nuages de points (individus et variables) sur le premier plan factoriel donne donc une représentation satisfaisante. L'ensoleillement et les profondeurs de vase sont corrélées fortement et positivement au premier axe (respectivement 70%, 63%). Sur l'axe 1, les sites les plus ensoleillés et avec les plus fortes épaisseurs de vase se retrouvent du côté des coordonnées positives. Il s'agit en premier lieu des sites 6 et 1. Les hauteurs d'eau sont, elles, fortement et positivement corrélées au second axe (77%). Les sites possédant les plus fortes profondeurs d'eau (sites 1, 2, 3, 4) se situent du côté positif de l'axe 2. Sur ces sites, certaines zones restent donc en eau sur une plus longue période lorsque les niveaux de la Loire diminuent.

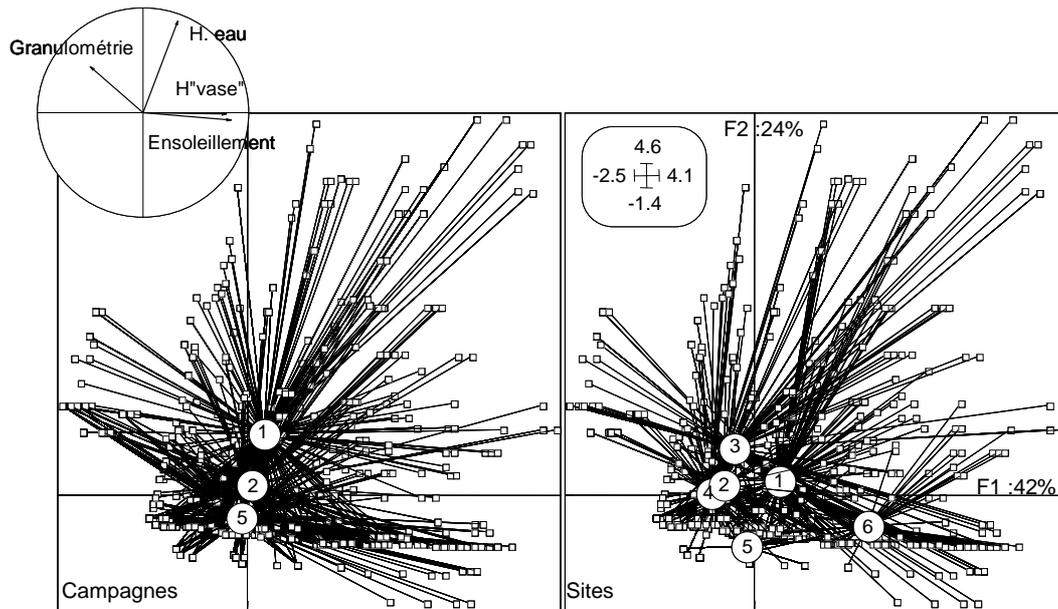


Figure 21 : Cartes factorielles de l'ACP centrée normée de quatre variables abiotiques mesurées (granulométrie de surface, hauteur d'eau, hauteur de vase et ensoleillement) sur les six annexes hydrauliques au cours de cinq campagnes de 2005 (Les campagnes 3, 4 et 5 se superposent)

Les cinq campagnes se distinguent peu les unes des autres (Figure 21, campagnes). Les hauteurs d'eau, variable changeant le plus fortement au cours de l'été 2005, permettent la distinction des deux premières campagnes. Les centres de gravité des trois autres campagnes se confondent. Plus de 95% des quadrats inventoriés sont alors asséchés.

La majorité des substrats de surface observés sont constitués d'une granulométrie de taille inférieure ou égale au gravier (taille < 2 cm). Mais, sur certains sites, quelques quadrats (1 m²) se distinguent par la présence de blocs (site 6 I5, Site 3 II et site 4 V1) et/ou de galets (site 2 II, II2 et site 6 I5). La présence de blocs (taille >20 cm) est due aux enrochements au pied de ponts ou de digues.

- En 2007

Les débits de la Loire à Tours en 2007 sont largement supérieurs à ceux de 2005 (Figure 11). L'unique campagne a eu lieu mi-août avec des débits de Loire variant de 211m³s⁻¹ à 272m³s⁻¹. En 2005, ceux-ci étaient inférieurs de la mi-juin à fin septembre (78,6m³s⁻¹ à 151m³s⁻¹). Lors de cette campagne de mesures, les mêmes paramètres abiotiques ont été notés. L'ACP centrée normée présente la répartition des six annexes hydrauliques étudiées en fonction des variables abiotiques (Figure 22).

Les deux premiers facteurs de l'analyse contribuent à plus de trois quarts de l'inertie totale. L'analyse est limitée au premier plan factoriel formé par ces deux facteurs. L'ensoleillement, les hauteurs d'eau et de « vase » sont corrélées fortement et négativement au premier axe (respectivement 61%, 66% et 76%). Les sites présentant les profondeurs d'eau et les épaisseurs de vase les plus élevées et les plus ensoleillés sont donc positionnés, sur le premier axe, du côté des coordonnées négatives. La granulométrie est corrélée fortement et positivement à l'axe 2 (83%). Les sites avec les granulométries les plus grossières se retrouvent aux coordonnées positives sur cet axe.

En août 2007, les sites se répartissent sur le premier plan factoriel de la même façon qu'en 2005 (Figure 21, Sites). Les variables abiotiques, ensoleillement et granulométrie n'ont pas ou faiblement varié. Comme observé en 2005, les sites 6 et 1 présentent les plus forts ensoleillements et épaisseurs de « vase ». Pour les sites 6, 3, 2 et 4, les quadrats présentant des blocs ou des galets se distinguent sur le second axe.

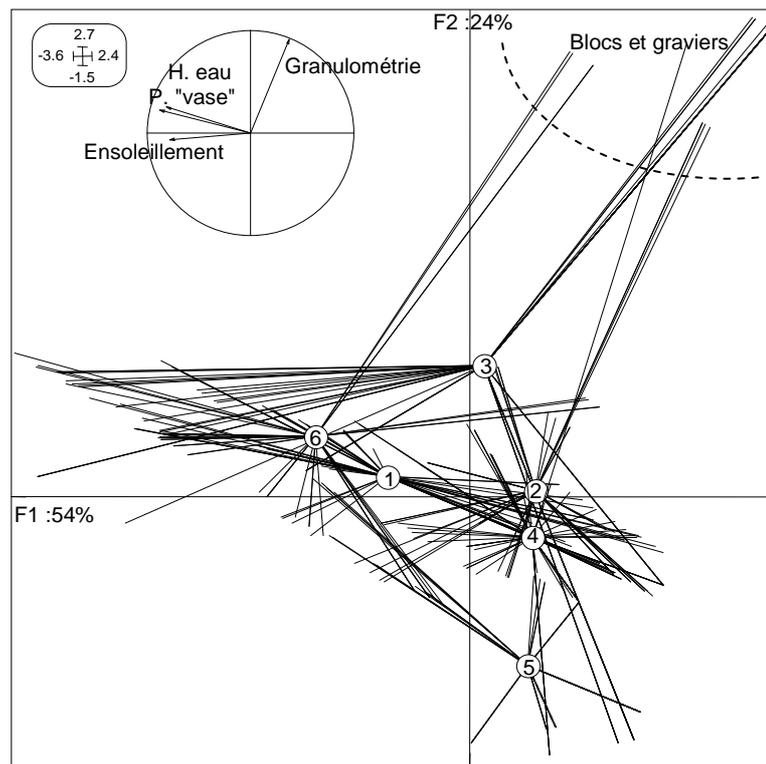


Figure 22 : Cercle de corrélation et carte factorielle de l'ACP centrée normée des quatre variables abiotiques mesurées sur les six annexes hydrauliques en 2007 (Numéro des sites au niveau de leur centre de gravité)

Entre les deux années, les variations de hauteurs d'eau sont les plus visibles. En 2005, début août, 15% des quadrats inventoriés étaient recouverts d'eau. Ils étaient 73% en 2007. Globalement, les hauteurs d'eau, en 2007, sont plus élevées qu'en 2005 (22 ± 25 cm vs 2 ± 6 cm, $z : -14,267$, $p > 0,05$). Les épaisseurs de vase suivent la même tendance (36 ± 48 cm vs $20 \pm$

25 cm) avec des différences plus faibles. Les sites 2 et 6 ont même des épaisseurs de substrat meuble identiques (t-test, $p > 0,05$). De plus, ces différences d'épaisseur de substrat meuble peuvent être générées par la forte présence d'eau en 2007. La perche pouvant s'enfoncer dans un substrat gorgé d'eau alors que sur des quadrats asséchés, l'épaisseur de substrat meuble mesurée diminue ou est nulle.

1.2 Relation entre les caractéristiques physiques et le développement des *Ludwigia*

Sur les six annexes hydrauliques étudiées, des estimations de recouvrement (en pourcentage) des *Ludwigia* spp. ont été associées aux mesures des paramètres abiotiques (308 mesures par variable). L'ACP centrée normée présente les relations entre les variables abiotiques et le développement des *Ludwigia* spp. (Figure 23). Les quatre premiers facteurs représentent 88% de l'inertie totale. Les recouvrements de *L. grandiflora*, l'ensoleillement et l'épaisseur de « vase » contribuent fortement au premier axe (respectivement 66,4%, 66%, 59,8%) et sont corrélés positivement. Les relevés ayant de forts recouvrements de *L. grandiflora* sont aussi ceux caractérisés par de plus fortes épaisseurs de vase et un plus fort ensoleillement. Les recouvrements de *L. peploides* et les hauteurs d'eau contribuent à l'axe 2 (respectivement 69% et 34%). Sur le premier plan factoriel, les relevés fortement colonisés par *L. peploides* sont bien distincts de ceux fortement colonisés par *L. grandiflora*.

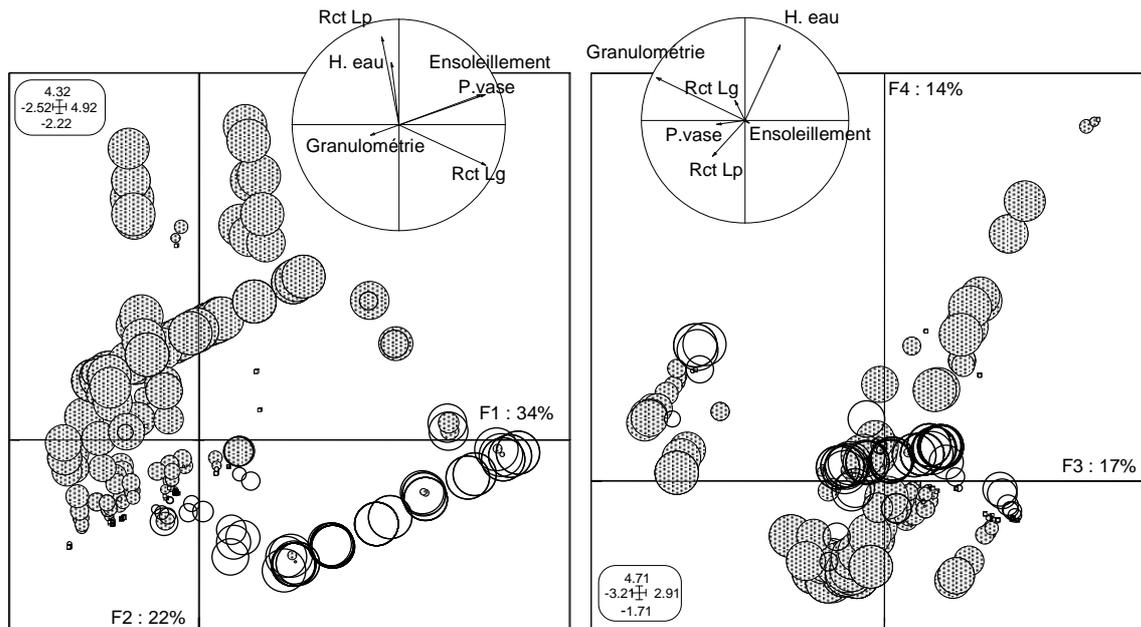


Figure 23 : Cercles de corrélation et cartes factorielles de l'ACP centrée normée des quatre variables abiotiques mesurées et des recouvrements des *Ludwigia* spp. sur les six annexes hydrauliques, début août 2005 (Campagne 3). Le diamètre des cercles est proportionnel au recouvrement de *L. peploides* (Lp : en grisé) et de *L. grandiflora* (Lg : en blanc), les carrés (n=58) représentent les sous-quadrats non colonisés par les *Ludwigia*

Le second plan factoriel composé par les facteurs 3 et 4 permet de distinguer la distribution des relevés (sous-quadrats) en fonction de la granulométrie et des hauteurs d'eau. La granulométrie contribue fortement (72%) et est corrélée négativement au troisième axe. Les hauteurs d'eau sont corrélées positivement au quatrième axe. De forts recouvrements de *L. peploides* se distribuent tout le long du gradient de hauteur d'eau avec un nombre de relevés plus importants et des recouvrements qui tendent à augmenter en milieu asséchés (hauteur d'eau nulle). Par contre, les relevés avec présence de *L. grandiflora* se situent en position moyenne par rapport à ce gradient. Les deux taxons de *Ludwigia* ne se distinguent pas en fonction de la nature du sédiment (grossier à très fin). Les relevés exempts de *Ludwigia* spp. (58 sous-quadrats) sont distribués aléatoirement sur les deux plans factoriels.

1.3 Phénologie de croissance des *Ludwigia*

1.3.1 Développement sans intervention humaine

Sur les annexes hydrauliques, *L. grandiflora* est présente sur quatre sites. Sur deux annexes (Sites 5 et 6) situées en aval de la confluence avec le Cher, *L. grandiflora* domine largement *L. peploides*. Cette dernière espèce est présente sur les six annexes étudiées. La distribution des *Ludwigia* au sein des sites est variable. Des herbiers denses peuvent être notés

localement ainsi que des zones très faiblement colonisées. Sur les 1640 relevés (sous-quadrats) effectués en 2005, lors de chaque campagne entre 24 et 29% ne sont pas colonisés par les *Ludwigia* invasives.

Peu de quadrats restent en eau tout au long des cinq campagnes de mesures (mi-juin à fin septembre 2005). Ceux-ci sont localisés sur quatre sites (sites 1, 2, 3 et 4 ; Figure 21). En revanche, les zones du site 3 (5 quadrats) restant en eau ne sont pas prises en compte par la suite car les relevés n'ont pas pu être effectués lors de l'ensemble des campagnes. L'eau influence le développement des *Ludwigia* et sa présence est variable sur les annexes hydrauliques. Les relevés ont donc été distingués en fonction soit de sa présence permanente lors de l'étude, soit d'un assèchement rapide et plus durable (minimum 2 mois) des zones étudiées.

- Abondance (pourcentages de recouvrement)

Sur les zones restant en eau, seule *L. peploides* est présente. Le nombre des sous-quadrats colonisés augmente sensiblement au cours de la saison passant de 19 à 26 (Figure 24a). Les recouvrements de *L. peploides* font de même, passant de $45,2 \pm 37,9\%$ à $66,7 \pm 34,5\%$ (Figure 24b). Les écarts-types sont toujours très élevés car dès le début de saison certaines zones sont colonisées densément (>80%) et en fin de saison les zones nouvellement colonisées le sont à de faibles recouvrements.

Sur les zones s'asséchant plus de deux mois, que les deux espèces de *Ludwigia* soient présentes en mélange ou seulement une des deux, le nombre de sous-quadrats colonisés tend à diminuer (Figure 24). Les zones où les *Ludwigia* ont été observées seulement lors des premières campagnes étaient faiblement colonisées (<5%). Les recouvrements de *L. grandiflora*, *L. peploides* seules et de *L. peploides* en mélange avec *L. grandiflora* varient peu au cours de la saison (ANOVA ou Kruskal-Wallis ; $p > 0,05$). Par contre, les recouvrements de *L. grandiflora* en mélange augmentent fortement en fin de saison.

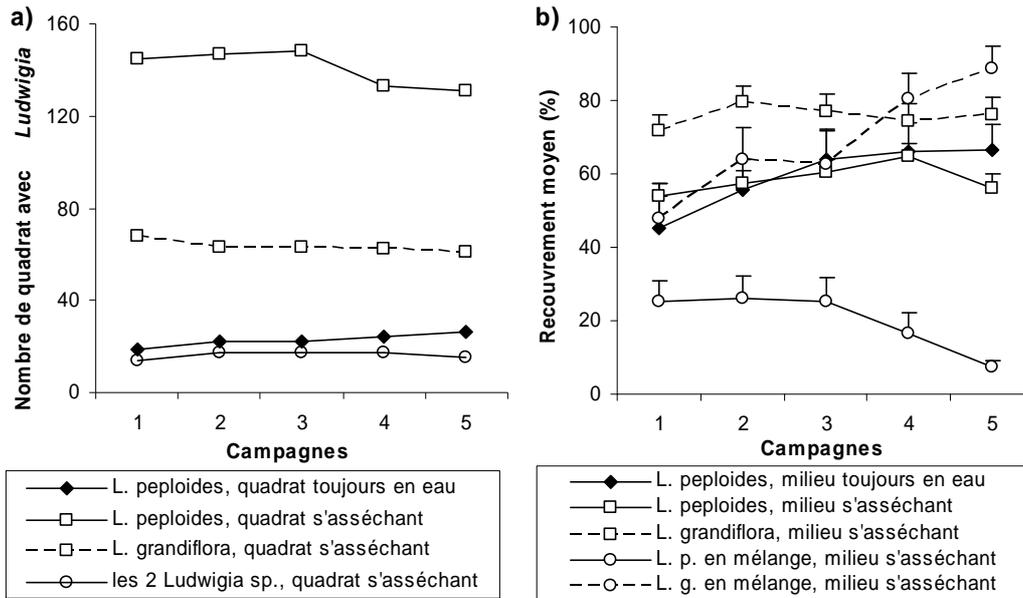


Figure 24 : Evolution (a) du nombre de sous-quadrats ($\frac{1}{4}$ de m^2) présentant des *Ludwigia* et (b) des recouvrements de ces deux taxons, sur les annexes hydrauliques. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standard

En 2005 et 2007, les débits de la Loire ont évolué différemment au cours de l'année. De nombreuses zones asséchées durant au moins deux mois en 2005 (débits inférieurs à $95 m^3 s^{-1}$ à Tours), sont restées en eau durant l'été 2007 (débit journalier minimum $150 m^3 s^{-1}$ à Tours). De plus, les températures de l'été 2007 ont été plus fraîches que celles de 2005.

Sur les sous-quadrats restant en eau en 2005, *L. peploides* est notée en 2007 avec des recouvrements semblables ($n=22$; $63,9 \pm 38,5\%$ vs $81,2 \pm 31,2\%$, Wilcoxon=1,9, $p > 0,05$). Quelques variations dans la distribution spatiale de *L. peploides* sont tout de même notées avec des disparitions sur certains quadrats et des apparitions sur d'autres.

Sur les milieux s'asséchant longtemps en 2005 et colonisés par les *Ludwigia*, la distribution de *L. grandiflora* n'a que peu varié. Par contre, celle de *L. peploides* a diminué. Cette espèce n'a pas été retrouvée sur 24% des sous-quadrats inventoriées (présence de *L. peploides* sur 148 sous-quadrats en août 2005 contre sur 112 en 2007). La majorité de celles-ci concerne des zones où les deux espèces de *Ludwigia* étaient en mélange. Les recouvrements de *L. grandiflora* sont moindres en août 2007 ($n=80$: $74 \pm 38\%$ vs $n=84$: $60,4 \pm 42,3\%$, $t=2,16$, $p < 0,05$). Ceux de *L. peploides* sont identiques. Par contre, certains sous-quadrats exempts de *Ludwigia* en 2005 ont été colonisés par l'une ou l'autre des deux espèces (6 sous-quadrat pour *L. peploides* et 8 pour *L. grandiflora*). Ceux-ci sont majoritairement des quadrats contigus à des zones envahies en 2005. Les recouvrements en *Ludwigia* ne dépassent pas 15% sur ces zones nouvellement colonisées.

- Hauteurs des tiges dressées des *Ludwigia* spp.

Mi-juin 2005, sur les quadrats toujours en eau, la majorité des tiges de *L. peploides* est sous forme de rosette (Figure 25). Certaines tiges commencent à se dresser au dessus de l'eau (maximum 10 cm). La hauteur d'eau sur ces quadrats est alors de $66,5 \pm 11$ cm. A partir de début août (C3), pour l'écophase aquatique, la forme dressée domine. Les hauteurs d'eau sont alors de $17,4 \pm 8,3$ cm.

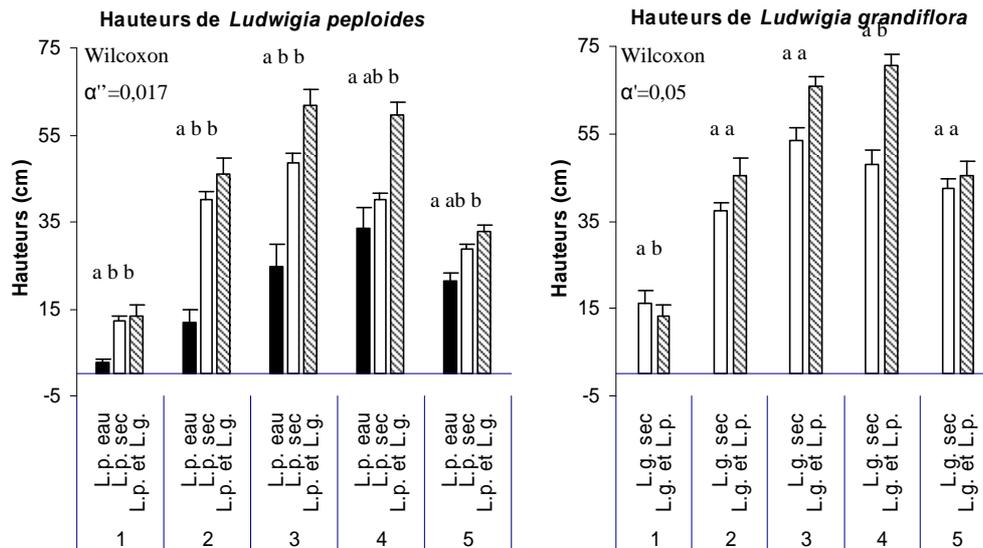


Figure 25 : Hauteurs moyennes de *Ludwigia peploides* et de *L. grandiflora* mesurées lors des cinq campagnes de mesures réalisées en 2005 sur les annexes hydrauliques ; La ligne d'abscisse représente la surface de l'eau ou la surface du sol. L.p. : *L. peploides*, L.g. : *L. grandiflora* ; Barres d'erreurs : erreurs standard

Les hauteurs de *L. peploides* en milieu aquatique (hauteurs au dessus de l'eau) sont moindres par rapport à celles en milieu s'asséchant jusqu'à début août. Par la suite, elles se rapprochent de celles des herbiers où seule *L. peploides* est présente (fin août : $33,6 \pm 23$ cm vs $40 \pm 17,7$ cm). Lorsqu'elle est en mélange avec *L. grandiflora*, l'écophase terrestre de *L. peploides* se dresse plus haut que l'écophase aquatique.

En milieu s'asséchant, dès mi-juin des formes dressées sont présentes (Figure 25), alors qu'à ce moment l'eau est encore présente sur de nombreux sous-quadrats (*L.p.* $15,8 \pm 19$ cm ; *L.g.* 5 ± 8 cm ; en mélange $8,6 \pm 11,9$ cm). En mélange, pour les deux *Ludwigia*, la forme dressée est la seule présente dès mi juillet. *L. peploides* atteint sa hauteur maximale moyenne début août ($61,8 \pm 15,1$ cm, Figure 25) et *L. grandiflora* fin août 2005 ($70,6 \pm 10,3$ cm, Figure 25).

Lorsque les herbiers sont constitués d'une seule des deux *Ludwigia*, la forme rosette est encore assez présente mi-juin (>16% des quadrats). Avec l'assèchement du milieu,

l'écophase aquatique disparaît ainsi que la forme rosette. En milieu asséché, la forme prostrée est présente sur environ 1/5 des quadrats prospectés mi-juillet. Par la suite, la forme dressée est prédominante pour les deux *Ludwigia*. La forme rampante ne se retrouve que ponctuellement pour les deux *Ludwigia*. Les hauteurs maximales moyennes, $48,6 \pm 25,6$ cm pour *L. peploides* et $53,6 \pm 22,3$ cm pour *L. grandiflora*, sont notées début août.

En août 2007, les hauteurs de *L. peploides*, sur les zones restant en eau en 2005, sont identiques à celles de 2005 (respectivement $25,1 \pm 13,2$ cm et 25 ± 24 cm, $W=1,5$, $p>0,05$). Par contre sur les zones s'asséchant en 2005, les hauteurs des *Ludwigia* sont moindres en 2007 (z-test et t-test, $p>0,05$). Pour *L. peploides*, elles passent de 50 ± 25 cm à $18,6 \pm 14,3$ cm et pour *L. grandiflora* de $56,2 \pm 20,9$ cm à $34,3 \pm 22,5$ cm.

1.3.2 Développement perturbé par des arrachages manuels

Sur trois sites (sites 1, 2 et 6), des manipulations de densités de *Ludwigia* ont été réalisées entre mi-mai et fin juillet 2006. Sur les quadrats de 4 m², manipulés (arrachage total ou diminution de moitié des recouvrements initiaux) ou non (témoin), le développement des *Ludwigia* a été suivi.

Sur l'ensemble des sites, les hauteurs maximales des *Ludwigia* augmentent au cours du temps (Figure 26). Lors des deux premières campagnes, les tiges se trouvent immergées ou atteignent la surface de l'eau. Les formes submergées et en rosette sont alors observées. Il est à noter, entre t0 et t1, que la diminution des hauteurs maximales relatives de *Ludwigia*, sur les annexes hydrauliques 1 et 2, est consécutive à l'augmentation des niveaux d'eau.

Sur tous les sites et quel que soit le traitement réalisé, les tiges des herbiers de *Ludwigia* sont sous forme dressée à la fin juin (t2). Les hauteurs maximales relatives lors des deux dernières campagnes sont toujours supérieures sur les quadrats « témoins » comparés aux quadrats « arrachage total ». L'arrachage total et la diminution de densité (sur les deux sites envahis par *L. peploides*) influencent négativement les hauteurs des tiges érigées au dessus de l'eau.

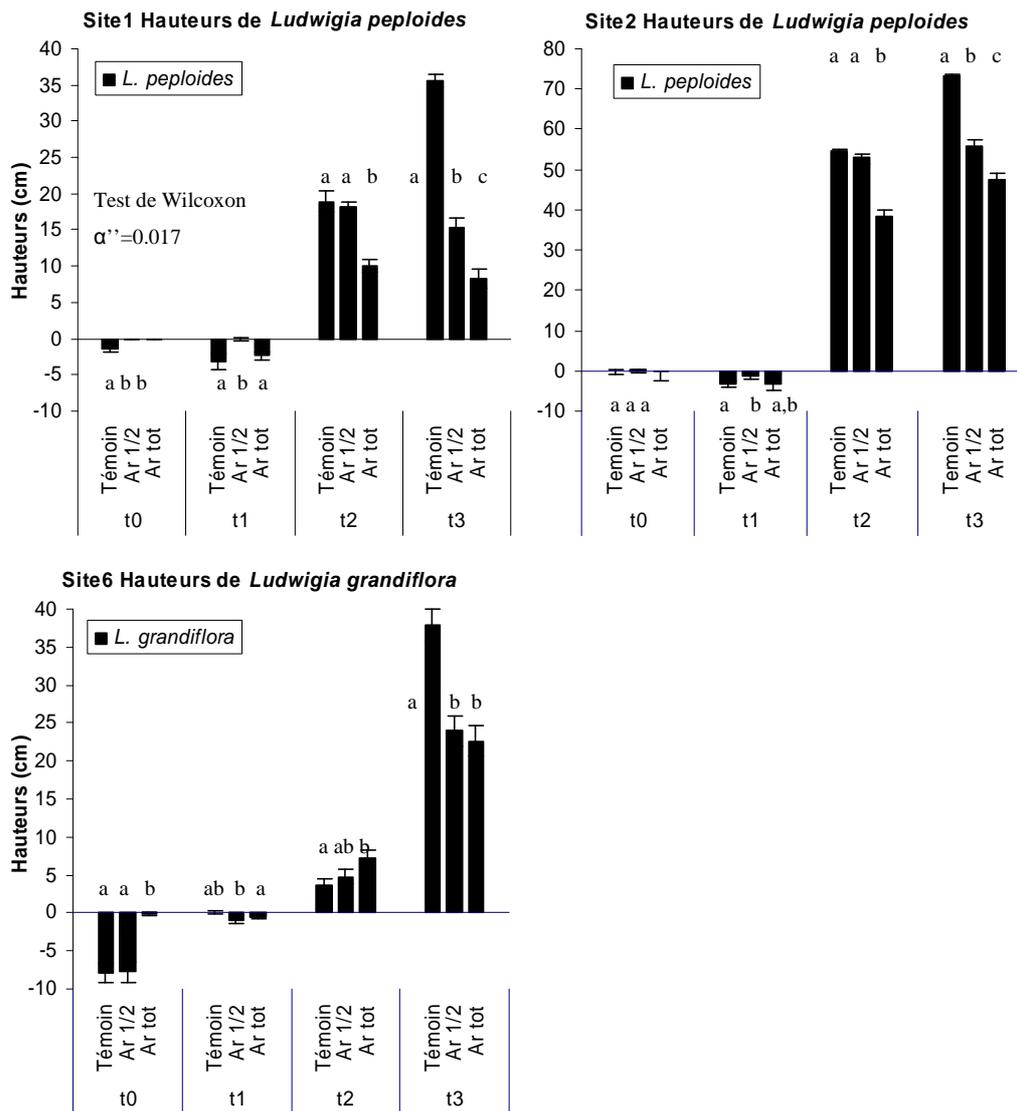


Figure 26 : Evolution des hauteurs maximales des *Ludwigia* en fonction des différents traitements. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standard. Le niveau zéro représente la surface de l'eau ou la surface du substrat lorsque le milieu s'assèche.

Dès la fin juin et d'une manière plus prononcée fin juillet, les hauteurs de tiges érigées sont plus importantes sur le site 2, site s'asséchant, que sur les sites restants en eau (sites 1 et 6)(à t3, respectivement, 73.1 ± 0.7 cm vs 35.6 ± 0.86 cm et 37.8 ± 2.08 cm).

Lors de la troisième campagne (t2), les hauteurs de tiges sont, quel que soit le traitement, érigées à moins de 10 cm au-dessus de l'eau. Cette hauteur moindre est à mettre en relation avec l'apparition plus tardive des organes reproducteurs.

1.4 Phénologie de reproduction des *Ludwigia*

1.4.1 Développement sans intervention humaine

Sur les zones restant en eau (Figure 27a), les premiers organes reproducteurs (bourgeons et fleurs) apparaissent mi-juillet 2005 (C2). Aucun fruit n'est observé à ce moment. Ils apparaissent début août 2005. Fin septembre 2005, les bourgeons ne sont plus présents au sein des herbiers aquatiques de *L. peploides*. La chronologie d'apparition et de disparition des organes reproducteurs est identique sur les trois annexes ayant des zones restant en eau.

En août 2007, de nombreuses populations de *L. peploides* et *L. grandiflora* sont aquatiques. Par comparaison avec le mois d'août 2005 dans les mêmes conditions (présence d'eau), *L. peploides* produit moins de bourgeons (29% vs 59%), moins de fleurs (16% vs 59,1%) et moins de fruits (10% vs 54,5%). Par contre, *L. grandiflora* produit très fréquemment des bourgeons (77%) et des fleurs (58%).

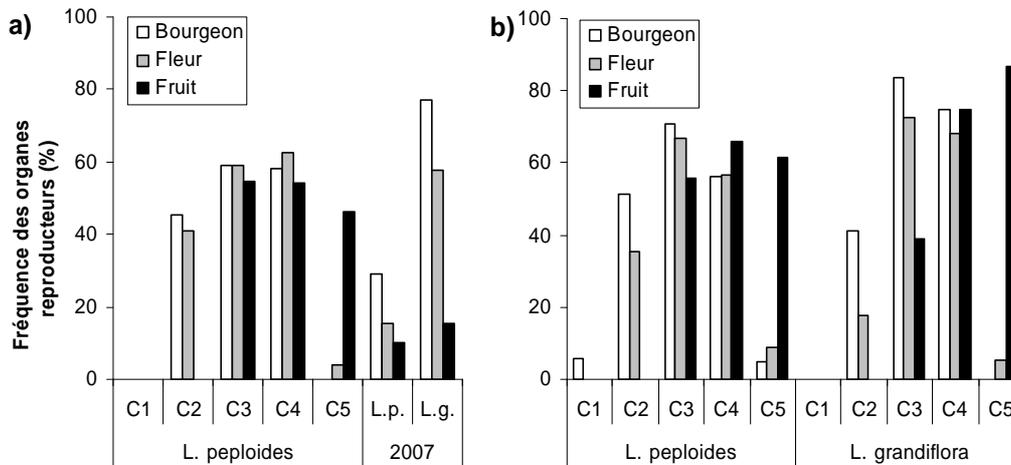


Figure 27 : Fréquence de présence des organes reproducteurs sur les quadrats envahis par les *Ludwigia*, (a) sur les quadrats restant en eau en 2005 et 2007 (mois d'août), (b) sur les quadrats s'asséchant en 2005. C1 – C5 : campagnes mensuelles de relevés (Juin à septembre 2005)

En août 2005, que se soit en milieu aquatique ou en milieu s'asséchant, les fruits sont fréquents : présence dans 50% des zones inventoriées pour *L. peploides* et 35% pour *L. grandiflora*. En août 2007, pour les deux taxons de *Ludwigia*, les fruits sont, en revanche, peu fréquents (moins de 15% des zones inventoriées).

Sur les quadrats s'asséchant en 2005, *L. peploides* produit des bourgeons dès mi-juin alors que ceux-ci n'apparaissent que mi-juillet au sein des herbiers de *L. grandiflora* (Figure 27b). Pour les deux *Ludwigia*, leurs fréquences de présence augmentent jusqu'à début août, puis diminuent. Elles deviennent nulles, fin septembre, pour *L. grandiflora*. Pour les deux taxons, les fleurs et les fruits apparaissent début août avec des fréquences de présence déjà importantes (minimum 39%). Fin septembre, les fruits sont fréquents au sein des herbiers pour les deux espèces (62% pour *L. peploides* et 85% pour *L. grandiflora*).

Peu de différences ont été notées dans la chronologie d'apparition des organes reproducteurs entre les sites. Pour *L. grandiflora*, seules les populations du site 4, ne présentent pas de bourgeons et de fruits mi-juillet. Les fruits n'apparaissent que fin août (C4). Cette observation est à nuancer car elle porte seulement sur deux sous-quadrats. Pour *L. peploides*, en milieu s'asséchant, seule la population du site 1, présente des bourgeons dès mi-juin (C1). Par la suite, le site 4 (19 sous-quadrats) se distingue par la disparition des fleurs dès fin août et seulement la présence de fruit, fin septembre. Les autres sites étudiés présentant tous encore quelques bourgeons, des fleurs et des fruits.

1.4.2 Développement perturbé par des arrachages manuels

Des organes reproducteurs ont été notés sur tous les sites étudiés quel que soit le traitement. Leur apparition survient en juin 2006 (t2) sur les deux sites colonisés par *L. peploides* et en juillet 2006 (t3) pour la population de *L. grandiflora*. L'apparition plus tardive des organes reproducteurs sur le site 6 est sans doute liée aux hauteurs plus faibles des tiges érigées, notées en juin (Figure 28).

La fréquence d'apparition des organes reproducteurs est moindre sur les quadrats traités (arrachage total et diminution de moitié du recouvrement). Cette diminution est plus marquée sur le site 6, qui présente aussi un retard, par rapport aux autres sites dans l'apparition des organes reproducteurs. La diminution de fréquence des organes est plus importante sur les zones où la totalité des Jussies visibles a été arrachée. L'arrachage permet donc de diminuer la production de fruits, bien que cette diminution soit variable en fonction de la « pression » d'arrachage et des conditions environnementales (site).

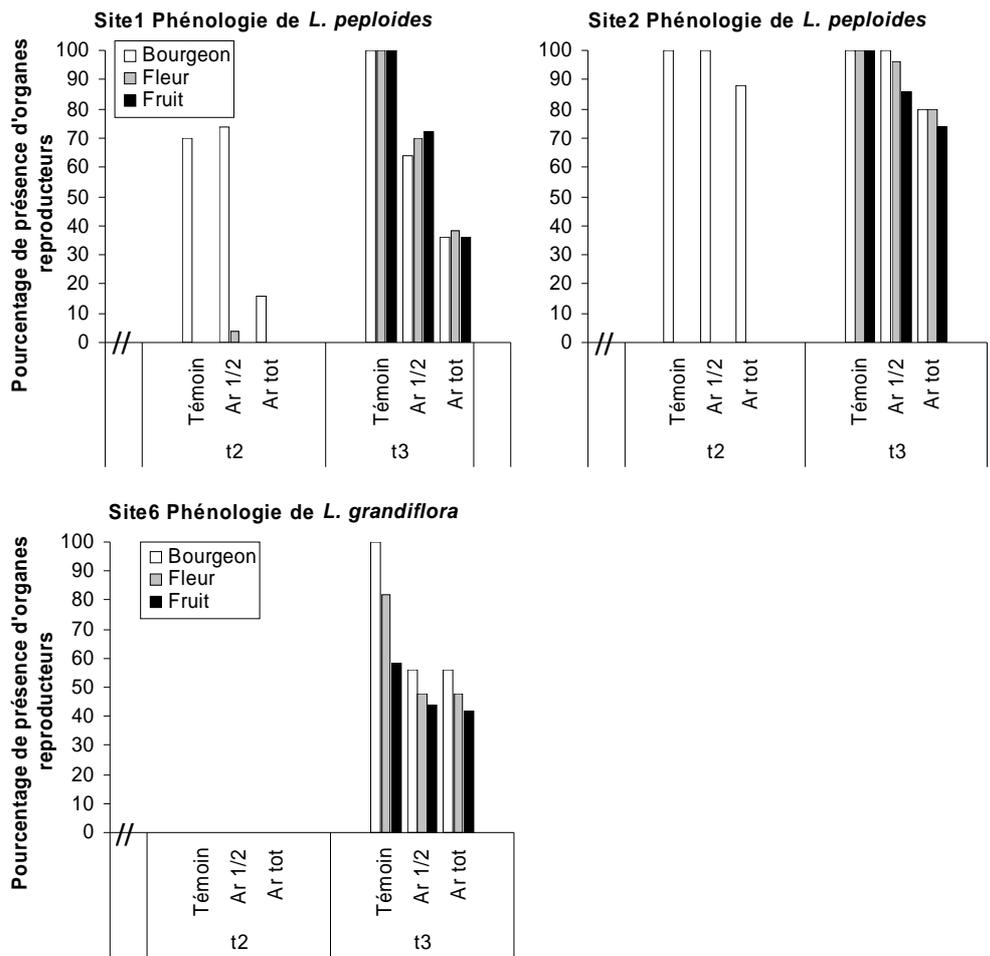


Figure 28 : Répartition (%) des organes reproducteurs des *Ludwigia* en fonction des traitements et du temps (t2 : juin 2006 ; t3 : juillet 2006).

2. Développement des *Ludwigia* dans les dépressions limoneuses des grèves (« basses vaseuses »)

2.1 Caractéristiques physiques

- Caractéristiques hydrologiques

Lors de l'ensemble des relevés le courant était nul.

Au cours de la saison, les hauteurs d'eau diminuent sur l'ensemble des sites (Tableau XII). Lors de la première campagne de relevés (juin 2005), la totalité des quadrats inventoriés (quadrats d'1m²) est submergée. A partir de la troisième campagne, la majorité des quadrats ne sont plus recouverts d'eau.

L'ensemble des quadrats du site A s'assèche dès la troisième campagne. Sur le site B, seuls les quadrats centraux (Q2) restent en eau lors des cinq campagnes (C3 : 2,1±2,8 cm ; t4 : 0,5±1,2 cm ; t5 : 1,8±2,1 cm). Sur le site C, le transect II s'assèche dès la seconde campagne (mi-juillet 2005). Néanmoins, les quadrats 1 et 2 du transect I restent en eau toute la saison avec des hauteurs d'eau importantes (C5 : Q1 : 25±10,8 cm ; Q2 : 25±13,6 cm).

Tableau XII : Hauteurs d'eau et hauteurs de vase moyennes pour chaque transect de chaque site lors de chaque campagne (Moyenne ± Ecart type en cm). « Vase » : l'ensemble des particules fines (argile, limon..) et de la matière organique.

Site	Transect	Paramètres	C1 : mi-juin	C2 : mi-juillet	C3 : début août	C4 : fin août	C5 : fin septembre
A	I	Hauteur d'eau	11,6 ± 7,7	0,7 ± 1,2	0 ± 0,0	0 ± 0,0	0 ± 0,0
		Hauteur de "vase"	0 ± 0,0	0 ± 0,0	0 ± 0,0	0 ± 0,0	0 ± 0,0
B	I	Hauteur d'eau	16,5 ± 11,9	8,0 ± 8,9	1,8 ± 3	0,9 ± 1,7	1,6 ± 2,5
		Hauteur de "vase"	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0 ± 0,0
	II	Hauteur d'eau	12,9 ± 9,5	4,2 ± 4,7	1,4 ± 2,2	0,1 ± 0,3	1,2 ± 1,9
		Hauteur de "vase"	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,4
	III	Hauteur d'eau	15,2 ± 8,5	6,4 ± 0,1	1,7 ± 2,6	0,2 ± 0,4	1,3 ± 1,8
		Hauteur de "vase"	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,0
C	I	Hauteur d'eau	49,6 ± 27	32,7 ± 25,1	14,4 ± 13,6	14,0 ± 14,4	16,7 ± 15,3
		Hauteur de "vase"	0 ± 0,0	0 ± 0,0	0 ± 0,0	0 ± 0,0	0 ± 0,0
	II	Hauteur d'eau	2,8 ± 2,5	0 ± 0,0	0 ± 0,0	0 ± 0,0	0 ± 0,0
		Hauteur de "vase"	10,0 ± 14,9	8,5 ± 12,9	9,6 ± 14,2	8,3 ± 12,3	10,0 ± 14,8

- Hauteurs de vase, particules fines

Sur les grèves, les épaisseurs de particules fines sont très réduites. Elles forment une fine pellicule à la surface des sables et graviers, inférieure au centimètre, lors de l'assèchement du milieu. Ensuite, les particules fines se mélangent au substrat minéral et ne sont plus visibles à l'œil nu. Cette situation a été relevée sur l'ensemble des quadrats, mis à part sur le site C (quadrat 1 du « transect » II) (Tableau XII). Sur ce quadrat particulier pour un site de grève, l'épaisseur moyenne de vase lors des cinq campagnes est de $27,9 \pm 3$ cm.

- Granulométrie de surface

Sur l'ensemble des sites étudiés, les sables et graviers dominent. Il est à noter sur le site B, la présence de galets.

- Ombrage

Les zones étudiées sont très ensoleillées. Sur le site B, aucun arbre ou obstacle au rayonnement solaire n'est présent à proximité des quadrats relevés. Sur le site A, seul un quadrat (Q1) se distingue. Situé à l'aplomb d'un bosquet de saules, il est fortement ombragé.

2.2 Relation entre les caractéristiques physiques et le développement des *Ludwigia*

Sur les six dépressions limoneuses étudiées, des estimations de recouvrement (en pourcentage) des *Ludwigia* spp. ont été associées aux mesures des paramètres abiotiques (72 mesures par variable). L'ACP centrée normée présente les relations entre les variables abiotiques et le développement des *Ludwigia* spp. (Figure 29). Les quatre premiers facteurs représentent 84,7% de l'inertie totale. L'ensoleillement, les recouvrements de *L. peploides* et l'épaisseur de « vase » contribuent fortement au premier axe (respectivement 65,1%, 61,9%, 36,0%). L'épaisseur de « vase » et les recouvrements de *L. peploides* sont corrélés positivement. L'ensoleillement leur est, par contre, corrélé négativement. Les relevés ayant de forts recouvrements de *L. peploides* sont ceux caractérisés par de plus fortes épaisseurs de vase et une plus faible durée d'ensoleillement. Les hauteurs d'eau contribuent à l'axe 2 (44,5%). Sur le premier plan factoriel, les relevés non colonisés par les *Ludwigia* sont regroupés et caractérisés par un très fort ensoleillement.

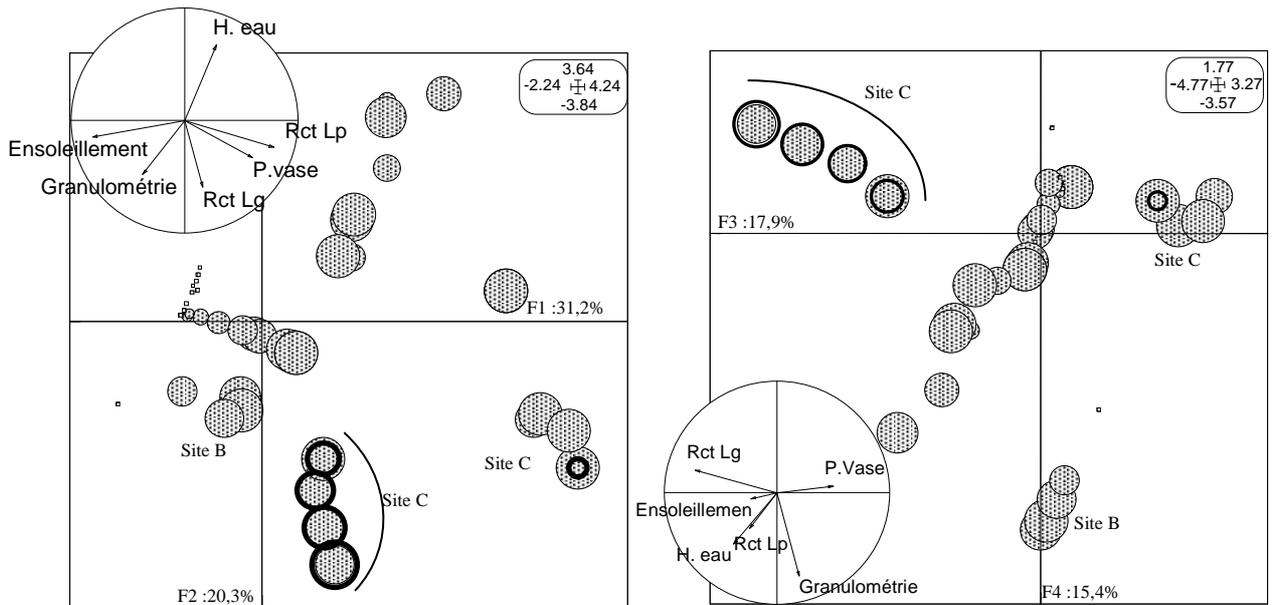


Figure 29 : Cercles de corrélation et cartes factorielles de l'ACP centrée normée des quatre variables abiotiques mesurées et des recouvrements de *Ludwigia* spp. sur les dépressions limoneuses des grèves début août 2005 (Campagne 3). Le diamètre des cercles est proportionnel au recouvrement de *L. peploides* (Lp : en gris ; n=43) et de *L. grandiflora* (Lg : trame transparente, bord gras ; n=5), les carrés (n=29) représentent les sous-quadrats non colonisés par les *Ludwigia*

Le second plan factoriel composé par les facteurs 3 et 4 permet de distinguer la distribution des relevés (sous-quadrats) en fonction des recouvrements de *L. grandiflora* et de la granulométrie. Les recouvrements de *L. grandiflora* contribuent à 52,4% au troisième axe. La granulométrie contribue fortement (55,9%) et est corrélé négativement au quatrième axe. Les points nettement regroupés correspondent à des relevés d'un même quadrat (relevés fait par sous-quadrats). Sur ce plan, les forts recouvrements de *L. peploides* se distribuent tout le long des gradients granulométriques ainsi que des hauteurs d'eau et des profondeurs de vase. La présence de *L. grandiflora* se distingue mais il est difficile de généraliser les observations concernant cette espèce, puisque sa fréquence est faible (5 sous-quadrats, dont 4 dans un seul quadrat) et leur distribution observée peut être un artefact de l'effet quadrat.

2.3 Phénologie de croissance des *Ludwigia*

Sur les grèves (dépressions limoneuses), *Ludwigia grandiflora* est notée seulement sur le site C, alors que *L. peploides* est relevée sur tous les sites. De plus, les *Ludwigia* ne sont pas présentes sur la totalité des quadrats inventoriés (18 quadrats de 1m² par campagne). *L. grandiflora* est présente sur les mêmes sous-quadrats au cours des cinq campagnes. *L. peploides* est notée sur huit quadrats en début de saison (mi-juin) et sur 13 quadrats, fin septembre 2005.

- Abondance (% recouvrement)

Dans les dépressions limoneuse, certains quadrats restent en eau tout au long de la saison ou sont asséchés seulement pendant une très courte période (moins d'un mois). La présence ou non d'eau étant la seule variable mesurée variant au cours de la saison, les sous-quadrats ont été distingués en fonction de celle-ci.

Sur les sous-quadrats ($\frac{1}{4} \text{ m}^2$) restant en eau, seule *L. peploides* est présente. Le nombre de sous-quadrats colonisés par *L. peploides* augmente au cours de la saison (Figure 30a) : passant de 35% à 80% des sous-quadrats suivis. Leurs recouvrements se densifient jusqu'à début août puis diminuent (Figure 30b).

Pour les sous-quadrats s'asséchant, aucun nouvel endroit n'est colonisé par *L. grandiflora* au cours du suivi. Les recouvrements de ceux-ci suivent le même schéma de développement que pour ceux restant en eau. Par contre *L. peploides* colonise douze nouveaux sous-quadrats, le nombre de sous-quadrats colonisés passant de 48 à 71% des sous-quadrats suivis. Cette colonisation entraîne une diminution progressive des recouvrements moyens car les nouvelles zones colonisées le sont souvent à de faibles taux (<10%). Le taux d'accroissement en terme de nombre de sous-quadrats colonisés est similaire en eau et hors eau pour *L. peploides*.

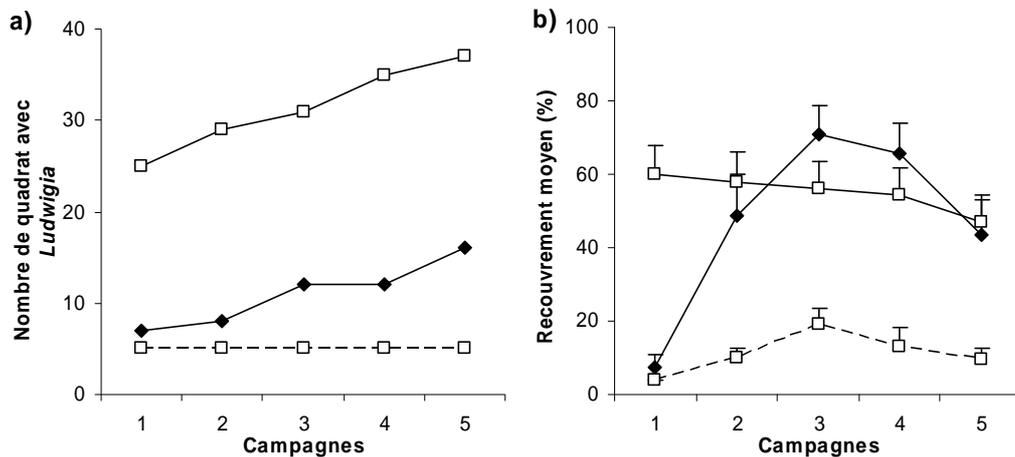


Figure 30 : (a) Evolution du nombre de sous-quadrats présentant des *Ludwigia*. (b) recouvrement des *Ludwigia* spp. sur les basses vaseuses. ♦ : sous-quadrats toujours en eau (N=20) ; □ : sous-quadrats s'asséchant (N=52) ; Trait plein : *L. peploides* ; Trait pointillé : *L. grandiflora*. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standard.

- Hauteurs

Sur les sous-quadrats toujours en eau, *L. peploides* est sous forme submergée ou en rosette jusqu'à mi-juillet (campagne 2). Elle se dresse au dessus de l'eau (sur le site B) à partir de début août pour atteindre des hauteurs moyennes maximales au dessus de l'eau de $16 \pm 6,8 \text{ cm}$ ($32,2 \pm 4,8 \text{ cm}$ hauteur d'eau comprise, Figure 31), fin août. Sur le site C, *L. peploides* reste sous forme rosette tout au long de la saison estivale.

Sur les sous-quadrats s'asséchant, les *Ludwigia* commencent à se dresser en même temps que sur les zones en eau (début août). Par contre, elles atteignent leur hauteur maximale plus rapidement. *L. peploides* atteint $39,6 \pm 4,3 \text{ cm}$ et *L. grandiflora* $63 \pm 1,2 \text{ cm}$, début août.

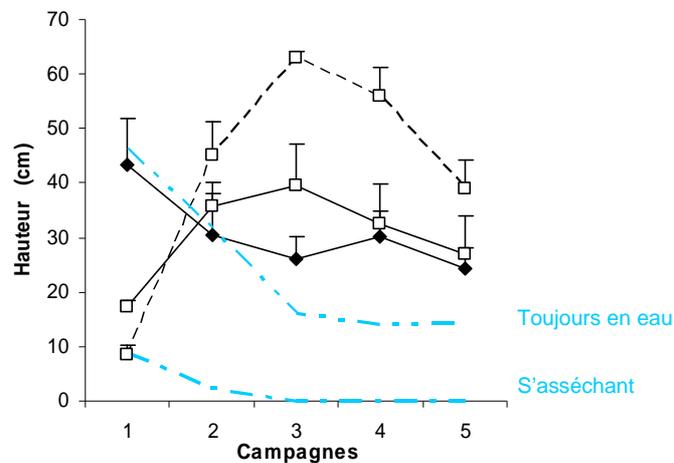


Figure 31 : Hauteurs maximales moyennes des *Ludwigia* dans les basses des grèves et hauteurs d'eau associées mesurées en 2005. Les hauteurs partent du sol. ♦ : sous-quadrats toujours en eau (N=20) ; □ : sous-quadrat s'asséchant (N=52) ; Trait plein : *L. peploides* ; Trait pointillé : *L. grandiflora*. Lignes pointillées bleues : variation des hauteurs d'eau ; Barres d'erreurs : erreurs standard.

2.4 Phénologie de reproduction

Sur les quadrats restant en eau (sites B et C), les *Ludwigia* s'érigent au dessus de l'eau seulement sur le site B. *L. peploides* produit alors des bourgeons à partir de début août et des fruits sont notés en fin de mois. La population du site C, n'a produit aucun organe reproducteur.

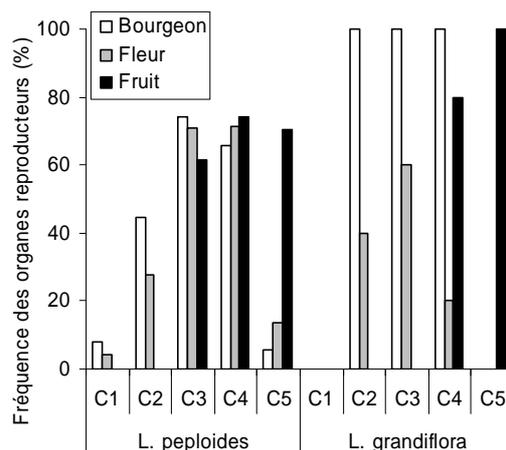


Figure 32 : Fréquence de la présence des organes reproducteurs sur les sous-quadrats envahis par les *Ludwigia*, lors des cinq campagnes de relevés

Sur les sous-quadrats s’asséchant, de plus nombreux organes reproducteurs sont produits (Figure 32). Les bourgeons apparaissent dès la mi-juin pour *L. peploides* sur les sites B et C (présents sur un seul sous-quadrat par site). Ils apparaissent mi-juillet sur le site A. A cette même date, les bourgeons sont toujours présents sur un seul sous-quadrats sur le site B, alors qu’ils sont présents sur l’ensemble des sous-quadrats qui porteront des fruits sur le site C. Les bourgeons sont présents, mi-juillet, pour *L. grandiflora*, sur tous les relevés (seulement cinq sous-quadrats lors de chaque campagne). Les fruits par contre apparaissent plus tôt (début août) pour *L. peploides* que pour *L. grandiflora* (fin août). Pour les deux taxons envahissants de moins en moins de bourgeons et de fleurs sont notés à partir de fin août et encore plus fin septembre. La production de bourgeons diminue en fin de saison. Pour *L. grandiflora*, bourgeons et fleurs sont absents des relevés de fin septembre, seul les fruits persistent.

3. Discussion

Dans les annexes hydrauliques comme sur les grèves, les *Ludwigia* se rencontrent en écophases aquatique et terrestre. Au cours d'une saison de végétation, *L. peploides* colonise de nouvelles surfaces seulement sur les grèves.

Sur les annexes hydrauliques, en milieu s'asséchant, les surfaces colonisées par les deux *Ludwigia* tendent à diminuer avec la disparition de quelques individus de faible taille ou isolés. Par contre, entre deux années (2005 et 2007), la distribution de *L. grandiflora* reste inchangée. Celle de *L. peploides* a diminué principalement dans les zones où elle se retrouve en mélange avec *L. grandiflora*. Dans les zones de mélange, une diminution des recouvrements de *L. peploides* est aussi notée en fin d'été 2005. Cette diminution peut être imputable aux difficultés de distinction sur le terrain des deux taxons en l'absence d'organes reproducteurs (2007), ou encore aux stratégies différentes des deux taxons pour conquérir les mêmes niches écologiques. Cette hypothèse serait en accord avec les observations de Dandelot (2004) pour qui, *L. grandiflora* présente dès son implantation dans le milieu, une expansion fulgurante, une forte compétitivité, une large valence écologique et une bonne aptitude à survivre à la fragmentation et à l'isolement alors que *L. peploides* s'avère beaucoup moins agressive que sa congénère (Dandelot, 2004).

Sur les grèves, *L. grandiflora* n'a pas colonisé de nouvelles zones, par contre *L. peploides* s'est étendue. Cette colonisation par *L. peploides* des milieux plus ouverts et perturbés des grèves soutient l'hypothèse de stratégies différentes pour les mêmes niches écologiques (Dandelot, 2004). *L. peploides* étant, comme la plupart des diploïdes inféodés aux milieux très spécialisés (« taxons tolérants au stress ») et souvent inaptes à la concurrence (Verlaque et al., 2002), moins agressive que *L. grandiflora* (Dandelot, 2004).

Aussi bien sur les annexes hydrauliques que sur les grèves, le développement (phases) des *Ludwigia* en milieu aquatique est plus lent qu'en milieu s'asséchant. De mi-juin à début août, les densités et les hauteurs des herbiers sont plus importantes en milieu s'asséchant qu'en milieu aquatique. La forme dressée est, dès mi-juin, dominante dans les milieux s'asséchant alors que la forme rosette domine en milieu aquatique. Cette différence de développement est peut être consécutive au temps nécessaire pour atteindre la surface de l'eau

pour les populations de milieu aquatique. De plus, la température et la lumière, non étudiée ici, joue un rôle dans le développement des macrophytes (Rooney and Kalff, 2000). En milieu aquatique par rapport au milieu exondé, la lumière est atténuée et les températures plus fraîches au moins en début de saison, la vitesse de développement des *Ludwigia* en est peut être un peu freinée. Les températures plus faibles de l'eau que de l'air ont sans doute influencé la vitesse de développement des *Ludwigia* (loi du Q10 (Van't Hoff) : entre 5 et 40°C, une augmentation de 10 degrés double les activités du métabolisme). Les hauteurs aériennes maximales atteintes par les *Ludwigia* en milieu terrestre sont aussi plus importantes. Ces plus fortes hauteurs en milieu s'asséchant peuvent être consécutives (i) à une plus forte allocation des ressources en la constitution de tiges au détriment des racines ou (ii) à un enfoncement des tiges aquatiques dans l'eau sous leur propre poids. Les deux hypothèses sont peut-être à combiner pour expliquer ces différences.

Lors des trois années d'étude et sur les deux habitats, aucun organe reproducteur n'a été observé lorsque les *Ludwigia* sont érigées à moins de 10 cm au dessus de l'eau et ceci quelle que soit la période de l'été. En 2007, les niveaux d'eau de la Loire et donc ceux des annexes sont restés hauts par rapport aux deux années précédentes. Les *Ludwigia* ont mis plus de temps à atteindre la surface puis à s'ériger. Les variations de niveaux d'eau de la Loire et principalement des niveaux d'eau hauts en été, semblent influencer fortement le développement des *Ludwigia*. Ce développement plus lent en 2007 est peut être aussi imputable aux températures de l'été qui sont aussi plus faibles que les deux années précédentes. Mi-août 2007, la fréquence de présence des organes reproducteurs est faible comparée au mois d'août 2005. L'apparition des organes reproducteurs semble être en relation avec l'apparition des formes dressées qui, elles, semblent fortement liées aux hauteurs d'eau.

En milieu s'asséchant, la relation entre la forme dressée et l'apparition des organes reproducteurs s'observe aussi. Les *Ludwigia* prennent une forme dressée dès mi-juin, et pour *L. peploides* quelques bourgeons sont déjà observés. Les bourgeons et les fleurs sont présents très fréquemment moins d'un mois après. Le décalage dans le temps entre l'apparition des organes reproducteurs des herbiers aquatiques et des herbiers terrestres est sans doute consécutif au décalage de l'apparition de la forme dressée.

Sans intervention sur les densités des *Ludwigia*, quelque soit le milieu dans lequel elles se développent, la production des organes reproducteurs s'effectue sur une période

longue. Au sein des populations de *L. grandiflora*, des bourgeons sont présents de mi juillet à fin août. Pour *L. peploides*, la période est encore plus longue (mi juin à fin septembre). Pour les deux taxons des fleurs sont présentes de mi-juillet à fin septembre. Les fruits présents encore en très grand nombre fin septembre persistent sur les tiges desséchées sans doute encore quelques mois. Dans le marais poitevin, des fruits sur tige ont été récoltés jusqu'à la mi-février (Pipet et al., 2003). Sur la Loire moyenne, comme observé sur différents sites bretons (Dutartre et al., 2006), la floraison se poursuit jusqu'aux premières gelées, avec une formation de fruits de août à octobre. Les *Ludwigia* avec une durée de floraison longue et une production de graines continue durant la période de croissance ont ainsi plus de chance de bénéficier des variations de conditions environnementales et de produire des graines au moment des conditions optimales pour leur maturation, leur dissémination. Cela est précisément important pour les espèces non natives poussant dans des habitats perturbés (Cadotte et al., 2006).

Quant à l'impact de la diminution artificielle des densités (arrachages) sur la phénologie, il n'a été testé qu'en milieu aquatique. Les résultats démontrent que l'arrachage des *Ludwigia* permet de limiter leur développement (recouvrement et hauteur au-dessus de l'eau). Il permet de diminuer significativement les hauteurs des tiges érigées et la fréquence d'apparition des organes reproducteurs. En limitant le développement de tiges érigées, le développement des fleurs est ainsi restreint. Comme observé sur de nombreuses plantes aquatiques, les spécimens submergés sont souvent stériles alors que ceux émergés de la même espèce portent des fleurs et produisent de nombreuses graines (Van Wijk, 1989; Barrat-Segretain, 1996). Ainsi la quantité de fruits et donc de graines produites s'en trouve diminuée. Le risque de propagation des fruits et de constitution d'une banque de graines est, par conséquent, atténué.

Quatrième partie :

Modes de propagation des *Ludwigia* invasives

De nombreux auteurs (Yeo, 1965; Sculthorpe, 1967; Haag, 1983; Spencer and Bowes, 1989) (principalement sur des *Potamogeton*) considèrent que la reproduction sexuée et la reproduction végétative sont corrélées négativement. Ces deux modes de reproduction ont été observés à maintes reprises, sur la Loire moyenne, au sein des populations de *Ludwigia* envahissantes.

Dans cette partie, trois stades du cycle de vie des *Ludwigia* spp. (plantules végétatives, graines et plantules) et certains processus associés ont été étudiés (Figure 33).

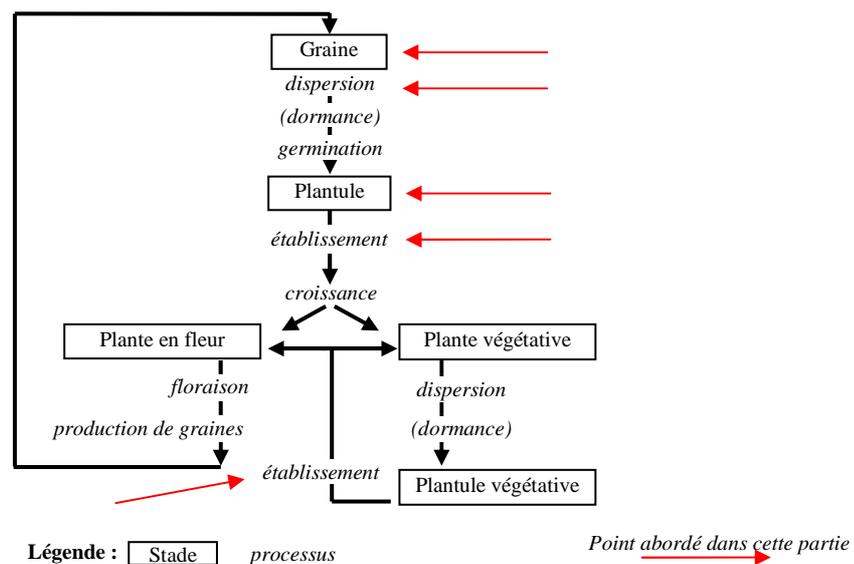


Figure 33 : Cycle vital (stade et processus) d'une plante se reproduisant à la fois par voie sexuée et asexuée, d'après Grime (1979) modifié

Des pieds de *Ludwigia* déjà bien implantés peuvent se développer sans contact direct avec l'eau (Dutartre et al., 1989). Qu'en est t-il pour les fragments végétatifs ? Lorsqu'une propagule arrive sur un site potentiel de recrutement, elle a peu de chances de rencontrer des conditions hydrologiques stables. Un site peut être localement submergé, se dessécher totalement ou bénéficier d'une remontée capillaire de la nappe. S'intéresser au recrutement conduit à s'interroger sur les conséquences de ces perturbations radicales lorsqu'elles surviennent quelques temps après le dépôt d'une propagule. Cette préoccupation a motivé une démarche expérimentale *in situ* pour mieux appréhender l'effet des conditions hydriques sur la survie de fragments végétatifs non spécialisés de *Ludwigia grandiflora* et de *L. peploides*.

La reproduction sexuée n'ayant pas été étudiée sur la Loire moyenne, les questions théoriques que nous nous sommes posées sont les suivantes : Dans quels types de milieu les *Ludwigia* spp. produisent des fruits, des graines viables ? En quelle quantité ? Pendant

combien de temps ces fruits flottent-ils ? Dans quelles conditions les graines produites sont-elles capables de survivre à la période hivernale en Loire moyenne ? La nature du sédiment rencontré sur la Loire moyenne influence-t-il l'implantation et le développement des germinations ?

1. Multiplication végétative

Afin de rechercher et quantifier les conditions hydrologiques favorables ou défavorables à l'établissement initial sur les grèves des fragments végétatifs de *Ludwigia*, ceux-ci ont été déposés à trois hauteurs différentes par rapport au niveau de la Loire. Sur chaque ligne, dix fragments des deux taxons ont été implantés et leur développement suivi pendant un mois et demi (Figure 34).

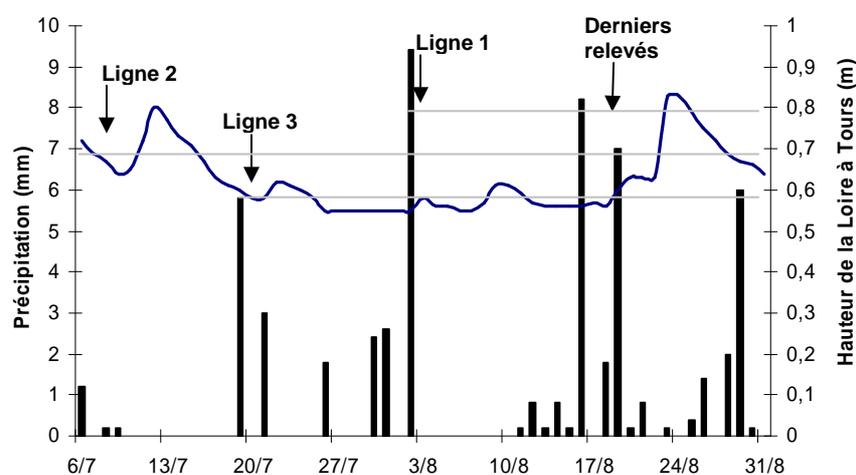


Figure 34 : Variations du niveau de la Loire et précipitations survenues en juillet et août 2006. ↓ : Date de mise en place des *Ludwigia* sur la grève et mesures *in situ*. Ligne grise : hauteur sur la grève de dépôt des fragments (Sources : Banque hydro et Météo France)

Le substrat de surface de la grève (Site B) sur laquelle les propagules ont été implantées est sablo-graveleux-limoneux. Dans ce cas de sédiment grossier très poreux, le niveau de la nappe est étroitement corrélé à la variation de la hauteur du fleuve (Heiler et al., 1995; Rood et al., 1995). Les propagules ayant été implantées à proximité du chenal actif de la Loire, le niveau de la nappe d'accompagnement est donc considéré identique à celui de la Loire. Pendant le suivi du développement latéral des fragments végétatifs, les variations de hauteur d'eau de la Loire ont été faibles. Sur 24 heures, le niveau d'eau a augmenté au maximum de 8 cm (le 12/07/06) et diminué de 4 cm (à plusieurs reprises, Figure 34). Les précipitations ont été peu fréquentes. Elles sont survenues principalement avant la mise en place de nouveaux fragments. Après la mise en place des fragments de la ligne 1 (la plus haute sur la grève), aucune pluie n'est survenue durant huit jours. Les apports d'eau pluviale ont donc été négligés par la suite, en tant que source d'eau pour la survie des propagules. Les

températures au sol, sur les grèves non pas été suivies. Toutefois, sur les grèves de Montlouis (20 km amont de Tours), les températures à 20 cm sous la surface ont été mesurées en continu (pas de temps de 1h). Du 6 juillet 2006 au 31 août 2008, ces températures ont oscillé entre 16,6°C et 38°C (Moyenne \pm ES : 26,8 \pm 0,1°C ; Lenoir, comm. pers.). Les températures à la surface ont sans doute été encore plus variables, celles-ci pouvant facilement excéder 45°C en été (Lenoir, 2006).

- Développement latéral des fragments, surface colonisée

Lors de leur implantation sur la grève, les propagules étaient de même taille (20 cm de long), au même stade de développement (rosette) et possédaient quelques racines. Elles occupaient toutes la même surface (16,5 cm²).

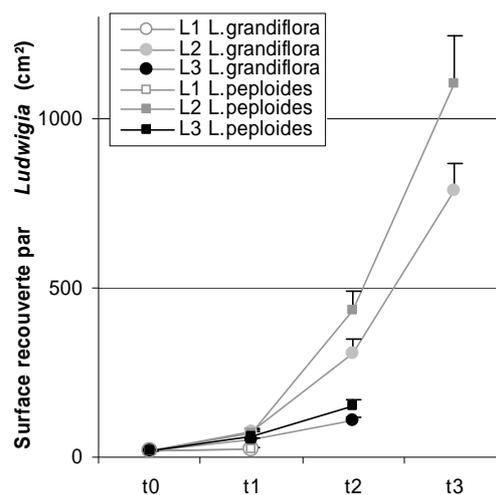


Figure 35 : Surface recouverte par les boutures de *Ludwigia* (cm²) implantés sur les grèves du site B lors de différents relevés. Les barres d'erreur représentent les erreurs standard

Cependant leur développement est différent en fonction de leur place sur la grève. Après 13 ou 15 jours (t1), le développement des fragments des deux taxons est significativement inférieur sur la ligne 1 par rapport à la ligne 2 (test de Wilcoxon, p<0,05). Les fragments végétatifs ont cependant colonisé une surface identique sur les lignes 2 et 3. Pour chaque ligne, les deux taxons se sont donc développés de la même façon. Il est important de noter que sur la première ligne (la plus haute sur la grève), les *Ludwigia* se sont développées (16,5 cm² à 25,6 \pm 3,6 cm² pour *L. peplodes* et 25,4 \pm 1,8cm² pour *L. grandiflora*) avant de se dessécher (état dans lequel elles ont été mesurées).

Après un mois de développement (t2), sur la ligne 2 comme sur la ligne 3, le développement des deux taxons a été identique (ligne 2 : W : 1,8 ; ligne 3 : W : 1,7 ; $p > 0,05$). Cependant, *L. peploides* et *L. grandiflora* ont colonisé une surface plus importante sur la ligne 2 que sur la ligne 3.

Seuls les fragments implantés sur la ligne 2 ont été suivis pendant un mois et demi (t3). La surface moyenne colonisée par un fragment de *L. peploides* a dépassé 1 110 cm², celle colonisée par *L. grandiflora*, 780 cm². Les surfaces colonisées ne sont toutefois pas significativement différentes (W : 1,9, $p = 0,059$).

- Survi et allocation des ressources

Mi-octobre 2006, les boutures implantées aux mois de juillet ou août ont été déterrées avec précaution afin de pouvoir mesurer le poids de chaque organe (racine, tige, feuille).

La totalité des propagules implantées sur la ligne 2 a été retrouvée. En revanche, deux fragments pour les deux taxons ont disparus sur la ligne 3. Seule une bouture de *L. peploides* et six de *L. grandiflora* ont survécu sur la ligne 1 (Figure 36).

Lors de leur implantation, la proportion de poids des feuilles domine pour les deux *Ludwigia*. La proportion de racines de *L. grandiflora* est moindre que celle de *L. peploides*. Après au minimum un mois et demi de développement, quelles que soient l'espèce et sa position sur la grève, le poids des tiges domine, suivi de celui des racines. Les feuilles sont peu représentées et même absentes pour les propagules de *L. peploides* qui se sont développées sur la zone la plus sèche (ligne 1), mais aussi sur la zone la plus humide (ligne 3).

Les propagules de la ligne 3 (basse grève), se sont développées à proximité immédiate de l'eau du chenal principal de la Loire et ont été submergées plusieurs fois au cours de l'été puis continuellement à partir du 18 août. Elles ont donc subi de plus fortes contraintes dynamiques (courant, vagues engendrées par le vent). L'allocation des ressources (traduite en biomasse) pour le développement du système racinaire est le plus élevé (42,9% pour les deux *Ludwigia*) sur cette ligne.

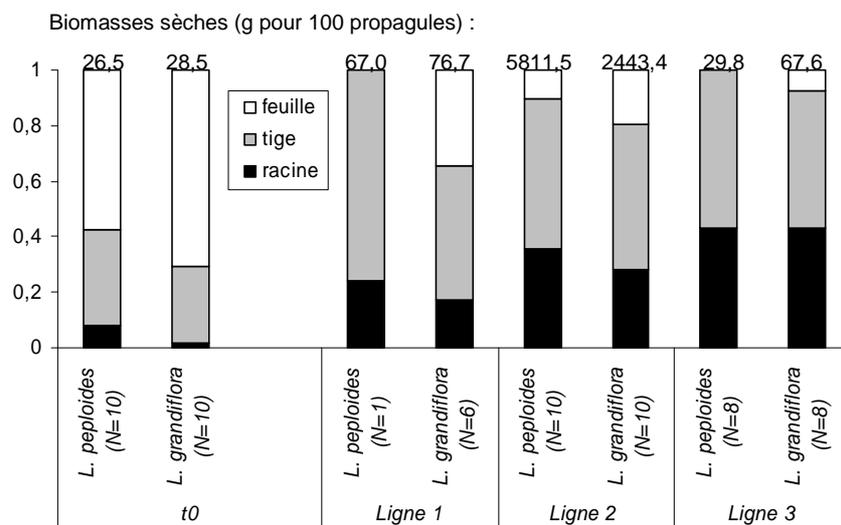


Figure 36 : Proportion des organes des *Ludwigia* lors de leur implantation et en fin de saison de croissance (mi-octobre 2006). Ligne 1 : haut des grèves ; Ligne 2 : mi-grève ; Ligne 3 : basse grève.

- Développement des racines

Lors de l'arrachage des *Ludwigia*, les longueurs maximales des racines ont été mesurées (Figure 37). Seules les racines des propagules implantées sur en haut des grèves n'ont pas atteint le niveau de la nappe d'accompagnement de la Loire. Ceci explique sans doute leur dessèchement observé en août (15 jours après leur implantation) et les faibles proportions de propagules retrouvées en octobre.

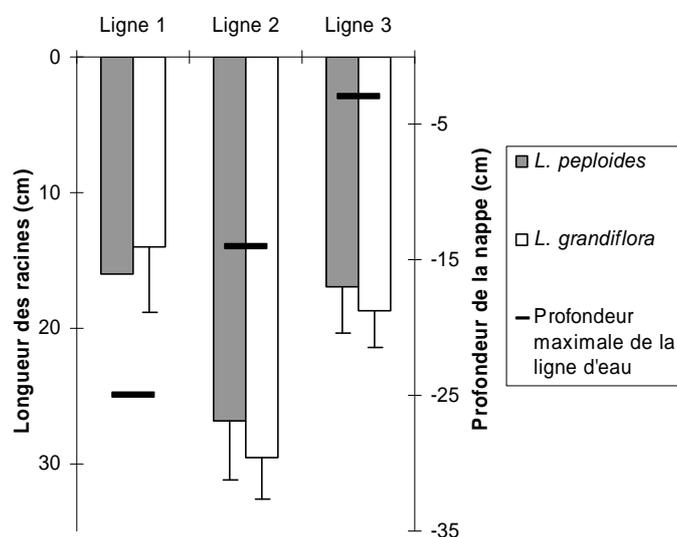


Figure 37 : Longueur racinaire des *Ludwigia* spp. et profondeur maximale de la ligne d'eau. L'abscisse représente la surface du sol.

- Taux de croissance

La croissance des *Ludwigia* est plus importante sur la ligne 2 (Tableau XIII). Sur cette hauteur de grève, l'abaissement de la nappe n'a pas été trop rapide. Les racines l'ont sans doute atteinte rapidement. Les *Ludwigia* ont ainsi pu se développer durant l'été sur un substrat

sec en surface. Ces propagules ont été submergées continuellement le dernier mois de leur développement. Dans ces conditions, la croissance de *L. peploides* est supérieure à celle de *L. grandiflora* (56,7 g.j⁻¹ vs 23,68g.j⁻¹).

Sur les lignes 1 et 3, l'une très sèche et l'autre très aquatique, les propagules de *L. peploides* se sont effeuillées (d'où une croissance négative).

Tableau XIII : Croissance des propagules (g/jour/100 propagules)

		Ligne 1		Ligne 2		Ligne 3	
		N jour	g/jour	N jour	g/jour	N jour	g/jour
<i>L. peploides</i>	racine	75	0,18	102	20,22	90	0,12
	feuille		-0,20		5,67		-0,17
	tige		0,56		30,83		0,09
	<i>total</i>		0,54		56,72		0,04
<i>L. grandiflora</i>	racine		0,17		6,72		0,32
	feuille		0,08		4,52		-0,17
	tige		0,39		12,44		0,29
	<i>total</i>		0,64		23,68		0,43

Sur les lignes 1 et 2, la croissance des tiges est la plus forte par rapport aux autres organes. Par contre sur la ligne 3 (bas de grèves), ce sont les racines qui croissent le plus fortement.

2. Capacité de reproduction sexuée

2.1 Viabilité des graines

Les résultats sur la viabilité des graines ont fait l'objet d'un article accepté par la revue « Aquatic Botany ». Une partie de ce chapitre est donc rédigée en anglais.

2.1.1 Résumé

La potentialité de reproduction sexuée des deux *Ludwigia* a été évaluée sur des fruits récoltés au sein de neuf populations de *L. peploides* et cinq de *L. grandiflora*. 120 fruits ont été récoltés sur chaque population. Sur 30 fruits frais de chacune d'elles (i) la longueur des fruits (ii) le nombre de graines par fruit (iii) la longueur de 30 graines prises au hasard ont été mesurés. Quarante cinq fruits de chaque population ont été utilisés afin d'évaluer le temps de flottaison des fruits. La viabilité des graines sous différents traitements a été testée pour chaque population sur 30 graines conservées dans l'eau et 30 graines conservées à l'air. Les traitements visaient à tester l'impact des faibles températures (4°C, -15°C vs 22-24°C) et des conditions de conservation (stockage à sec ou dans l'eau du réseau d'eau potable) sur la viabilité des graines. La viabilité a été évaluée par un test au Tétrazolium. Pour chaque traitement (température/humidité) et chaque population, trois réplicats de 30 graines ont été utilisés.

Les deux espèces produisent de nombreux fruits. Le temps de flottaison était significativement plus long pour *L. grandiflora* que pour *L. peploides* ($11,4 \pm 2,3$ vs $2,2 \pm 1,6$ semaines), tandis que la viabilité était plus forte pour *L. peploides* que pour *L. grandiflora* ($77 \pm 23\%$ vs $47 \pm 28\%$). Les faibles températures (4°C), comparables aux conditions hivernales sur la Loire moyenne, n'ont pas d'effet sur les taux de viabilité. Seul, le gel intense (-15°C) sur des graines conservées dans de l'eau a réduit la viabilité des graines des deux espèces (d'environ 40% pour *L. peploides* et de plus de 50% pour *L. grandiflora*).

Ainsi, cette étude suggère que la reproduction sexuée peut devenir un moyen supplémentaire pour la survie hivernale et la propagation des *Ludwigia*, particulièrement sur de longues distances.

2.1.2 Sexual reproduction of two alien invasive *Ludwigia* (Onagracea) on the middle Loire River, France

G Model
AQBOT-2174; No of Pages 6

ARTICLE IN PRESS

Aquatic Botany xxx (2008) xxx–xxx



Contents lists available at ScienceDirect

Aquatic Botany

journal homepage: www.elsevier.com/locate/aquabot



Sexual reproduction of two alien invasive *Ludwigia* (Onagraceae) on the middle Loire River, France

Brigitte Ruaux^{a,*}, Sabine Greulich^a, Jacques Haury^b, Jean-Pierre Berton^a

^a Université François Rabelais, UMR CNRS 6173 CITERES-Ingénierie du projet en Aménagement - Paysage et Environnement, 33 allée Ferdinand de Lesseps, BP 60449, 37204 Tours cedex 3, France

^b Laboratoire Ecologie et Sciences Phytosanitaires, Agrocampus Rennes, 65 rue de Saint Briec, 35000 Rennes, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 30 October 2007
Received in revised form 4 August 2008
Accepted 18 August 2008
Available online xxx

Keywords:

Buoyancy
Seed viability
Invasive species
Ludwigia
Water primrose
France

ABSTRACT

Ludwigia peploides (Kunth) Raven ssp. *montevidensis* (Spreng.) Raven and *Ludwigia grandiflora* (Michaux) Greuter and Burdet ssp. *hexapetala* (Hooker and Arn.) Nesom and Kartesz, are expanding their geographic range due to clonal reproduction; these taxa are considered the most important nuisance aquatic plants in French river habitats. During 1970s, these two species have colonized former channels and river banks of the middle Loire River, previously scarcely covered by aquatic vegetation. Now, the exotic *Ludwigia* build up dense and continuous stands with potentially high impact on biodiversity and sedimentation rates.

The potential for sexual reproduction in both *Ludwigia* was assessed with locally collected seed material, from nine populations of *L. peploides* and five of *L. grandiflora*. 120 fruits were collected from each population. On 30 fresh fruits of each population (i) fruit lengths, (ii) number of seeds per fruit and (iii) the length of 30 randomly chosen seeds were measured. 45 fruits of each population were used to evaluate duration of fruit buoyancy. Seed viability under different treatments was tested for each population on seeds of 30 water-stored and 30 dry-stored fruits. The tested treatments were: impact of low temperatures (4 °C, –15 °C vs 22–24 °C) and storage conditions (dry storage or storage within tap water). Viability was assessed with the Tetrazolium test. For each treatment (temperature/moisture) and each population, three replicates of 30 seeds were used.

Both species produced high numbers of fruits. Buoyancy duration was significantly longer in *L. grandiflora* than in *L. peploides* (11.4 ± 2.3 weeks vs 2.2 ± 1.6 weeks), while viability was higher in *L. peploides* than in *L. grandiflora* (77 ± 23% vs 47 ± 28%). Low temperatures (4 °C), comparable to winter conditions on the middle Loire River, had no impact on viability rates. Only freezing of seeds that were stored under water reduced seed viability in both species (by about 40% in *L. peploides* and more than 50% in *L. grandiflora*).

The study thus suggests that sexual reproduction could become an additional mechanism for winter survival and spread of *Ludwigia*, especially over long distances.

© 2008 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Biological invasions are considered at global threats to native biodiversity and ecosystem function (MacNeely and Strahm, 1997; Kolar and Lodge, 2001). The management of exotic species is often hampered however by a lack of knowledge concerning their life history characteristics. Reproduction (vegetative or sexual) is an important step in the spread and maintenance of introduced plants (Richardson et al., 2000). Efficient management of biological

invasions therefore cannot be done without sufficient knowledge of reproduction and propagation modes of the invading species (Forman and Kesseli, 2003).

Ludwigia peploides (Kunth) Raven ssp. *montevidensis* (Spreng.) Raven and *Ludwigia grandiflora* (Michaux) Greuter and Burdet ssp. *hexapetala* (Hooker and Arn.) Nesom and Kartesz (Onagraceae) are amphiphytes, native to the Americas (Cook, 1985) and widely spread as invasives in tropical, subtropical and temperate zones. Both invasive species appeared at the end of 19th century in the South of France, and arrived on the Loire River by the end of 1970s. Like many other species that have become invasive in Europe (Tutin et al., 1968; Gassmann et al., 2006), these two Onagraceae species were used first as ornamental plants. Both *Ludwigia* display

* Corresponding author. Tel.: +33 2 47 36 74 32; fax: +33 2 47 36 70 83.
E-mail address: brigitte.ruaux@etu.univ-tours.fr (B. Ruaux).

0304-3770/\$ – see front matter © 2008 Elsevier B.V. All rights reserved.
doi:10.1016/j.aquabot.2008.08.003

Please cite this article in press as: Ruaux, B., et al., Sexual reproduction of two alien invasive *Ludwigia* (Onagraceae) on the middle Loire River, France. *Aquat. Bot.* (2008), doi:10.1016/j.aquabot.2008.08.003

high levels of polymorphism and phenotypic plasticity in response to variation of environmental factors (Dutartre et al., 2004; Muller, 2004). These qualities allow them to grow over a wide range of conditions. Some authors consider them to be causing the most damage in aquatic systems across many regions of France (Dutartre, 2002). They can block slow-flowing waterways, they may affect irrigation and drainage in lakes, ponds and ditches, reduce biodiversity and degrade water quality (Dandelot et al., 2005a; Sheppard et al., 2006). They can be defined as “transformers” *sensu* Richardson et al. (2000).

Both water primroses, *L. peploides*, a diploid species, and *L. grandiflora*, a decaploid species, mainly reproduce by clonal expansion. Stem fragments are thought to be dispersed by water currents, by birds or by human beings. Some stages of sexual reproduction are however present in both species. All French populations flower abundantly, but not all of them form fruits (Dandelot, 2004). *L. peploides* and *L. grandiflora* have different breeding systems. *L. peploides* is self-compatible and *L. grandiflora* is self-incompatible (Dandelot et al., 2005b). *L. peploides* produces many fruits and seeds throughout its French distribution (Dandelot et al., 2005b). Seed production of *L. grandiflora* is more variable. In the southeast, either the species produces no fruits at all or only some malformed fruits. In contrast, this species has abundant fruit production in the southwest (Dandelot et al., 2005b). In populations that produced many fruits, Dandelot (2004) estimated that *L. peploides* and *L. grandiflora* have a high potential seed output with, respectively, 10,000–14,000 seeds per m² and around 10,000 seeds per m². This potentially high seed production raises concerns about the accumulation of seed banks and dispersal of seeds to other areas. For both *Ludwigia*, recent studies show germinations in field (Pipet et al., 2002, 2003, 2004; Dandelot, 2004; Dutartre and Petelczyc, 2005). Germination of *L. peploides* in the field appears to occur in southern and western parts of France. For *L. grandiflora* germination is only observed in the western part of France, close to the Atlantic Ocean.

On the middle Loire River and its flood-disturbed habitats, both taxa produce many fruits and seeds, but no study has been done on sexual reproduction of *Ludwigia* species and the capacity of seed germination is not known. In this paper, we investigate the reproduction biology of the two *Ludwigia* species and the possibility that sexual reproduction contributes to the dispersal of the species in the middle Loire River. The specific objectives are: (i) to determine the shapes of fruits and seeds in the context of flood-disturbed habitats; (ii) to determine the viability of *Ludwigia* in these habitats under the climatic conditions of the middle Loire River. Viability of seed was tested under low temperature and two storage regimes in the laboratory. In addition, the duration of fruit buoyancy, as well as fruit and seed morphologies was assessed to evaluate the species' capacity for dispersal by hydrochory.

2. Materials and methods

2.1. Population monitoring and habitat descriptions

We monitored nine populations of *L. peploides* and five of *L. grandiflora* growing on the middle Loire River, located 15 km upstream to 30 km downstream of the city of Tours (France). These fourteen *Ludwigia* populations were studied between June and October 2005, with monthly recording on permanent 1 m² plots. Recordings comprised monitoring of water and mud levels as well as an estimation of percent cover of each plant species. The depth of the mud layer was measured by pushing a measuring stick in the fluid substrate until it reached a sandy or a gravelly layer. This fluid substrate (hereafter called “mud”) is typically composed about 10% organic matter and more than 80% clay and fine silt (unpublished

data). This parameter was taken into account because mud is a potentially more nutritious substrate than sand and because it better preserves soil moisture when the habitat dries down. Light intensity was estimated visually on a 3-class scale according to the percentage of daily shading by surrounding vegetation (1: high shade (daily shading <3 h), 2: daily shading <6 h of daily; 3: low shade: >6 h of daily shading).

Five of the *L. peploides* sample populations grew in former Loire channels that are now disconnected from the main channel during low water (summer and autumn), and four grew in small depressions on sand banks close to the main channel. For *L. grandiflora*, four populations grew in former channels and one on the river bank. Population codes used in this study comprise information on the considered species (*L. grandiflora* = G, *L. peploides* = P) and on the habitat types (former channel = fc; river bank = rb), e.g. Prb1.

Since *Ludwigia* plants change from a floating or creeping growth form to an erect one before flowering, maximum plant height was noted at each monitoring date. The level of sexual reproduction on each sampling site was estimated in October 2005 by counting the number of fruit-bearing erect stems on each permanent 1 m² plot.

2.2. Collection and measurements on fruits and seeds

Sampling of matured capsules was carried out in October 2005. We collected 120 ripe fruits from each population, never more than three fruits per erect stem.

Fruit length was measured on 30 freshly sampled fruits from each population and the number of seeds per fruit counted. Seed lengths were measured on a subset of 30 randomly chosen seeds. Half of the remaining fruits (45 fruits) was kept in air (dry storage), the other half in open boxes (100 mm × 60 mm × 50 mm) filled with tap water (water storage). Duration of fruit buoyancy was evaluated during 3 months by counting once a week the number of floating fruits in the water storage boxes. We have used one box for the 45 fruits of each population.

After 3 months, the seeds of 30 water-stored and 30 dry-stored fruits from each population were extracted. Impact of temperature on seed viability was tested on both water-stored and dry-stored seeds. Samples of 30 seeds were exposed during one week to (i) 4 °C, (ii) –15 °C or (iii) were kept at room temperature (20–24 °C, day light, reference sample) with three replicates each. The design consisted of six treatments (Water or air storage × 3 temperatures) × 3 replicates × 14 populations, i.e. 252 experimental units of 30 seeds.

Seed viability was assessed after exposing incised seeds during 48 h to an aqueous Tetrazolium solution (1%; 2,2,5 triphenyl tetrazolium chloride) (Moore, 1973). We chose to evaluate seed viability by Tetrazolium rather than through germination since no information is available on what induces germination within the species. A seed was considered viable when the embryo was stained light pink or red. This coloration shows that the embryo is alive, but it does not necessarily mean that it is sufficiently active for germination (Egley and Chandler, 1978).

2.3. Statistical analysis

Populations were considered independent. Prior to analyses, normality of distribution and homoscedasticity of variances were tested and if necessary data were log₁₀-transformed. A Student test was used for testing differences between seed lengths in both *Ludwigia*. For all other tests, non-parametric tests (Wilcoxon or Kruskal and Wallis tests) were used after having applied Bonferroni corrections for multiple comparisons (Sokal and Rohlf, 1995). Relations between the percentage of fruiting stems and

Table 1
 Habitat and population characteristics during 5 months of monitoring and at the time of the harvest (October) for 14 sampled *Ludwigia* populations on the middle Loire River

Taxon	Habitat	Population	Population characteristics							
			October		Mean of 5 months					
			Maximum height of <i>Ludwigia</i> (n = 4; cm)	Proportion of fruiting stems (%)	Presence of water (0–5)	Mud depth (m)	Shade (1–3)	Cover percentage of <i>L. peploides</i> (%)	Cover percentage of <i>L. grandiflora</i> (%)	Cover percentage of other species (%)
<i>L. peploides</i>	Former channel	Pfc1	30 ± 11	50	1	0.47	1	100 ± 0	–	–
		Pfc2	44 ± 10	35	1	0.25	3	100 ± 0	–	1 ± 4
		Pfc3	41 ± 3	35	2	0.04	2	98 ± 1	–	1 ± 2
		Pfc4	31 ± 5	69	2	1.01	3	28 ± 25	65 ± 31	3 ± 13
	River bank	Prb1	36 ± 2	4	1	0	1	98 ± 3	–	1 ± 2
		Prb2	41 ± 3	75	2	0	3	97 ± 3	–	2 ± 8
		Prb3	36 ± 3	73	5	0.002	3	49 ± 34	–	16 ± 24
		Prb4	40 ± 4	47	1	0	3	81 ± 25	12 ± 9	1 ± 1
<i>L. grandiflora</i>	Former channel	Prb5	29 ± 8	36	2	0.02	3	5 ± 5	–	97 ± 7
		Gfc1	55 ± 8	42	0	0.08	3	–	100 ± 0	1 ± 7
		Gfc2	59 ± 5	42	1	1.04	3	1 ± 2	99 ± 2	–
		Gfc3	43 ± 12	60	2	1.01	3	28 ± 25	65 ± 31	3 ± 13
	River bank	Gfc4	51 ± 5	32	1	0.14	2	2 ± 3	90 ± 20	1 ± 2
		Grb1	40 ± 4	88	1	0	3	81 ± 25	12 ± 9	1 ± 1

The percentage of fruiting stems was counted on a 1 m² surface; Presence of water is the number of monitoring dates the sample plots were submerged; Depth of mud, percentage of *Ludwigia* and percentage of other species are averages over the five monitoring dates (n = 20); Shade was evaluated on a three class scale: 1 high shade to 3 low shade.

habitat parameters (mud depth, shade, presence of water) and biotic parameters (height of stems, percentage cover of plant species) were assessed using a normed PCA (ADE 4 software package (Thioulouse et al., 1997)). Relation between fruit lengths, seed numbers and seed lengths were assessed using Pearson tests. All analyses were performed with Systat, Version 11 (Systat, 2004).

3. Results

3.1. In situ populations and site parameters

During the 5 months before fruit harvesting, the monitored plots were submerged only during the first or the first two monitoring dates, except for population Prb3 that remained submerged during the whole monitoring period (Table 1). The mud was thicker in former channels than on river banks (average of 0.43 m vs 0.004 m). The majority of plots were well exposed to light except plots Pfc1 and Prb1. Cover percentages of *Ludwigia* were generally high and only few other species occurred but with limited cover. Only *Paspalum distichum* L., another invasive plant, occurred with high cover in one of the river bank sites (Prb5), where it was the dominant species on the monitored plot (Table 1).

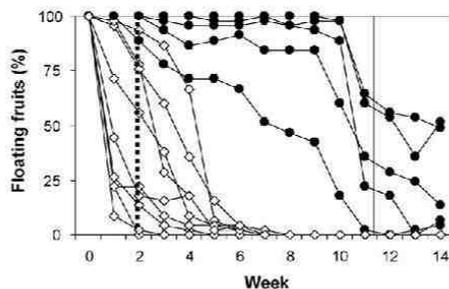


Fig. 1. Duration of fruit buoyancy in stagnant tap water for each population of *L. peploides* (◇) and *L. grandiflora* (●). The vertical lines indicate the mean date of 50% sinking species ± standard deviation. Dotted line: *L. peploides* (2.2 weeks ± 1.6); black line: *L. grandiflora* (11.4 weeks ± 2.3). Number of fruits per population: n = 45.

Where both *Ludwigia* species occurred together, *L. grandiflora* was dominant in three out of four stands.

At the time of *in situ* harvest, the maximum average stem height was 36.4 ± 7.6 cm for *L. peploides* and 49.5 ± 9.9 cm for *L. grandiflora* (Table 1). The proportion of fruit-bearing stems varied greatly between populations and was not significantly correlated to cover from other species, shade and the presence of water. Only cover of *L. grandiflora* and cover of *L. peploides* were significantly correlated ($r = -0.799$; $\alpha = 0.05$). The average of fruiting stems per square meter was 48% ± 28 for *L. peploides* and 49% ± 21 for *L. grandiflora* in dense populations (cover of more than 80%).

3.2. Fruit buoyancy, fruit morphology and seed number

Fruit buoyancy varied significantly between species (Fig. 1). Ripe fruits of *L. peploides* floated on the water surface for 1.5 months at the most, while only 13% of fruits of *L. grandiflora* had sunk at that time. After 3 months, 25% of *L. grandiflora* fruits still floated and sunk fruits mainly belonged to one single population (Gfc1).

Fruits were significantly longer in *L. grandiflora* than in *L. peploides* (Table 2). Among the populations within one species, fruit lengths fluctuated considerably (Table 2 and Fig. 2).

Within *L. grandiflora*, fruits of populations Gfc1 and Grb1 were significantly shorter than those from the other populations (respectively 24.4 ± 1.5 mm and 26.9 ± 3.2 mm) (Fig. 2b). Grb1 was the only *L. grandiflora* river bank population, while Gfc1 was the only former channel population that was never submerged during the 5 previous months (Table 1).

Within *L. peploides* populations, differences in fruit length did not vary with habitat type (fc: n = 120, rb: n = 150, $W = -1.55$, $p > 0.05$). Fruits in some populations were however significantly longer (Prb5) or shorter (Pfc2, Prb2 and Prb3) than in most other sites (Fig. 2a). The population Prb5 was the only of all sample populations growing in a habitat dominated by other plant species (4% cover of *Ludwigia*, vs 97% cover by other species) (Table 1).

Seed number per fruit differed between both species (Wilcoxon test $W = -4.158$, $p < 0.05$) with 52 ± 18 seeds for *L. peploides* and 40 ± 19 seeds for *L. grandiflora* (individuals from channels and river banks pooled together). If separated by habitat type, seed number per

Table 2
 Fruits lengths (mm) of two *Ludwigia* species

Taxon	n	Average ± S.D.	Between species	Within species, among populations
<i>L. peploides</i>	270	24,7 ± 3,17	W = -7,716	K and W = 38,013; p < 0.05
<i>L. grandiflora</i>	150	28,8 ± 4,18	p < 0.05	K and W = 69,686; p < 0.05

Letter W indicates a Wilcoxon test and letters K and W a Kruskal and Wallis test. Number of populations of *L. grandiflora*: 5, number of populations of *L. peploides*: 9.

Table 3
 Percentage of seed viability in the two *Ludwigia* species after a 1 week temperature treatment and as a function of seed storage conditions (water storage or dry storage)

Treatment		Percentage of viability				W
		n	<i>L. peploides</i>	n	<i>L. grandiflora</i>	
Water storage	22–24 °C	810	85,7 ± 11,9	450	49,8 ± 26,2	*
	4 °C	810	74,9 ± 23,9	450	49,6 ± 35	*
	-15 °C	810	51,1 ± 27,5 a	450	21,1 ± 18,2 a	*
Dry storage	22–24 °C	810	87 ± 12,8	450	48,4 ± 18,9	*
	4 °C	810	83,6 ± 15,5	450	58,2 ± 22,5	*
	-15 °C	810	82 ± 20,7	450	54,7 ± 32,5	*

Mean values ± standard deviation; n: number of seeds in each treatment; W: Wilcoxon test (p < 0.05); *: significant differences between the two taxa within each treatment; a: significant differences between treatments for each taxa (Wilcoxon test, p < 0.05).

fruit within populations growing in former channels was similar in both *Ludwigia* species (Kruskall and Wallis, p > 0.01). Within river bank habitats of *L. peploides*, seed number per fruit differed (Kruskall and Wallis = 42.182, p < 0.01) (Prb1: 63 ± 11; Prb2: 60 ± 9; Prb3: 34 ± 24; Prb4: 55 ± 9 and Prb5: 64 ± 15).

Seeds of *L. grandiflora* were significantly longer than those of *L. peploides* (respectively 1.6 ± 0.3 mm and 1.1 ± 0.2 mm (t = 19.946, p < 0.05)). Seed lengths of *L. peploides* populations were similar (Wilcoxon, p' > 0.001), but those of *L. grandiflora* were not (Wilcoxon, p' < 0.005). Seeds in Gfc1 were shorter than those in all other *L. grandiflora* populations just as was found for fruit lengths.

For each *Ludwigia* species and each habitat (populations pooled together), fruit lengths were positively correlated with seed number per fruits (former channel *L. peploides* populations: r = 0.548; river bank *L. peploides* populations: r = 0.680; former channel *L. grandiflora* populations: r = 0.395; river bank *L. grandiflora* population: r = 0.523). In addition, for *L. grandiflora*, fruit length was positively correlated with seed length in the former channel habitat (r = 0.468) and negatively correlated with seed length (r = -0.473) in the river bank habitat.

3.3. Effect of temperature on seed viability

Seed viability was significantly higher in *L. peploides* than in *L. grandiflora* in each treatment (Table 3). Only the water storage

× freezing (-15 °C) treatment significantly reduced viability: i.e. by more than a half in *L. grandiflora* and about 40% in *L. peploides*.

For *L. peploides*, the proportion of viable seeds was significantly higher in river bank populations than in former channels populations, (respectively 25 ± 5.9% and 21 ± 7.4%; W = 5.066, p < 0.05). For *L. grandiflora*, no significant difference was noted for the rate of viability between the two habitats (W = -0.687, p > 0.05).

4. Discussion

4.1. Fruit buoyancy and fruit and seed morphology

Fruits of both *Ludwigia* floated as do seeds of most wetland species (Sculthorpe, 1967; Barrett et al., 1993; Santamaría, 2002), and as do woody capsules of other taxa of the genus *Ludwigia* (*L. peploides* ssp. *glabrescens* (O.Kuntze) Raven (Estes and Thorp, 1974)). Thus, fruits of *Ludwigia* can be easily spread by flowing water due to their buoyancy. Flotation ability facilitates dispersion with the river current (Baker, 1972) and establishment far from the parent plant (Van Wijk, 1989). Hydrological conditions on the middle Loire River, with a gradual increase of water levels during winter and spring (Rodrigues et al., 2006), could allow the spread of many ripe *Ludwigia* fruits. Consequently, sexual reproduction could be an important mechanism in the spread of these species, if seeds germinate, seedlings establish and plants can form persistent seed banks.

Fruit buoyancy of *L. grandiflora* lasted longer than that of *L. peploides* (more than 3 months vs 1.5 months). This long buoyancy suggests two strategies: (1) after a long floating time, the fruit sinks to the sediment and seeds germinate, or (2) they establish only in areas with extremely low water depth and colonize other areas by peripheral propagation. Seed buoyancy also increases the probability of seed predation by fish and other aquatic dispersers. Animal-mediated seed dispersal (mainly by waterbirds) may constitute an important component of dispersal of aquatic plants at long or short distances (Figuerola and Green, 2002; Green et al., 2002; Santamaría, 2002; Pollux et al., 2005). If *Ludwigia* seeds are transported without damage by waterbirds and get established, both invasive taxa can also be dispersed to isolated water-bodies and among unconnected watersheds.

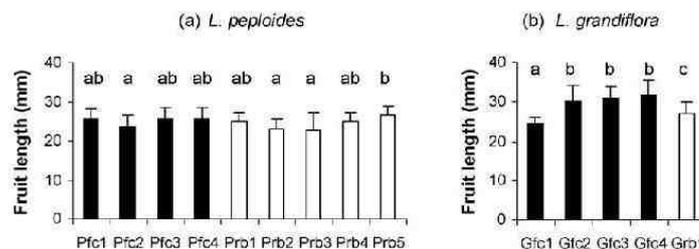


Fig. 2. Fruit length (mm) for populations of *Ludwigia peploides* (a) and *L. grandiflora* (b), black bars: populations in former channels; white bars: population on river banks. Letters: comparison between the nine populations of *L. peploides* and between the five populations of *L. grandiflora*. Different letters indicate significant differences (Wilcoxon test). Error bars indicate standard deviation. Sample sizes per population: n = 30.

Please cite this article in press as: Ruaux, B., et al., Sexual reproduction of two alien invasive *Ludwigia* (Onagraceae) on the middle Loire River, France. Aquat. Bot. (2008), doi:10.1016/j.aquabot.2008.08.003

The ratios of length and number of seeds by fruit found in this study are in agreement with those of other authors (Munz, 1942; Jovet and Bourasseau, 1952; Raven, 1963; Dandelot, 2004) with regard to respective fruit and seed length (*L. grandiflora* > *L. peploides*) and seed number per fruit (*L. grandiflora* < *L. peploides*). However, fruits sampled in this study were longer than those measured by the above cited authors (respectively 22–28 mm vs 10–40; 14–22; 13–25; 10–27 mm for *L. peploides* and 25–33 mm vs 13–25; 15–25; 13–25; 15–20 mm for *L. grandiflora*). Moreover, seed length and seed number per fruit was much more variable than within populations in the South of France (Dandelot, 2004).

Fruits length was correlated with seed number per fruit for each *Ludwigia* species. Even if the causes of fruit length changes between the populations cannot be explained in this study, populations with longer fruits produce a greater number of seeds. This strategy is an advantage for spreading. In former channels, *L. grandiflora* moreover increases seed lengths. Bigger seeds are often associated to a greater establishment success of seedlings (Leishman and Westoby, 1994; Elliott et al., 2007) because they generally comprise a higher amount of resources.

4.2. Seed viability

This study demonstrates the ability for sexual reproduction of both invasive *Ludwigia* on the middle Loire River. The Tetrazolium experiment illustrated that a great proportion of seeds of *L. peploides* and *L. grandiflora* are viable. This is not the case in all populations of *L. grandiflora* in France (Dandelot et al., 2005b). Production of large numbers of viable seeds increases the chances of reinfestation and establishment after disturbances (Van Wijk, 1989).

Only very low temperatures (–15 °C) on water-stored seeds reduced the viability of seeds by more than 50% in *L. grandiflora* and about 40% in *L. peploides*. The water temperature in winter however rarely drops to such low values on the middle Loire River: the minimum temperature in the main channel was 10.8 °C between 1981 and 1986 (Lair and Sargos, 1993). Water temperatures in former channels may be lower in winter than in the main channel because of their shallowness, but in the oceanic climate freezing is rare.

4.3. Differences in sexual reproduction between *L. peploides* and *L. grandiflora*

This study demonstrated that sexual reproduction, fruit buoyancy and seed survival during winter occurs in both invasive *Ludwigia* species. However, differences existed between those species. Larger fruits and seeds are in accordance with the decaploidy of *L. grandiflora*, a state that generally favours increased size (Mizukami, 2001; Song et al., 2007). The larger seeds in *L. grandiflora* may contain a higher amount of reserves and offer competitive advantage to seedlings (Burke and Grime, 1996; Moles and Westoby, 2006). The seed output however was lower than in *L. peploides*, and only further studies on germination and seedling growth will show the net rate of sexual reproduction in both species. The differences in fruit buoyancy between both species observed in this study suggests that *L. grandiflora* may have a potentially greater capacity for long distance seed dispersal, while *L. peploides* has a greater potential for prolonged survival, or “dispersal through time” due to its greater number of viable seed that may accumulate in local seed banks.

Acknowledgements

We are grateful to Clélia Carreau and Muriel Guernion for laboratory assistance. We further thank Jan Vermaat and two

anonymous referees whose valuable comments improved the manuscript. This study was supported by funds from the Agence de l'Eau Loire Bretagne and the Direction Régionale de l'Environnement Centre.

References

- Baker, H.G., 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53, 997–1010.
- Barrett, S.C.H., Eckert, C.G., Husband, B.C., 1993. Evolutionary processes in aquatic plant populations. *Aquat. Bot.* 44, 105–145.
- Burke, M.J.W., Grime, J.P., 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77, 776–790.
- Cook, C.D.K., 1985. Range extensions of aquatic vascular plant species. *J. Aquat. Plant Manage.* 23, 1–6.
- Dandelot, S., 2004. *Les Ludwigia spp. invasives du Sud de la France: historique, biosystématique, biologie et écologie*. Université Paul CEZANNE, Aix-Marseille III, Marseille, p. 207.
- Dandelot, S., Matheron, R., Le Petit, J., Verlaque, R., Cazaubon, A., 2005a. Variations temporelles des paramètres physicochimiques et microbiologiques de trois écosystèmes aquatiques (Sud-Est de la France) envahis par des *Ludwigia*. *C. R. Biol.* 338, 991–999.
- Dandelot, S., Verlaque, R., Dutartre, A., Cazaubon, A., 2005b. Ecological, dynamic and taxonomic problems due to *Ludwigia* (Onagraceae) in France. *Hydrobiologia* 551, 131–136.
- Dutartre, A., 2002. La gestion des Jussies en France: état des lieux et perspectives. In: local, A.E.-C.E. (Ed.), Actes des Journées Techniques Nationales. Renouées, Besançon, pp. 14–24.
- Dutartre, A., Dandelot, S., Hauray, J., Lambert, E., Le Goff, P., Menozzi, M.-J., 2004. Les jussies: caractérisation des relations entre sites, populations et activités humaines. In: Implications pour la gestion. Rapport intermédiaire programme INVABIO, Cemagref, Bordeaux, p. 44.
- Dutartre, A., Petelczyc, M., 2005. Germination et dynamique de développement des plantules de *Ludwigia grandiflora* en milieu naturel et en conditions de laboratoire. Cemagref, Cestas, p. 38.
- Egley, G.H., Chandler, J.M., 1978. Germination and viability of weed seeds after 2.5 years in a 50 year buried seed study. *Weed Sci.* 26, 230–239.
- Elliott, H., Mann, L.W., Olfert, O.O., 2007. Effects of seed size and seed weight on seedling establishment, seedling vigour and tolerance of summer turnip rape (*Brassica rapa*) to flea beetles, *Phyllotreta* spp. *Can. J. Plant Sci.* 87, 385–393.
- Estes, J.R., Thorp, R.W., 1974. Pollination in *Ludwigia peploides* ssp. *glabrescens* (Onagraceae) Bull. Torrey Bot. Club 101, 272–276.
- Figuerola, J., Green, A.J., 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds—a review of past research and priorities for future studies. *Freshw. Biol.* 47, 483–494.
- Forman, J., Kesseli, R.V., 2003. Sexual reproduction in the invasive species *Foligo japonica* (Polygonaceae). *Am. J. Bot.* 90, 586–592.
- Gassmann, A., Cock, M.J.W., Shaw, R., Evans, H.C., 2006. The potential for biological control of invasive alien aquatic weeds in Europe—a review. *Hydrobiologia* 570, 217–222.
- Green, A.J., Figuerola, J., Sanchez, M.I., 2002. Implications of waterbird ecology for the dispersal of aquatic organisms. *Acta Oecol.* 23, 177–189.
- Jovet, P., Bourasseau, A., 1952. *Jussiaea repens* L. var. *glabrescens* Ktze et J. Michauxiana FERN. (= *J. grandiflora* MICHX.) en France. *Monde Plantes* 285–286, 5–8.
- Kolar, C.S., Lodge, D.M., 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Tree* 16, 199–204.
- Lair, N., Sargos, D., 1993. A 10 year study at four sites of the middle course of the River Loire. I. patterns of change in hydrological, physical and chemical variables in relation to algal biomass. *Hydroécol. App.* 5, 1–27.
- Leishman, M.R., Westoby, M., 1994. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions—experimental evidence from semi-arid species. *J. Ecol.* 82, 249–258.
- MacNeely, J., Strahm, W., 1997. L'U.I.C.N. et les espèces étrangères envahissantes: un cadre d'action. Conservation de la vitalité et de la diversité. In: U.I.C.N. (Ed.), Congrès mondial sur la conservation, Ottawa, pp. 3–10.
- Mizukami, Y., 2001. A matter of size: developmental control of organ size in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4, 533–539.
- Moles, A.T., Westoby, M., 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* 113, 91–105.
- Moore, R.P., 1973. Tetrazolium staining for assessing seed quality. In: Seed Ecology: Proceeding of the 19th Easter School in Agriculture Science, University of Nottingham, Heydever, pp. 347–366.
- Muller, S., 2004. *Plantes invasives en France*. Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.
- Munz, P.A., 1942. Studies in Onagraceae XII. A revision of the new world species of *Jussiaea*. *Darwiniana* 4, 179–284.
- Pipet, N., Dutartre, A., Bou, M., Boissard, H., Davy, A.-L., Mainchin, A., Morin, K., 2002. Etude des capacités de germination des jussies du marais poitevin en conditions de laboratoire. Institution Interdépartementale du Bassin de la Sèvre Niortaise, Niort, p. 27.
- Pipet, N., Dutartre, A., Bou, M., Havet, F., Chapeau, V., Legrand, C., Poirier, G., Prunault, L., 2003. Etude des capacités de germination des jussies du marais poitevin en conditions de laboratoire. Institution Interdépartementale du Bassin de la Sèvre Niortaise, Niort, p. 78.

Please cite this article in press as: Ruaux, B., et al., Sexual reproduction of two alien invasive *Ludwigia* (Onagraceae) on the middle Loire River, France. *Aquat. Bot.* (2008), doi:10.1016/j.aquabot.2008.08.003

- Pipet, N., Dutartre, A., Bou, M., Bonneau, L., Doclin, A., Martin, S., Cren Larvor, A., Le Pors, B., Peralta, M., Van Der Borgh, P., 2004. Etude des capacités de reproduction sexuée des jussies du marais poitevin. *Institution Interdépartementale du Bassin de la Sèvre Niortaise, Niort*, p. 33.
- Pollux, B.J.A., Santamaría, L., Ouborg, N.J., 2005. Differences in endozoochorous dispersal between aquatic plant species, with reference to plant population persistence in rivers. *Freshw. Biol.* 50, 232–242.
- Raven, P.H., 1963. The old world species of *Ludwigia* (including *Jussiaea*) with the synopsis of the genus (Onagraceae). *Reinwardtia* 6, 327–427.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers. Distrib.* 6, 93–107.
- Rodrigues, S., Bréhéret, J.-G., Macaire, J.-J., Moatar, F., Nistoran, D., Jugé, P., 2006. Flow and sediment dynamics in the vegetated secondary channels of an anabranching river: the Loire River (France). *Sediment. Geol.* 186, 89–109.
- Santamaría, L., 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecol.* 23, 137–154.
- Sculthorpe, C.D., 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold, London.
- Sheppard, A.W., Shaw, R., Sforza, R., 2006. Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe—a review of opportunities, regulations and other barriers to adaptation. *Weed Res.* 46, 93–117.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1995. *Biometry*. Freeman, W. H., New York.
- Song, Z.-J., Du, C.-Q., Dai, B.-C., Chen, D.-L., Chen, J.-G., Cai, D.-T., 2007. Studies on the growth habits and characteristics of two polyploid indica-japonica hybrid rice with powerful heterosis. *Agric. Sci. China* 6, 265–274.
- Systat, 2004. *Systat for Windows*. Point Richmond, USA.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S., Olivier, J.-M., 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Stat. Comput.* 7, 75–83.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A., 1968. *Flora europaea*. In: *Rosaceae to Umbelliferae*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Van Wijk, R.J., 1989. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. III. Reproductive strategies and germination ecology. *Aquat. Bot.* 33, 271–299.

Please cite this article in press as: Ruaux, B., et al., Sexual reproduction of two alien invasive *Ludwigia* (Onagraceae) on the middle Loire River, France. *Aquat. Bot.* (2008), doi:10.1016/j.aquabot.2008.08.003

2.2 Survie et capacité d'implantation des germinations sur deux types de substrat

L'influence du substrat sur l'implantation et sur la croissance des germinations des deux *Ludwigia* spp. envahissantes a été étudiée. Nous supposons que (i) le niveau trophique du milieu influe sur la capacité d'implantation des germinations et (ii) sur la vitesse de développement de celles-ci.

- Substrat

Les deux substrats utilisés pour cette expérience proviennent d'un site de Loire moyenne (site 1) envahi par *L. peploides*. Leurs textures sont très différentes. La vase a une texture argilo-limoneuse et le sable une texture sableuse avec une très forte proportion en sable grossier (97,7%). La vase comprend de nombreux éléments nutritifs (phosphate, azote...) pour les plantes alors que le sable en est très pauvre (Tableau XIV). Les rapports entre les quantités de nutriments de la vase et du sable dépassent toujours 1 pour 27. Dans la vase, les nutriments ne sont probablement pas un facteur limitant pour le développement des germinations. Les quantités de nutriments mesurées (N, P, K, Ca et Mg) dépassent largement ceux notés dans les sédiments de lacs d'origine anthropique (facteur de 1,4 pour le magnésium à 15 pour le potassium et l'azote) (Samecka-Cymerman and Kempers, 2001).

Tableau XIV : Analyse des deux substrats utilisés (Laboratoire de Touraine)

Substrat	Vase	Sable
Phosphore (g/kg)	0,377	0,014
Potassium échangeable (g/kg)	0,622	0,015
Magnésium échangeable (g/kg)	0,725	0,021
Calcium échangeable (g/kg)	13,562	0,252
Sodium échangeable (g/kg)	0,165	0,004
C.E.C (meq/100g)	30	2,8
Taux de saturation (%)	100	37
Azote total (g/kg)	6,7	0,05
Matière organique %	10,24	0,2

- Taux de survie

Après 18 semaines, plus de 80% des germinations ont survécu. Pour les deux taxons, la survie des germinations est légèrement plus importante sur le substrat sableux (*L.p.* 18 vs

17 plantules; *L.g.* 16 vs 15 plantules). Mais les données obtenues ne permettent pas de conclure à la supériorité de la présence du substrat sableux dans la survie des plantules pour les deux *Ludwigia* (Test exact de Fisher, *L.p.* $p=0.637$; *L.g.* $p=0.755$).

- Implantation

Après 18 semaines, les plantules survivantes se sont toutes implantées sur la vase. Sur le sable, seul 11% des plantules de *L. peploides* et aucune de *L. grandiflora* se sont implantées (Figure 38).

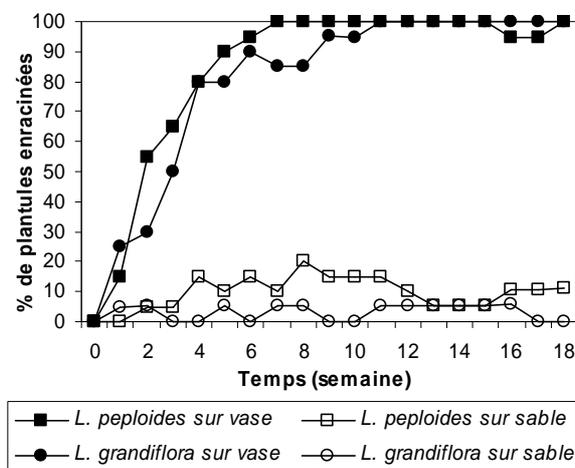


Figure 38 : Evolution sur 18 semaines du nombre de plantules enracinées

Sur vase, les plantules de *L. peploides* et les plantules de *L. grandiflora*, qu'elles se soient ou non enracinées, ont produit des racinelles. Par contre, seules 69% des plantules de *L. grandiflora* se développant sur sable ont développé des racines secondaires. Dans les mêmes conditions, les plantules de *L. peploides* ont toutes produit des racinelles.

- Développement, croissance

Le développement des plantules est plus important sur le substrat vase que sur le sable. A 18 semaines, les tiges de *L. peploides* sont les plus longues (*L.p.* $254\pm 43\text{mm}$ et *L.g.* $70\pm 22\text{mm}$, Wilcoxon $p<0,05$). Sur la vase, l'allongement des tiges de *L. peploides* est 12 fois plus important que sur le substrat pauvre en nutriments. Ce rapport est seulement de 3 pour *L. grandiflora* (Figure 39a).

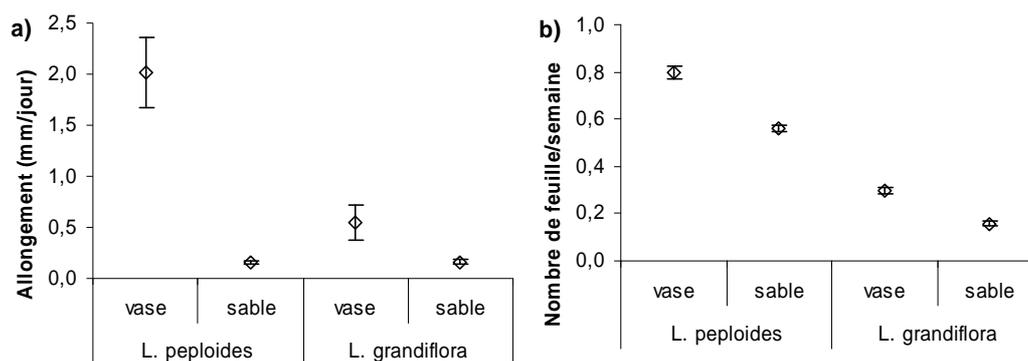


Figure 39 : Croissance des plantules des *Ludwigia*, (a) croissance journalière des tiges, (b) nombre de feuille produite par semaine (Moyenne±ES)

Les plantules de *L. grandiflora* produisent moins de feuilles que celles de *L. peploides* (Wilcoxon $p < 0,05$; Figure 39b). Par contre, en fin d'expérience, sur la vase, *L. peploides* a de plus longues et larges feuilles que *L. grandiflora* (Wilcoxon $p < 0,05$; respectivement (n=76) $29,8 \pm 1,9$ mm et $12 \pm 0,7$ mm contre (n=65) $9,7 \pm 1$ mm et $3,6 \pm 0,2$ mm). L'inverse est observé, sur le sable, les feuilles de *L. grandiflora* sont plus grandes (Wilcoxon $p < 0,05$; *L.g.* (n=5) 43 ± 2 mm et 20 ± 0 mm contre *L.p.* (n=10) $4,8 \pm 0,2$ mm et $2,7 \pm 0,1$ mm).

3. Discussion

Les plantes aquatiques utilisent la reproduction sexuée et la reproduction végétative pour se maintenir dans un habitat (Barrat-Segretain, 1996; Barrat-Segretain et al., 1998). Sur la Loire moyenne, ces deux modes de reproduction ont été observés sur les populations de *Ludwigia*. Les propagules (graines et fragments végétatifs) produits sont transportées par l'eau sur une plus ou moins longue distance. Pour beaucoup de plantes aquatiques (par exemple : *Elodea canadensis*, *Lemna* spp., *Eichhornia crassipes*), la fragmentation de tiges et de stolons peut souvent remplacer les graines dans les fonctions de propagation et de dispersion (Abrahamson, 1980). La reproduction végétative des *Ludwigia* étant incontestablement le moyen le plus efficace de dissémination de ces plantes (Muller, 2004), l'établissement des propagules végétatives a été étudié. La phase d'établissement et plus précisément la période estivale avec des variations de niveau d'eau imprévisibles constituent une étape critique dans le succès d'établissement (Guilloy-Froget, 2000).

Les fragments implantés sur la grève, qui se sont développés en juillet et août sont passés du stade de développement juvénile au stade mature végétatif. Leur forme s'est adaptée au contexte écologique particulier des grèves, avec un port prostré. Cependant, des différences dans le succès d'implantation et le développement des propagules végétatives ont été observées en fonction de la distance d'implantation par rapport au chenal actif de la Loire et donc de sa nappe d'accompagnement. L'influence climatique sur le succès ou l'échec des implantations n'a toutefois pas été étudiée.

Bien que cette situation soit rarement réalisée naturellement, l'implantation de propagules de *Ludwigia* haut sur la grève, sur un substrat sec et sans apport notable d'eau de pluie pendant huit jours, a permis d'observer la résistance de fragments végétatifs au stress hydrique. Les fragments se sont développés pour certains avant de se dessécher ; ils ont sans doute débuté leur développement en mobilisant leurs propres réserves contenues dans la tige. *L. peploides* semble moins résistante à la dessiccation que *L. grandiflora*. Dans ces conditions de stress hydrique, sur les 10 fragments implantés de chaque taxon, seul 10% des fragments de *L. peploides* ont survécu contre 60% pour *L. grandiflora*.

Des différences sont aussi notées pour les deux lignes de fragments implantés au niveau de la ligne d'eau de la Loire. Les propagules végétatives non spécialisées implantées sur la ligne d'eau intermédiaire (diminution assez régulière du niveau de l'eau) dont la nappe a été notée au maximum à 14 cm sous la surface de la grève, se sont considérablement développées. En un mois et demi, *L. peploides* a multiplié par 67 la surface colonisée et *L. grandiflora* par 48. Ces propagules ne semblent pas avoir souffert de dessiccation. Les racines ayant atteint et largement dépassé le niveau de la nappe d'accompagnement de la Loire. Il en ressort qu'un apport de boutures par l'eau sur une grève dénudée peut se traduire par l'implantation de nouveaux pieds qui peuvent alors se développer.

Par contre, les propagules implantées au niveau le plus bas sur la grève sont restées quasiment toujours au contact de l'eau. Elles n'ont donc pas subi de stress hydrique. Par contre, leur développement est moindre par rapport aux propagules qui se sont développées 10 cm plus haut sur la grève. Le développement a sans doute été limité par les contraintes hydrodynamiques. Le perpétuel clapotis et le courant lorsque les niveaux d'eau sont un peu plus élevés auraient limité leur extension latérale mais aussi leur biomasse totale. Ce constat confirme l'observation de leur faible affinité pour le courant (Dutartre et al., 2006). De plus, un substrat instable, comme du sable, facilite le déracinement des plantes par l'action mécanique des vagues (Scheffer, 1998). Les propagules semblent s'être adaptées à ce milieu changeant en développant fortement leur système racinaire. L'allocation pour les racines (estimée en biomasse) est élevée (>40%). Les racines permettent l'absorption de l'eau et des nutriments mais aussi l'ancrage nécessaire en présence de contraintes dynamiques. La plasticité dans l'allocation des biomasses des *Ludwigia* peut être une adaptation à la variation des conditions environnementales comme observé pour *Myriophyllum spicatum* et *Berula erecta* soumis à des crues (Barrat-Segretain, 2001).

Les fruits des deux *Ludwigia* flottent. Ils sont mûres en fin d'été, au moment où le niveau d'eau de la Loire remonte, connectant les annexes hydrauliques avec le lit vif. Ces remontées des niveaux favorisent la dissémination des nombreux fruits produits notamment dans les annexes. Les fruits de *L. grandiflora* flottent plus longtemps que ceux de *L. peploides* (plus de trois mois contre un mois et demi). Cette différence suggère deux stratégies différentes pour les deux espèces, mais complémentaires dans la colonisation d'un maximum de biotopes : (i) après un long temps de flottaison, les fruits tombent sur le sédiment et les

graines germent (*L. grandiflora*) ou, (ii) ils s'établissent seulement sur des zones peu profondes et colonisent des zones proches de l'herbier natif (*L. peploides*).

Une autre différence de stratégie reproductive entre les deux *Ludwigia* a été mise en évidence sur la Loire moyenne. Le nombre de graines par fruit et leur taux de viabilité, même en condition de gel intense, sont supérieurs pour les populations de *L. peploides* à celles de *L. grandiflora*. Cette forte production de graines viables augmente les chances de régénération des populations en place ainsi que la capacité à récupérer après une perturbation (e.g. résilience). La résilience étant considérée par certains auteurs (Noble and Slatyer, 1980; Kautsky, 1988; Taylor et al., 1990) comme un facteur clef dans le maintien des populations dans des habitats perturbés. Cependant, les populations de *L. grandiflora* produisent des fruits et graines plus longs, ce qui est en accord avec sa décaploïdie, qui généralement favorise l'augmentation de la taille (Mizukami, 2001 ; Song et al., 2007). Ces plus grosses graines peuvent contenir de plus grandes réserves et permettre un avantage compétitif pour les germinations (Burke and Grime, 1996; Moles and Westoby, 2006). Cet avantage compétitif n'est toutefois pas démontré par l'étude de l'implantation des germinations, mais correspondrait à cette colonisation plus lointaine évoquée précédemment.

Les germinations des deux taxons peuvent être produites sur le fond lorsqu'elles sont encore solidaires du fruit. Une fois libérées du fruit, les germinations flottent à la surface de l'eau. Cette capacité de flottaison des jeunes plantules est un autre avantage à la dispersion (Sculthorpe, 1967). Pour les deux taxons de *Ludwigia*, la survie des germinations après 18 semaines est importante (>80%). Celle-ci ne semble pas affectée par la nature du substrat (riche ou non en nutriments), mais la fertilité (disponibilité en nutriments) influence leur développement. Cette relation entre richesse du milieu en nutriment et développement des plantes a aussi été observée pour d'autres espèces, aussi bien aquatiques (Chambers and Kalff, 1985) que terrestres (Minotta and Pinzauti, 1996). Lors de l'implantation, *L. peploides* semble mieux utiliser les ressources disponibles que *L. grandiflora* car son développement des tiges est plus rapide ($2.2 \pm 0,34 \text{ mm/jour}$ vs $0.55 \pm 0,17 \text{ mm/jour}$) ainsi que celui des feuilles qui sont aussi plus grandes. Ceci est cohérent avec les très hauts taux de croissance des germinations de *L. peploides* notés par Yen et Myerscough (Yen and Myerscough, 1989) dans un milieu très riches en nutriments. Cependant, lorsque la quantité en nutriments du milieu est fortement limitée (sable), les tiges des deux taxons se développent au même rythme. Pour *L. peploides* la croissance est réduite de 93%, pour *L. grandiflora* de 71%. Pour *L. peploides*,

cette diminution de croissance des germinations avait été estimée à 86% lorsque les nutriments étaient dilués quatre fois (Yen and Myerscough, 1989).

Cinquième partie :

Relation entre les *Ludwigia*, le milieu et les
communautés végétales

Comme vu dans la littérature (cf. introduction), les espèces invasives peuvent entraîner des changements physiques et chimiques des milieux. Elles peuvent aussi entraîner la diminution de la richesse et de l'abondance des communautés végétales. Qu'en est-il pour les *Ludwigia* spp. ?

Dans cette partie, les questions posées sont les suivantes :

- Quelles sont, sur les annexes hydrauliques déconnectées du chenal actif, les modifications physicochimiques journalières engendrées par la présence des *Ludwigia* en herbiers denses ? Ce point est abordé seulement pour *L. peploides*.
- Sur les annexes hydrauliques et sur les grèves, la présence des *Ludwigia* spp., entraîne-t-elle une diminution de la richesse taxonomique et du recouvrement des autres espèces végétales présentes ?
- Quels sont les facteurs environnementaux qui influent sur ces relations ?

1. Effet des *Ludwigia* sur les paramètres abiotiques

Au cours du suivi des paramètres physico-chimiques sur 24 h, de nombreux problèmes techniques ont été rencontrés. Les courbes (Figure 40, Figure 41) présentées sont pour certaines très instables et discontinues. Elles sont donc analysées globalement. Les paramètres physico-chimiques suivis présentent des variations journalières plus ou moins marquées. Les plus fortes valeurs sont notées en fin de journée. Elles diminuent au cours de la nuit puis augmentent de nouveau progressivement au cours de la journée suivante. Pour les deux sites étudiés, l'évolution des valeurs physico-chimiques dans et en dehors des herbiers ne sont pas les mêmes : sur le site 1 (Figure 40), la physico-chimie au centre des herbiers et en dehors des herbiers présente de nettes différences, tandis que sur le site 4 (Figure 41), l'évolution au cours du cycle journalier est similaire pour le pH et la température dans les deux compartiments.

Les **températures** dans et hors herbiers diffèrent peu. En juillet (site 5), au cours de la journée, la température de l'eau hors herbiers est tout de même sensiblement supérieure à celle au sein de l'herbier ($21,05 \pm 0,93$ vs $20,63 \pm 0,97^\circ\text{C}$). En octobre, les températures moyennes sont légèrement plus élevées au sein des herbiers de *Ludwigia* (Site 1, 4 oct. : $16,26 \pm 0,44^\circ\text{C}$ vs $16,03 \pm 0,25^\circ\text{C}$; 17 oct. : $12,77 \pm 1,45^\circ\text{C}$ vs $12,09 \pm 0,78^\circ\text{C}$; Site 4, 1 oct. : $15,25 \pm 0,54^\circ\text{C}$ vs $15,21 \pm 0,50^\circ\text{C}$).

Les teneurs en **oxygène dissous** dans et hors herbiers varient beaucoup moins sur le site 5 (0,3 à 3,9 mg.L⁻¹) que sur le site 1 (0 à 17,2 mg.L⁻¹). Sur le site 1, le 4 octobre durant la nuit, les quantités d'oxygène dissous sont supérieures hors herbier. Par contre, le 17 octobre, au même moment, les teneurs hors et dans l'herbier sont égales et faibles (<0,7mg.L⁻¹). A cette date, en journée, elles sont très élevées au sein de l'herbier de *Ludwigia* (max. 17,2 mg.L⁻¹). Sur le site 4, les variations sont beaucoup moins nettes. En juillet, une diminution plus forte des teneurs en oxygène dissous dans l'herbier est tout de même notée au cours de la nuit. Entre minuit et 8h, les teneurs en oxygène au sein de l'herbier sont inférieures à 1mg.L⁻¹ et oscille entre 1,25 et 2,4 mg.L⁻¹ hors herbier.

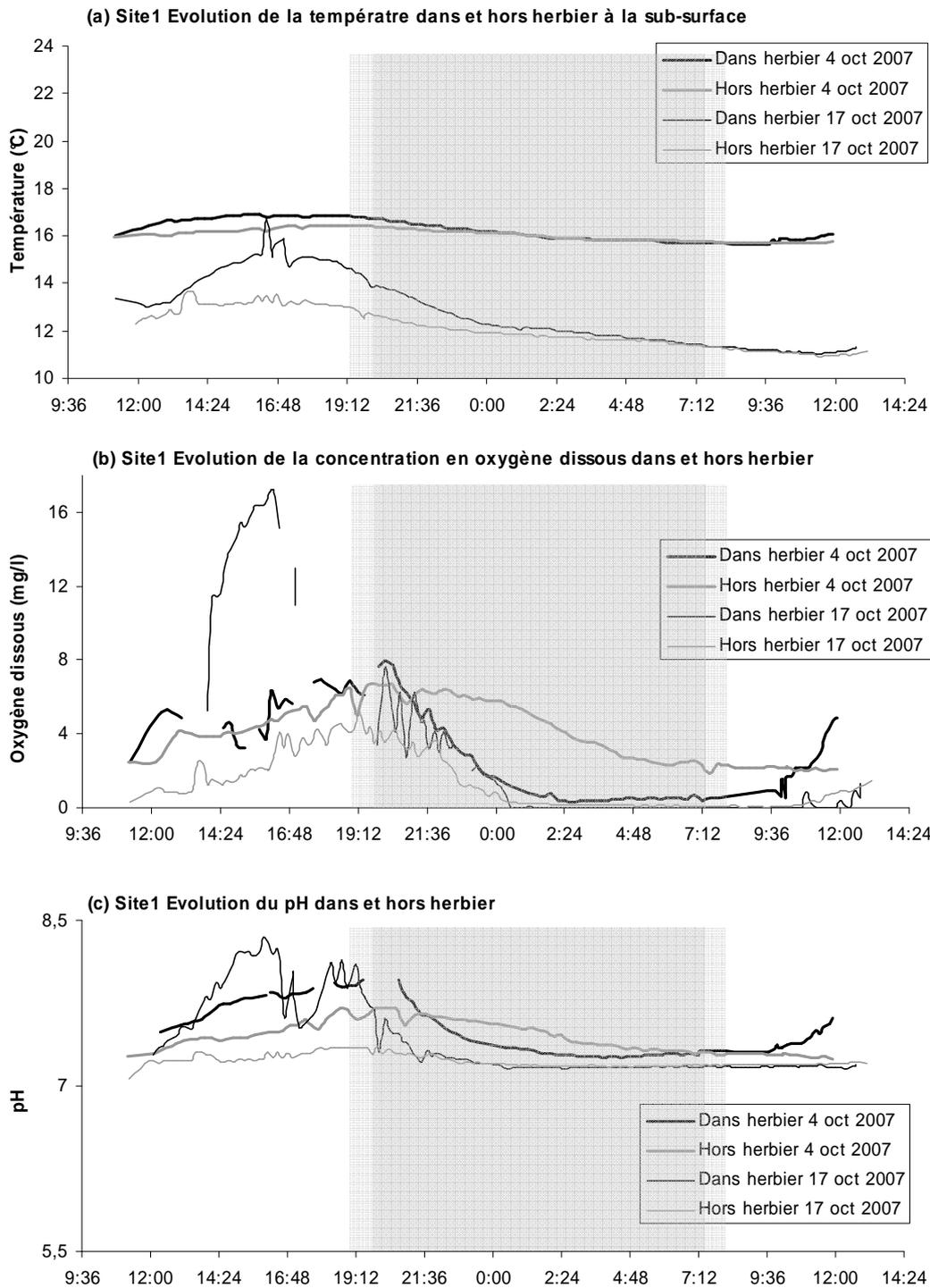


Figure 40 : Evolution de la température (a), de l'oxygène dissous (b) et du pH (c) mesurés à la sub-surface au sein d'un herbier dense de *L. peploides* et hors de l'herbier, sur le site 1 (Chapeau bas) lors des deux campagnes de mesure d'octobre 2007. Les zones grisées correspondent à la nuit.

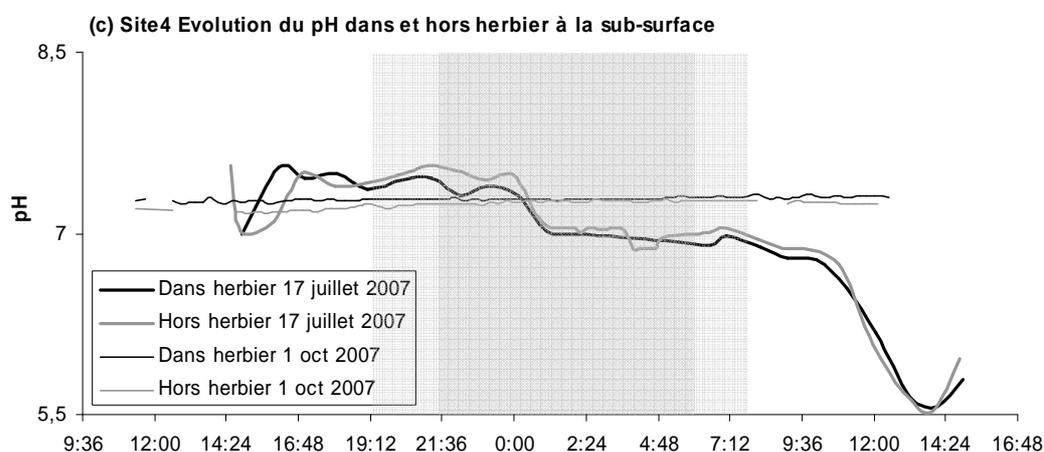
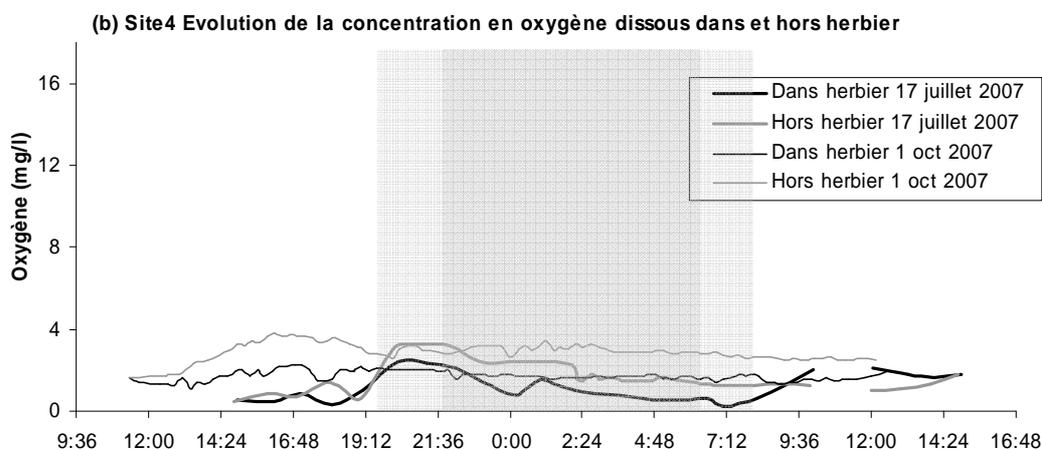
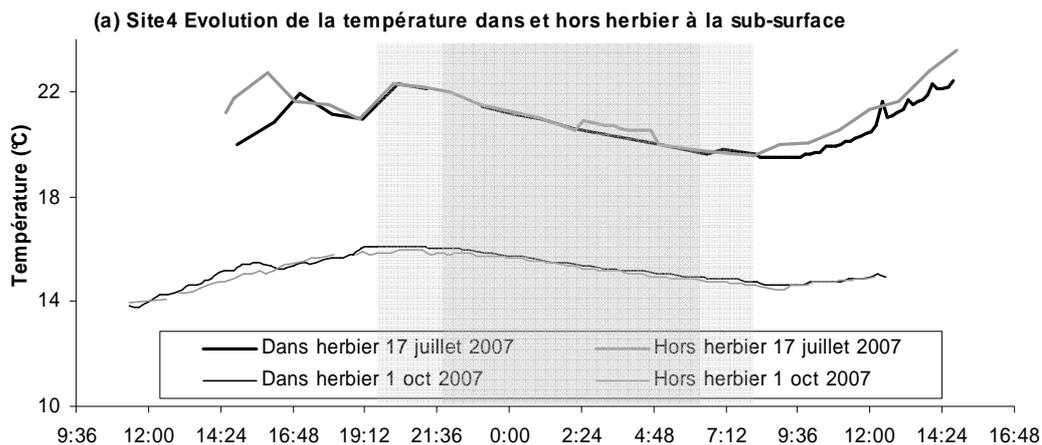


Figure 41 : Evolution de la température (a), de l'oxygène dissous (b) et du pH (c) mesurés à la sub-surface au sein d'un herbier dense de *L. peplodes* et hors de l'herbier, sur le site 4 (Joli coeur) lors des deux campagnes de mesure (juillet et octobre 2007). Les zones grisées correspondent à la nuit.

Le **pH** évolue de façon très contrastée entre les campagnes de mesures et entre les deux sites. Sur le site 1, le pH dans et hors herbiers reste toujours faiblement basique à neutre. Au sein de l'herbier de *L. peplodes*, le passage à 8,35 unités pH à 16h est peut être lié à une très forte activité photosynthétique, bien que les mesures aient été effectuées mi-octobre ou à un défaut d'appareillage. Ce pic se retrouve sur les deux autres paramètres mesurés (température et oxygène) et survient entre deux interventions sur l'appareillage. Globalement, le pH dans l'herbier est supérieur à celui hors herbiers surtout entre midi et 19h. Sur le site 4, le pH évolue totalement différemment lors des deux campagnes de mesures journalières. En juillet, les pH dans et hors herbier évoluent de façon identique. Ils varient énormément passant de basique (en moyenne 7,4) en fin de journée à très acide (en moyenne 6,1 ; minimum de 5,5) en fin de matinée. Ces valeurs très acides semblent aberrantes et devraient plutôt se situées autour des 6,8 unités. A l'inverse, en octobre, le pH reste stable et faiblement basique tout au long de la journée.

La **conductivité** prend en compte les éléments chimiques tels que le calcium, le magnésium, l'alcalinité, les sulfates, les carbonates et les hydrogénocarbonates mais aussi les formes ioniques dissoutes de l'azote et du phosphore. Elle peut, entre autres, indiquer une alimentation par la nappe phréatique, généralement très chargée en composés minéraux. Dans les annexes de la Loire, la conductivité se démarque de celle mesurée dans le lit principal dès que leur déconnexion est effective (Bacchi, 2000). Les mesures ponctuelles réalisées sur les annexes hydrauliques sont pour le site1 proches de celles du lit vif de la Loire à la même période (Site 1 entre 283 et 417 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$; la Loire à Avoine 359 à 410 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). Par contre, la conductivité du site 4 est très élevée (622 à 743 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) en juillet comme en octobre 2007.

Les profils verticaux (Annexe 2) sur le site 4, montrent que les températures en juillet sont plus fortes, le matin (8h40) hors herbiers, jusqu'à une profondeur de 80cm. Par contre, à midi en juillet (site 4) comme en octobre (site 4 et 1), les températures dans et hors herbiers sont identiques. Elles restent stables ou diminuent de 1°C sur le site 1, alors qu'elles atteignent 14°C en profondeur sur le site 5, quelque soit la température de surface. Le pH, est stable sur chaque site (environ 7) à chaque date, heure de la journée et profondeur.

2. Effet des *Ludwigia* sur les communautés végétales

2.1 Les communautés présentes dans les annexes hydrauliques

De nombreux relevés ont été effectués sur six annexes hydrauliques de Loire moyenne. Les caractéristiques physiques des sous-quadrats ont été détaillées précédemment (troisième partie 2.1 et 2.2). Au sein des annexes, il a été observé parmi les paramètres abiotiques étudiés que seules les caractéristiques de présence et de hauteur d'eau varient au cours du temps. Celles-ci ont été utilisées afin de différencier les communautés végétales.

2.1.1 Les communautés aquatiques

Seuls trois sites (Site 1, Site 2 et Site 4) comprennent des sous-quadrats restant en eau lors des cinq campagnes de relevés réalisées en 2005. Au sein de ces sous-quadrats des hydrophytes ainsi que quelques héliophytes ont été notées. *L. peploides* domine fortement suivi de *Ceratophyllum demersum*. Ces deux taxons sont présents sur les trois sites.

Tableau XV : Richesse taxonomique (S) hors *L. peploides*, sur chaque site restant en eau lors de chaque campagne et richesse taxonomique toutes campagnes confondues (N : nombre de sous-quadrats)

	Site 1 N=12	Site 2 N=8	Site 4 N=4
Campagne 1	5	0	2
Campagne 2	8	0	1
Campagne 3	9	2	2
Campagne 4	3	2	2
Campagne 5	4	1	9
S Totale	9	3	9

Le site 2 est le moins riche en taxons. La richesse taxonomique maximale relevée lors des cinq campagnes est seulement de deux hors *L. peploides*. *Potamogeton crispus* et *Rorippa amphibia* ont été notées une seule fois chacune. Ces quadrats se distinguent par un substrat plus grossier (galets et graviers) et peu de vase (maximum 5 cm). Ces conditions résultent de la connexion avec le chenal principal de la Loire plus fréquente (connexion amont-aval vers 350m³ s⁻¹ à Tours) que sur les autres annexes étudiées. Ces perturbations hydrauliques assez fréquentes limitent sans doute le développement et l'implantation de nombreux macrophytes.

Les sites 1 et 4 sont des annexes plus stables hydrologiquement. Des variations de niveaux d'eau ont été observées mais pas de connexion amont-aval entre mai et octobre 2005. Ces sites comprennent une végétation plus diversifiée. Leur richesse taxonomique maximale est de 9, début août sur le Site 1 et fin septembre pour le Site 4.

La végétation du site 1 est exclusivement constituée d'hydrophytes flottantes ou fixées. Cette végétation strictement aquatique est à relier à la présence d'eau sans discontinuité sur l'année avec des hauteurs toujours supérieures à 15 cm. *L. peploides* et *C. demersum* dominent fortement à la fois en fréquence de présence et en recouvrement suivi des *Lemna minor/L. minuta*, *L. trisulca* et *Spirodela polyrhiza*. Ces hydrophytes flottantes sont présentes fréquemment à de faibles recouvrements. *Potamogeton crispus*, *P. pectinatus* et *P. trichoides* ainsi que deux espèces exotiques, *Egeria densa* et *Elodea nuttallii* sont présentes ponctuellement.

Sur le site 4, un seul quadrat de 1 m² est resté en eau tout au long de la saison. Les hauteurs d'eau étant faibles en fin d'été (2 à 3 cm), des héliophytes ou thérophytes de vases exondées apparaissent en fin de saison (fin août et fin septembre) comme *Agrostis stolonifera* et *Bidens frondosa*. Sur ce quadrat, début août, des characées en faible proportion (4%), ont été notées. Elles n'ont pas été retrouvées lors des campagnes suivantes. Sur l'ensemble des relevés et des sites, ce taxon n'a été trouvé qu'à cet endroit.

2.1.2 Les communautés en milieu asséchant

Parmi les relevés, les sous-quadrats s'asséchant pendant au minimum deux mois ont été distingués. Sur les 1448 relevés, 46% des sous-quadrats inventoriés ont été asséchés, au minimum, de la mi-juin à fin septembre 2005 e.g. plus de trois mois.

Sur l'ensemble des relevés, 15% sont colonisés exclusivement par *L. peploides* et 10% exclusivement par *L. grandiflora*. Sur ces relevés aucune autre espèce n'a été notée. Les recouvrements des *Ludwigia* sont élevés, quelle que soit la date : en moyenne supérieur à 90% (Tableau XVI).

Sur le reste des relevés, en présence ou absence de *Ludwigia*, les taxons floristiques présents recouvrent plus d'un quart des sous-quadrats (recouvrements cumulés). Bien que les recouvrements entre les relevés soient toujours très variables, en moyenne, ils augmentent progressivement de mi juin à début août puis diminuent légèrement. Les indices

biocénétiques suivent la même évolution au cours de la saison. La richesse taxonomique au sein des sous-quadrats (sans prise en compte des *Ludwigia*) oscille autour de quatre espèces avec un maximum de 15 espèces début août 2005. L'indice de diversité (H') reste assez faible. Il dépasse rarement les 2,5.

Bien que de grandes variations entre les relevés soient observées lors de chaque campagne, les recouvrements et indices biocénétiques sont significativement supérieurs (Z-test ; $p < 0,05$) lorsque les *Ludwigia* sont absentes des relevés. Les indices de diversités sont identiques en présence ou absence de *Ludwigia*, mi-juin, mi-juillet et fin septembre 2005.

Plus précisément, en distinguant les relevés lorsque *L. peploides*, *L. grandiflora* ou les deux *Ludwigia* sont présents en mélange, des nuances apparaissent (Tableau XVI). Les recouvrements cumulés des taxons floristiques en présence de *L. peploides* sont, quelque soit la campagne considérée, toujours inférieurs aux recouvrements des taxons ayant crû sur un espace sans *Ludwigia*. Seul fin août 2005, les recouvrements des taxons sans présence de *Ludwigia* sont significativement supérieurs à l'ensemble des relevés effectués en présence de *Ludwigia*.

En début de saison (mi-juin), les richesses taxonomiques (S) sont toutes égales. Par la suite, les richesses taxonomiques en absence de *Ludwigia* se différencient et sont alors supérieures, mi-juillet à la richesse relevée en présence de *L. peploides*, mais pas de *L. grandiflora* ou des deux *Ludwigia* en mélange. Lors des trois campagnes suivantes, la richesse taxonomique en présence de *L. grandiflora* est inférieure à celle en absence de *Ludwigia*.

L'indice de diversité (H') est par contre similaire en présence ou absence de *Ludwigia* lors des deux premières campagnes. Lors des campagnes suivantes, H' est significativement inférieur en présence de *L. grandiflora* par rapport aux relevés sans *Ludwigia*. Par contre, lors de ces campagnes, H' ne se différencie pas que les *Ludwigia* soient absentes ou que *L. peploides* soit présente.

Tableau XVI : Recouvrements et indices biocénétiques en présence et absence des *Ludwigia* envahissantes ((min) moyenne±écart type (max))

Campagne	1, mi-juin	2, mi-juillet	3, début août	4, fin août	5, fin septembre
<i>L. peplodes</i> seule					
N	37	50	40	45	41
Recouvrement (%)	(1) 89,9 ± 26,8 (100)	(80) 99,6 ± 2,8 (100)	(100) 100 ± 0 (100)	(4) 97,9 ± 14,3 (100)	(60) 98,9 ± 6,3 (100)
<i>L. grandiflora</i> seule					
N	31	31	25	26	25
Recouvrement (%)	(45) 95,7 ± 10,8 (100)	(100) 100 ± 0 (100)	(98) 99,9 ± 0,4 (100)	(100) 100 ± 0 (100)	(100) 100 ± 0 (100)
En présence de <i>L. peplodes</i>					
N	110	97	108	88	92
Richesse taxonomique	(1) 2,6 ± 1,3 (7)*	(1) 3 ± 1,8 (9)a	(1) 5 ± 3,5 (15)a,c	(1) 4,6 ± 3 (12)a,b	(1) 4,6 ± 3,2 (14)a,b
Recouvrement (%)	(0,1) 21,8 ± 29,7 (105)a	(1) 42 ± 38,6 (136)a	(0,3) 62,6 ± 51,8 (195)a	(1) 55,4 ± 47,5 (151)a	(1) 58,6 ± 55,4 (184,1)a
Indice de Shannon	(0) 0,72 ± 0,7 (2,55)*	(0) 0,82 ± 0,7 (2,31)*	(0) 1,3 ± 0,87 (3,06)a,b	(0) 1,27 ± 0,83 (3,12)a,b	(0) 1,23 ± 0,74 (2,74)a,b
En présence de <i>L. grandiflora</i>					
N	36	32	38	37	38
Richesse taxonomique	(1) 2,6 ± 1,5 (6)*	(1) 3,5 ± 2,1 (9)b	(1) 4,4 ± 3,1 (10)a	(1) 4,1 ± 2,7 (10)a	(1) 4 ± 3 (11)a
Recouvrement (%)	(0,1) 28,3 ± 37,3 (124)b	(1) 57,3 ± 47,4 (145)b	(0,1) 77,8 ± 59,8 (186)a	(1) 64,1 ± 48,4 (154)a	(1) 54,5 ± 49,3 (159)a
Indice de Shannon	(0) 0,73 ± 0,7 (2,04)*	(0) 0,85 ± 0,72 (2,15)*	(0) 0,99 ± 0,85 (2,36)a	(0) 0,95 ± 0,76 (2,43)a	(0) 0,92 ± 0,86 (2,64)a
En présence des deux <i>Ludwigia</i> envahissantes					
N	6	6	8	10	8
Richesse taxonomique	(1) 1,7 ± 0,5 (2)*	(1) 2,8 ± 1,7 (5)a,b	(2) 4,5 ± 2,9 (11)b	(1) 2,4 ± 1,6 (5)a	(1) 2,8 ± 1,6 (5)a,b
Recouvrement (%)	(1) 9 ± 11 (25)a,b	(1) 37 ± 39,5 (105)a,b	(2) 46,1 ± 61,1 (155)a,b	(0,1) 14,7 ± 22,4 (62)a	(1) 22,4 ± 29,7 (87)a
Indice de Shannon	(0) 0,47 ± 0,43 (0,92)*	(0) 0,88 ± 0,78 (1,92)*	(0,92) 1,56 ± 0,62 (2,68)c	(0) 0,84 ± 0,79 (2)a	(0) 1,02 ± 0,72 (1,93)a,b
En absence des deux <i>Ludwigia</i> envahissantes					
N	66	69	51	66	78
Richesse taxonomique	(1) 3 ± 1,4 (8)*	(1) 4 ± 1,7 (8)b	(2) 6,7 ± 2,4 (13)b,c	(2) 5,6 ± 2,3 (10)b	(2) 5,5 ± 2,4 (11)b
Recouvrement (%)	(0,1) 55 ± 40,2 (115)b	(1) 88,5 ± 44,2 (183)b	(2,1) 116,2 ± 50,7 (206)b	(5) 103,5 ± 40,9 (243)b	(0,3) 80,4 ± 47,6 (168)a
Indice de Shannon	(0) 0,55 ± 0,53 (2)*	(0) 0,96 ± 0,67 (2,28)*	(0,17) 1,59 ± 0,62 (2,7)b,c	(0,14) 1,44 ± 0,72 (2,53)b	(0,17) 1,34 ± 0,74 (2,71)b

Tests statistiques pour chaque campagne : * : statistiquement identique Kruskal & Wallis p>0,05; Lettres en minuscule : statistiquement différent Wilcoxon p<0,05

La forte variabilité des relevés entraîne, à première vue, des relations linéaires entre les recouvrements de *Ludwigia*, ceux cumulés des autres taxons floristiques et les indices biocénétiques faibles ($|r| < 0,6$, Figure 42 et Figure 44). Par contre, au seuil de significativité de 5%, hormis entre les recouvrements cumulés des taxons floristiques hors *Ludwigia* et l'indice de Shannon (H') (Figure 44b), la variable auxiliaire (t_r) est largement supérieure à la valeur seuil (t_α) (Test de significativité du test de Pearson (Scherrer, 1984)). Les coefficients de corrélation linéaire de Pearson sont donc fortement significatifs. Les relations linéaires entre les différentes variables peuvent donc être étudiées.

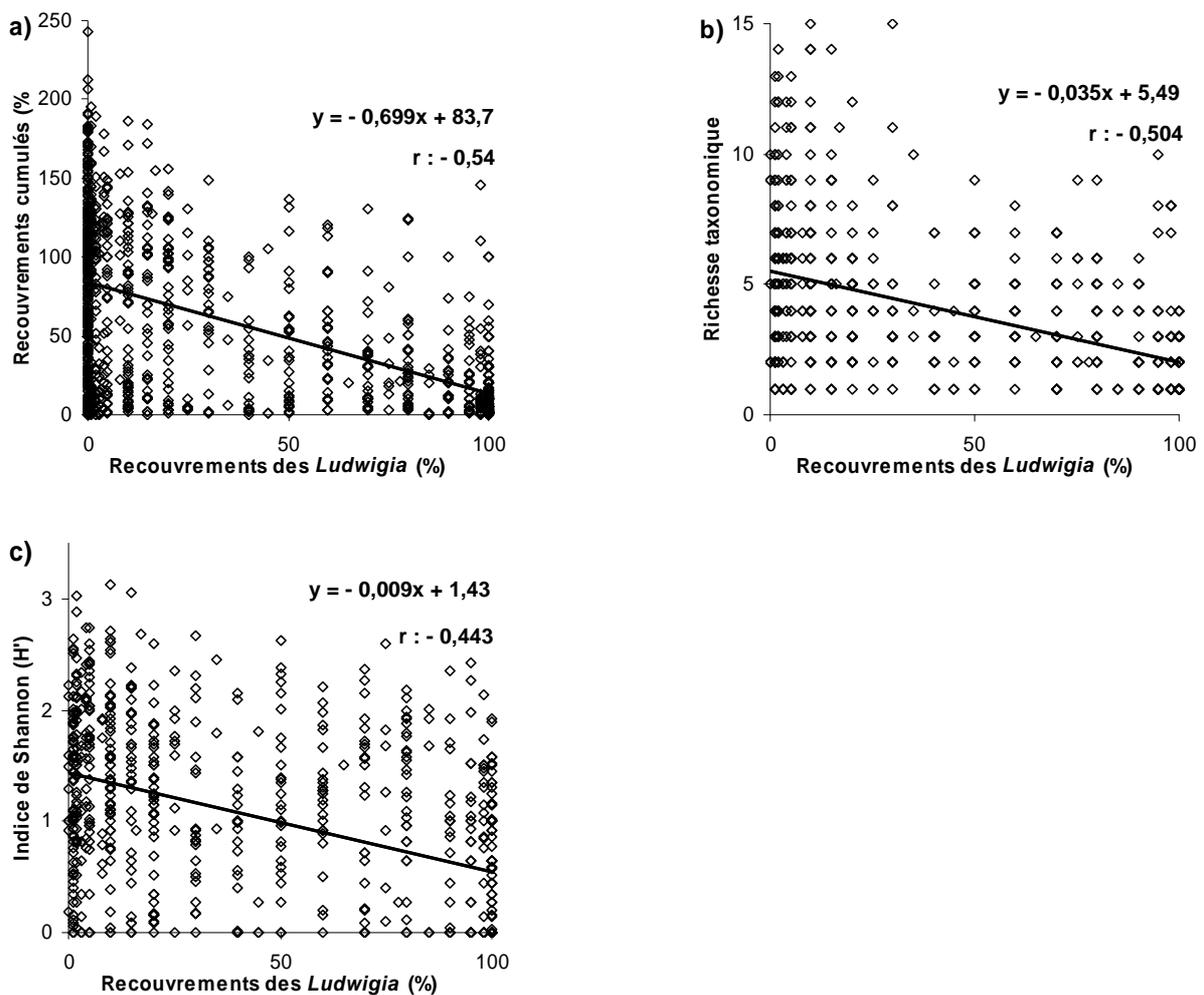


Figure 42 : Relations entre les recouvrements cumulés des taxons floristiques hors *Ludwigia* (a), les indices biocénétiques (b et c) et les recouvrements cumulés des deux *Ludwigia* sur les sous-quadrats s'asséchant des annexes hydrauliques. r : coefficient de corrélation linéaire de Pearson

Sur les quadrats s'asséchant, les recouvrements cumulés des taxons floristiques ainsi que la richesse taxonomique (S) et l'indice de Shannon (H') sont liés négativement aux recouvrements des *Ludwigia* (respectivement r : -0,54, r : -0,504 et r : -0,443, Figure 42).

L'augmentation des recouvrements de *Ludwigia* entraîne donc la diminution des trois autres paramètres mesurés.

L'ACP centrée normée sur les paramètres abiotiques et la richesse taxonomique (hors *Ludwigia*) est présentée ici sur le premier plan factoriel composé des deux premiers facteurs représentant 62% de l'inertie totale. Le troisième axe factoriel représente lui 20% de l'inertie totale. Les profondeurs de vase et l'ensoleillement sont corrélés positivement au premier axe (respectivement 72% et 62%). La richesse taxonomique est corrélée négativement (63%) à ce même axe. Le second axe est expliqué à 75% par la granulométrie de surface. Les hauteurs d'eau sont fortement corrélées au troisième axe (74%). Les sous-quadrats les plus riches en taxons végétaux se situent dans les endroits les plus ombragés et ayant des profondeurs de vase faibles. C'est aussi à cet endroit que la majorité des sous-quadrats non envahis par les *Ludwigia* se retrouvent.

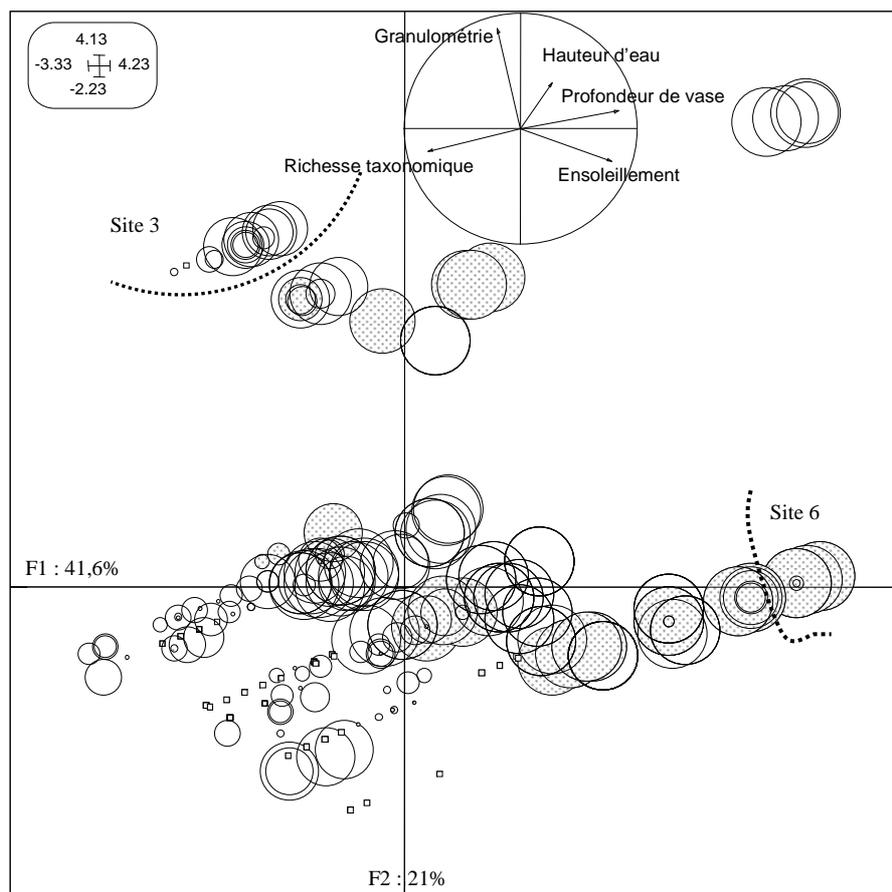


Figure 43 : Sous-quadrats s'asséchant des annexes hydrauliques, ordonnés en fonction des paramètres abiotiques et de la richesse taxonomique (hors *Ludwigia*) sur l'ensemble des annexes hydrauliques étudiées lors de la campagne 3 (début août 2005). Ordination par ACP centrée normée. L'aire des cercles projetés est proportionnelle à l'abondance des *Ludwigia* sur les sous-quadrats. Cercles grisés : *L. grandiflora*, cercles avec trame pointillée : *L. peploides* ; □ : sous-quadrat sans *Ludwigia*

Les sous-quadrats du site 6 qui se distinguent sur l'axe 1 de l'ACP sont caractérisés par de fortes profondeurs de « vase » (>120cm), un ensoleillement important (plus de 12h/jour en été) et l'absence de tout autre taxon floristique mis à part *L. grandiflora*.

En revanche, la granulométrie est très peu corrélée à la richesse taxonomique. De fortes richesses taxonomiques sont notées aussi bien sur des substrats sableux (ce qui correspond à la majorité des relevés) qu'en présence de blocs d'enrochement (site 3).

Les relations entre les recouvrements cumulés des taxons floristiques autres que les *Ludwigia* et les indices biocénotiques (S et H') diffèrent en présence ou non des *Ludwigia*. En présence des *Ludwigia*, S et H' augmentent de façon significative avec les recouvrements cumulés des taxons (Figure 44). En absence de *Ludwigia*, H' n'est pas lié aux recouvrements cumulés des taxons floristiques et S augmente en même temps que les recouvrements cumulés. Cette augmentation est, par contre, moins importante qu'en présence de *Ludwigia* dans les relevés (Figure 44a).

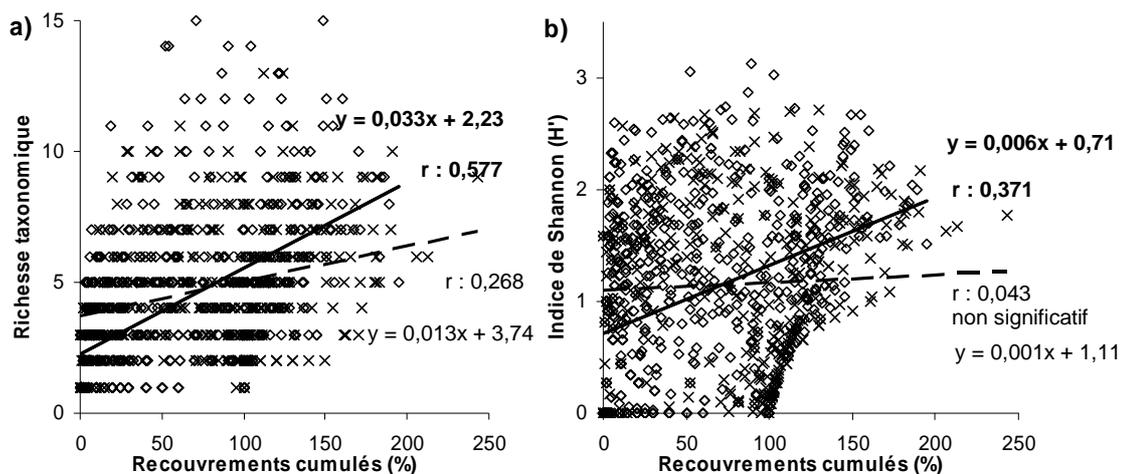


Figure 44 : Relation entre les recouvrements cumulés des taxons floristiques, la richesse taxonomique (a) et l'indice de diversité (b) sur les sous-quadrats s'asséchant des annexes hydrauliques. \diamond : relevé avec *Ludwigia*, \times : relevé sans *Ludwigia*. Les droites indiquent les corrélations linéaires de Pearson (ligne continue en présence des *Ludwigia*, ligne pointillée en absence des *Ludwigia*). r : coefficient de corrélation linéaire de Pearson

Les relations entre abondance des Jussies et composition des communautés végétales ont été explorées par des analyses en composantes principales, en utilisant les relevés correspondants à la date pour laquelle la communauté végétale est à son maximum de développement (campagne 3, août 2005). Le traitement des relevés en présence-absence, i.e. sans tenir compte des abondances relatives des 81 taxons, révèle une différenciation des

communautés en fonction de la présence ou non des *Ludwigia* (Figure 45). En effet, les quadrats avec de forts recouvrements de l'une ou de l'autre des Jussies se retrouvent majoritairement avec de faibles valeurs sur le plan factoriel (côté gauche), tandis que les sous-quadrats sans ou avec des faibles abondances de Jussies sont caractérisés par la présence d'un nombre relativement important d'autres espèces.

Sur le premier axe, cinq taxons floristiques contribuent chacun à plus de 30% de son inertie. Il s'agit, dans l'ordre décroissant de leur contribution : *Plantago major* L., *Bidens frondosa* L., *Mentha arvensis* L., *B. tripartita* L. et *Agrostis stolonifera* L.. Ces cinq taxons contribuent positivement au premier axe. *Rorripa amphibia* (L.) Besser, *Phalaris arundinacea* L. et *Polygonum hydropiper* L./*P. mite* Schrank contribuent positivement chacun à plus de 20% de l'inertie du second axe. *Paspalum distichum* L. contribue négativement à 55% de l'inertie du second axe. Les espèces caractérisant le plus le plan factoriel créé par les deux premiers axes de l'analyse sont toutes des espèces poussant au bord de l'eau, sur les berges des rivières (Lambinon et al., 1999). L'écologie de ces espèces diffère sensiblement. Le premier axe se caractérise en positif par des espèces thérophytes ou hémicryptophytes, poussant sur des zones qui peuvent être humides (prairies humides, bords des eaux), aussi bien sur de la vase que sur des graviers. Le second axe est caractérisé principalement par des hélrophytes (thérophytes pour les *Polygonum*). Ces taxons supportent des contrastes de niveaux d'eau plus importants que les taxons caractéristiques de l'axe 1. Le paspale est opposé aux autres taxons, il supporte de plus longues immersions et des perturbations plus fréquentes ou plus fortes (courant plus important pouvant remanier les sédiments).

Si l'on tient compte de l'abondance respective des espèces (Figure 46), l'ordination des sous-quadrats en fonction de leur végétation se fait différemment : les sous-quadrats se différencient principalement en fonction de la présence des taxons *Agrostis stolonifera* L. (axe 1), *Galium palustre* L., *Polygonum amphibium* L. et *Paspalum distichum* L. (axe 2, Figure 46), taxons très dominants chacun sur un petit groupe de sous-quadrats où les Jussies sont absentes (Figure 46, zones séparées par des pointillées). Ces taxons assez couvrants (*A. stolonifera* L. >69%, et/ou de *Galium palustre* L. >72%) sont susceptibles d'entrer en compétition pour l'espace avec les *Ludwigia*. Ces deux taxons, même s'ils supportent de faibles inondations, ont plutôt un caractère terrestre. Le milieu asséché sur une longue période leur est plus favorable qu'aux *Ludwigia*. Les autres relevés non colonisés par les *Ludwigia* sont dispersés à travers cette ordination, ne présentent donc pas de profil spécifique commun.

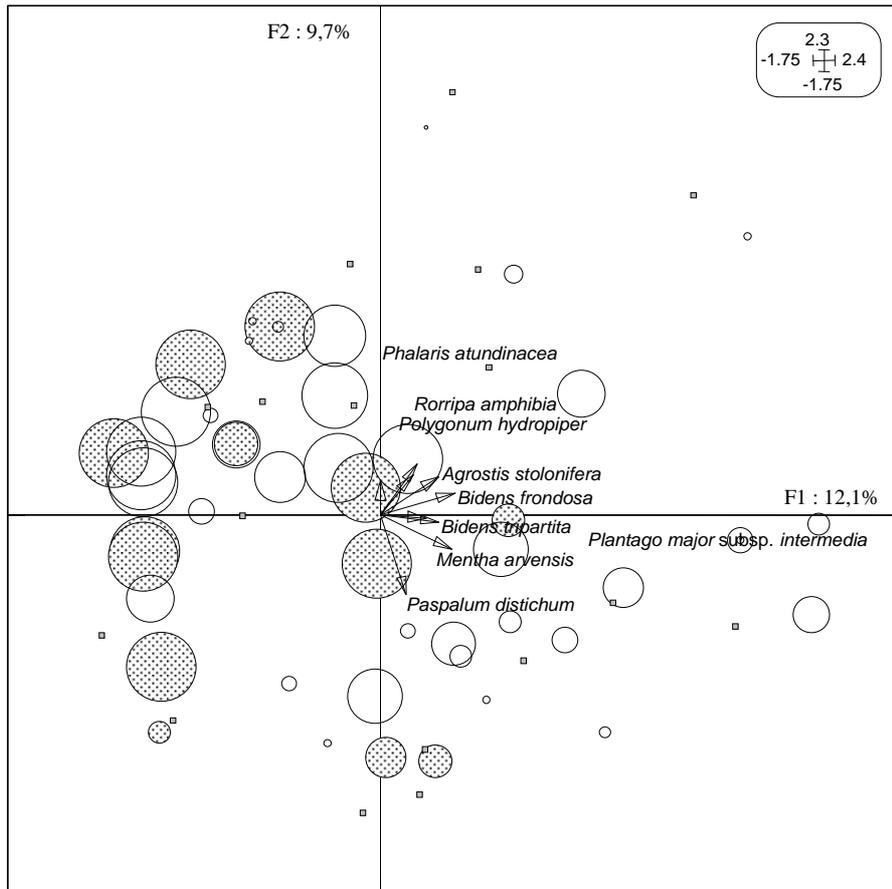


Figure 45 : Sous-quadrats s'asséchant des annexes hydrauliques, ordonnés en fonction de leur végétation (présence uniquement) hors *Ludwigia* et projection des abondances des *Ludwigia* sur chaque sous-quadrat. Ordination par ACP centrée utilisant les présence/absence des taxons floristiques (campagne 3). L'aire des cercles projetés est proportionnelle à l'abondance des *Ludwigia* sur les sous-quadrats. Cercles grisés : *L. grandiflora*, cercles avec trame pointillée : *L. peploides*. Les variables floristiques faiblement explicatives ont été supprimées de la représentation graphique afin d'améliorer la lisibilité. □ : sous-quadrat sans *Ludwigia*

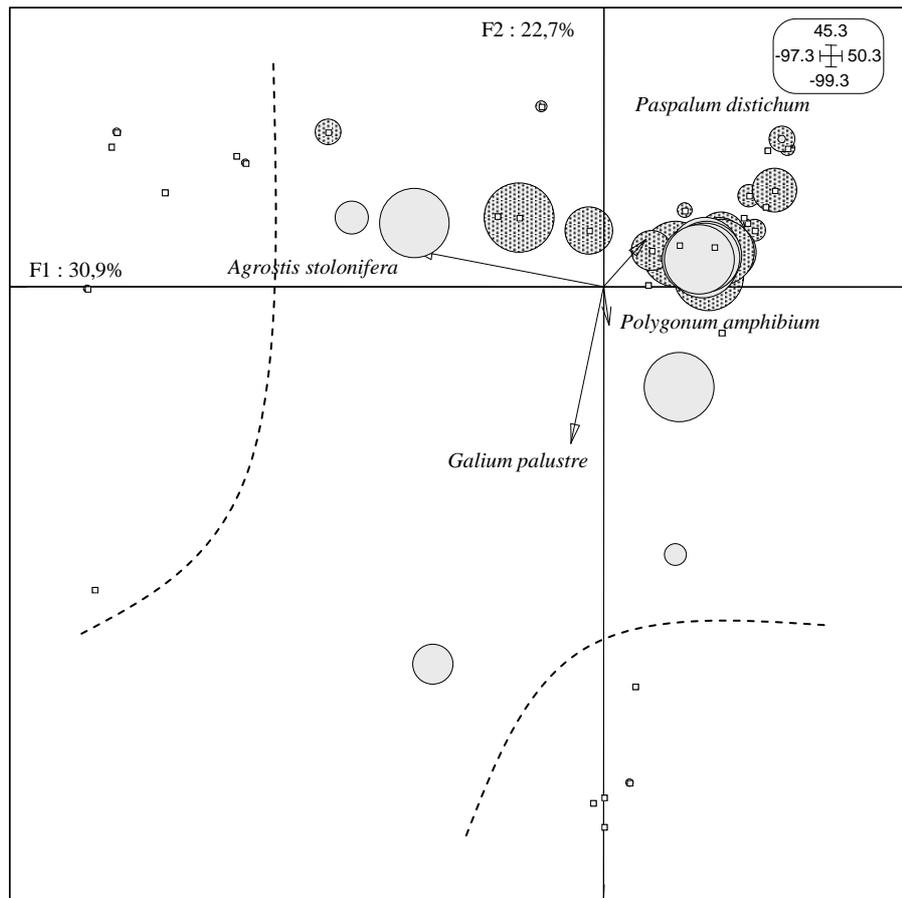


Figure 46 : Sous-quadrats s'asséchant des annexes hydrauliques, ordonnés en fonction de leur végétation (espèces et leur abondance) hors *Ludwigia* spp. et projection des abondances des *Ludwigia* sur chaque sous-quadrat. Ordination par ACP centrée utilisant les recouvrements des taxons floristiques lors de la campagne 3, début août 2005. L'aire des cercles projetés est proportionnelle à l'abondance des *Ludwigia* sur les sous-quadrats. Cercles grisés : *L. grandiflora*, cercles avec trame pointillée : *L. peploides*. Les variables floristiques faiblement explicatives ont été supprimées de la représentation graphique afin d'améliorer la lisibilité. □ : sous-quadrat sans *Ludwigia*

2.2 Effet de la compétition des *Ludwigia* sur les espèces aquatiques présentes au sein des annexes hydrauliques

Cette partie comprend un article intitulé « Impact des *Ludwigia* exotiques envahissantes sur les communautés d'hydrophytes : existe-t-il un effet de la compétition ? », Ruaux B., Greulich S., Haury J., Berton J.-P., in press. in Bonis, A. (ed.), Actualité de la recherche en écologie des communautés végétales. Lavoisier, collection Tec&Doc. (Dans l'article ci-dessous le site numéro 3 correspond au site numéro 6 de ce travail).

Impact des *Ludwigia* exotiques envahissantes sur les communautés d'hydrophytes : existe-t-il un effet de la compétition ?

Deux espèces de *Ludwigia* exotiques, *L. peploides* (Kunth) Raven subsp. *montevidensis* (Spreng.) Raven et *L. grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet subsp. *hexapetala* (Hooker & Arn.) Nessim & Kartesz, communément appelées Jussies, étendent leur aire de répartition en France depuis une centaine d'années. Dans leurs sites d'implantation, ces amphiphytes développent généralement des herbiers quasi mono-spécifiques, entraînant potentiellement des modifications importantes du fonctionnement écologiques des milieux (Muller, 2004).

Présentes sur la Loire depuis la fin des années 1970 (Corillion, 1995), elles sont aujourd'hui largement répandues sur le cours moyen et aval du fleuve. Elles y colonisent principalement les habitats de grèves et les annexes hydrauliques. Au sein de ces annexes, Cornier (2002) indique une compétition probable avec la végétation aquatique et amphibie.

Cette étude teste par une expérimentation *in situ* sur trois annexes hydrauliques de Loire moyenne l'effet de la présence des *Ludwigia* sur l'expression du pool local d'espèces végétales en milieu aquatique. L'objectif de cette étude étant de voir si le développement des autres macrophytes est limité par la densité des jussies.

1. Matériel et méthode

Sur deux annexes hydrauliques (sites 1 et 2) envahies par *L. peploides* et une annexe (site 3) envahie principalement par *L. grandiflora*, trois manipulations de densités des Jussies ont été réalisées en 2006. En mai, sur site, six quadrats de 4m² (2 m x 2 m) ont été implantés aléatoirement au sein des herbiers de *Ludwigia*. Parmi ceux-ci ont été tirés au hasard :

- deux quadrats « témoin » sur lesquels aucune manipulation n'a été réalisée,
- deux quadrats où le recouvrement initial de *Ludwigia* a été diminué de moitié (Ar. ½),
- et deux quadrats où la totalité des *Ludwigia* présentes ont été arrachées manuellement (Ar. tot).

Les arrachages ont consisté à prélever les tiges visibles des *Ludwigia* ainsi que, au mieux possible, leurs racines. Lors de ces interventions, l'ensemble des autres espèces

végétales présentes a été conservé. Quatre relevés ont été effectués entre mi mai et début août, chacun suivi d'un arrachage total ou partiel des repousses, en fonction du traitement appliqué.

Lors de chaque relevé, la hauteur d'eau et l'épaisseur de substrat meuble ont été notées. Pour le matériel végétal, les taxons ont été déterminés et leurs recouvrements estimés à l'aide d'une grille comportant des cellules de 20 cm de côté.

Après avoir testé la normalité des données recueillies, des tests non paramétriques de Wilcoxon, avec correction de Bonferroni du seuil de significativité, si nécessaire, ont été réalisés (logiciel : SYSTAT version 11). Ces tests ont mis en évidence ou non les différences entre les traitements ou les dates pour les différents paramètres mesurés (hauteurs, recouvrements). Les données chiffrées du texte correspondent aux moyennes \pm erreur standard.

2. Résultats

2.1. Caractéristiques physiques des sites étudiés

2.1.1. Hauteurs d'eau

Lors de chaque campagne de mesure, les hauteurs d'eau sont similaires entre les trois traitements au sein d'un même site ($\alpha' > 0,017$, i.e. 5% pour 3 comparaisons). Les hauteurs d'eau sont maximales en début de saison (campagne 1 pour le site 3 ($1,19 \pm 0,02\text{m}$), campagne 2 pour les sites 1 ($1,02 \pm 0,02\text{m}$) et 2 ($0,74 \pm 0,01\text{m}$)). Les hauteurs d'eau tendent à diminuer au cours du temps suivant la diminution des débits de la Loire. En août (t3), les sites 1 et 3 sont toujours en eau (respectivement $0,36 \pm 0,01\text{m}$ et $0,28 \pm 0,02\text{m}$) alors que le site 2, se trouve asséché. Sur ce dernier site (site2), une forte augmentation des niveaux d'eau est à noter entre t0 et t1, les hauteurs d'eau passant en moyenne de $0,47 \pm 0,01\text{m}$ à $0,74 \pm 0,01\text{m}$. Le site était, à ce moment, connecté au lit vif de la Loire.

2.1.1. Epaisseurs de substrat meuble (« vase »)

Les épaisseurs de substrat meuble sont variables entre traitements ($\alpha' < 0,017$, i.e ; 5% pour 3 comparaisons) mais restent pour chaque traitement quasi identiques au cours du temps ($\alpha' < 0,013$, i.e. 5% pour 4 comparaisons). Le site 3 est le plus « envasé », avec des épaisseurs de substrat meuble dépassant 60 cm vs une trentaine de centimètres en moyenne sur le site 1

et moins de dix centimètres sur le site 2 [$0,69 \pm 0,02$ m valeurs moyennes sur l'ensemble des campagne et traitements vs $0,22 \pm 0,02$ m (site 1) et $0,09 \pm 0,01$ m (site 2)].

2.2. Diversité végétale

2.2.1 Richesse spécifique et types biologiques

La richesse spécifique est faible sur les trois sites étudiés (tableau 1). Le site 1 possède la plus forte richesse taxonomique (N max = 9). Celle-ci reste stable quelque soit le traitement mis en place.

Pour les deux autres sites, la richesse taxonomique est faiblement augmentée en fin de saison pour le traitement « arrachage total ». Pour le site 2, l'augmentation est consécutive à l'apparition de deux taxons ripariens (*Bidens frondosa* L. et *Phalaris arundinacea* L.). Pour l'annexe hydraulique 3, l'apparition de *L. peploides* au sein d'un herbier constitué principalement de *L. grandiflora* augmente la richesse spécifique. Ce taxon était sans doute présent en début de saison mais non identifié car la morphologie des deux *Ludwigia* est très proche à ce moment (Dandelot et al., 2005b).

Tableau 1 : Taxons présents et types biologiques.

Espèces présentes	Types biologiques	Site 1			Site 2			Site 3		
		Tém	Ar. 1/2	Ar. tot	Tém	Ar. 1/2	Ar. Tot	Tém	Ar. 1/2	Ar. tot
<i>Ludwigia peploides</i> *	Hydrogéoph.	1	1	1	1	1	1			1
<i>Ludwigia grandiflora</i> *	Hydrogéoph.							1	1	1
<i>Egeria densa</i> *	Hydrogéoph.	1	1	1						
<i>Elodea canadensis</i> *	Hydrogéoph.	1								
<i>Elodea nuttallii</i> *	Hydrogéoph.	1	1	1						
<i>Ceratophyllum demersum</i>	Hydrothér.	1	1	1	1	1		1	1	1
<i>Lemna minor</i> / <i>Lemna minuta</i> *	Hydrothér.	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Lemna trisulca</i>	Hydrothér.	1	1	1				1		
<i>Spirodela polyrhiza</i>	Hydrothér.	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Macro-algues		1	1	1				1	1	1
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	Hydrohémicrypt.									1
<i>Bidens frondosa</i> *	Thér.									1
<i>Phalaris arundinacea</i>	Hél.									1

Hydrogéoph. : Hydrogéophyte ; Hydrothér. : Hydrothérophyte ; Hydrohémicrypt. : Hydrohémicryptophyte ; Thér. : Thérophyte ; Hél. : Hélophyte ; * : espèce exotique ; Tém : Témoin ; 1 : présence du taxon au moins lors d'une campagne

Trois types biologiques principaux (Lambinon et al., 1999) peuvent être distingués : (i) les hydrophytes et (ii) une hélophyte et (iii) une thérophyte terrestre riparienne (tableau 1).

Parmi les hydrophytes, les trois sous-catégories sont présentes. Il est à noter que les hydrogéophytes sont toutes des plantes exotiques naturalisées.

2.2.2. Abondances

Au cours de la saison, quelque soit le traitement, une augmentation des pourcentages de recouvrement de *Ludwigia* spp. est observée (figure 1a). Cependant, l'ampleur des recouvrements est variable selon les sites. Les recouvrements pour le traitement « arrachage total » sont toujours significativement inférieurs aux recouvrements évalués sur les quadrats « témoin ». Ce traitement permet, en fin de saison, de diminuer les recouvrements de *Ludwigia* au minimum (site 3) de plus de 20 % et au maximum (site 1) de près de 83 %. En fin de saison, sur l'ensemble des quadrats, les recouvrements de *Ludwigia* sp. sont égaux ou supérieurs à ceux évalués en début d'expérience.

Sur le site 1, les recouvrements cumulés des autres taxons, quelque soit le traitement, présentent une forte augmentation entre t1 et t2 (figure 1b). Cette augmentation est principalement due au fort développement des algues ($8,5 \pm 1,54$ % vs $68,3 \pm 3,07$ %). A t3, les recouvrements du *Ceratophyllum demersum* L. sont significativement plus importants pour le traitement « arrachage total » que pour le « témoin » ($21,0 \pm 4,2$ % vs $7,2 \pm 1,8$ % ; Wilcoxon $\alpha < 0.05$).

Le site 2 présente les plus forts recouvrement de *Ludwigia* et les plus faibles recouvrements cumulés des autres taxons (inférieur à 0.5%, figure 1a et b). Dans les traitements « arrachage total » et « témoin », une diminution importante des recouvrements de l'ensemble des taxons est notée entre t0 et t1. Celle-ci est probablement liée à la brutale augmentation des niveaux d'eau (plus de 20 cm) et à la connexion de l'annexe au lit vif de la Loire pendant cette période. En fin de saison, le substrat est affleurant. Ces nouvelles conditions permettent, mais seulement sur le traitement « arrachage total », l'apparition de deux nouveaux taxons ripariens (recouvrement cumulé de 0% pour témoin et Ar. $\frac{1}{2}$ vs $0,04 \pm 0,03$ % pour Ar total).

Sur le site 3, pour l'ensemble des traitements, une augmentation continue du recouvrement cumulé des autres taxons est observée de t1 à t3 ($0,3 \pm 0,11$ % vs $42,9 \pm 3,4$ %, figure 2b). Celle-ci est principalement due dans un premier temps au développement des algues (t1 : $0,6 \pm 0,6$ % ; t2 : $18,8 \pm 2,37$ %) puis du *Ceratophyllum demersum* L. (t2 : $1,2 \pm 0,27$ % ; t3 : $43,6 \pm 4,04$ %). Mais, à t3, le recouvrement de ce dernier taxon est

significativement moindre pour le traitement « arrachage total » par rapport au « témoin » ($32 \pm 6,12\%$ vs $53,2 \pm 6,69\%$, Wilcoxon $\alpha < 0.05$).

Sur les sites 1 et 3 où des hydrophytes exotiques hors *Ludwigia* sont présentes, leur recouvrement respectif dépasse rarement 1%.

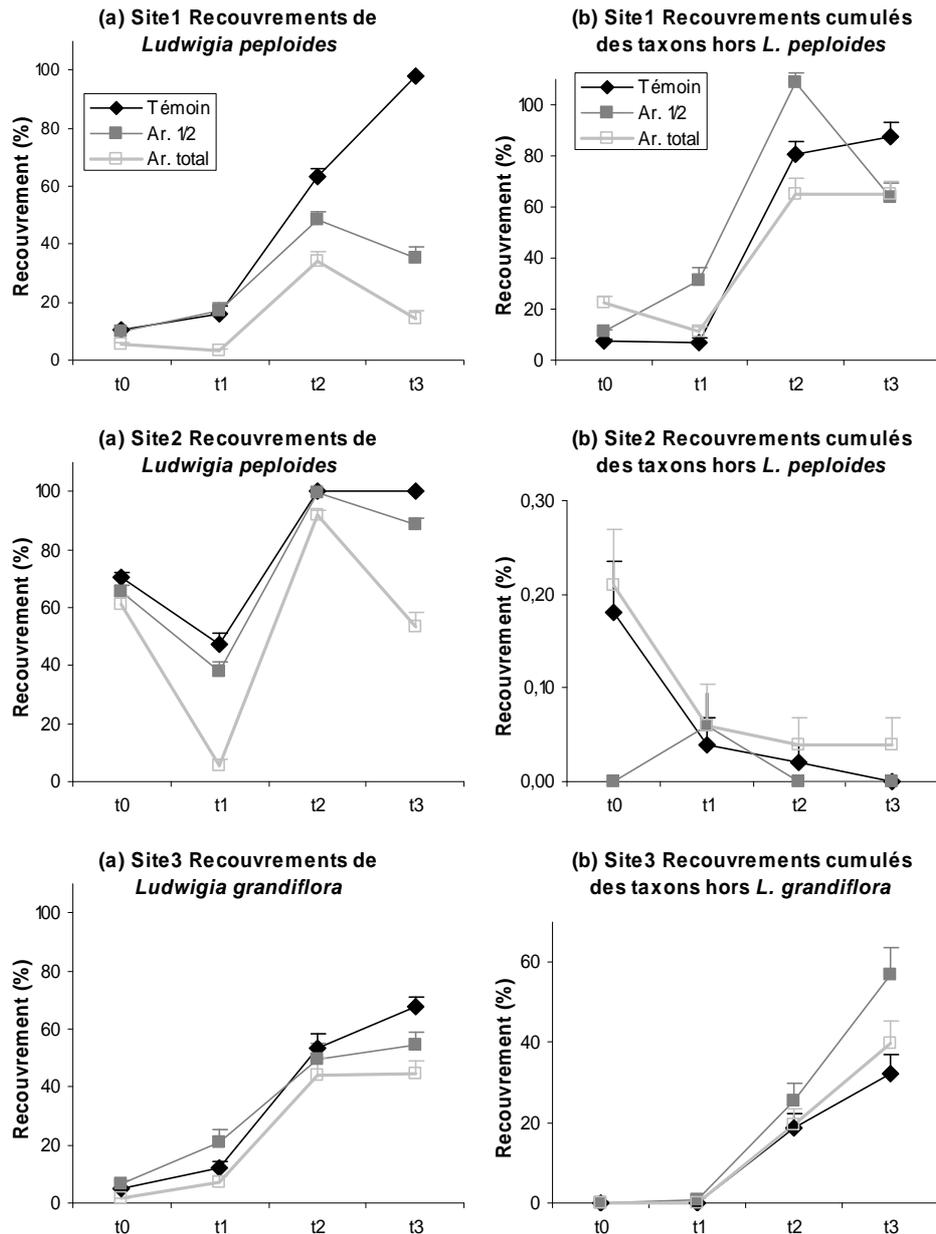


Figure 1 : Evolution des recouvrements du taxon de *Ludwigia* dominant (a) et des recouvrements cumulés des taxons hors *Ludwigia* dominant (b). Les barres d'erreurs représentent les erreurs standard.

3. Discussion

Cette étude démontre que l'arrachage manuel et répété des *Ludwigia* en milieu aquatique peut limiter leur développement. Les herbiers manipulés ne recouvrent pas totalement la surface de l'eau ou du substrat.

Les résultats concernant l'impact négatif des Jussies sur l'abondance et la diversité floristique des milieux aquatiques colonisés sont plus mitigés.

Richesse et composition spécifique

Le cortège spécifique observé est celui typique de milieux aquatiques eutrophes, sans présence d'espèces patrimoniales. Le fait de diminuer la densité des Jussies sur site n'a pas permis de mobiliser d'éventuels propagules (graines ou fragments végétatifs) compris dans la banque de propagules du substrat, à part de manière anecdotique dans le cas du site exondé. Un apport extérieur de propagules lors de l'expérience aurait pu avoir lieu pour le cas du site 2, connecté entre t0 et t1. Plusieurs hypothèses pourront expliquer ce résultat : (i) la banque de propagules est peu développée, malgré le fait que l'ensemble des milieux est régulièrement reconnecté au chenal actif de la Loire lors des crues hivernales, à un moment où les Jussies sont peu visibles à cause de leur mode de repos hivernal en tant que hydrohémicryptophyte, (ii) la banque de propagules ne comporte pas d'autres espèces que celles présentes dans la végétation exprimée, ou (iii) il y a une banque diversifiée de propagules viables, cependant le recrutement de nouvelles espèces est inhibé par un facteur extérieur. Dans cette optique, il serait intéressant de tester un éventuel effet allélopathique des Jussies, espèces dominantes, sur le recrutement d'autres hydrophytes. L'allélopathie des Jussies a été démontrée en laboratoire sur deux espèces cibles *Lactuca sativa* L. et *Nasturtium officinale* R. Brown (Dandelot *et al.*, 2008).

Abondances

Bien que des différences dans les abondances des espèces autres que les Jussies existent entre traitements, ces différences ne vont généralement pas dans le sens attendu sous l'hypothèse d'une pression compétitive par les *Ludwigia*. Ainsi, sur les sites 1 et 3, les espèces autres sont plus abondantes dans les traitements à « arrachage de 50% des Jussies » ou « témoin » que dans les traitements à « arrachage total ». Seul le site 2 montre l'ordre attendu des traitements (abondances Ar. tot > Ar ½ > témoin). Cependant, ces abondances

cumulées sont extrêmement faibles (< 1%), ce qui relativise leur signification biologique : le patron observé pourrait aussi s'expliquer par le fait que sur une placette dégagée de Jussies, les espèces à faible abondance sont davantage visibles. L'espèce dont l'abondance augmente dans les traitements d'arrachage (pour le site 1), *Ceratophyllum demersum*, est une espèce très commune des milieux aquatiques eutrophes.

Toutefois, parmi ces réponses différentes selon les sites, un autre élément va dans le sens d'un impact négatif des Jussies sur la diversité floristique des milieux colonisés. En effet, les densités initiales des Jussies étaient assez différentes entre les trois sites d'étude (< 10% dans les sites 1 et 3, déjà > 50% dans le site 2), et ces différences se sont maintenues durant le suivi. Or, c'est dans le site à fort recouvrement précoce et constant de Jussies que la diversité floristique (abondance et richesse spécifique) est la plus faible. De plus, ce site est aussi celui ayant une trajectoire hydrologique contrastée (alternance de phases lenticule, lotique et d'assèchement). Des études supplémentaires seraient nécessaires pour faire la part entre l'impact des jussies et ceux d'autres facteurs locaux (substrat plus grossier, historique de colonisation, perturbation hydraulique...)

Conclusion

La diminution de la densité des jussies n'entraîne pas de modification systématique de la composition structurelle des communautés végétales en place dans cette analyse où des micro-habitats ont été manipulés. L'expérience ne démontre donc pas, à l'échelle d'étude retenue, un impact négatif évident des *Ludwigia* sur les communautés d'hydrophytes.

2.3 Les communautés présentes sur les grèves

Sur trois basses vaseuses de Loire moyenne, cinq campagnes de relevés ont été réalisées de mi juin à fin septembre 2005. Les caractéristiques physiques des quadrats étudiés ont été décrites précédemment (Troisième partie 2.1).

2.3.1 Les communautés présentes sur les zones restant en eau

Sur les grèves, peu de quadrats restent en eau tout au long de l'été 2005 (20 sous-quadrats lors de chaque campagne). En début de saison, la majorité de ces zones ne comporte aucun taxon floristique (65% mi-juin et 70% mi juillet 2005 de quadrats en eau sans

végétation). Elles sont colonisées petit à petit, et seuls 15% des quadrats inventoriés restent vide de végétation fin septembre.

Sur ces sous-quadrats restant en eau, mi-juin, seule *L. peploides* est présente, avec des recouvrements ne dépassant pas 25%. Par la suite, deux espèces apparaissent : *Ceratophyllum demersum* L. et *Paspalum distichum* L.. La première est présente seulement sur le site C dans une zone conservant des hauteurs d'eau supérieures à 20 cm, même pour des débits de Loire faibles ($Q = 79 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ à Tours). Par contre, *P. distichum* est présent sur les sites B et C, sur des zones toujours en eau mais très peu profondes (moins du centimètre fin août 2005). Ces deux espèces ne se rencontrant pas sur les mêmes zones, l'indice de diversité (H') calculé sur les sous-quadrats en eau est toujours nul. Ces deux espèces se développent localement assez bien avec des recouvrements *maxima* pour *P. distichum* atteignant 90% et 60% pour *C. demersum*.

2.3.2 Les communautés présentes sur les zones s'asséchant

Sur les trois sites étudiés, *L. grandiflora* est présente seulement sur le site C et en mélange avec *L. peploides*. Par contre, *L. peploides* est présente sur plus de 60% des sous-quadrats s'asséchant au minimum deux mois en 2005.

Sans distinction des campagnes, que *L. peploides* soit présente ou absente, les recouvrements cumulés des taxons floristiques autre que *Ludwigia* ne diffèrent pas (Test de Wilcoxon ; $p > 0,05$). Les recouvrements cumulés en présence de *L. peploides* ou non sont très variables ($38,9 \pm 41,3$ % en présence de *L. peploides* et $20,3 \pm 24,8$ % en absence de *Ludwigia*). Par contre, les indices biocénétiques sont significativement supérieurs en absence de *Ludwigia* (Wilcoxon, $p < 0,05$, Tableau XVII). Lorsque les deux *Ludwigia* ($n = 15$) sont en mélange, leurs recouvrements cumulés sont important ($99,5 \pm 18,7$ %). Jamais plus d'une autre espèce n'a été recensée sur ces sous-quadrats. Il s'agit toujours de *Paspalum distichum* L., qui ne dépasse pas 15% de recouvrement.

Tableau XVII : Comparaisons des richesses taxonomiques et indices de diversité (H') en présence et absence de *L. peploides* (moyenne \pm écart type). W : test de Wilcoxon.

<i>L. peploides</i>	Présente (n = 110)	Absente (n = 65)	Test de Wilcoxon
Richesse taxonomique	1,9 \pm 1,3	3,6 \pm 3,1	W = 4,3 ; $p < 0,05$
Indice de Shannon (H')	0,5 \pm 0,6	1,0 \pm 1,0	W = 4,2 ; $p < 0,05$

En présence de *L. peploides* ou des deux *Ludwigia* envahissantes en mélange, les recouvrements cumulés des autres taxons floristiques et les deux indices biocénotiques calculés diminuent lorsque les recouvrements des *Ludwigia* augmentent et cela de façon hautement significative (test de signification du r de Pearson,) même si les individus sont dispersés (Figure 47).

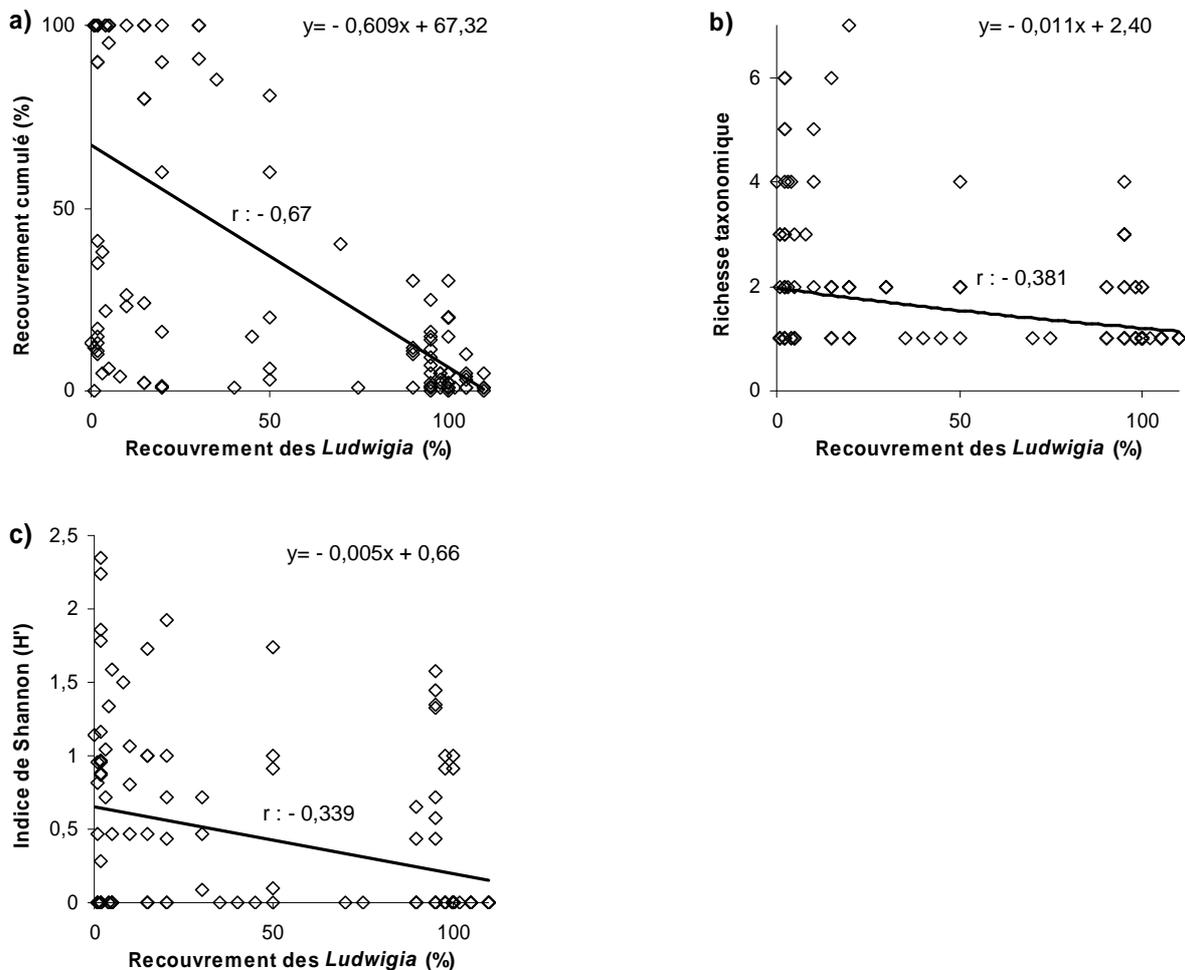


Figure 47 : Relations entre les recouvrements cumulés des taxons floristiques hors *Ludwigia* (a), les indices biocénotiques (b et c) et les recouvrements cumulés des deux *Ludwigia* sur les sous-quadrats s'asséchant des grèves. r : coefficient de corrélation linéaire de Pearson.

Les relations entre les recouvrements cumulés et les indices biocénotiques, en présence ou non des *Ludwigia*, ne sont pas linéaires (Figure 48). En présence de *Ludwigia*, les indices ont une relation polynomiale de second degré avec les recouvrements cumulés. Les variations des indices sont expliquées à moins de 20% par la relation polynomiale liant les variables. Les relations sont faibles. Par ces relations, la richesse taxonomique est alors la plus élevée pour des recouvrements cumulés de 50% et l'indice de diversité pour des recouvrements cumulés de 40%.

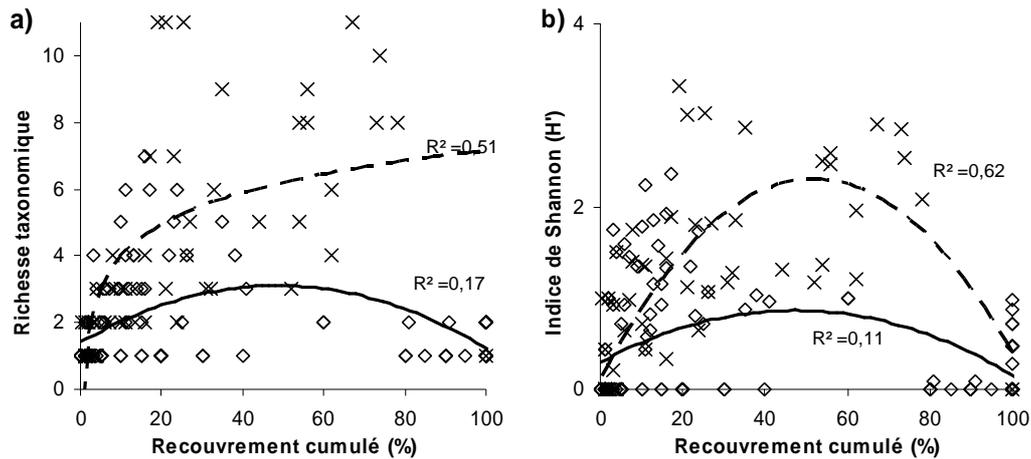


Figure 48 : Relation entre les recouvrements cumulés des taxons floristiques hors *Ludwigia* et la richesse taxonomique (a) et l'indice de diversité (b) sur les sous-quadrats s'asséchant des grèves. \diamond : relevés avec *Ludwigia*, x : relevés sans *Ludwigia*. Les lignes continues indiquent les relations en présence de *Ludwigia*, les lignes pointillées hors présence des *Ludwigia*. R^2 : Coefficient de détermination.

En absence de *Ludwigia*, cette relation est logarithmique avec la richesse taxonomique et polynomiale d'ordre 2 avec l'indice de Shannon. Dans ces deux cas, les variations des indices biocénotiques sont expliquées à plus de 50% par les relations précédentes. La richesse taxonomique augmente rapidement jusqu'à des recouvrements cumulés de 20%. Elle passe d'un nombre de taxons nuls à quatre, entre 0 et 20% de recouvrements cumulés. Par la suite, l'augmentation des recouvrements cumulés est associée à l'apparition de peu d'espèces floristiques. L'indice de Shannon est, lui, maximal pour un recouvrement cumulé de 53%.

L'ACP centrée en présence-absence des taxons présents sur les basses vaseuses début août 2005 permet de distinguer les quadrats avec et sans *Ludwigia* (Figure 49). Cette analyse porte sur les deux premiers facteurs permettant d'expliquer 58,3% de l'inertie totale (F1 : 41,9% et F2 : 16,4%). Les présences de *Cyperus fuscus* L., *Portulaca oleracea* L. et de *Paspalum distichum* L. contribuent le plus fortement à la définition du premier axe (chacune à plus de 60%). Leur contribution est positive pour les deux premières variables et négatives pour le *P. distichum*. L'axe 2 est principalement défini positivement par *Polygonum persicaria* L. (44,6%) et négativement par *P. aviculare* L. (31,8 %). La distribution des individus peut être divisée en deux entités :

- Les sous-quadrats présentant de fortes densités de *Ludwigia* sont regroupés et caractérisés par la présence de *P. distichum* qui peut être, mis à part les *Ludwigia*, la seule espèce présente. Ses recouvrements sont très variables allant de la présence d'un

seul individu à un recouvrement total de la placette (100%). Les hauteurs maximales de la végétation sont elles aussi très variables, mais peuvent atteindre 70 cm.

- Les sous-quadrats ne présentant pas de *Ludwigia* ou en faible recouvrement ($\leq 5\%$) ont des recouvrements cumulés des autres taxons floristiques présents qui peuvent être très clairsemés (1%) à denses (78%). De plus, les hauteurs maximales de la végétation ne dépassent pas 15 cm.

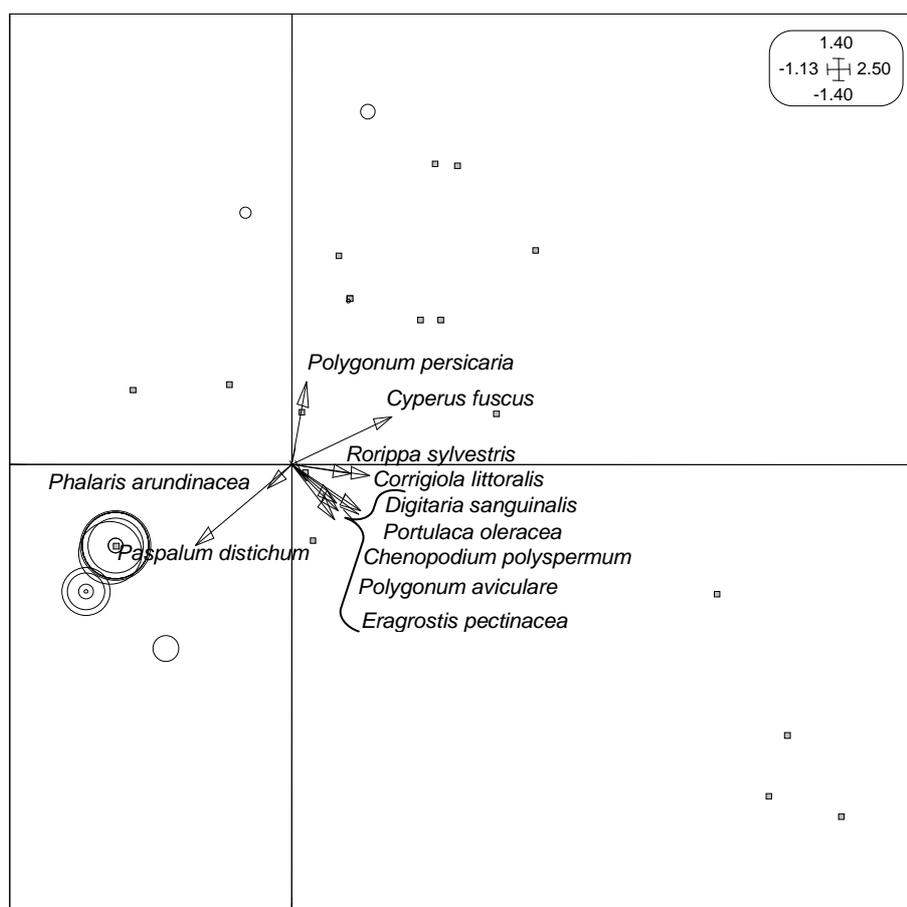


Figure 49 : Végétation des grèves dans les basses vaseuses s'asséchant. Sont représentés les sous-quadrats suivis, ordonnés par ACP centrée sur les taxons floristiques présents lors de la campagne 3 (début août 2005), et projection des pourcentages de recouvrement des *Ludwigia* (cercles de taille proportionnelle aux recouvrements). Données floristiques en présence-absence. Les variables floristiques faiblement explicatives ont été supprimées de la représentation graphique afin d'améliorer la lisibilité. □ : sous-quadrat sans *Ludwigia*.

3. Discussion

3.1 Impact des *Ludwigia* sur la physico-chimie de l'eau

Le suivi des paramètres physico-chimiques au sein de deux annexes hydrauliques montre qu'ils suivent une variation journalière. Celle-ci est un peu plus contrastée au sein des herbiers de *Ludwigia* surtout sur le site 1.

En juillet, en milieu de journée, comme observé dans le marais d'Orx (Saint-Macary, 1998), la température est plus forte en eau libre qu'au sein des herbiers de *Ludwigia* spp. Ceux-ci denses et érigés au-dessus de l'eau produisent un ombrage important, réduisant l'arrivée des radiations solaires sur la masse d'eau.

En journée, une augmentation du pH est observée sur le site 1. Celle-ci peut être expliquée par la forte activité photosynthétique des *Ludwigia*, qui comme pour les autres macrophytes, entraîne l'augmentation du pH dans la colonne d'eau (Scheffer, 1998). Par contre, une acidification de l'eau est observée sur le site 4, comme sur le marais d'Orx (Saint-Macary, 1998) et en Provence (Dandelot, 2004). Cette diminution de pH peut être expliquée pour certains macrophytes par l'émergence des axes floraux en été, la respiration racinaire, ainsi que par la libération de composés acide par fermentation (Blake, 1985).

Sur le site 1, la production d'oxygène au sein de l'herbier dense de *Ludwigia* est importante en journée, mais suite à la respiration, les teneurs en oxygène chutent fortement durant la nuit. Ces variations journalières sont couramment observées au sein d'herbiers denses (Scheffer, 1998; Pokorný and Kvet, 2004). Les diminutions d'oxygène de l'eau au sein des *Ludwigia* peuvent être très importantes (concentrations inférieures à 1mg.L^{-1}). En juillet comme en octobre, sur le site 1, les teneurs en oxygène en fin de nuit sont faibles mais non nulles. La consommation d'oxygène reste forte même au début de la sénescence des herbiers (octobre). Les faibles teneurs en oxygènes peuvent sans doute être mises en relation avec la dégradation de la matière organique réalisée par une importante activité biologique qui persiste lorsque les températures de l'eau sont supérieures à 10°C et/ou à l'activité photosynthétique du phytoplancton qui augmente suite à la diminution des recouvrements des *Ludwigia* et donc de l'ombrage qu'elle occasionne. En octobre, sur le site 4, les *Ludwigia*

sénescentes, n'exercent que peu d'influence sur l'oxygène et le pH comme observé au sein d'herbiers d'autres rivières (Carter et al., 1991).

La conductivité est elle très différente entre les deux sites. Sur le site 4, elle est élevée (620 à 740 μ S.cm⁻¹). Cette zone en eau, beaucoup plus profonde que le site 1 (3m vs 1,10m, Annexe 2) est sans doute beaucoup plus influencée par la nappe alluviale. Cette influence est aussi visible par les diminutions de température de l'eau sur les mesures verticales. Au fond de l'annexe, les températures de l'eau sont à 14-15°C en juillet comme en octobre, identiques aux températures de la nappe d'accompagnement de la Loire (C. Grosbois comm. pers.). Le site 1 bien que déconnecté du lit vif de la Loire a une conductivité qui lui est proche (environ 300 μ S.cm⁻¹). Les *Ludwigia* ne semble pas influencer considérablement la conductivité de l'eau. Celle-ci semble davantage liée aux caractéristiques des sites.

Sur les deux annexes hydrauliques, les paramètres physico-chimiques mesurés montrent une variation journalière liée en grande partie à la présence des herbiers dense de *Ludwigia*. Les très faibles concentrations en oxygène dissous, notées en fin de nuit, peuvent être néfastes à la vie aquatique (poisson, macroinvertébrés, amphibiens,..). De plus, peu de différences sont notées dans et hors herbiers. Les zones exemptes de *Ludwigia* sont sans doute de trop faible surface pour ne pas être influencées par les herbiers. Elles ne peuvent donc pas servir de zones refuges, lors des périodes de dystrophie. Il ne faut pas oublier que la majorité des mesures ont été réalisées en octobre, alors que les herbiers ne sont pas en phase de forte croissance. Des mesures réalisées en août, période de développement maximum de l'herbier, auraient peut-être montré des variations journalières plus fortes, et des teneurs en oxygène nulles en fin de nuit. Par contre, l'herbier de *Ludwigia* n'influence pas seul la physico-chimie. Les apports de nappe alluviale peuvent être importants et stabiliser la température des annexes hydrauliques au moins en profondeur.

3.2 Impact des *Ludwigia* sur les communautés végétales

3.2.1 En milieu aquatique

Les résultats obtenus sur les zones restant constamment en eau ne démontrent pas un impact négatif clair des Jussies sur la richesse taxonomique et la diversité des communautés. Toutefois des différences apparaissent en fonction des hauteurs d'eau persistantes en été et de la fréquence de perturbation hydrologiques des sites.

Les sites perturbés seulement en période hivernale (lors de forts débits sur la Loire) et conservant des profondeurs d'eau assez importantes (plusieurs dizaines de centimètres) sont aussi les plus diversifiés et cela dès mi-mai. Sur ces sites, le cortège spécifique observé est typique de milieux aquatiques eutrophes avec une dominance, mis à part les *Ludwigia* spp., de *C. demersum*. Lors de l'expérience d'arrachage manuel, la diminution des densités des Jussies n'a pas permis la mobilisation d'éventuelles propagules. De plus, l'hypothèse d'une pression compétitive des *Ludwigia* n'est pas vérifiée sur ces sites. Ainsi, les plus fortes abondances (recouvrements) des espèces autres que *Ludwigia* sont notées sur les zones témoins (sans arrachage).

Sur les sites restants en eau avec de très faibles profondeurs (quelques centimètres) et plus fréquemment perturbées (annexes hydrauliques comme grèves), l'impact des *Ludwigia* semble plus net. En début de saison, seule *L. peploides* est présente sur ces zones. Cette apparition plus précoce va dans le sens de l'hypothèse d'une meilleure utilisation des ressources disponibles. Suite à la perturbation hydraulique, les espèces autochtones ne sont pas encore développées. De nombreuses ressources sont alors disponibles. *L. peploides* en tire largement profit. Elle peut ainsi être beaucoup plus compétitive vis à vis des autres espèces se développant par la suite. Sur les grèves, une autre espèce *Paspalum distichum* arrive tout de même à se développer avec des abondances assez fortes en fin de saison. Celle-ci est une autre espèce exotique, à fort pouvoir compétiteur et à croissance rapide.

3.2.2 En milieu s'asséchant

Pour le cas des milieux s'asséchant, une corrélation négative entre abondance des *Ludwigia*, richesse taxonomique et diversité (Shannon) a été observée lors des suivis. Cette corrélation négative peut s'expliquer par deux mécanismes : (i) les forts recouvrements des Jussies excluent d'autres espèces par compétition, ou (ii) les Jussies s'implantent préférentiellement dans les communautés à plus faibles richesses taxonomiques.

L'évolution au cours de la saison des recouvrements cumulés des espèces floristiques hors *Ludwigia* et des indices biocénétiques en présence ou non des *Ludwigia* va dans le sens de la première hypothèse. Tout au long de la saison, les recouvrements cumulés des autres taxons hors *Ludwigia* sont diminués lorsque *L. peploides* est présente. Par contre, en début de saison, les richesses taxonomiques en présence ou non de *Ludwigia* ne se différencient pas. A la mi-juillet, *L. peploides* entraîne une diminution de la richesse spécifique mais cette

diminution ne se confirme pas par la suite. Par contre, la présence de *L. grandiflora* fait diminuer la richesse spécifique et la diversité de Shannon à partir de début août et cela jusqu'à fin septembre. L'exclusion des espèces par la compétition n'est pas visible tout au long de la saison. Une exclusion progressive semble se dessiner. Celle-ci, par contre, est indissociable de l'effet du stress hydrique qui peut survenir progressivement surtout sur les zones asséchées dès mi-juin, qui se retrouvent très éloignées de la nappe en milieu de saison (août).

De plus, allant toujours dans le sens d'une exclusion de la végétation par les forts développements des *Ludwigia*, des zones colonisées exclusivement pas les *Ludwigia* ont été notées dès le début de saison. Leurs recouvrements importants dès mi-juin peuvent ne pas permettre le développement des espèces initialement présentes sur le site. Une plus faible diversité floristique a déjà été notée sur les zones à forts recouvrements initiaux de Jussies lors de l'expérience d'arrachage manuel.

Bien que l'absence de connaissance sur les dates d'implantation des populations de *Ludwigia*, ne nous permet pas de savoir si l'implantation de celle-ci a préférentiellement lieu sur des communautés à faibles richesse taxonomique ou bien si elles excluent au fil du temps les taxons initialement présents, quelques observations ne vont pas dans le sens d'une implantation préférentielle des Jussies dans les communautés à faibles richesse taxonomique.

Sur certains quadrats, les *Ludwigia* sont peu (faible recouvrement) ou pas présentes. Sur ces zones, la richesse taxonomique est faible (1 ou 2 taxons), mais les recouvrements sont forts ou maximaux. Ces le cas des quadrats colonisés par des taxons couvrants, comme *Agrostis stolonifera* et *Galium palustris*. Ces taxons supportent l'inondation mais ont un caractère plutôt terrestre. L'absence de *Ludwigia* est peut-être due aux difficultés d'implantation sur des quadrats fortement couverts par la végétation autochtone (effet de la compétition entre la végétation en place et les propagules de Jussies) et/ou au caractère relativement terrestre des quadrats pendant l'étiage (effet de stress hydrique sur les propagules de Jussies).

Sur les annexes hydrauliques, pour des recouvrements cumulés supérieur à 75%, la richesse taxonomique est supérieure en présence de Jussies qu'en leur absence. Deux hypothèses pourraient expliquer le nombre plus important de taxons en présence de *Ludwigia* : (i) les conditions environnementales favorables au développement des *Ludwigia*, le seraient aussi pour les autres espèces floristiques même si une compétition pour les

ressources peut survenir, celles-ci ne sont peut être pas limitantes dans certains milieux, ou (ii) les cas de forts recouvrements autres que les Jussies sont le fait d'un faible nombre d'espèce autochtones, ayant dans le passé exclu des espèces moins compétitives. La plus forte richesse taxonomique pour les sites à fort recouvrement en présence de Jussies pourraient traduire le fait que les Jussies sont dominantes en termes de biomasse, mais relativement nouvelles dans le milieu et n'ayant pas encore eu le temps d'accomplir l'exclusion compétitive d'autres espèces. Par contre, à des recouvrements cumulés inférieurs à 75%, la richesse taxonomique est supérieure en absence de *Ludwigia*. Cette constatation sous-entend que les taxons peu couvrants (persistance de sol nu) et sans doute peu compétitifs, sont impactés plus fortement par la présence des *Ludwigia*. Ceci est conforté par l'observation de l'augmentation continue, en l'absence de *Ludwigia*, de la richesse spécifique jusqu'à des recouvrements cumulés de 100%.

Sixième partie :
Impact des *Ludwigia* sur les communautés
d'invertébrés aquatiques

Les macroinvertébrés benthiques n'ont été que peu étudiés sur la Loire (Bacchi, 2000; Bacchi and Berton, 2001; Beauger et al., 2006) et principalement sur des sites lotiques (Guinand et al., 1996; Ivol et al., 1997). Ce manque d'étude sur la Loire et, en général sur les grands fleuves, est sans doute du aux problèmes de méthode d'échantillonnage liés à la taille mais aussi au mode de fonctionnement des systèmes (Bacchi and Berton, 2001). Dans des annexes hydrauliques de Loire moyenne, l'impact des herbiers de *Ludwigia* spp. sur les communautés d'invertébrés aquatiques a été étudié. Dans un premier temps, les communautés de pleine eau et benthiques au sein d'herbiers de *L. peploides* et de *L. grandiflora* ont été comparées. Ensuite l'effet de la densité des herbiers a été analysé. Pour finir, les communautés d'invertébrés présentes au sein d'herbiers de macrophytes natifs ont été comparées à celles des communautés présentes dans les herbiers de macrophytes exotiques. Pour *L. peploides*, la comparaison a pu être réalisée sur trois années.

Dans cette partie nous cherchons à répondre aux questions suivantes :

- Les communautés d'invertébrés aquatiques des herbiers de *L. peploides* et de *L. grandiflora* sont-elles identiques ? Sont-elles composées, comme dans les bras morts peu profonds, de taxons se nourrissant de matière organique et de végétaux et/ou liés aux végétaux pour une fonction comme la reproduction, l'alimentation ou la locomotion (support) ?
- La densité des herbiers des *Ludwigia* influence-t-elle la diversité, la densité et la structuration des communautés d'invertébrés ?
- Les communautés d'invertébrés sont-elles identiques au sein d'herbiers de macrophytes autochtones et de macrophytes exotiques ? Les invertébrés s'adaptent-ils aux nouveaux environnements créés par les macrophytes allochtones ?

1. Les macroinvertébrés d'herbiers de *Ludwigia* non modifiés

1.1 Résumé

Nous examinons ici l'effet des deux macrophytes exotiques envahissants, *Ludwigia peploides* ssp. *montevidensis* and *Ludwigia grandiflora* ssp. *hexapetala*, sur les communautés benthiques et de pleine eau de deux annexes hydrauliques de Loire moyenne. Les invertébrés ont été échantillonnés au sein de deux herbiers, l'un dominé par *L. peploides* (Site 1) et le second dominé par *L. grandiflora* (Site 6).

Les communautés d'invertébrés du compartiment benthique des deux herbiers sont très semblables en abondance, diversité (H'), richesse de taxons et pour les traits biologiques étudiés : saprobie, nourriture et substratum préférentiel. Par contre, elles diffèrent dans le compartiment épiphytique. Au cours de la saison estivale, les communautés évoluent différemment.

Les résultats de cette étude indiquent que la présence de l'une ou l'autre espèce de macrophytes exotiques a peu d'impacts sur les communautés d'invertébrés. Ceci, sans doute car les deux *Ludwigia* spp. ont une architecture identique et contribuent de façon similaire aux mêmes réseaux trophiques. Nous ne trouvons pas de forte diminution des communautés d'invertébrés, comme supposé initialement.

1.2 Comparaison des communautés d'invertébrés présentes au sein des herbiers des deux *Ludwigia*

Cette partie fait l'objet d'un article en préparation intitulé « Comparison of aquatic invertebrate communities within invasive *Ludwigia* mats and in time at different dates »

Introduction

Habitat conditions influence benthic community compositions (Weatherhead and James, 2001). Environmental factors act directly on invertebrate communities e.g. through physical disturbance or indirectly, e.g. via the presence of macrophytes (Varga, 2003). Macrophytes stabilize substrata and modify flow velocity, sedimentation, and water chemistry (Kaenel et al., 1998; Wilcock et al., 1999). They are also an important component of habitat complexity and affect densities, biomass and richness of invertebrates in ponds and lakes (King et al., 2000; Cheruvilil et al., 2002; González Sagrario and Balseiro, 2003; Tolonen et al., 2003; Biggs et al., 2005; Cooper et al., 2005). Compared with non-vegetated areas, aquatic habitats including macrophytes are structurally more complex and typically support a greater abundance, biomass, and diversity of invertebrates (Beckett et al., 1992; Blindow et al., 1993; Rennie and Jackson, 2005). Macrophytes also provide food for invertebrates. Even if few invertebrates consume significant amounts of living macrophytes, decaying plants and the periphyton layer which covers macrophytes are an important food source for invertebrates in vegetated areas (Engel, 1988; Scheffer, 1998). Macrophyte cover is also important regarding interactions among invertebrates and between invertebrates and their predators (Hornung and Foote, 2006). Fish affect the structure of invertebrate communities by selectively feeding on large and active prey (Crowder and Cooper, 1982; Macchiusi and Baker, 1991; Zimmer et al., 2001), but the growth of juveniles and the issue of competition between fish species is also related to the type of macrophytes depending of the quantity and quality of refuges they offer (Gilinsky, 1984; Diehl, 1988; González Sagrario and Balseiro, 2003). The plants presenting a very dissected architecture are offering more complex microhabitats than undissected plants and support higher densities and taxa richness of invertebrates (Cheruvilil et al., 2002). As microhabitats, macrophytes contribute significantly to invertebrate persistence in natural systems (Diehl, 1995), they interfere in the competition between fish species (Okun and Mehner, 2005). Habitat heterogeneity tends to stabilize both predatory and competitive interactions (Diehl, 1988, 1992).

Not all plant species perform the same functions, and invertebrate richness, abundance and community composition usually differ between macrophytes species (Chilton, 1990; Humphries, 1996; Strayer et al., 2003; Thomaz et al., 2008). Therefore, processes that change species composition of macrophyte communities are likely to cause changes in plant-associated invertebrates, their predators, and related ecological processes (Posey, 1988; Talley and Levin, 2001).

Non-native species of macrophytes often alter the community composition and dynamics of invaded areas (Posey, 1988; MacIsaac et al., 1999) and they potentially alter ecosystem processes including productivity, decomposition, nutrient cycling, hydrology and others (Vitousek, 1990; D'Antonio and Vitousek, 1992; Luken and Thieret, 1997; Vitousek et al., 1997b). Water primroses (*Ludwigia peploides* (Kunth) Raven ssp. *montevidensis* (Spreng.) Raven and *L. grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet ssp. *hexapetala* (Hooker & Arn.) Nesom & Kartesz) are considered the aquatic plants causing the greatest damage in aquatic systems across many regions of France (Dutartre, 2002). Their proliferations induce a silting up of aquatic ecosystems, a slowing down of water circulation and floristic standardization (Dutartre et al., 2006). These macrophytes increase rapidly in density and biomass during the growing season (G.I.S. Macrophyte et al., 1997) and may create anoxic conditions during summer (Dandelot et al., 2005b). The monospecific population of *L. peploides* generates the weakest variations in the water quality. On the other hand, *L. grandiflora* stands cause, in the water column, hypoxic, or even anoxic conditions, particularly in summer (Dandelot et al., 2005a). In anoxic conditions, a proliferation of sulphate-reducing bacteria producing sulphides in *L. grandiflora* mats has been observed in the South-East of France (Dandelot, 2004).

In the Loire catchments, both *Ludwigia* are identified as species able to dominate large areas and to modify communities with “patrimonial species” (Groupe de travail Loire-Bretagne plantes envahissantes, 2004). In floodplain in between dykes of the middle Loire River, they preferably colonize former channels with weak or no current and shallow depression in river banks. Therefore, *Ludwigia* species threat several habitats of European importance comprising five aquatic habitats (Cornier, 2002). Loire managers are concerned by the continuous spread of both species, but have little information on their environmental impacts.

A step to assess the potential threat of both *Ludwigia* is needed to quantify the effects of invasion on freshwater fauna. In this paper, we investigate the potential effects of *L. peploides* and *L. grandiflora* on epiphytic and benthic invertebrate communities during the growing season.

Our hypothesis are that the invertebrate communities living in shallow oxbow lakes colonized by macrophytes are mainly composed of (i) thermophilus species not very sensible

to dissolved oxygen concentration, (ii) species feeding on organic matter and litter and (iii) species using macrophytes for feeding, reproduction and shelter.

We also investigated the hypothesis that invertebrate communities found in *Ludwigia* sp. stands contain a smaller taxa richness in *L. grandiflora*, that there will be a decrease of invertebrates abundance during the middle summer and this will occur early and be more intense in *L. grandiflora* stands.

Materials and methods

Study site

The River Loire runs from the centre of France along a 1000 km course and drains an area of about 117 000 km². The study site is located in its medium part where the flood plain is 300 m wide. It is a floodplain river with one or two channels presenting a tendency towards narrowing and incision. The annual mean flow at the study site is 429 m³ s⁻¹ (1985- 2006, discharge values for the recording site of Langeais, Ministry of Ecology and Sustainable Development).

Two former channels were chosen, Chapeau bas (0° 51'E, 47°24'N) and Ile du Château (0° 24'E, 47°19'N) (Fig. 1). They disconnect from the active channel for the following water discharge, 341 m³ s⁻¹ for Chapeau bas and 327 m³ s⁻¹ for Ile du Château. Former channels contain water during summer, the substrate is muddy and each channel is colonized by one species of *Ludwigia*, *L. grandiflora* for Ile du Château and *L. peploides* for Chapeau bas.

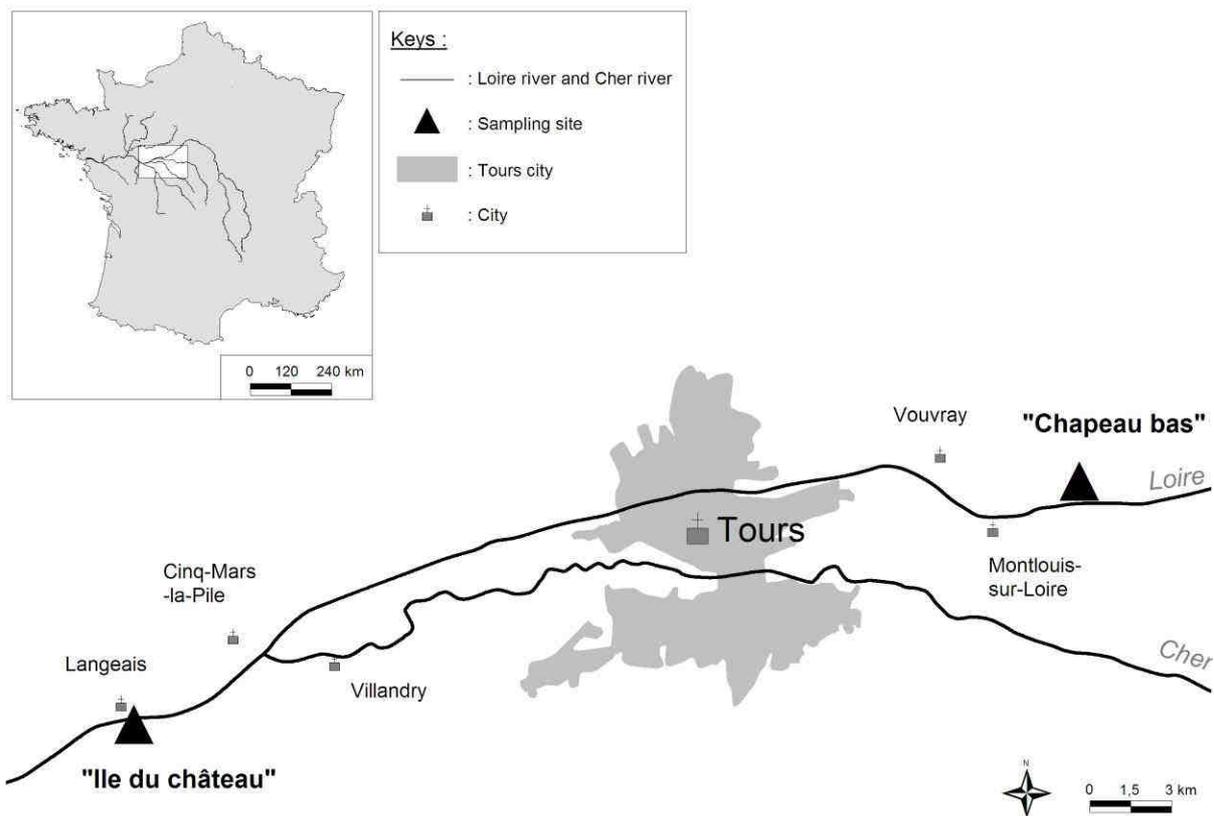


Fig. 1 Location of the study sites in the middle Loire River (inset showing its position within France)

Habitat characteristics, sampling and data collection

Samples were collected three times during the growing season, in May, July and August. Three replicates were taken in each site where macrophytes cover was at its maximum.

At every sampling date, the depth and the mud height were measured in the field. Water temperature and pH were registered after mixing one liter of water from each replicate. Macrophytes were classified according to their observed growth form as submerged, emergent and we considered separately the litter.

Macrophytes and invertebrates in the water column were sampled using a modified Surber sampler because of null velocity. The modified Surber sampler (1/20 m², 0.2 x 0.3 m with a mesh size of 250 µm) was put vertically through the water column from top to soil level. Macrophytes were cut at soil level just above the litter. The material collected was stored in plastic bags.

The same net was pushed horizontally on the bottom, at the same place, on a surface of 1/20 m², to collect the first five centimetres of substrate and the litter. Samples were bagged and transported to the laboratory. Plants and litter of each replicate were washed separately over a 500 µm sieve to remove invertebrates which were stored in alcohol at 70°. Invertebrates in the substrate were sorted by eyes and under a stereomicroscope. All specimens were identified to the genus level, except for Oligochaeta, using Tachet et al.'s book (2000). Diptera were identified to the family level and the Chironomidae to the tribe level. Plants and litter were dried for 48 h at 105°C to obtain dry masses.

Data analysis and Statistical analysis

Epiphytic invertebrates density in the water column was expressed as the number of individuals per 100 g of dry mass of *Ludwigia* per cubic meter of water (N. 100g⁻¹ DW. m⁻³) and as number of individuals per cubic meter of substrate and litter for benthic samples (N. m⁻³). These data were then log₁₀ (n+1) transformed to reduce the effect of extremely abundant taxa. To examine changes in community structure, we used taxa richness, Shannon diversity (H'), Evenness (E) and Persistence index (P). $P=1-T$ with $T=(C+E)/Sc$ where T is the turn over index with C the number of species that colonized, E the number of species that disappeared and Sc the number of species when the two samples are pooled.

Wilcoxon and Kruskal-Wallis non parametric tests were used to compare differences of densities between *Ludwigia* species and over time. For very little sample (N=3) bootstrap analysis was used in statistic tests. All analyses were performed with the statistic software Systat version 11 (Systat, 2004).

One biological trait and two ecological traits (a total of 24 modalities) (Resh et al., 1994; Statzner et al., 1997; Tachet et al., 2000; Usseglio-Polatera et al., 2000) were selected to analyze community characteristics (Table 1). Trait information was collected for 72 of 82 taxa. *Oligochaeta* (83.8% of benthic compartment) and two taxa, corresponding to early instars of *Coenagrionidae* and *Baetidae* and seven other taxa very few represented (<0.15% : *Gasteropoda*, *Planorbidae*, *Libellulidae*, *Corixinae*, *Chrysomelidae*, *Coelostoma*, *Empididae*), were not included in traits descriptions because they were identified only to family or at class level for *Oligochaeta*, and their modalities of distribution were not available.

Fuzzy coding was used to record the traits, which allows for variation within a taxon for a specific trait (Chévenet et al., 1994; Tachet et al., 2000). Each taxon has got a score (between 0 and 3 or 0 and 5) corresponding to its affinity to the modality (Chévenet et al., 1994). The lowest score indicating “no affinity” for the category and the highest score indicating “high affinity”. The modality flags/boulder/cobbles/pebbles was removed from the substratum traits because of its absence in the data. For each taxon where this modality was present, the score was uniformly distributed over the others.

Table 1 Biological and ecological traits and their modalities. The modality in italics was removed from the substratum traits because of its absence in the data.

Traits	No.	Modalities
Food	1	Fine sediment + microorganisms
	2	Detritus < 1 mm
	3	Plant detritus ≥ 1mm
	4	Living microphytes
	5	Living macrophytes
	6	Dead animal ≥ 1 mm
	7	Living microinvertebrates
	8	Living macroinvertebrates
	9	Vertebrates
Saprobity	1	Xenosaprobic
	2	Oligosaprobic
	3	β-Mesosaprobic
	4	α-Mesosaprobic
	5	Polysaprobic
Substratum (preferendum)	1	<i>Flags/boulders/cobbles/pebbles</i>
	2	Gravel
	3	Sand
	4	Silt
	5	Macrophytes
	6	Microphytes
	7	Twigs/roots
	8	Organic detritus/litter
	9	Mud

For each sampling date and for each *Ludwigia* species, traits sums were rescaled as proportions (sum=1) so that values ranged from 0 i.e. no affinity among all the individuals for the modality, to 1, all individuals have exclusive affinity for the modality. Traits densities between *Ludwigia* species and over time were compared using non parametric Wilcoxon tests. The alpha value ($\alpha=0.05$), was divided by the number of trait modalities within a trait group to obtain the corrected alpha value (Bonferroni method (Sokal and Rohlf, 1995)).

The quantitative structure of the invertebrate communities for both *Ludwigia* species are presented with three trophic levels, substrate, litter and *Ludwigia* sp. for the base, primary and secondary consumers. Only taxa presenting at least 4% of the individuals from the *Ludwigia* compartment and 4% from the substrate/litter compartment were used. Each element was quantified in density.

Results

Habitat characteristics

During spring and summer, conditions in each former channel were essentially the same. Water temperatures ranged from 15°C in May to 22°C in July and pH ranged from 7 to 7.8. The water level decreased strongly between May and July but was not significantly different ($p>0.05$), around 50%, and then remained stable (Fig. 2a). Mud heights behave differently, they remained stable in *L. grandiflora* stand, around 0.4 m, and decreased at the end of the experiment in *L. peploides* stand from 0.4 to 0.05 m (Fig. 2b) but were never significantly different between species or date ($p>0.05$).

Similar trends in plant biomass were observed for *L. peploides* between epiphytic and benthic compartments, the minimum was in May and biomass peaked in July (Fig. 2c). For *L. grandiflora* biomass increased from May to July in both compartments and remained stable only in the epiphytic compartment (Fig. 2c).

Abundances and structural measures

In the epiphytic compartment, overall invertebrates densities were similar for both species (Mann & Whitney tests, $p=0.5$). Invertebrate abundances decreased between May and July and behave differently between July and August with an increase in *L. peploides* and stagnation in *L. grandiflora* (Fig. 3a). In substrate and litter, for both species of *Ludwigia*, the invertebrate abundances increased over time (Fig. 3b).

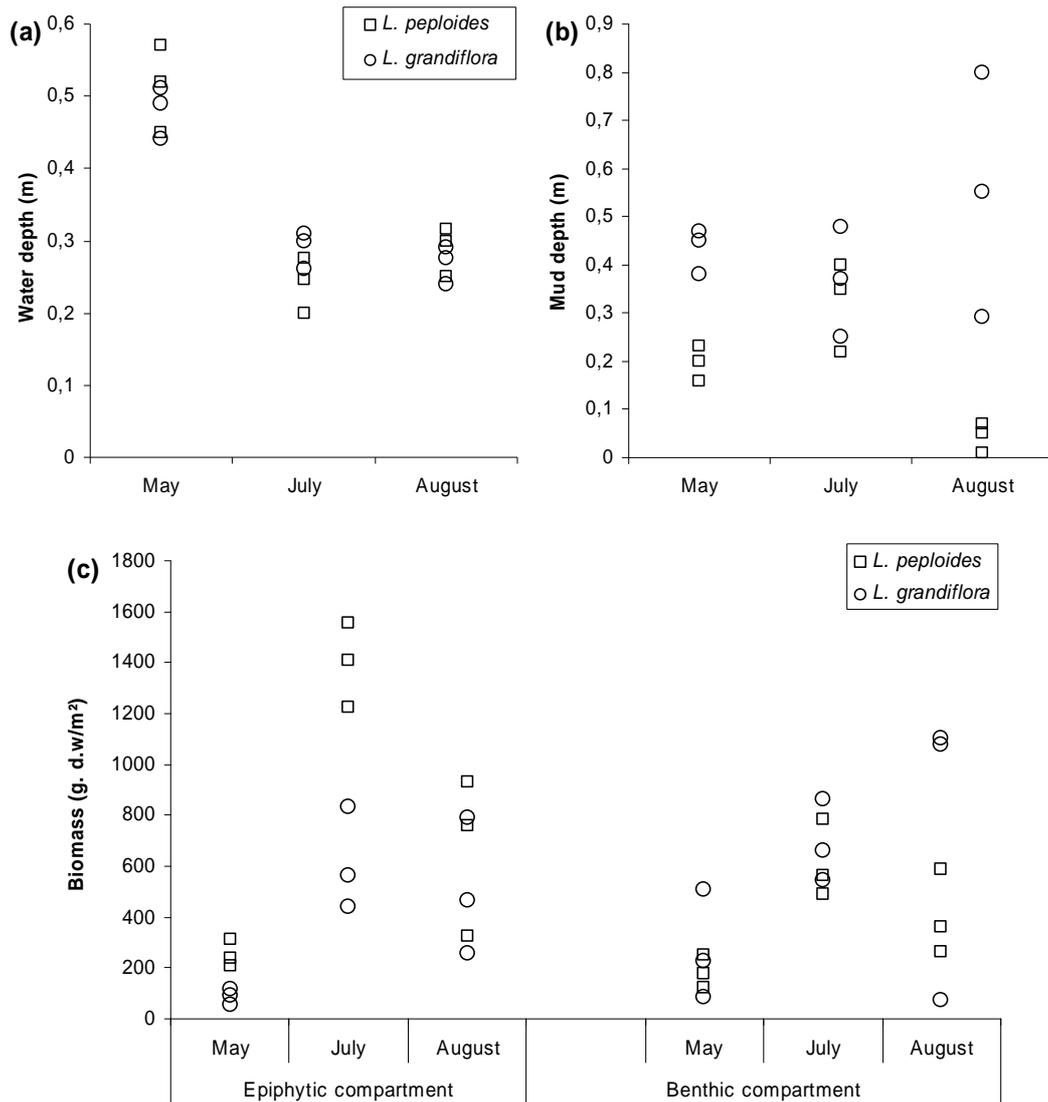


Fig. 2 Water depth (a), substratum height (b) and *Ludwigia* biomass (dry weight) in epiphytic and benthic compartment (c) for each *Ludwigia* sp. and each sampling date

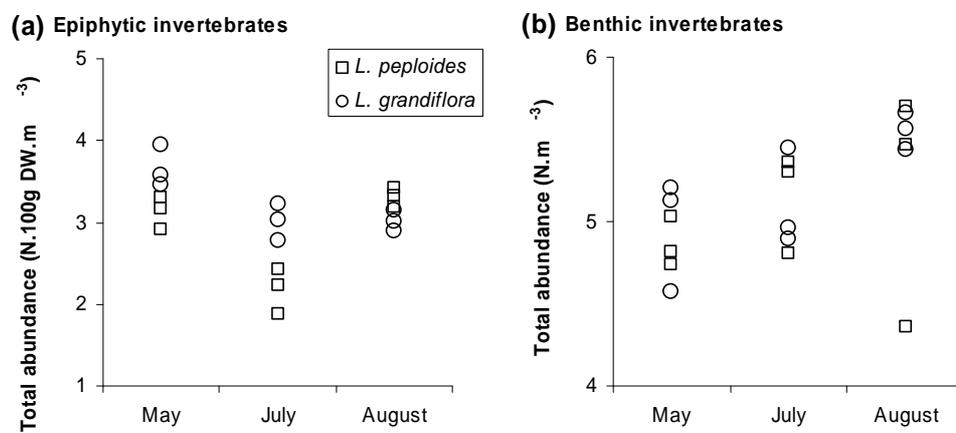


Fig. 3 Total abundance of invertebrates ($\log_{10}(n+1)$) in *L. peploides* and *L. grandiflora* stands: (a) invertebrates on *Ludwigia* sp. and in the water column, (b) benthic invertebrates in substrate and litter.

36 taxa were common to both *Ludwigia* species for a total of 82 taxa. Differences in faunal composition and structure were found between the *Ludwigia*, they were more important in the epiphytic compartment and the turn over of taxa was stronger between May and July (Tables 2, 3 and Fig. 4).

Table 2 Invertebrate communities metrics for both *Ludwigia* and for each sampling date

Indices		<i>L. peploides</i>			<i>L. grandiflora</i>		
		May	July	August	May	July	August
Epiphytic habitat							
Number of taxa	S	24	25	35	14	30	33
Diversity index	H'	3.029	2.670	2.451	0.762	3.169	3.520
Evenness index	E	0.661	0.575	0.478	0.200	0.646	0.698
Benthic habitat							
Number of taxa	S	17	14	16	15	16	14
Diversity index	H'	1.645	0.632	1.310	1.419	1.380	0.565
Evenness index	E	0.402	0.166	0.328	0.363	0.345	0.148

Table 3 Persistence index for both *Ludwigia* and for each sampling date

Indice	<i>L. peploides</i>		<i>L. grandiflora</i>		<i>L. peploides</i> / <i>L. grandiflora</i>		
	May/ July	July/ August	May/ July	July/ August	May	July	August
Epiphytic habitat							
Persistence	0.256	0.333	0.257	0.465	0.267	0.350	0.388
Benthic habitat							
Persistence	0.292	0.250	0.200	0.429	0.391	0.304	0.250

In the epiphytic compartment, 26 to 39 % of taxa belonged to both invertebrate communities (Table 3). The faunal taxonomic richness increased over time and this increase was stronger in *L. grandiflora* stand. The structuring of invertebrate communities increased over time in *L. grandiflora* as shown by H' and E indices and presented an inverse trend in *L. peploides* (Table 2, Fig. 4).

In the benthic compartment 25 to 39 % of taxa were common to both *Ludwigia* species. The structuring of faunal communities decreased over time in *L. grandiflora* and showed a minimum in July for *L. peploides* (Table 2, Fig. 4).

Four taxonomic groups, Oligochaeta, Molluscs, Crustaceans, Diptera: *Chironomini* and *Orthocladiinae*, constituted more than 63 % of primary consumers. Taxa of Molluscs differed between *Ludwigia* species, *Physa* sp., *Lythoglyphus* sp. and *Valvata* sp. were more abundant in *L. grandiflora* while *Gyraulus* sp., *Radix* sp. and *Planorbis* sp. were more

abundant in *L. peploides* (Fig. 4). Secondary consumers belonged to Planaria, Achaeta, Odonata and Diptera: *Tanypodinae*. Planaria and Achaeta were more abundant in *L. grandiflora* and *Tanypodinae* in *L. peploides* (Fig. 4).

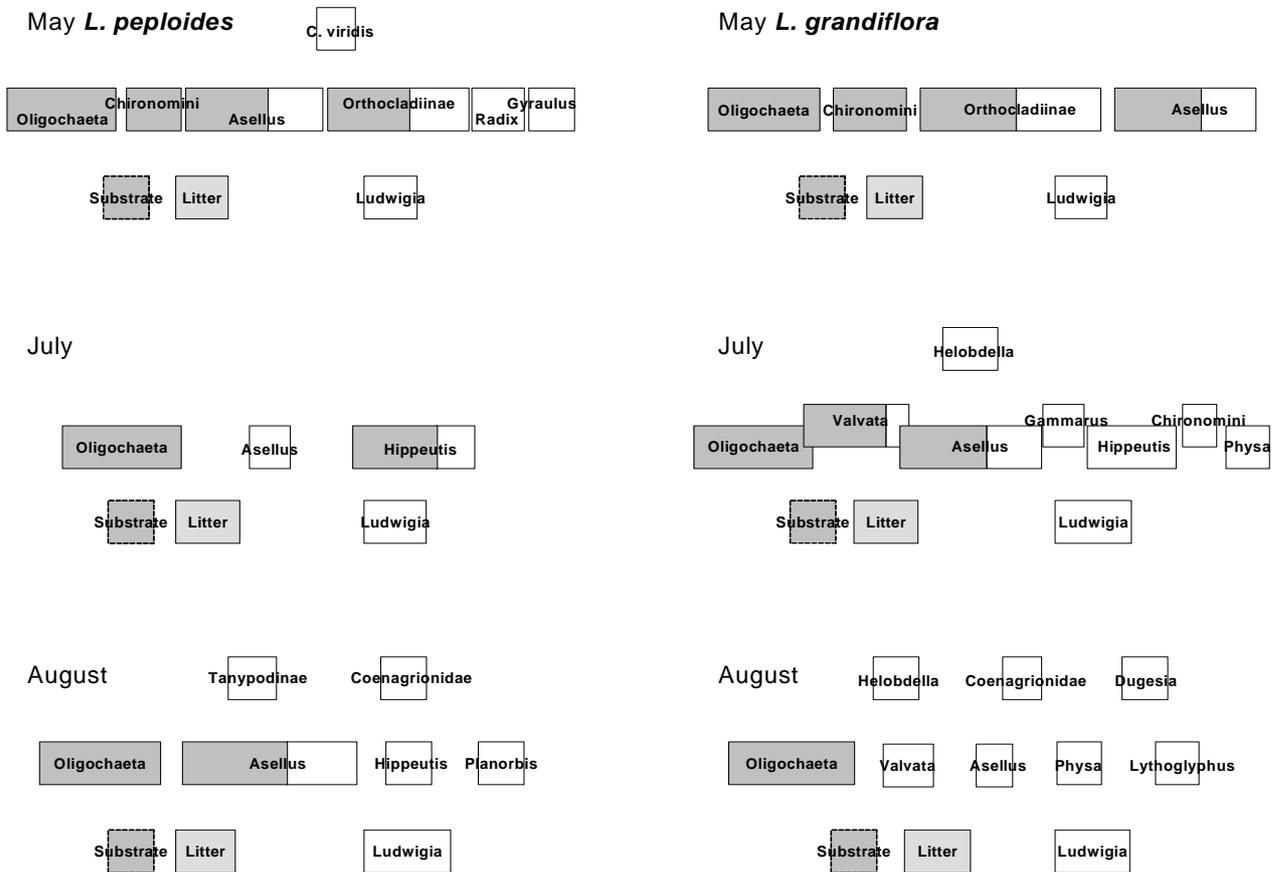


Fig. 4 Quantification of the invertebrate communities structures. For invertebrates, the lengths of the boxes are proportional to the abundance (\log_{10} scale) expressed as the $\text{no.}100\text{g}^{-1} \text{d.w.m}^{-3}$ for epiphytic samples and as no m^{-3} for benthos samples.

Biological and ecological traits

The overall densities of traits and modalities were less variable in the benthic compartment than in the epiphytic one (Table 4).

Three modalities of food items were dominating over time and over *Ludwigia* species, plant detritus $\geq 1\text{mm}$, living microphytes and living macrophytes (Table 4). The distribution of modalities differed significantly between *Ludwigia* species in July and in the epiphytic compartment only (Table 4, Fig. 5a). Invertebrates using macrophytes were less numerous in *L. grandiflora* (10.5% vs 25.4%) whereas the densities of predatory animals were higher

(“Living invertebrates” and “Vertebrates” 31.2% vs 11.3%). Densities of animals eating plant detritus were increasing over time in *L. peploides* in both compartments.

Table 4 Differences in abundance of traits modalities for invertebrates between both species of *Ludwigia* and over the sampling season.

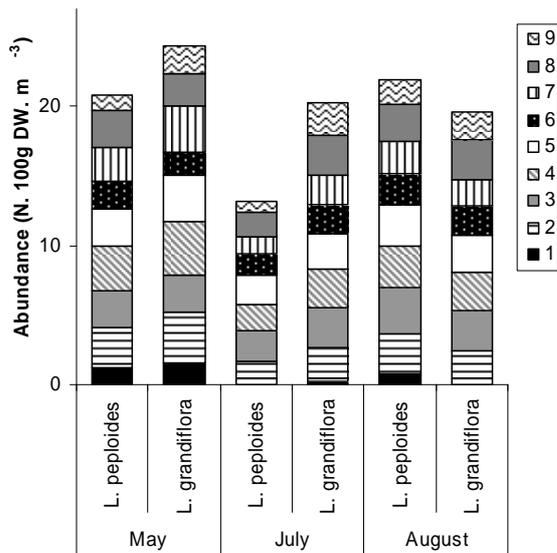
Wilcoxon test, *: p<0.05, **: p<0.01, -: p>0.05

Biological and ecological traits	<i>L. peploides</i>			<i>L. grandiflora</i>			<i>L. peploides</i> / <i>L. grandiflora</i>		
	May/ July	May/ August	July/ August	May/ July	May/ August	July/ August	May	July	August
Epiphytic habitat									
Food	*	-	**	-	-	-	-	**	-
Saprobly	*	-	-	-	-	-	-	-	-
Substrate (preferendum)	**	-	**	**	**	-	**	**	-
Benthic habitat									
Food	-	-	*	-	-	-	-	-	-
Saprobly	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Substrate (preferendum)	-	*	**	-	-	-	-	-	*

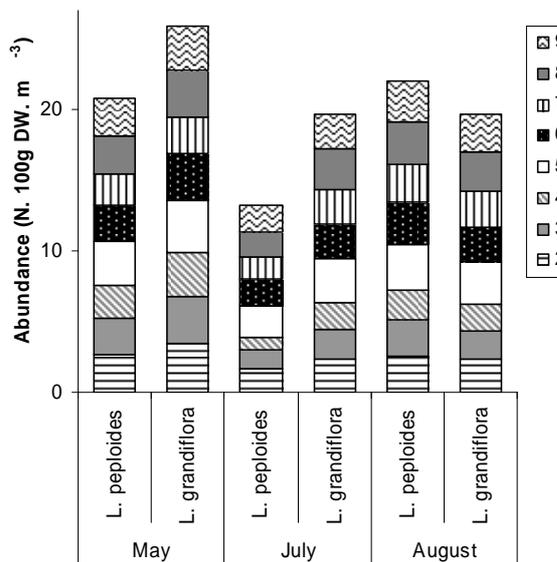
No differences were found for the modality “saprobly” between the two species of *Ludwigia*. Invertebrates were qualified as α - (38%) and β -mesosaprobic (33%) and as oligosaprobic (17%).

Invertebrates are using several substrates. The modalities dominating for this trait were macrophytes (always >27%), mud (>6.7%) and litter (>7.7%) (Fig. 5b, c). Significant differences were found between the two species of *Ludwigia* in both compartments. In the epiphytic one, in May and July, there were less invertebrates using mud as preferendum of substrate in *L. grandiflora* stand than in *L. peploides* stand (May: 6.7% vs 13%; July 9.9% vs 17.7%)(Table 4). The density of invertebrates using gravel as preferendum of habitat was higher in May (Lp: 11.4%; Lg: 18%) while the density of invertebrates using litter was higher in July for *L. grandiflora* (19.9%) and in August for *L. peploides* (16.6%) (Fig. 5b, c). Significant differences were observed over time for both species, in both compartments for *L. peploides* and in the epiphytic compartment only for *L. grandiflora* (Table 4). They show a continuously variation of communities during growing period.

(a) "Food" : Epiphytic invertebrates



(b) "Substrate" : Epiphytic invertebrates



(c) "Substrate" : Benthic invertebrates

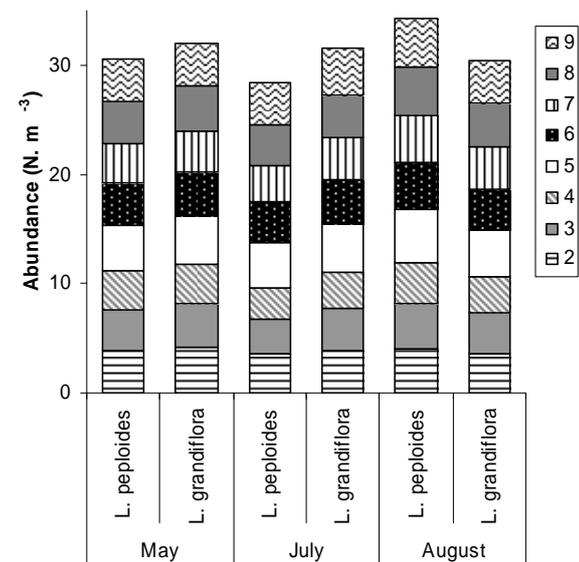


Fig. 5 Abundance of invertebrates ($\text{Log}_{10}(n+1)$) for biological trait "food" for epiphytic invertebrates (a) and for ecological trait "substratum" for epiphytic (b) and benthic (c) invertebrates in *L. peploides* and *L. grandiflora* stands.

Discussion

In this study, we have demonstrated that, in *Ludwigia* sp. stands, benthic and epiphytic compartments were functioning differently and that invertebrates communities in former channels invaded by *L. grandiflora* and *L. peploides* were slightly different.

In the benthic compartment, the abundance of invertebrates was increasing with the plant biomass, common feature in numerous macrophytes beds (Cyr and Downing, 1988).

Litter was less abundant in May and increased during summer with the progressive senescence of leaves and stems as observed for *Nelumbo lutea* (Willd.) (Smock and Stoneburner, 1980). *L. grandiflora* was a bigger producer. The increase of invertebrate density is explained by colonization and exploitation of this organic matter by an assemblage showing stable taxa richness. However, a few taxa were dominating as shown by H' and equitability values and this permanence is masking a strong turn over of the taxa. Differences were observed between the two *Ludwigia*. A minimum of diversity and evenness was observed in July for invertebrates found in *L. peploides* whereas the decrease was regular for communities found in *L. grandiflora*. The taxonomic compositions of both invertebrate communities were diverging with 39% of common taxa in May and 25% in August. Biological and ecological traits were very similar except in August, invertebrates exploiting litter as food resource were more abundant in *L. grandiflora* stand.

In the epiphytic compartment, plant biomass increased strongly between May and July according to the vegetation phenology. The decrease of invertebrate densities during this period could arise from slow colonization and production rates as shown in others studies (Humphries, 1996). Optimal habitat conditions in macrophytes occur within low thresholds of stems density (Orr and Resh, 1992). The stagnation of invertebrates density in *L. grandiflora* between July and August could indicate that the upper threshold was reached and the density was at its maximum. This process was not observed for *L. peploides*. The abundance of invertebrates is also related to the macrophytes architecture (Humphries, 1996; Thomaz et al., 2008) but this is not the case for these species. Both *Ludwigia* have the same surface area, the same dissectedness of stems and leaves (Dandelot, 2004). Taxonomic richness was increasing during the overall period. In proportion of their development, plants are offering niches that are exploited by invertebrates, the more niches, the higher number of taxa is likely to be found. This is consistent with our observations. However, communities differed in their composition in the dynamic of their structuration and in their biological and ecological traits. In *L. grandiflora* stands, richness, structural indices and persistence increased jointly but with a higher rate between May and July. The successive communities were dominated by the shredder *Asellus*, Molluscs as grazers and some *Odonata* and *Achaeta* as predators. In *L. peploides* stands, taxa richness increased over time but structuring indices decreased. The weak persistence between May and July indicate a strong turnover of the colonizing invertebrates with a strong dominance of a small number of taxa, *Asellus* and Molluscs belonging to genera differing from those found in *L. grandiflora* invertebrate communities.

The taxonomic composition of both invertebrate communities converged at the end of the experiment to reach 39% of taxa in common. Most of these taxa and most of the functional feeding groups, observed here, consisted of epiphytic taxa that are exploiting plants as shelter, food, spawning substratum, resting place (Tachet et al., 2000; Weatherhead and James, 2001; Tessier et al., 2004; Trigal et al., 2007). They are widely distributed and are characteristic of oxbow lake (Brock and van Der Velde, 1996). Our first hypothesis is accepted, the invertebrates communities living in *Ludwigia* sp. are representing the same features than those living in others macrophytes.

The second hypothesis, we tested was dealing with differences between the two *Ludwigia* species, processes should occur earlier and be more intense in *L. grandiflora* stand. At the issue of this experiment, we have to consider the two compartments. In the benthic one, the production of plant biomass, the turn over of invertebrate taxa and the processes occurring inside the community were more intense in *L. grandiflora* beds. In the epiphytic compartment, the production of plant biomass was stronger in *L. peploides* when the turnover of invertebrate taxa and the structuring of their communities were more intense in *L. grandiflora*. Differences between both *Ludwigia* stands were not well contrasted. We could not conclude that the fluctuations in invertebrate communities of *L. grandiflora* stands are more intense.

Ludwigia are invasive plants and our results suggest that, in former channels, they were used by invertebrates in the same way than others macrophytes. Processes of structuring and dynamics of the invertebrate communities are not systematically more intense in *L. grandiflora*.

Acknowledgments

We would like to thank the Agence de l'Eau Loire Bretagne, the "Direction Régionale de l'Environnement du Centre" for the financial support of this study. We also thank Muriel Guernion for her assistance in the fields and for the long laboratory work.

2. Les macroinvertébrés d'herbiers de densités modifiées

2.1 Caractéristiques des habitats

Les hauteurs d'eau sont similaires au sein des deux herbiers de *Ludwigia* étudiés (Sites 1 et 6) et pour les trois traitements (0, 50 et 100% de recouvrements) (Kruskal-Wallis = 0,6 ; $p=0,99$; Figure 50a). Les épaisseurs de vase sont identiques pour les trois traitements au sein du même herbier. Par contre, les épaisseurs de vase sous l'herbier de *L. grandiflora*, sont plus importantes que sous l'herbier de *L. peploides* (respectivement $0,43 \pm 0,03\text{m}$ vs $0,18 \pm 0,02\text{m}$, Figure 50b).

Pour le traitement « arrachage total » (0%), les biomasses épigées de *Ludwigia* sont nulles, sauf pour *L. peploides*, lors d'un relevé ($20,98\text{g M.S m}^{-3}$, Figure 50c). Les autres biomasses épigées évoluent en fonction du traitement. Les biomasses avec un recouvrement diminué de moitié (50%) sont inférieures aux biomasses non modifiées (100%=témoin). Pour chacune de ces deux modalités, les biomasses de *L. peploides* sont supérieures à celles de *L. grandiflora* (N=9 ; à 50% : $1855 \pm 587 \text{ g m}^{-3}$ vs $760 \pm 191 \text{ g m}^{-3}$; $W = -2,43$, $p= 0,015$; à 100% : $2524 \pm 834 \text{ g m}^{-3}$ vs $1469 \pm 375 \text{ g m}^{-3}$, $W = -2,19$, $p = 0,028$). Par ailleurs, les biomasses épigées de *L. peploides* sont plus variables que celles de *L. grandiflora* (Figure 50c).

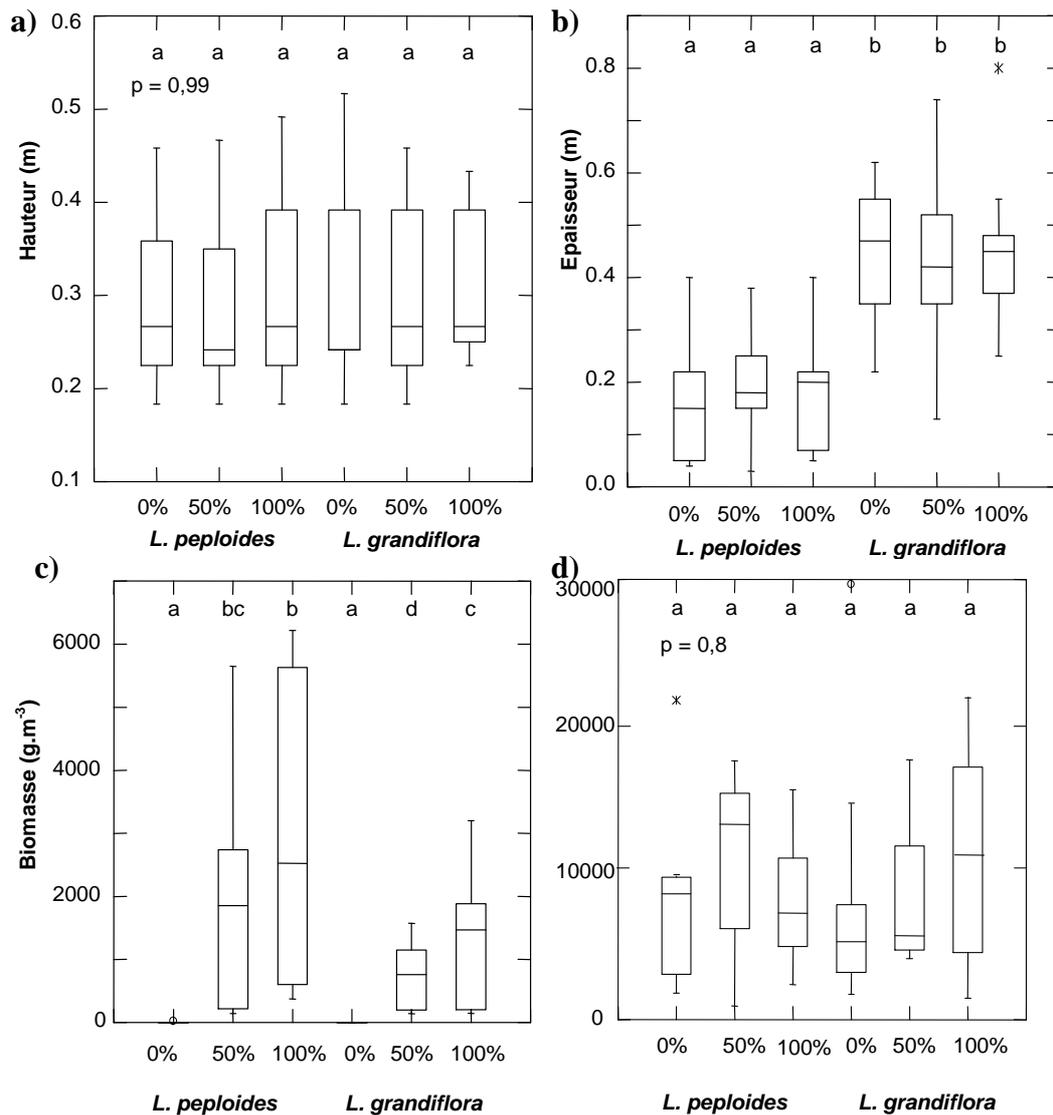


Figure 50 : Hauteur d'eau (a), épaisseur du substrat meuble (b) et biomasse de *Ludwigia* (poid sec) dans la pleine eau (c), le compartiment benthique (d) et pour chaque espèce de *Ludwigia* et chaque recouvrement théorique d'herbier de *Ludwigia*

Les recouvrements de *L. peplodes* sont toujours supérieurs à ceux de *L. grandiflora*, ceux de *L. grandiflora* ne dépassent pas 95% alors que ceux de *L. peplodes* atteignent 100%. Les biomasses évoluent dans le même sens que les recouvrements de *Ludwigia* évalués sur les zones échantillonnées. Pour les deux taxons de *Ludwigia*, il existe une corrélation positive entre les recouvrements estimés sur les quadrats de 1/20^{ème} de m² et les biomasses épigées prélevées (corrélations des rangs de Spearman et approximation par la loi de Student, N=27, $t_{\text{obs}} = 10,9$ pour *L. grandiflora* et $t_{\text{obs}} = 11,5$ pour *L. peplodes* supérieurs à $t_{\alpha} = 1,7$; Figure 51).

Les biomasses de litière (non modifiées) sont identiques au sein des deux herbiers de *Ludwigia* et pour les trois traitements ($9087 \pm 878 \text{ gMS m}^{-3}$, K-W = 2,28, $p = 0,8$, Figure 50d).

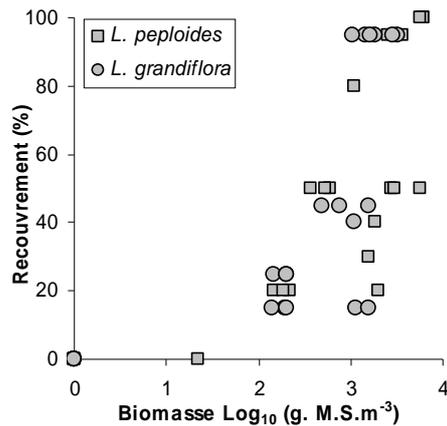


Figure 51 : Relation entre les biomasses du compartiment épigé et les recouvrements des *Ludwigia* (N=27 pour chaque espèce de *Ludwigia*)

2.2 Abondances et mesures de la structure des communautés

Au total 104 taxons de macroinvertébrés ont été déterminés sur les deux annexes hydrauliques dont 55 taxons communs. Dans le compartiment pleine eau, la contribution maximale sur le total des macroinvertébrés est réalisée par les Gastéropodes (32%), suivi des Crustacés (29,3%) et des Insectes (25,3%). Pour le compartiment substrat, les Oligochètes dominant fortement (76,5%).

2.2.1 Abondances

L'abondance des macroinvertébrés est supérieure dans le compartiment substrat et litière par rapport au compartiment pleine eau pour les deux *Ludwigia* (N=27, *L. peploides* : $101\,940 \pm 19\,993 \text{ ind.m}^{-3}$ vs $13\,342 \pm 3\,165 \text{ ind.m}^{-3}$ et *L. grandiflora* : $179\,406 \pm 22\,383 \text{ ind.m}^{-3}$ vs $11\,913 \pm 1\,763 \text{ ind.m}^{-3}$).

Dans le compartiment pleine eau, les densités de macroinvertébrés augmentent lorsque les densités et les recouvrements de *Ludwigia* font de même (Figure 52a). La densité moyenne des macroinvertébrés dans les herbiers témoin (100%) est presque trois fois plus importante que la densité de macroinvertébrés dans le traitement arrachage total (0%) pour les communautés dans *L. grandiflora* et cinq fois plus importante pour celles de *L. peploides*. Seules au sein des herbiers de *L. peploides*, les densités de macroinvertébrés sont identiques pour les traitements avec diminution de moitié du recouvrement initial (50%) et les recouvrements non modifiés (100%) (N=9, Wilcoxon = 1,02 ; p = 0,31).

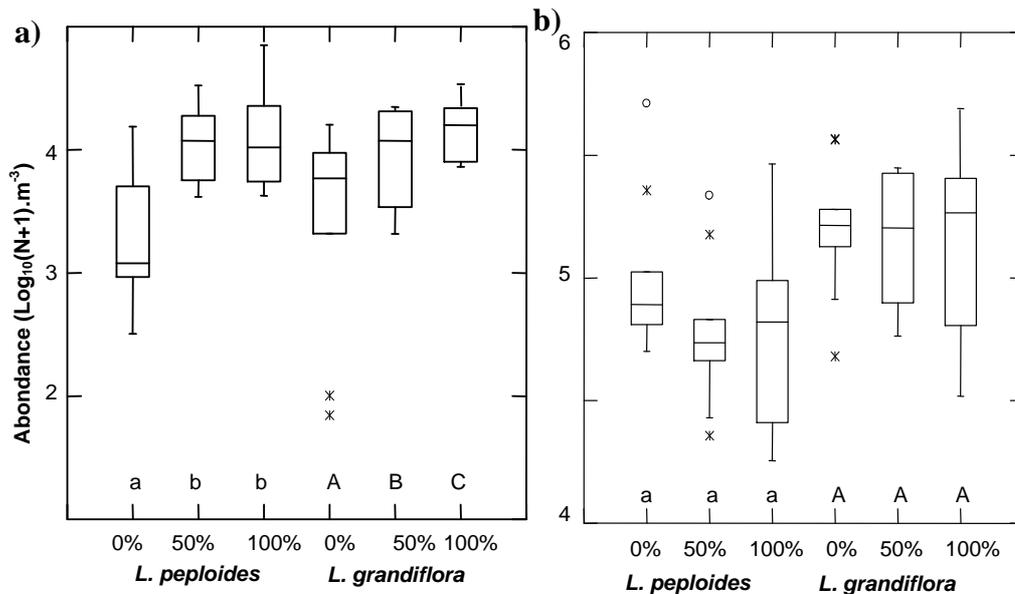


Figure 52 : Abondance totale des invertébrés, données transformées en Log₁₀ (n+1), dans les herbiers de *L. peploides* et de *L. grandiflora* modifiés ou non (a) invertébrés de la colonne d'eau, (b) invertébrés du substrat et de la litière. (Lettres minuscules : Test de Wilcoxon pour *L. peploides* ; Majuscules : *L. grandiflora*)

Dans le compartiment substrat et litière, pour chaque espèce de *Ludwigia*, les densités de macroinvertébrés sont identiques (test de Wilcoxon ; $p > 0,05$; Figure 52b).

2.2.2 Composition et structure des communautés

Les richesses taxonomiques et les indices de structure des communautés macrobenthiques sont largement supérieurs dans le compartiment pleine eau que dans le compartiment litière et substrat (Tableau XVIII). Les communautés de pleine eau sont plus diversifiées alors que celles du compartiment substrat sont dominées par les Oligochètes (Figure 53).

- Compartiment pleine eau

Dans ce compartiment, les richesses taxonomiques évoluent dans le même sens que les densités de macroinvertébrés (Tableau XVIII). Ces deux paramètres sont plus importants lorsque les *Ludwigia* sont présentes et augmentent avec l'accroissement des recouvrements et biomasses des *Ludwigia*. Entre les différents recouvrements de *Ludwigia*, environ la moitié des taxons sont communs (Tableau XIX). Les taxons recensés sur un seul des recouvrements de *Ludwigia* sont présents en faibles densités. Au maximum, pour les deux herbiers, les changements de composition taxonomique affectent 4 % de la densité des communautés.

Les communautés sont relativement équilibrées avec des indices de Shannon (H') supérieurs à 2,5 et des indices d'équitabilité (E) supérieurs à 0,5 (Tableau XVIII). Toutefois, des différences dans les structures des communautés sont observables en fonction de la présence ou non des *Ludwigia* et de leurs densités.

Au sein des herbiers de *L. peploides* et *L. grandiflora*, les communautés des herbiers non modifiés (100%) sont moins structurées, même si leurs richesses taxonomiques sont les plus importantes (Tableau XVIII, Figure 53). Pour *L. peploides*, ce déséquilibre de structure est dû à la forte quantité d'*Asellus aquaticus* (53%). Pour *L. grandiflora*, les fortes proportions d'*Asellus aquaticus* (27%) sont accompagnées de celles d'*Orthocladinae* (16%) et d'*Helobdella stagnalis* (15%) qui, ensemble, constituent plus de la moitié des individus récoltés (Figure 53).

Quel que soit le recouvrement, les communautés d'invertébrés du site envahi par *L. grandiflora* s'organisent en deux niveaux trophiques (consommateurs primaires et secondaires). Cette organisation est réalisée seulement en l'absence d'herbier (0%) sur le site envahi par *L. peploides* (Figure 53).

Entre les deux herbiers de *Ludwigia*, les taxons de gastéropodes dominants diffèrent. Dans les herbiers de *L. grandiflora*, *Valvata*, *Physa* et *Lythoglyphus* sont majoritaires, alors qu'au sein des herbiers de *L. peploides*, *Planorbis*, *Radix* et *Hippeutis* dominant (Figure 53).

Tableau XVIII : Structures des communautés de macroinvertébrés au sein des herbiers de *Ludwigia* à densité modifiée (0 et 50%) ou non modifié (100%)

Recouvrement théorique	<i>L. peploides</i>			<i>L. grandiflora</i>		
	0%	50%	100%	0%	50%	100%
Pleine eau						
Richesse taxonomique	38	51	53	35	44	46
Densité	4 109	14 097	21 819	6 431	11 819	17 490
Indice de Shannon	3,97	3,90	2,96	3,62	3,83	3,53
Equitabilité	0,76	0,69	0,52	0,71	0,70	0,64
Substrat						
Richesse taxonomique	35	32	32	31	33	30
Densité	63 842	68 054	173 923	180 311	145 703	212 203
Indice de Shannon	2,39	2,13	1,29	1,78	1,83	1,07
Equitabilité	0,47	0,43	0,26	0,36	0,36	0,22

Tableau XIX : Indice de persistance des communautés de macroinvertébrés présentes dans les herbiers de *Ludwigia* entre les différents recouvrements théoriques

	<i>L. peploides</i>			<i>L. grandiflora</i>		
	0 et 50%	50 et 100%	0 et 100%	0 et 50%	50 et 100%	0 et 100%
Pleine eau	0,56	0,55	0,49	0,49	0,58	0,50
Substrat	0,72	0,60	0,72	0,64	0,43	0,45

- Compartiment litière et substrat

Dans ce compartiment, les richesses taxonomiques sont de même grandeur quel que soit l'herbier ou le traitement (30 à 35 taxons, Tableau XVIII). Par contre, les indices de structure des communautés sont plus faibles dans les herbiers non modifiés (100%). Bien que les densités d'Oligochètes dominant toujours dans ce compartiment (supérieur à 64%), les déséquilibres les plus importants des communautés des herbiers non modifiés sont dus aux variations de fréquences de cette classe qui représente alors plus de 80% des effectifs. Au sein des herbiers de *L. peploides* environ 2/3 des taxons déterminés sont communs à l'ensemble des herbiers quelles que soient leurs densités ; par contre les fortes densités de *L. grandiflora* entraînent un changement de plus de la moitié des taxons (indice de persistance inférieur ou égal à 0,45) (Tableau XIX).

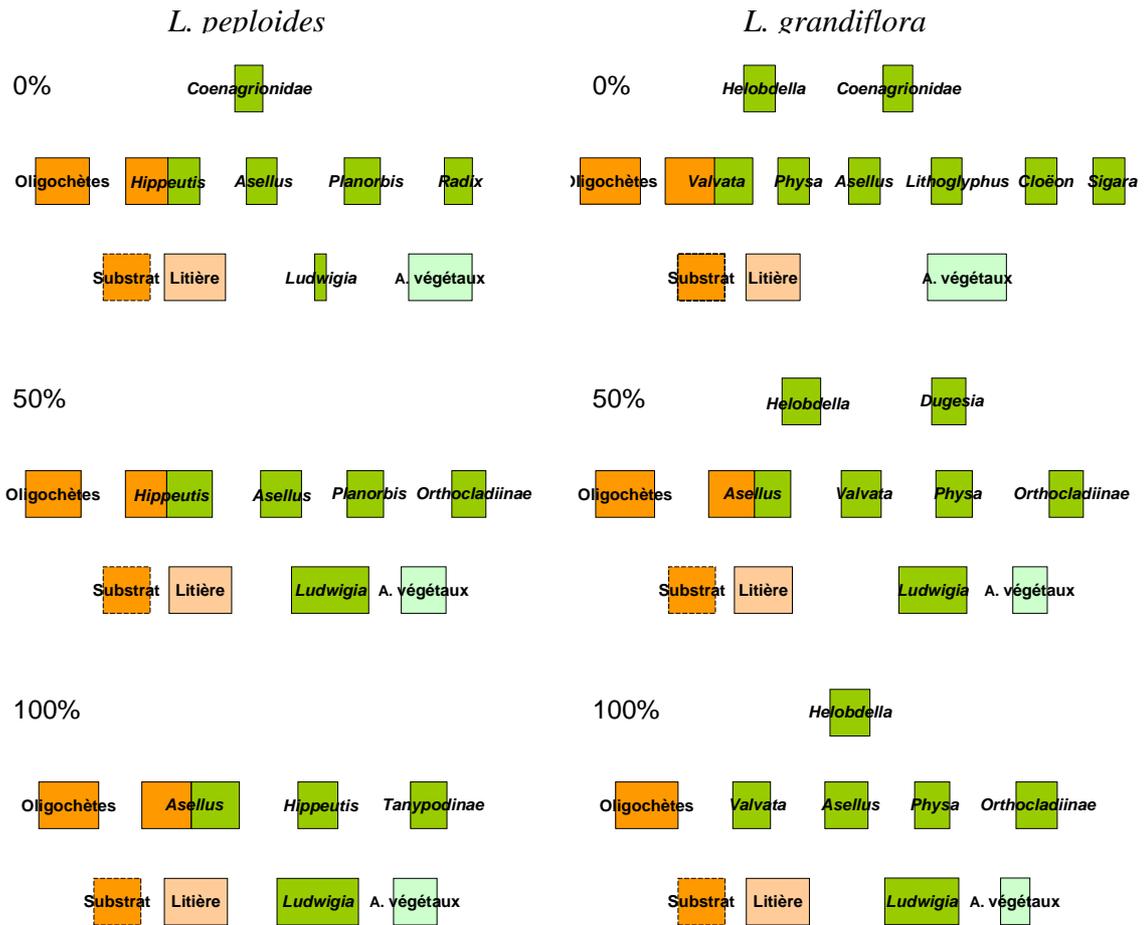


Figure 53 : Structure des communautés d'invertébrés inféodées aux deux *Ludwigia* en fonction des recouvrements de ces macrophytes. Deux compartiments sont distingués, le substrat (« vase » et litière) et la colonne d'eau. Les taxons présentés constituent au moins 5% des individus dans chacun des compartiments pris isolément. La longueur des boîtes représentant les invertébrés de la colonne d'eau (boîte verte) et substrat (boîte orange) sont proportionnelle à leur densité [$\text{Log}_{10} ((N_{\text{ind}} + 1) \cdot \text{m}^{-3}) / 2$]. Pour la litière, les *Ludwigia* et les autres végétaux présents, la longueur de la boîte est proportionnelle aux biomasses sèches [$\text{Log}_{10} (\text{Poids MS} + 1) \cdot \text{m}^{-3}$]. La « vase » non quantifiée est représentée par des pointillés.

2.2.3 Trait d'histoire de vie

Pour chaque trait d'histoire de vie étudié, leurs modalités au sein du compartiment pleine eau et du compartiment substrat/litière évoluent globalement de façon identique entre les trois modalités de densité d'herbier.

- Trait : Type de nourriture

Quelle que soit l'espèce de *Ludwigia* et son recouvrement, les taxons de macroinvertébrés se nourrissent principalement de débris végétaux > 1mm, de microphytes et de macrophytes vivants. Les communautés de pleine eau des herbiers de *L. grandiflora* se distinguent par une forte proportion de macroinvertébrés se nourrissant d'autres macroinvertébrés vivants (T8M8). Dans les herbiers non modifiés, cette modalité (T8M8) concerne 20% des effectifs et 25% des invertébrés des prélèvements où le recouvrement en macrophytes a été réduit de moitié. Dans le compartiment substrat, les herbiers de *L. grandiflora* se distinguent aussi avec, quel que soit le recouvrement de macrophytes, de fortes proportions de macroinvertébrés se nourrissant de débris fins (<1mm) (16 à 19%).

- Trait : Valeur saprobiale

Les modalités bêta- et alpha mésosaprobe dominent largement dans les deux herbiers de *Ludwigia* (> 65%) quel que soit le recouvrement de macrophytes. Pour ce trait aucune différence significative n'a été notée pour une même espèce de macrophyte entre les différents modalités de recouvrement ou bien entre les deux *Ludwigia* (test de Wilcoxon et correction de Bonferroni, $p < 0,017$).

- Trait : Microhabitats (préférendum)

Les macrophytes et algues filamenteuses constituent la modalité dominante de ce trait (Figure 54a, b). Dans le compartiment pleine eau, cette modalité représente plus de 33%. Elle est un peu moins représentée dans le compartiment substrat (>28%). Pour les deux *Ludwigia* et les deux compartiments, la répartition des modalités de ce trait est généralement

significativement différente entre les recouvrements (test de Wilcoxon et correction de Bonferroni, $p < 0,017$). Avec l'augmentation des recouvrements et densités de macrophytes (0%, 50% puis 100%), l'utilisation par les macroinvertébrés des microhabitats limon et vase (en %) diminuent alors que celle des microhabitats microphytes et litière augmentent.

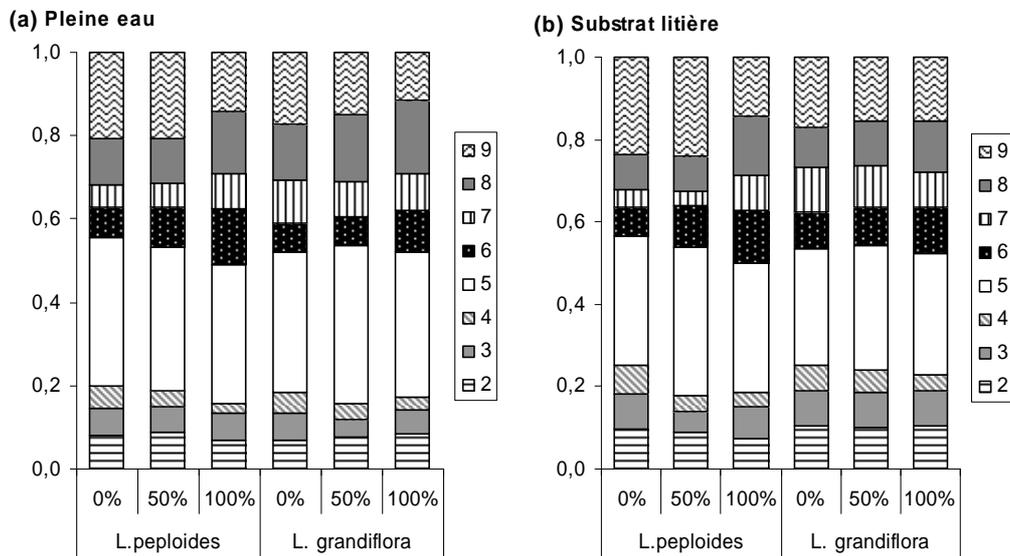


Figure 54 : Répartition des différentes modalités du trait d'histoire de vie microhabitat (préférendum) de chaque communauté macrobenthique en fonction de l'espèce de *Ludwigia* présente et de son recouvrement. 2 : graviers, 3 : sable, 4 : limon, 5 : macrophytes, algues filamenteuses, 6 : microphytes, 7 : branches, racines, 8 : litière, 9 : vase.

3. Comparaison des communautés de macroinvertébrés d’herbiers natifs et d’herbiers allochtones

3.1 Abondance et structure des communautés

Au sein de trois herbiers de *Ludwigia peploides*, de *L. grandiflora* et d’*Egeria densa* et de deux herbiers de macrophytes natifs : *Ceratophyllum demersum* et *Potamogeton* sp., les communautés de macroinvertébrés prélevés dans la colonne d’eau ont été étudiées et comparées. Afin de pouvoir observer une évolution dans le temps, des prélèvements de macroinvertébrés effectués en 2003 et 2004 ont été étudiés et comparés à ceux réalisés en 2006 dans le cadre de ce travail.

Au total 73 taxons de macroinvertébrés ont été déterminés dans le compartiment pleine eau des herbiers quasi monospécifiques des deux espèces de macrophytes natifs et des trois espèces exotiques. Sur l’ensemble des échantillons, la classe des Gastéropodes domine (35,4%), suivie des Crustacés (28,3%) dont le genre *Asellus* constitue 96% des effectifs et des Insectes (27%).

En 2003, l’ensemble des mesures et indices sur les communautés est supérieur pour *C. demersum* par rapport à *L. peploides* (Figure 55). Les communautés au sein de *L. peploides* sont largement déséquilibrées. Deux taxons constituent à eux seuls près de 80% effectifs des communautés : *Asellus* (57,2%) et *Radix* (21,7%).

En 2004, les différences sont moins marquées. Seule la densité de macroinvertébrés au sein de l’herbier de *Potamogeton* sp. est largement supérieure à celle au sein de l’herbier de *L. peploides*. Pour cette même comparaison, la richesse taxonomique et les indices de structure sont quasi identiques (Figure 55). De plus pour ces deux communautés, quatre taxons en composent 80% des effectifs dont trois sont communs aux deux herbiers : *Physa*, *Coenegrionidae* et *Micronecta*.

En 2006, les richesses taxonomiques et les densités au sein des macrophytes allochtones sont supérieures à celle de l’herbier de *C. demersum* (Figure 55). Les

communautés présentes dans *E. densa* sont très structurées (indices de structure, les plus élevés, $H' = 3,89$ et $E = 0,79$). La fréquence du taxon dominant, *Hippeutis*, ne dépasse pas 20%. Les communautés des trois autres herbiers ne sont jamais totalement déséquilibrées ($H' > 2,68$, $E > 0,49$). La communauté de *L. peploides*, bien que possédant la plus grande richesse spécifique est aussi la communauté la plus déséquilibrée. Ce déséquilibre est principalement dû à la très forte fréquence d'*Asellus* (56,8%). Les communautés de *L. grandiflora* et *C. demersum*, sont assez proches dans leur structure.

En résumé, les communautés macrobenthiques peuvent être ordonnées en fonction de leur structuration.

En 2003 et 2004, quel que soit le paramètre de structuration étudié :

C. demersum > *L. peploides* et *Potamogeton* sp. \geq *L. peploides*

En 2006 :

- pour l'abondance et la richesse taxonomique : Espèces allochtones > *C. demersum*
- pour l'indice de Shannon et Weaver : *E. densa* > *L. grandiflora* > *C. demersum* > *L. peploides*
- pour l'indice d'Equitabilité : *E. densa* > *C. demersum* \geq *L. grandiflora* > *L. peploides*

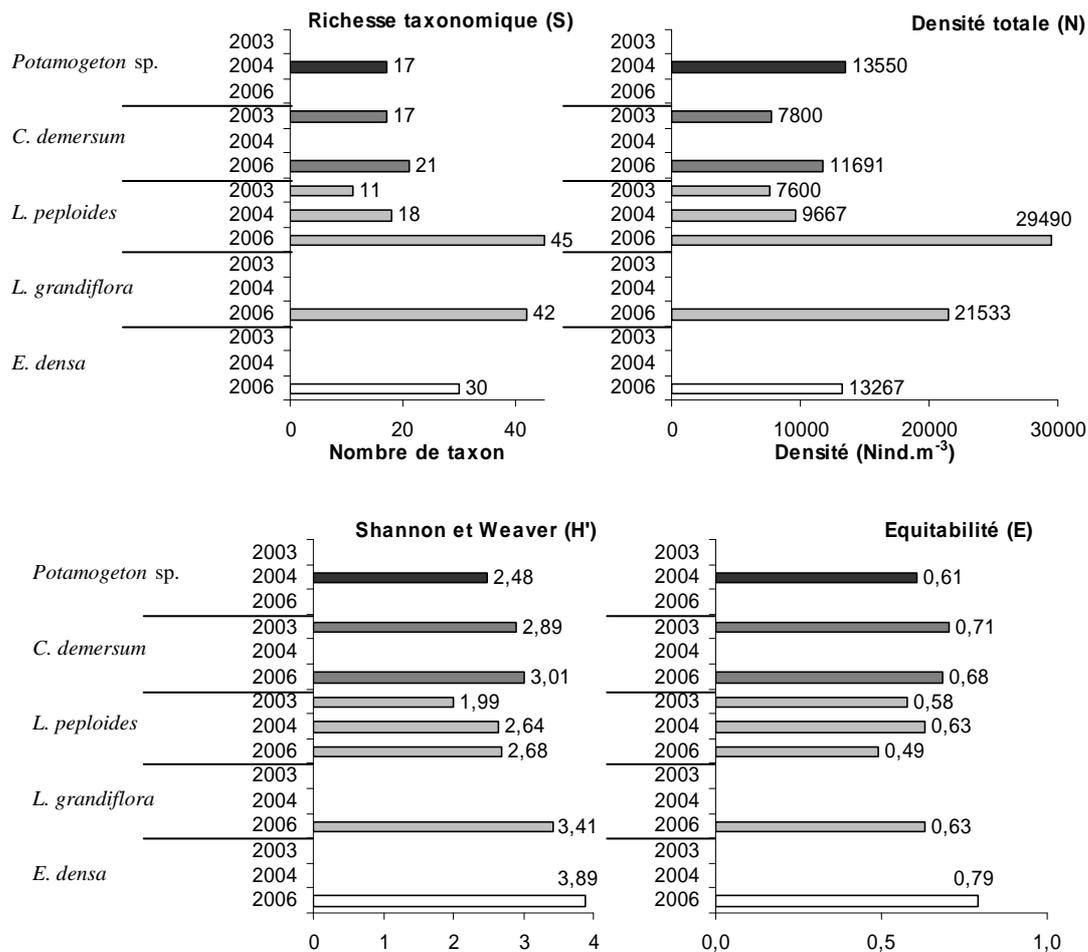


Figure 55 : Richesse taxonomique, densité et deux indices de structure des communautés de macroinvertébrés présents au sein de cinq herbiers de macrophytes

3.2 Trait d'histoire de vie

Au sein des herbiers étudiés, les modalités des traits d'histoire de vie étudiés évoluent peu. Quelle que soit l'année et l'espèce de macrophyte dominant, pour chaque trait, seules quelques modalités dominant (Tableau XX). Sur les trois années, une seule différence significative apparaît dans la répartition des modalités de chaque trait. Celle-ci est observée en 2004, entre les communautés de *Potamogeton sp.* et celles de *L. peploides*, pour le trait microhabitats (T20). La communauté d'invertébrés au sein de *Potamogeton sp.* a une préférence plus marquée pour les graviers et les microphytes alors que la communauté des herbiers de *L. peploides* a une préférence plus forte pour les microhabitats de sable, branches et racines. Ces modalités ne sont pas dominantes pour les deux communautés (rang 4 et 7 sur sur 9 modalités). La distribution des modalités de chaque trait d'histoire de vie étudié par année (2003, 2004 puis 2006) ne varie pas de façon significative entre les communautés

d'invertébrés de pleine eau présentes au sein d'herbiers natifs ou d'herbiers d'origine exotique.

Tableau XX : Modalités dominantes (M) pour chaque trait d'histoire de vie (T)

Traits (N°)	Modalités dominantes (N°)
Reproduction (T5)	Pontes cimentées ou fixées (M4) Ovoviviparité et soins aux jeunes (M1)
Type de nourriture (T8)	Débris végétaux >1 mm (M3) Microphytes vivants (M4)
Mode d'alimentation (T9)	Racleur, brouteur (M4) Broyeur (M3)
Respiration (T10)	Branchie (M2) Tégument (M1)
Valeur saprobiale (T14)	Béta mésosaprobe (M3) Alpha mésosaprobe (M4)
Microhabitats (préférendum) (T20)	Macrophytes, algues filamenteuses (M5) Vase (M9) Litière (M8)

Une AFC a été appliquée sur les densités de macroinvertébrés de chaque herbier de macrophytes et sur les six traits d'histoire de vie de ces macroinvertébrés (Tableau XX, Figure 56). Cette analyse porte sur les deux premiers facteurs, expliquant ensemble 70,8% de l'inertie (F1 : 54,1%, F2 : 16,7%).

Les densités de macroinvertébrés de *L. peploides* de 2006 et ceux de *Potamogeton* sp. de 2004 contribuent fortement à la construction du premier axe (respectivement 89,5% et 69,3%). *L. peploides* 2006 y contribue positivement comme les variables de trait d'histoire de vie suivantes : la reproduction par ovoviviparité et le soin aux jeunes, la respiration par branchies, la polysaprobie, les microhabitats constitués de microphytes et le type de nourriture de débris végétaux supérieurs à 1mm (par ordre décroissant de contribution). Les traits d'histoire de vie de microhabitat de limon et l'oligosaprobie sont liés négativement à l'axe 1 ainsi que les communautés de *Potamogeton* sp. de 2004.

Les communautés de *Ceratophyllum demersum* de 2003 et 2006 et d'*Egeria densa* sont liés positivement au second axe. Les traits, mode d'alimentation de perceur, le type de nourriture animaux mort (>1mm) et la reproduction par pontes endophytiques sont également liés positivement à ce second axe.

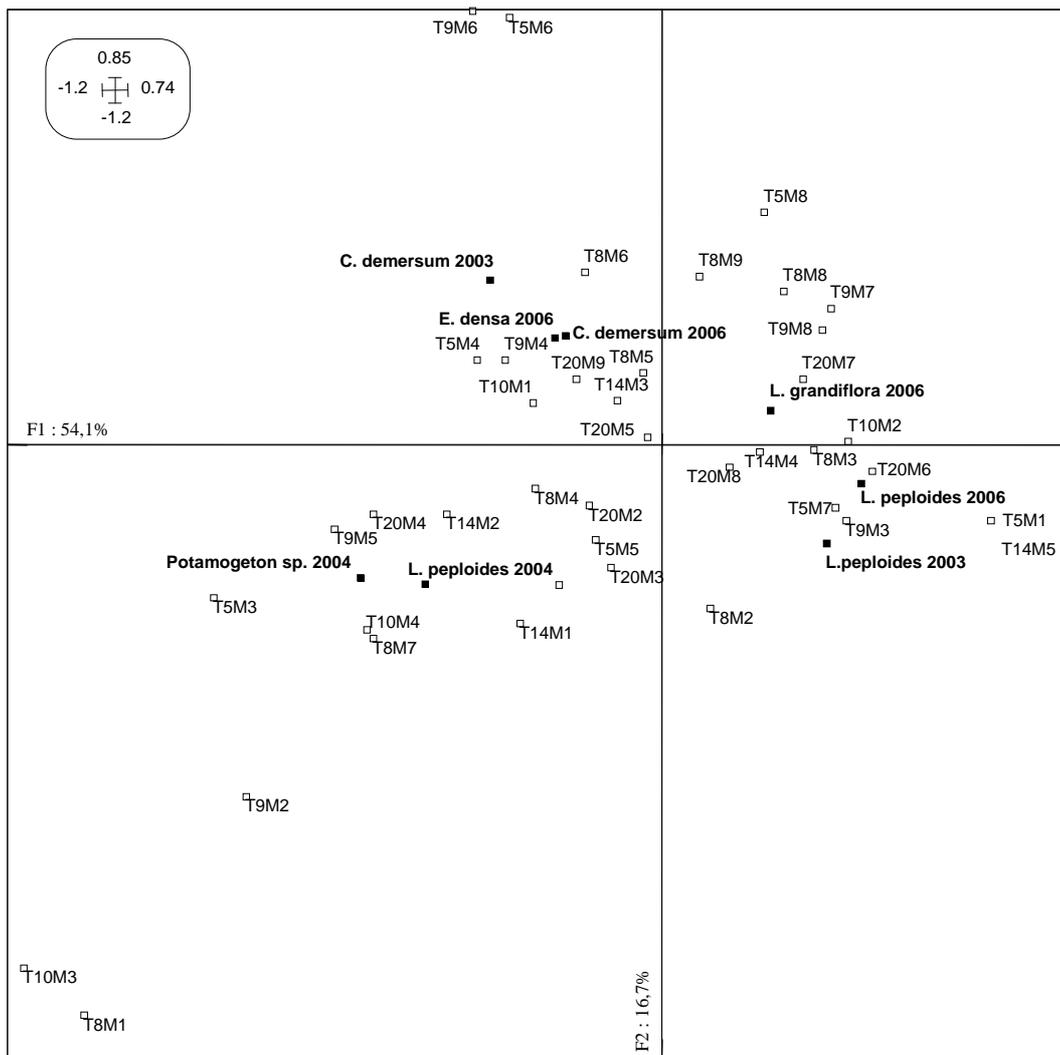


Figure 56 : Représentation graphique du plan factoriel 1 & 2 de l’AFC des densités de macroinvertébrés présentes dans chaque herbier de macrophyte réparties en fonction des modalités de chacun des six traits d’histoire de vie étudiés

3.3 Comparaison entre les communautés : Indice de persistance

L’indice de persistance est utilisé afin de comparer, par année, les taxons de macroinvertébrés présents dans chaque herbier. Les taxons apparus et disparus sont, ici, des taxons présents exclusivement dans l’un des deux herbiers. L’herbier natif est considéré comme l’herbier de référence.

En 2003, seulement 23% des 22 taxons déterminés sont présents dans les deux herbiers (Tableau XXI). Parmi les cinq taxons communs, seuls les gastéropodes du genre *Radix* sont fréquents (fréquence >20%) dans les deux communautés. L’ensemble des taxons communs représente tout de même 65% du nombre total d’individus dénombrés.

En 2004, près de la moitié des taxons sont communs aux deux communautés (Tableau XXI). Les taxons présents uniquement dans l'un des herbiers sont faiblement représentés. Les cinq taxons présents uniquement dans l'herbier de *Potamogeton* sp. et les six taxons présents uniquement dans l'herbier de *L. peplodes* constituent chacun 1,1% de l'effectif total des macroinvertébrés de leurs communautés respectives.

Tableau XXI : Mesures de comparaison entre les communautés d'herbiers natifs et d'herbiers allochtones

Année	2003		2004		2006	
Herbier natif	<i>C. demersum</i>		<i>Potamogeton</i>		<i>C. demersum</i>	
Herbier allochtone	<i>L. peplodes</i>		<i>L. peplodes</i>	<i>L. peplodes</i>	<i>L. grandiflora</i>	<i>E. densa</i>
Indice de persistance	0,23	0,48	0,40	0,39	0,45	
Nombre de :						
taxons présents uniquement dans l'herbier natif	11	5	1	3	4	
taxons présents uniquement dans l'herbier exotique	6	6	26	22	14	
taxons communs	5	16	18	16	15	
Pourcentage d'individus de :						
taxons communs (densité)	64,7	97,8	90,9	95,6	80,9	

En 2006, pour chacune des trois comparaisons, environ 40% de taxons déterminés sont communs entre *C. demersum* et les taxons des communautés d'herbiers exotiques. Les taxons communs sont des taxons assez fortement représentés en nombre d'individus. Ils constituent, quelle que soit la comparaison prise en compte, plus de 80% des communautés. Parmi les taxons communs à forte densité, *Asellus* est présent dans les quatre communautés. Les gastéropodes sont aussi largement présents mais les taxons les plus représentés diffèrent entre herbiers : *Hippeutis* et *Planorbis* sont les plus fréquents dans les herbiers de *L. peplodes* et *E. densa* alors que *Valvata*, *Physa* et *Lithoglyphus* sont plus fréquents dans les herbiers de *L. grandiflora* et *C. demersum*.

Les herbiers de macrophytes exotiques abritent de nombreux taxons absents de l'herbier de *C. demersum* (Tableau XXI). La comparaison des modalités des traits d'histoire de vie des taxons présents uniquement dans les herbiers exotiques et des taxons présents dans les herbiers de *C. demersum* montre quelques différences significatives (Wicoxon $p < 0,05$). De plus fortes densités de macroinvertébrés se nourrissent (T8) de macroinvertébrés vivants au sein de *C. demersum* qu'au sein des herbiers de *L. peplodes* et *E. densa* (18,1% vs 6,7% et 4,4% respectivement). Cette tendance est inverse pour la modalité microinvertébrés vivants.

Au sein des herbiers de *L. grandiflora*, de plus nombreux macroinvertébrés se nourrissent (T8) de microinvertébrés (21,7% vs 4,4%) et de débris fins (18,1% vs 7,1%). Pour le trait microhabitat (T20), aucune différence n'apparaît sur les modalités dominantes de ce trait. Quelle que soit la communauté étudiée, environ 50% des densités de macroinvertébrés ont comme microhabitats préférentiels les macrophytes, les algues filamenteuses et la vase. Néanmoins, une différence significative dans la répartition des modalités est à noter. Au sein de l'herbier natif, les branches et racines sont plus utilisées comme habitat qu'au sein des herbiers exotiques (14,1% vs 3,6% pour *L. peploides*, 9,1% pour *L. grandiflora* et 2,8% pour *E. densa*).

4. Discussion

Ces premiers résultats indiquent qu'au sein des herbiers de macrophytes autochtones ou allochtones, les communautés se caractérisent par des macroinvertébrés peu sensibles à la concentration en oxygène dissous. De nombreux taxons se nourrissent de matière organique fine et sont inféodés aux végétaux pour l'alimentation ou pour la reproduction. Ces caractères sont typiques des peuplements de macroinvertébrés d'annexes hydrauliques envahies ou non par des xénophytes (Equipe Pluridisciplinaire d'assistance aux maîtres d'ouvrage du Plan Loire Grandeur Nature, 2003).

- Influence de l'espèce de *Ludwigia* au cours d'une saison

Dans le compartiment substrat/litière, les communautés des deux herbiers de *Ludwigia* sont assez proches aussi bien pour la richesse taxonomique qu'en terme de structure des communautés. Ce compartiment est largement dominé par les Oligochètes. La forte présence de ce taxon dans le substrat fin et riche en matière organique est couramment observée sous des herbiers de macrophytes (Weatherhead and James, 2001). Au cours de la saison, la densité de macroinvertébrés augmente sous les deux herbiers. Celle-ci, constituée en grande partie d'invertébrés consommant des détritiques de végétaux, augmente sans doute suite à l'apport de végétaux lors de la croissance des herbiers dont les feuilles ne recevant plus de lumière se détachent des tiges. Une évolution similaire des densités de macroinvertébrés du printemps à la sénescence des feuilles a été observée sous des nénuphars (Smock and Stoneburner, 1980).

Dans le compartiment pleine eau, l'évolution des communautés est différente au sein des deux herbiers de *Ludwigia*. Avec l'augmentation du nombre de taxons, la communauté de *L. grandiflora* se complexifie et se structure au cours de l'été. Par contre la communauté de *L. peploides* bien structurée en mai tend à devenir déséquilibrée. En août, les herbiers de *L. grandiflora* abritent des consommateurs secondaires plus diversifiés et plus nombreux. Bien qu'il soit souvent montré que les communautés d'invertébrés diffèrent de façon significative entre différentes espèces de macrophytes tout au long d'une année (Chilton, 1990), cette divergence d'évolution entre les deux herbiers de *Ludwigia* peut surprendre. Mis à part un

effet site et ses conditions abiotiques propres, la structure trophique des communautés de macroinvertébrés peut être considérée comme régulée par la complexité de leur habitat (Rennie and Jackson, 2005) et la densité des herbiers (Cyr and Downing, 1988). Or, les deux *Ludwigia* ont une architecture similaire et forment des herbiers de densités comparables. Mais dans cette étude, les recouvrements et les densités de *L. peploides* sont plus élevés que ceux de *L. grandiflora*. Des densités de tiges importantes peuvent devenir défavorables et entraîner le déclin des abondances de macroinvertébrés (Orr and Resh, 1992; Humphries, 1996). Peut être que la plus forte densité de tige, observée dans les herbiers de *L. peploides*, devient défavorable aux invertébrés, entraînant une diminution de leurs densités de macroinvertébrés et un déséquilibre de la communauté.

- Influence de la densité des herbiers de *Ludwigia*

Seul le compartiment pleine eau a été modifié au cours de cette étude toutefois les communautés du compartiment substrat/litière changent sensiblement. La richesse taxonomique dans ce compartiment reste stable mais les densités augmentent, notamment celles du taxon dominant (les Oligochètes), en présence de macrophytes dans la colonne d'eau. Cette augmentation peut être reliée à l'effet de protection contre les prédateurs, à l'apport de matière organique (Soszka, 1975) et à la présence plus importante de racines sur le fond (Sagova-Mareckova, 2002) fournis par les macrophytes.

Dans le compartiment pleine eau, les densités et les richesses taxonomiques des communautés augmentent avec les recouvrements et les biomasses de *Ludwigia*. Cette relation est couramment observée (Brendonck et al., 2003). En revanche, les communautés sont moins bien structurées dans les herbiers non modifiés. Les fortes densités des herbiers de *Ludwigia* accueillent de nombreux taxons et de fortes densités d'invertébrés. Elles favorisent aussi certains taxons, principalement *Asellus*, qui dominent les communautés des herbiers denses, peut-être en raison de possibles déficits en oxygène et des forts apports en matière organique. Les communautés d'eau libre (sans herbier) sont quant à elles plus structurées mais présentent une richesse taxonomique et des densités réduites. L'absence des macrophytes entraîne la disparition des taxons utilisant les végétaux comme support de locomotion et sans doute une plus forte prédation, notamment par les poissons (Brendonck et al., 2003). Les densités de *Ludwigia* diminuées de moitié abritent des communautés diversifiées et structurées. La présence des *Ludwigia* diversifie le milieu en créant un habitat

fournissant support, nourriture et abris contre les prédateurs. La réduction des densités de macrophytes permet de ne pas atteindre de trop fortes densités qui, passé un certain seuil, deviennent néfastes pour les communautés de macroinvertébrés (Orr and Resh, 1992; Humphries, 1996). Ce phénomène correspond probablement à la situation observée en juillet 2006 au sein des herbiers de *L. peploides* non modifiés.

La densité des herbiers influence sans doute aussi indirectement les taxons des Gastéropodes présents. Les gastéropodes dominants au sein des herbiers de *L. peploides* sont différents de ceux au sein des herbiers de *L. grandiflora*. *Valvata* et *Physa* dominent au sein des herbiers de *L. grandiflora* (moins denses) et consomment préférentiellement des microphytes vivants. Au sein des herbiers de *L. peploides*, *Hippeutis* et *Planorbis* sont davantage consommateurs de macrophytes et de débris de végétaux. La densité des communautés de macrophytes influe sur la disponibilité en lumière dans la colonne d'eau et donc sur la production des épiphytes poussant sur les macrophytes (Vis et al., 2006). Ces épiphytes sont consommées préférentiellement par certains gastéropodes. Les gastéropodes qui consomment ces épiphytes sont donc présents en plus grands nombres lorsque les quantités de microphytes sont importantes.

Les traits d'histoire de vie des gastéropodes dominants relèvent une autre différence entre les herbiers des deux *Ludwigia*, celle-ci indépendante de la densité des herbiers. Au sein de *L. grandiflora*, les gastéropodes ont une affinité assez marquée pour le substrat de branches et racines alors que cette affinité est nulle pour les gastéropodes dominants des herbiers de *L. peploides*. Cela peut être relié au fait que les *L. peploides* développent rarement des pneumatophores alors qu'ils sont nombreux dans les herbiers de *L. grandiflora* (Dandelot, 2004).

Ainsi, les communautés de Gastéropodes diffèrent-elles entre les herbiers des deux *Ludwigia* invasives mais sont aussi influencées par la densité des herbiers. Cette influence est visible sur les communautés dans leur ensemble. Sur les communautés présentes au sein des herbiers de *Ludwigia*, la diversité spécifique est plus forte lorsque les herbiers se développent sans intervention humaine, mais la diversité fonctionnelle des communautés de macroinvertébrés est plus importante au sein des herbiers de *Ludwigia* dont les recouvrements et densités ont été modifiés (arrachage total ou de la moitié). Entre les deux cas de modification des herbiers de *Ludwigia*, l'arrachage total des herbiers entraîne une forte diminution de la richesse taxonomique et des densités de macroinvertébrés.

- Comparaisons avec d'autres herbiers et évolution temporelle

Sur les trois années étudiées, les comparaisons diffèrent par l'espèce de macrophyte dominante constituant l'herbier. Toutefois, que ce soit avec *Ceratophyllum demersum* ou *Potamogeton* sp., les communautés de *L. peploides* sont toujours moins structurées que les communautés d'herbiers autochtones. Pour les herbiers de *L. grandiflora*, les différences entre les communautés ne sont pas si tranchées. *L. grandiflora* abrite des communautés plus denses et diversifiées, mais leurs structures sont similaires à celles des herbiers de *C. demersum*. Les communautés d' *Egeria densa* sont quant à elles les plus structurées parmi celles inventoriées lors de cette étude. Aux regards de l'évolution des communautés présentes au sein des herbiers de *L. peploides* étudiés depuis 2003, le nombre de taxons communs avec les herbiers natifs augmente bien que les communautés soient toujours moins bien structurées. Cette évolution progressive pourrait faire penser à une adaptation des communautés de macroinvertébrés au nouveau taxon de macrophyte. Par contre cette hypothèse de la nécessité d'un temps d'adaptation n'est pas soutenue car les communautés d'invertébrés au sein d'*E. densa* sont les plus structurées alors que ce taxon n'est noté présent en région Centre seulement depuis quelques années (Boudin et al., 2007).

Les communautés sont de plus quasi-similaires pour ce qui est des traits d'histoire de vie des différents taxons. Les communautés sont toutes dominées par des espèces peu exigeantes vis-à-vis de la température et de la quantité d'oxygène de l'eau et inféodées aux végétaux aquatiques. Néanmoins, quelques affinités plus marquées peuvent être notées. Les communautés de *L. peploides* en 2006 favoriseraient les traits biologiques de reproduction par ovoviviparité et le soin aux jeunes et les invertébrés liés aux végétaux pour la nourriture et les microhabitats. Les macroinvertébrés de *Potamogeton* sp. se distinguent par leurs plus fortes liaisons avec le substrat fin et la présence de taxons peu résistants aux pollutions organiques. Ces caractéristiques des communautés d'invertébrés peuvent sans doute être reliées à l'architecture des potamots à feuilles flottantes. Parmi les herbiers étudiés, ceux-ci sont les moins denses et présentent moins de tiges et de feuilles, laissant une part plus importante aux macroinvertébrés liés au substrat. La résistance aux pollutions, peut aussi être reliée aux conditions du milieu car le potamot lui-même est un taxon qui supporte moins bien que les autres espèces végétales étudiés les conditions eutrophes (Cornier, 2002). *C. demersum* et *E. densa*, deux macrophytes à feuilles verticillées, hébergent des communautés de

macroinvertébrés ayant une préférence pour la reproduction par pontes endophytiques et se nourrissant d'animaux morts de petite taille.

La diversité et la structuration des communautés de macroinvertébrés ne semble pas liée au caractère autochtone ou non des macrophytes. La densité des herbiers, l'architecture des plantes et les conditions du milieu dans lequel elles se développent semblent plus influencer sur les communautés de macroinvertébrés.

Septième partie :
Discussion générale et conclusion : vers des
préconisations de gestion

1. Réponses aux questions théoriques initiales

Au début de cette étude, différentes questions sur le développement et l'impact des *Ludwigia* au sein des annexes hydrauliques et des grèves de Loire moyenne ont été posées. Les réponses obtenues sont résumées ci-dessous et mises en perspectives dans le but d'adapter au mieux la gestion des *Ludwigia* en fonction de leurs caractéristiques biologiques et écologiques, d'une part, et des biotopes ligériens, d'autre part.

- **Phénologie**

A quel moment de l'année se situent les principales phases de propagation, de colonisation, de croissance et de reproduction des Jussies et des espèces autochtones ?

Tout d'abord, pour les autres espèces présentes, essentiellement des autochtones, les données obtenues ne sont pas suffisamment nombreuses (peu d'espèces autres que les Jussies sur les quadrats) et trop dispersées (une même espèce se retrouve dans peu de quadrats de conditions semblables) pour pouvoir répondre aux questions et permettre de comparer les cycles vitaux à l'échelle de ce travail. Toutefois, sur les zones s'asséchant des annexes hydrauliques, le maximum de développement (recouvrements cumulés de l'ensemble des espèces végétales hors Jussies) se situe début août, comme pour les deux Jussies.

Pour les deux espèces de *Ludwigia*, au cours de cette étude, des fruits contenant des graines ont été observés au sein des populations de *L. peploides* et de *L. grandiflora* aussi bien sur les annexes hydrauliques que sur les grèves.

La dispersion des *Ludwigia* au stade de graine est possible. Les fruits hydrochores, contenant de nombreuses graines, flottent en moyenne deux semaines pour *L. peploides* et 11 semaines pour *L. grandiflora*. Cette capacité de flottaison facilite la dispersion par le courant, d'autant plus que leur maturité survient en automne, période de remontée progressive des niveaux d'eau sur la Loire. Les augmentations des niveaux d'eau permettent la reconnexion des annexes hydrauliques, habitats contenant de fortes densités de *Ludwigia* produisant des fruits. La différence de temps de flottaison entre les deux *Ludwigia* suggère deux stratégies :

(i) pour *L. grandiflora*, après un long temps de flottaison, les fruits coulent sur le sédiment et les graines germent, ou (ii) pour *L. peploides*, mais aussi dans une moindre mesure pour *L. grandiflora*, elles s'établissent seulement dans les zones peu profondes à proximité des herbiers préexistants et colonisent d'autres zones proches par propagation périphérique.

En condition de laboratoire, des germinations ont été observées. Elles sont nombreuses à survivre plus de 18 semaines même sans s'implanter et quelle que soit la richesse en nutriments du milieu dans lequel elles se trouvent. Par contre, *L. peploides* semble mieux utiliser les nutriments disponibles lors de la croissance de ces germinations que *L. grandiflora*. Compte tenu de la qualité des eaux de la Loire moyenne en nitrates, oscillant entre médiocre à moyenne et celle des matières phosphorées de moyenne à bonne (classes du SEQ eau, tableau de bord du SDAGE 2003), le milieu même sans apport par les sédiments est sans doute assez riche en nutriments assimilables par les germinations.

Sur les annexes hydrauliques et les grèves de Loire moyenne, deux conditions hydrauliques peuvent être rencontrées (i) un milieu restant en eau même pour des débits très faibles (débit d'étiage) et (ii) un milieu s'asséchant pendant au moins deux mois. Sur les deux types d'habitats étudiés, l'analyse a été réalisée en séparant ces deux conditions. Pour l'année 2005, qui peut être considérée comme une année hydrologique moyenne, début juin, les milieux étudiés sont en eau. Les *Ludwigia* sont alors majoritairement sous forme de rosettes à la surface de l'eau. Ensuite, elles s'érigent plus ou moins rapidement en fonction des variations de niveau d'eau. En milieu aquatique, la croissance en hauteur des deux *Ludwigia* est plus lente. Ce ralentissement de croissance verticale est peut-être consécutif (i) à une allocation plus forte des ressources pour le développement des racines et/ou (ii) à un enfoncement des tiges de *Ludwigia* sous leur propre poids. Par contre, elle n'est sans doute pas assimilable à une diminution de production de biomasse. Néanmoins, une plus lente érection au dessus de l'eau entraîne un retard dans la production de bourgeons, de fleurs et donc de fruits. Aucun bourgeon n'ayant été observé lorsque les *Ludwigia* sont érigées à moins de 10 cm au dessus de l'eau (milieu aquatique) ou du sol (milieu s'asséchant).

L'arrachage manuel répété, seulement testé en milieu aquatique, permet de retarder et de diminuer la floraison. Les herbiers ayant été perturbés artificiellement produisent moins de fruits et de graines. Lorsque les herbiers se développent sans intervention directe de l'homme, la floraison débute mi-juillet et se prolonge tout l'été pour les deux espèces. Cette longue période de floraison est un atout pour ces deux *Ludwigia* envahissantes car elles peuvent ainsi

produire des fruits mûres sur plusieurs mois (juillet à septembre). Si une soudaine montée des niveaux d'eau survient (crues estivales), des fruits mûres peuvent ainsi être emportés par le courant et déposés sur des sites plus ou moins proches.

Pour clore les interrogations sur le cycle vital, la multiplication végétative, principal mode de dissémination des *Ludwigia* spp. depuis leur introduction (Muller, 2004), reste importante pour les deux *Ludwigia*. Lors des prospections de terrain, des fragments végétatifs vivants ont été retrouvés au niveau de la ligne d'eau du lit vif de la Loire ainsi qu'au sein des annexes.

Quels sont les facteurs environnementaux (la nature du sédiment, la vitesse du courant,...) qui influencent l'importance de ces phases ?

Le développement des *Ludwigia* spp. semble fortement lié aux variations hydrologiques de la Loire et sans doute aussi à celles de la température. Lors de l'année 2007, les niveaux d'eau sont restés plus élevés et les températures de l'air ont été plus faibles en été qu'en 2005 et 2006. Le développement des *Ludwigia* spp. a été plus lent qu'en 2005, année au cours de laquelle les hauteurs d'eau sont restées basses tout au long de l'été.

La production de graines par fruit est importante pour les deux *Ludwigia* (en moyenne 52 ± 18 graines pour *L. peploides* et 40 ± 19 graines pour *L. grandiflora*). Les graines et fruits de *L. grandiflora* sont plus longs que ceux de *L. peploides*. En revanche, les longueurs de fruits et de graines sont fortement variables entre populations. Pour certains auteurs, de fortes variations dans la production de graines entre populations et individus sont liées aux variations des facteurs environnementaux (Björk, 1967; Baker, 1972; Dolan and Sharitz, 1984; McKee and Richards, 1996). Les variations de longueur de fruits et de graines entre les populations de *Ludwigia* peuvent être liées aux gradients environnementaux d'humidité du sol, d'ensoleillement, de compétition (i.e. stress biotique). Dans les populations étudiées, les fruits les plus courts peuvent être reliés aux habitats les plus secs pour *L. grandiflora* et à la compétition interspécifique pour *L. peploides*.

- **Reproduction sexuée**

Dans quels types de milieux les Jussies produisent-elles des graines viables et en quelle quantité ?

Les deux espèces des *Ludwigia* produisent des fruits et des graines viables sur les deux types de milieu suivi, les annexes hydrauliques et sur les dépressions humides des grèves.

Lors de cette étude, le nombre de fruits par tige n'a pas été compté. Par conséquent, nous ne pouvons pas estimer directement la production de fruits ou de graines par tige ou par mètre carré au sein de chaque habitat colonisé par les *Ludwigia*. Cependant, si nous utilisons les données de Dandelot (2004) pour les populations du Sud Est de la France (12 fruits par tige), la production de graines au sein d'un herbier dense (plus de 80% de recouvrement) peut être estimée entre 23 700 et 32 500 graines par m² pour *L. peploides* et de 12 000 à 27 400 pour *L. grandiflora*. Cette estimation est plus importante que celle de Dandelot (2004) (respectivement 10 000-14 000 et 10 000 graines par m²).

Dans quelles conditions ces graines sont-elles capables de survivre à la période hivernale en Loire moyenne ?

Les graines sont viables à température ambiante à plus de 80% pour *L. peploides* et 45% pour *L. grandiflora*, qu'elles soient conservées à l'air ou dans l'eau. Par contre, seul un fort gel (-15°C) sur des graines conservées dans l'eau permet de diminuer ce taux de viabilité d'environ 40% pour *L. peploides* et de plus de 50% pour *L. grandiflora*. Comme de telles conditions ne se rencontrent pas sur la Loire moyenne, surtout au fond de l'eau, un risque de constitution d'une banque de graines pérenne ou transitoire (2-3 ans) n'est pas négligeable.

De plus, le taux de viabilité des graines de *L. peploides* est plus important sur les grèves (habitats potentiellement les plus perturbés par des alternances eau stagnante/eau courante suite à des changements de niveau dans le lit vif au cours de la saison végétative, et habitats thermiquement contraignants) que sur les annexes hydrauliques. Cette augmentation potentielle de reproduction sexuée est peut-être due, comme pour de nombreux autres angiospermes, aux fréquentes perturbations (Xie et al., 2001; Richards et al., 2004) ou être en lien avec les températures potentiellement plus élevées sur les grèves.

Quant à la relative forte production de graines sur la Loire moyenne comparée aux populations du Sud-Est de la France (Dandelot, 2004), elle pourrait être liée à l'âge des populations végétales comme suggéré par quelques études (Piquot et al., 1998; Sun et al., 2001). Piquot et al. (1998), sur des populations de *Sparganium erectum*, ont observés un plus fort investissement dans la reproduction sexuée au sein des populations nouvellement établies par rapport aux populations plus anciennes. Leurs observations suggèrent que la propagation

par voie végétative est favorisée au niveau de la population alors que la reproduction sexuée est favorisée au niveau des métapopulations, car les graines sont un bon moyen de propagation sur de longues distances. Les populations de *Ludwigia* de la Loire moyenne sont plus « récentes » (fin des années 1970 (Corillion, 1982)) que les populations du Sud de la France (début du XIX^{ème} siècle (Raven, 1963)), où ces espèces ont été introduites pour la première fois sur le territoire français.

- **Reproduction végétative**

Quels types de fragments peuvent régénérer une nouvelle plante, pendant combien de temps, sous quelles conditions ?

Cette question n'a pas été abordée en distinguant différents types de fragments végétatifs comme prévu initialement, mais a été étudiée pour un type de fragment fréquent (bouture de 20 cm de long) en se focalisant sur les conditions nécessaires à son implantation sur les grèves. L'implantation, la survie et la croissance de fragments standardisés ont été étudiées pour les deux espèces de *Ludwigia* envahissantes. Entre les deux *Ludwigia*, des différences dans le succès d'implantation et la croissance des propagules végétatives ont été observées. Un assec sévère entraîne le dessèchement et donc la mort de nombreuses propagules. *L. grandiflora* semble plus résistante à ce très fort stress hydrique. En position basse sur la grève (sans stress hydrique), les *Ludwigia* survivent mais se développent peu. Dans ces conditions, une plus forte allocation racinaire est notée. Peut-être est-elle consécutive au continu mouvement occasionné par le clapotis qui entraînerait une certaine adaptation des *Ludwigia* et une implantation dans le substrat plus importante. En condition intermédiaire sur la grève, bien qu'en surface des conditions de sécheresse soient notées, les racines des *Ludwigia* ont atteint la nappe d'accompagnement de la Loire. Les Jussies se développent alors assez fortement en adoptant une forme prostrée (e.g. les tiges sont traçantes avec des racines aux nœuds, elles ne s'érigent pas).

Dans quelles situations se forment ces fragments ? (courant moyen, crues, travaux,...)

Ce point n'a pas été abordé, notamment car il a été impossible de suivre des travaux dans le lit de la Loire ou sur les annexes suite à des difficultés de programmation et de phasage de ces travaux avec le planning du travail de thèse.

Sur quelles distances se propagent-ils ?

Ce point n'a pas été abordé lors de ce travail, premièrement à cause d'une légère réorientation de la problématique d'étude suite aux premiers résultats obtenus qui soulignaient l'importance potentielle de la reproduction sexuée pour la gestion. Une possibilité d'étude, comme réalisée en Suède par Johansson et Nilsson (1993) avec des fragments de *Ranunculus lingua* (autochtones), consisterait en la dispersion de fragments végétatifs marqués sur différentes zones de la Loire moyenne. Pour *R. lingua*, la dispersion a lieu sur 1 à 5 km. Cependant, cette approche semble difficilement conciliable avec l'exigence de limiter la dispersion de l'espèce et l'interdiction de sa propagation.

Pour les deux espèces de *Ludwigia*, les principales réponses aux questions théoriques initiales sur la phénologie et la reproduction peuvent être reportées sur le cycle vital d'une plante se reproduisant par voies végétative et sexuée (Figure 57).

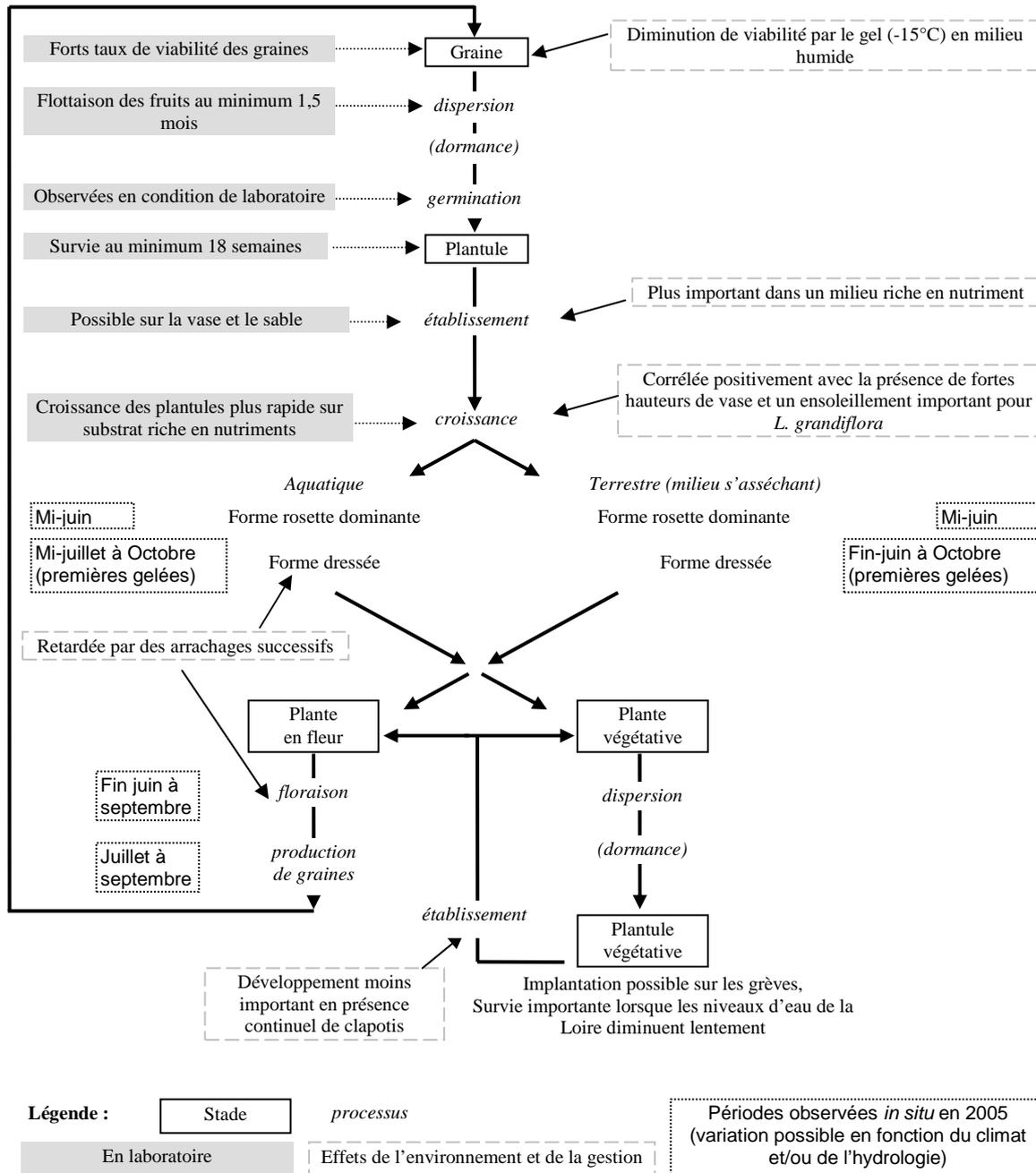


Figure 57 : Cycle vital (stade et processus) d'une plante se reproduisant à la fois par voie sexuée et asexuée (Grime, 1979) adapté aux *Ludwigia spp.* de Loire moyenne

- **Impact sur la végétation**

Quelles sont les espèces végétales les plus affectées par la colonisation des milieux par les Jussies ?

Avec les données récoltées, nous ne pouvons guère conclure sur cette question. Néanmoins, sur les zones restant en eau et bien que peu de diversité y ait été relevée, un arrachage manuel des Jussies ne permet pas, sur une saison de végétation, (i) la colonisation de l'espace par des autochtones, ou (ii) l'extension des autochtones présentes. Sur des micro-

habitats manipulés, la diminution de la densité des Jussies n'entraîne pas de modification systématique de la composition structurelle des communautés végétales en place. L'expérience d'arrachage ne démontre donc pas, à l'échelle d'étude retenue, un impact négatif évident des *Ludwigia* sur les communautés d'hydrophytes.

Sur les milieux s'asséchant, aussi bien sur les annexes hydrauliques que sur les grèves, les richesses taxonomiques et les indices de diversité de Shannon sont corrélés négativement aux recouvrements des Jussies. Cette corrélation négative peut-être due à l'exclusion par les *Ludwigia* des espèces présentes initialement. Mais l'hypothèse d'une implantation préférentielle des *Ludwigia* spp. dans les communautés à faible richesse taxonomique ne peut être totalement écartée, principalement car nous ignorons les dates exactes d'implantation des *Ludwigia*.

Quels sont les facteurs environnementaux qui influencent les relations entre espèces végétales présentes et les Jussies ?

Les résultats obtenus ne permettent pas de réponse claire à cette question. Ceci est dû à différentes raisons : premièrement, les espèces autres que les Jussies étaient peu nombreuses et les richesses taxonomiques faibles ne permettaient pas d'identifier des gradients ou couples de conditions du mésologiques-abondances d'espèces ; deuxièmement, nous n'avons observé que très peu de différences dans les performances des Jussies en fonction des conditions du milieu. Sur les dépressions des grèves, l'abondance de *L. peploides* est corrélée positivement avec l'épaisseur de vase et négativement avec l'ensoleillement. Sur les annexes hydrauliques, *L. grandiflora* est corrélée positivement avec les épaisseurs de vase et l'ensoleillement. Néanmoins, ne connaissant pas les conditions environnementales précédant la colonisation par les Jussies, nous ne pouvons définir si elles se trouvent sur les zones à forte épaisseur de vase car initialement envasées ou si la présence des Jussies a entraîné l'envasement du milieu. Cependant, l'envasement du milieu par la présence des Jussies a été observé au sein d'autres herbiers en milieu d'eau close (Dandelot, 2004; Dutartre et al., 2006). Pour le facteur ensoleillement, les deux taxons de *Ludwigia* étudiés sont corrélés inversement. Peut-être que sur les grèves, beaucoup plus ensoleillées que les annexes hydrauliques, les zones très ensoleillées sont aussi trop sèches et peu favorable à l'implantation de *L. peploides*.

Sur les quadrats s'asséchant des annexes hydrauliques, les plus fortes richesses taxonomiques se retrouvent sur les zones les plus ombragées et ayant de faibles (ou nulles) épaisseurs de vase. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cette situation : (i) *L. grandiflora*

est une espèce très compétitive et a exclu la majorité des espèces des habitats dans lesquels elle pousse (milieux très ensoleillés et forte profondeur de vase) ; mais *L. grandiflora* n'est pas très fréquente (en nombre de présence) sur notre zone d'étude et son action ne peut donc pas expliquer à elle seule la corrélation ; (ii) les zones les plus riches en espèces sont celles se situant en bordure des annexes, elles sont plus ombragées car plus proches des franges arborées des annexes et la vase est peu présente car entraînée par la descente des niveaux d'eau ; elle se dépose préférentiellement dans les zones basses des annexes ; (iii) ces zones sont aussi moins sujettes aux variations de niveaux d'eau, et permettent le développement d'une végétation plus diversifiée. L'ensemble de ces explications se conjuguent peut-être sur certaines zones.

- **Impact sur la faune**

Pour ce point, lors de cette thèse, seuls les invertébrés aquatiques ont été étudiés. L'impact des *Ludwigia* sur les invertébrés a été abordé par trois approches : (i) par la manipulation expérimentale des densités de Jussies (impact de la densité des Jussies à une échelle spatiale et temporelle réduite), (ii) par la comparaison entre herbiers de Jussies et herbiers d'autochtones à densités comparables (impact de l'espèce), (iii) par la comparaison avec des données de début de colonisation d'un site (impact du temps de présence).

Quelles sont les espèces animales les plus affectées par la colonisation des milieux par les Jussies ?

D'après les données récoltées au sein des herbiers de Jussies sur deux annexes hydrauliques, les communautés d'invertébrés sont typiques des bras morts. Elles sont peu sensibles aux températures, à de faibles concentrations en oxygène et utilisent la litière et les végétaux aussi bien pour l'alimentation, comme site de reproduction que comme abri, comme support pour la locomotion. Quelques différences apparaissent entre les communautés de *L. grandiflora* et de *L. peploides* au cours d'une saison de végétation (juin à août) principalement dans le compartiment de pleine eau. Ces différences surviennent notamment pour les taxons dominants des gastéropodes et dans l'organisation des réseaux trophiques. Les gastéropodes, *Physa* sp., *Lythoglyphus* sp. et *Valvata* sp. sont plus abondants au sein des herbiers de *L. grandiflora* alors que *Gyraulus* sp., *Radix* sp. et *Planorbis* sp. sont plus abondants dans les herbiers de *L. peploides*. Cependant, ces premiers résultats doivent être interprétés prudemment car nous ne pouvons différencier l'effet des herbiers de l'effet site.

Quantifier les pertes ou gains de diversité animale dus aux Jussies

Afin de vérifier l'hypothèse que les herbiers de Jussies entraînent une perte de diversité des invertébrés aquatiques, (i) la densité des herbiers de *Ludwigia* a été réduite partiellement ou totalement et (ii), les herbiers non modifiés ont été comparés à des herbiers d'un macrophyte autochtone (*Ceratophyllum demersum*) de densité comparable.

Pour ce point, en plus des données récoltées en 2006 dans des herbiers de Cératophylle, nous nous sommes référés à des témoins historiques (cératophylle et potamot probablement *P. nageant*). En 2006, comparées à des communautés d'invertébrés présents au sein d'herbiers de *C. demersum*, les communautés de pleine eau des herbiers de *Ludwigia* sont peu différentes dans leur organisation (indices de Shannon et Equitabilité) et les traits d'histoire de vie. Cependant, les herbiers de *Ludwigia* abritent de plus nombreux taxons d'invertébrés (au moins 21 taxons de plus) et des communautés plus denses (environ 10 000 ind.m⁻³ en plus). Les données des années précédentes, bien que le nombre d'individus et les richesses taxonomiques soient peu différentes (en 2003 : 6 taxons et 200 ind.m⁻³ en plus dans les herbiers de cératophylle ; en 2006 un seul taxon mais environ 4 000 ind.m⁻³ en plus dans le potamot), montrent une plus grande structuration des communautés dans les herbiers de macrophytes autochtones (2003 : dans le cératophylle H'=2,89 et E=0,71 > dans *L. peploides* 1,99 et 0,58). Différentes hypothèses peuvent être émises pour expliquer ces différences : (i) une méthode de prélèvement différente, (ii) une adaptation assez rapide des communautés au nouvel habitat créé par les *Ludwigia*, ou (iii) une utilisation des *Ludwigia* comme support, gîte, cache,... permettant une plus forte densité d'invertébrés par rapport à l'eau libre sans doute plus présente avant le développement des *Ludwigia*. Cette dernière hypothèse a été indirectement testée lors des manipulations de biomasses de *Ludwigia*.

La densité des herbiers de *Ludwigia* joue un rôle sur la structuration des communautés. Les herbiers de *Ludwigia* moins denses permettent le développement d'une communauté d'invertébrés plus riche en taxons et plus équilibrée (Shannon et Equitabilité) qu'au sein des herbiers denses ou de l'eau libre.

Quels sont les facteurs environnementaux qui influencent ces relations ?

L'effet testé en premier lieu a été l'effet « densité de Jussies » commenté ci-dessus. Secondairement, des hypothèses sur l'effet du type de substrat (grossier ou vaseux) peuvent être émises : (i) les invertébrés des herbiers de *Ludwigia* sur substrat grossier seront moins

tolérants aux faibles concentrations en oxygène, (ii) pour ceux du substrat vaseux, ils seront moins inféodés aux végétaux pour la reproduction, la nourriture, le gîte,... Cependant, ces hypothèses devraient être vérifiées expérimentalement ou sur un plus large panel de sites pour exclure un « effet site ».

- **Impact sur le milieu physique**

Est-ce que, et dans quelle mesure, la présence des Jussies modifie la qualité de l'eau, la nature du substrat, la vitesse du courant etc. comparé à des milieux à végétation autochtone ?

Cette question a été abordée pour la partie physico-chimie des eaux par des comparaisons dans et hors herbiers de *Ludwigia* dans deux annexes hydrauliques. Les mesures physico-chimiques effectuées dans et hors des herbiers de *L. peploides* montrent que la présence de l'herbier modifie localement les caractéristiques physico-chimiques. Comme tout herbier dense de macrophytes se développant dans des eaux peu profondes, les herbiers de *Ludwigia* entraînent une variation nyctémérale accrue, principalement pour les teneurs en oxygène dissous. Au vu des faibles concentrations notées en fin de nuit sur des herbiers sénescents, en été, lors de la phase de fort développement de l'herbier, les diminutions de la concentration en oxygène dissous peuvent sans doute aller jusqu'à l'anoxie et être ainsi très défavorables à la vie aquatique.

Une comparaison entre herbiers de Jussies et herbiers autochtones n'a pas pu être réalisée, car sur la zone d'étude aucun herbier autochtone n'était présent sur une surface assez importante et exempte de Jussies. Les aspects « impacts des herbiers sur la vitesse du courant et sur les taux de sédimentation » n'ont pas été abordés car lors de la période de suivi *in situ*, aucun évènement prolongé de reconnexion des annexes hydrauliques ne s'est produit pour pouvoir mesurer ces phénomènes. Le courant était donc nul. La question reste intéressante et nécessiterait des études à part entière portant en zone calme sur la décomposition de la litière produite par les *Ludwigia* en zone déconnectée du chenal et la pose de pièges à sédiments sur les zones plus fréquemment ou intensément soumises à de forts courants.

2. Les mécanismes d'invasion

- **Les *Ludwigia* en accord ou non avec les théories sur les invasions**

L'hypothèse de la plus grande invasibilité des communautés peu diversifiées (Maron and Vila, 2001 ; Tilman, 2004) ne semble que partiellement s'appliquer au cas des Jussies sur la Loire moyenne. En milieu s'assèchant à une échelle locale, l'abondance des *Ludwigia* est corrélée négativement à la richesse taxonomique et à la diversité de Shannon. Cette faible diversité floristique en présence de fortes abondances de Jussies peut être due soit à un mécanisme d'exclusion progressive des espèces autochtones par les *Ludwigia*, soit à un faible nombre d'espèces dans les zones où les Jussies se sont implantées préférentiellement. Cette dernière possibilité correspondrait à la théorie de la plus grande invasibilité des communautés peu diversifiées. Cependant, les zones faiblement diversifiées mais composées d'espèces très recouvrantes semblent ne pas permettre ou du moins fortement réduire l'implantation des *Ludwigia*. Peut-être que ces espèces recouvrant la totalité des zones inventoriées entrent en compétition avec les propagules de Jussies et ne permettent que rarement leur implantation. Cependant, la richesse spécifique des communautés végétales sur les zones restant en eau, notamment au sein des annexes hydrauliques, est faible comparée à d'autres hydrosystèmes. Les richesses taxonomiques par annexe hydraulique observées dans cette étude sont comprises entre 3 et 9. Pour le cas du Rhin, les richesses taxonomiques par annexe sont comprises entre 9 et 23 taxons (Robach et al., 1997), du Rhône entre 6 et 38, de la Saône 9 à 23 taxons (Bornette et al., 2001). Sur les sites restant toujours en eau, nous sommes dans la limite inférieure de la richesse taxonomique. Pourtant, sur les communautés aquatiques, l'impact négatif des *Ludwigia* n'est pas clairement démontré. La pression compétitive des *Ludwigia* vis-à-vis des autres macrophytes n'a pas été vérifiée. Nous ne pouvons déterminer si les Jussies excluent les espèces présentes initialement dans le milieu ou si elles colonisent préférentiellement les milieux à faibles diversité floristique et densité. L'hypothèse par laquelle les communautés les plus diversifiées seraient plus résistantes aux invasions ne se vérifie donc pas, à l'échelle de nos sites d'étude, mais peut être valable à l'échelle inter-hydrosystèmes pour expliquer la forte présence des Jussies sur les annexes hydrauliques de la Loire moyenne.

L'hypothèse de la soustraction à l'impact des ennemis qui favoriserait le changement dans l'allocation des ressources des espèces non natives vers la production de biomasse et la compétition est avancée par Keane and Crawley (2002). Jusqu'à présent, peu d'animaux ont été notés comme consommateurs des Jussies. Mais de plus en plus d'observations d'insectes phytophages sur les herbiers de Jussies sont notées. Fait non présenté dans ce travail mais observé en mésocosmes (INRA Rennes, Coudreuse comm. pers.) et à plusieurs reprises sur la Loire moyenne, une espèce de puceron (*Rhopalosiphum nymphaea*) semble adaptée aux *Ludwigia*. Cette espèce cosmopolite se retrouve sur de nombreuses plantes aquatiques (*Lemna* spp., *Nuphar luteum*, *Eichhornia crassipes*, *Pistia stratiotes*,...) durant l'été (Center et al., 2002). Cette espèce peut être très destructrice pour les plantes aquatiques d'autant plus qu'elle peut transmettre cinq maladies différentes affectant les végétaux (Center et al., 2002). D'autres insectes indigènes consommateurs de Jussies ont été notés, des larves de lépidoptère (*Elophila nymphaeata*) sur la Loire moyenne et un coléoptère (*Altica lythri*) sur le marais d'Orx et en Dordogne. Ce coléoptère peut consommer à l'âge adulte environ 0,34 cm² de feuilles en 24h, et certaines zones peuvent être assez affectées par sa présence (Petelczyc et al., 2006). Ces diverses observations amènent à penser que certains insectes autochtones, oligophages ou polyphages (non spécialisés), commencent à s'adapter aux Jussies. Peut être est-ce un début d'intégration des deux taxons aux réseaux trophiques locaux ou des pistes pour une régulation des populations de Jussies par la mise en place d'une lutte biologique ?

- **Deux espèces à première vue semblables....**

Même si, jusqu'à la floraison, il s'avère presque impossible de distinguer macro-morphologiquement les deux espèces (Dandelot, 2004), au cours de ce travail de nombreuses différences biologiques et écologiques ont été notées entre ces deux taxons. Ces différences apparaissent à tous les stades de développement des Jussies (Tableau XXII). Les deux *Ludwigia* semblent développer deux stratégies distinctes pour s'implanter dans de nouveaux habitats. *L. peploides* produit sur une plus grande durée des organes reproducteurs, de nombreuses graines avec des taux de viabilité plus élevés et une plus grande résistance à un gel intense, et ses germinations se développent davantage, quelle que soit la richesse en nutriments du milieu. L'ensemble de ces observations va dans le sens d'une stratégie plus rudérale (R) pour *L. peploides*. Par contre, *L. grandiflora* produit des fragments végétatifs plus résistants au stress hydrique et aux contraintes hydrodynamiques (clapotis, courant), ce qui va dans le sens des observations sur ce taxon dans le Sud Est de la France (Dandelot,

2004). *L. grandiflora* possède une plus grande facilité de bouturage (survie longue des boutures, même en aquarium (Dandelot, 2004)). Ces observations vont dans le sens d'une stratégie davantage compétitive (C) selon Grime (1979) pour *L. grandiflora*, voire même une stratégie alliant fort pouvoir compétitif et résistance au stress de type C-S.

Tableau XXII : Synthèse des différences biologiques et écologiques observées lors de cette étude entre les deux *Ludwigia* spp. invasives (les signes + indiquent l'observation, leur nombre, la comparaison plus ou moins forte entre les deux taxons ; 0 indique une absence d'observation lors de cette étude)

	<i>L. peploides</i>	<i>L. grandiflora</i>
Graines		
Longueur	+	++
Viabilité	++	+
Résistance à un gel intense	++	+
Germinations et plantules		
Survie	++	++
Implantation	++	++
Développement	++	+
Croissance dans le milieu		
Présence sur les grèves	++	+
Présence sur les annexes	++	+
Expansion interannuelle sur les grèves	+	0
Expansion interannuelle sur les annexes	0	+
Corrélations positives avec les épaisseurs de vase et l'ensoleillement, sur les annexes hydrauliques	0	+
Corrélation positive avec les épaisseurs de vase, sur les dépressions limoneuses des grèves	+	0
Durée de production d'organes reproducteurs	++	+
Fruits		
Durée de flottaison	+	++
Longueur	+	++
Nombre de graines par fruit	++	+
Fragments végétatifs		
Résistance au stress hydrique	+	++
Implantation lors d'une diminution progressive du niveau d'eau	+	+
Développement lors d'une diminution progressive du niveau d'eau	++	+
Résistance aux contraintes dynamiques (clapotis)	+	++

Les différences de présence des deux *Ludwigia* sur les différents habitats étudiés sont peut-être consécutives (i) à leur date d'arrivée sur la Loire moyenne, bien que les deux espèces aient été notées dès les années 1980 (Corillion, 1981; 1982) mais les observations de *L. grandiflora* semblent plus récentes du moins sur deux sites étudiés (Base de données Flora du Conservatoire botanique national du Bassin parisien), ou (ii) à des valences écologiques quelque peu différentes. La première hypothèse va dans le sens d'une plus forte capacité compétitive de *L. grandiflora* par rapport à *L. peploides*. *L. grandiflora* se serait implantée sur des sites déjà colonisés par *L. peploides* et la supplanterait même actuellement. Cela concorde avec nos observations sur les annexes hydrauliques lorsque les deux espèces sont en mélange. En effet, sur toute une série de quadrats occupés en 2005 par les deux *Ludwigia*, les *L. grandiflora* étaient devenus, la seule présente, en 2007. Aucune exclusion dans le sens inverse

n'a été observée. Ces observations vont également dans le sens d'une plus grande aptitude compétitive de *L. grandiflora*. Quant aux modes de propagation par propagules sexuées des deux *Ludwigia*, c'est *L. grandiflora* qui présente une durée de flottaison de ses fruits beaucoup plus importante. *L. grandiflora* pourrait ainsi fortement se développer localement mais aussi, grâce à une longue durée de flottaison des fruits, assurer une dissémination lointaine de graines potentiellement plus longtemps viables que les propagules végétatifs.

L'hypothèse de Dandelot (2004) selon laquelle *L. peploides* aurait une valence écologique plus faible, n'est pas vérifiée ici. Par contre, sur notre zone d'étude, comme pour celles dans le Sud de la France, la fructification abondante en toute circonstance de *L. peploides* est un atout majeur pour ce taxon.

- **Hypothèse concernant la répartition des deux *Ludwigia* spp. sur le tronçon étudié**

La dernière cartographie réalisée entre 2000 et 2003 sur la Loire moyenne par le Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien (CBNBP) (Boudin et al., 2007), montre une dominance (en présence/absence) sur la Loire moyenne de *L. grandiflora* par rapport à *L. peploides*. Par contre sur la zone étudiée dans ce travail, *L. peploides* est plus fréquente que *L. grandiflora*. *L. grandiflora* est présente avec de forts recouvrements seulement en aval du bec du Cher. Cet affluent de la Loire est fortement colonisé par ce taxon. Les populations de *L. grandiflora* présentes en aval du Cher se sont peut-être développées suite aux arrivées fréquentes et nombreuses de propagules végétatives. Cette hypothèse est appuyée au regard des données du CBNBP de 2001-2002, qui avait noté *L. peploides* seule présente sur deux sites étudiés en aval du bec du Cher alors que nous y avons retrouvé les deux taxons de *Ludwigia* en mélange et même *L. grandiflora* dominante sur un site (site 5).

Sur la zone d'étude, différentes hypothèses peuvent expliquer la moindre fréquence de *L. grandiflora* : (i) son implantation sur les sites est plus tardive et/ou la pression d'introduction (« propagule pressure ») a été moins forte ; (ii) elle a une valence écologique moins large que *L. peploides* ; (iii) elle est moins compétitive que *L. peploides* et est exclue par cette dernière, ou bien, (iv) la reproduction sexuée est effective pour *L. peploides* (auto-allogame facultatif (Dandelot, 2004)) et pas encore pour *L. grandiflora* (plutôt allogame (Dandelot, 2004)). L'hypothèse (iii) selon laquelle *L. grandiflora* serait moins compétitive que *L. peploides*, ne va pas dans le sens de nos observations. Quant à l'hypothèse (iv) qui suppose l'absence actuelle de reproduction sexuée effective pour *L. grandiflora*, soulève beaucoup plus d'interrogations, ... et d'inquiétudes.

3. Retombées pour la gestion

Les gestionnaires souhaitent connaître les impacts des espèces invasives notamment en fonction des conditions mésologiques des habitats et des taux de colonisation afin de pouvoir définir des priorités d'action. Les questions théoriques posées précédemment permettent d'orienter les actions de gestion des Jussies sur la Loire moyenne.

La constatation majeure de ce travail réside en l'observation de la possibilité pour les deux taxons de Jussies de réaliser un cycle vital complet par reproduction sexuée. Même si aucune germination n'a été observée en milieu naturel sur la Loire moyenne, des germinations de *L. peploides* (La Mandine : annexe hydraulique) et de *L. grandiflora* (marais de l'Erdre) ont été observées sur la Loire estuarienne (Haury, comm. pers., (Le Treis, 2003)). Ces nouvelles connaissances sur la biologie doivent dorénavant être prises en considération dans toutes actions de gestion entreprises sur ces plantes invasives.

La possibilité de réalisation de la reproduction sexuée implique la prise en compte :

- d'un risque de propagation des fruits hydrochores lors des remontées progressives des niveaux d'eau sur la Loire. Ce risque doit aussi être envisagé lors de toute action de gestion qui peut entraîner la remise en suspension des fruits. Ces fruits sont susceptibles de se disperser, notamment en cas de reconnexion des annexes hydrauliques à des secteurs moins contaminés ;
- d'un risque non négligeable de la constitution d'une banque de graines pérenne ou transitoire (2-3ans). Celle-ci peut d'autant plus être constituée que la viabilité des graines ne disparaît pas avec les températures hivernales régnant sous nos latitudes ;
- d'un risque de régénération des populations à partir de la banque de graines ;
- d'un risque de persistance de la viabilité des graines lors de la gestion des « déchets » d'arrachage, surtout si une valorisation en engrais vert est envisagée ou un compostage est mal contrôlé.

Ainsi, si des arrachages sont prévus sur un site, il serait préférable de les réaliser avant la formation des fruits. Sur les annexes hydrauliques et les grèves de Loire moyenne,

l'apparition des organes reproducteurs est consécutive à l'apparition de la forme dressée, aussi bien pour les populations en écophases aquatiques que terrestres. Les dates d'apparition de cette forme sont variables en fonction du milieu (aquatique ou s'asséchant) et des conditions environnementales locales (site) et globales (hydrologie, températures printanières et estivales). La date d'apparition des organes reproducteurs ne peut être prévue longtemps à l'avance. Néanmoins, l'observation des premières fleurs, très visible au sein des herbiers, permet de dater une quinzaine de jours à l'avance l'apparition des premiers fruits, sans que l'on connaisse exactement la durée de leur maturation avant d'obtenir des graines à maturité, capables de germer. Les actions de gestion devront donc être programmées avec une certaine variabilité temporelle. Elles pourront être retardées ou avancées en fonction du développement des herbiers.

L'arrachage manuel est un mode de gestion assez couramment utilisé sur les Jussies. En milieu aquatique, un arrachage manuel répété (mai à juillet) permet de limiter le développement des *Ludwigia* et dans le même temps l'apparition d'organes reproducteurs. Les herbiers traités conservent une forme submergée et en rosettes plus longtemps qu'au sein d'un herbier non traité. De plus, moins d'axes fleuris apparaissent. En revanche, cette gestion ne permet pas, sur une saison, de limiter considérablement le développement des herbiers. Mais, à plus long terme cette gestion peut être intéressante, sur les annexes connectées amont et aval en hiver. L'arrachage peut entraîner une déstabilisation de l'herbier et sa réduction ou destruction lors des crues hivernales. Par contre, les fragments transportés lors des crues seront difficiles à gérer.

Bien que la reproduction sexuée entraîne une modification de la gestion, la propagation par fragments végétatifs ne doit pas être négligée. En Loire moyenne, l'établissement des plantules de *Ludwigia* sur les grèves en dehors des dépressions humides est possible, bien qu'à première vue cet habitat soit peu favorable. Lors de leur développement, les fragments végétatifs résistent à différentes contraintes (stress hydrique, remaniement fréquent). Les fragments présents sur les grèves ne forment pas d'herbiers denses. Par contre, ils sont une source potentielle de boutures.

Les fragments végétatifs des *Ludwigia* peuvent supporter un stress hydrique important pendant plusieurs jours. La forte résistance des propagules végétatives à la dessiccation est un point non négligeable à prendre en compte lors des actions de gestion. Il confirme l'importance d'une surveillance accrue de leur dissémination lors des actions d'arrachage en

milieu aquatique, mais aussi lors des périodes de stockage avant transport. Même sur des substrats considérés à première vue comme secs, les fragments peuvent survivre plusieurs jours.

Sur la Loire moyenne, l'ensemble des sites inondables est potentiellement colonisable par des fragments végétatifs mais aussi par des graines de Jussies. Une intervention précoce lors de la phase d'installation des *Ludwigia* sur un nouveau site est le meilleur garant d'une gestion efficace. Pour cela, la mise en place d'une veille active au sein des sites aujourd'hui non colonisés par ces deux taxons envahissants est préconisée. Ainsi, la réalisation d'une cartographie fine (type Système d'Information des Evolutions du Lit de la Loire⁴ (SIEL) au 1/10 000), au sein du lit endigué de la Loire, serait un outil de référence. Elle pourrait s'appuyer sur les cartes de végétations disponibles, de photos aériennes, ... Elle nécessite un effort important lors de sa mise en place, mais peut devenir un outil fédérateur autour duquel les acteurs confrontés aux Jussies pourront se retrouver. Pour cela, elle devra être accessible à tous et actualisée annuellement par des prospections de terrain entre août et octobre, pour ne pas devenir rapidement obsolète. Un tel outil pourrait être utile, par exemple :

- pour limiter l'expansion des *Ludwigia*, en permettant une action rapide dès la première colonisation, avant l'installation d'herbier,
- pour estimer les risques de colonisation lors de reconnexion d'annexes hydrauliques, en localisant précisément les herbiers présents en amont,
- pour localiser les gestions réalisées sur différents milieux et ainsi pouvoir bénéficier de l'expérience d'autres gestionnaires,
- pour sensibiliser un large public au problème des plantes envahissantes par l'exemple des *Ludwigia*.

Au vu du nombre important de sites envahis par les Jussies en Loire moyenne, la gestion de l'ensemble des sites reste possible mais sans doute financièrement lourde. Des priorités de gestion doivent donc être mises en place. Afin d'aider les gestionnaires dans le choix des sites, un outil sous forme d'une grille multicritères (Tableau XXIII) permettant de définir des priorités d'intervention à différentes échelles peut être proposé. Cet outil se base sur des critères physiques et physico-chimiques du site envahi, sa connexion avec d'autres

⁴ http://www2.centre.ecologie.gouv.fr/SIEL/html/Desc_donnees.htm

sites, la patrimonialité des espèces et des milieux ainsi que les caractéristiques de l'invasion (développement des herbiers, présence de plusieurs espèces invasives). Les usages du site ainsi que le degré d'envahissement des habitats proches sont aussi à prendre en compte dans l'analyse des priorités d'intervention. L'ébauche de la grille présentée ci-dessous pourra servir de base de réflexion aux groupes de travail existants sur la Loire.

Par exemple, un site isolé colonisé par les Jussies dans une matrice non envahie, sera un site dont la gestion devra être prioritaire. Par contre, la pertinence d'une action sera moindre pour un site sans forte valeur patrimoniale et/ou situé au sein d'une matrice de sites envahis pour lesquelles aucune action n'est prévue.

De plus, l'ensemble de ces questions permet de choisir le meilleur mode opératoire (type d'arrachage, exportation du sédiment, réensemencage, nombre d'interventions à l'année, sur plusieurs années,...) ainsi que le traitement des « déchets verts ».

Tableau XXIII : Ebauche d'une grille multicritères de gestion des Jussies en Loire moyenne

Critères abiotiques	Critères biotiques	Critères d'invasion	Critères humains : gestions et usages
<i>A l'échelle du site :</i> Localisation dans le lit endigué (lit vif, grèves, berges, annexes,...) Artificialisation Débit de connexion/déconnexion au lit vif Qualité générale de l'eau Sédiment (type, hauteur) Ensoleillement	<i>A l'échelle du site :</i> Diversité végétale Plantes rivulaires Plantes aquatiques Diversité animale Invertébrés Poissons Reptiles Oiseaux Mammifères	<i>A l'échelle du site :</i> Espèce présente : <i>L. peploides</i> et/ou <i>L. grandiflora</i> Présence de fruits Taille des herbiers (m ² , % du milieu) Colonisation récente : date Présence d'autres espèces invasives	Interventions sur les Jussies déjà réalisées par le passé ? Autres interventions réalisées : reconnexion, dessouchage, ... Accessibilité du site Équipement et disponibilité pour action Coût estimatif du chantier Suivi possible du chantier ? Gestion des « déchets » ? Suivi possible du site ? Subventions mobilisables ? Usages présents sur le site ? Taux de colonisation acceptable ?
<i>A l'échelle régionale :</i> Caractéristiques du site : Fréquemment observées Rarement observés	<i>A l'échelle régionale :</i> Espèces patrimoniales Flore Faune	<i>A l'échelle régionale :</i> Distance d'autres sites envahis	
Questions : Le site possède-t-il des caractéristiques permettant une gestion efficace ? Est-ce que le site se positionne en amont de sites non colonisés / à forte valeur patrimoniale ? Le milieu a-t-il une valeur patrimoniale ?	Questions : Les espèces présentes sont-elles patrimoniales ? Le milieu est-il prioritaire ?	Questions : Des actions sur la ou les Jussies permettront-elles de conserver le milieu ? Les actions doivent-elles prendre en compte d'autres espèces envahissantes ? Une action plus globale est-elle nécessaire ?	Questions : Le milieu a-t-il déjà été l'objet d'interventions ? Existe-t-il un seuil de colonisation (taux de recouvrement) acceptable ? Existe-t-il une structure présente et compétente pour toute action de gestion, de suivi ?

L'ensemble de ces questions a pour but :

L'évaluation du risque d'impact négatif lié à l'invasive
L'évaluation de la patrimonialité du site
L'évaluation du type d'actions nécessaires
L'évaluation de l'efficacité des actions
Et de déterminer la priorité du site

4. Perspectives

Bien que de nombreux points sur le développement des *Ludwigia* spp. en Loire moyenne aient été éclaircis au terme de ce travail, de nombreuses questions demeurent cependant. Celles-ci peuvent être divisées en trois domaines :

La connaissance de la biologie des espèces :

- Bien que fort probable, des germinations de *Ludwigia* et leur implantation en milieu naturel, ont-elles lieu ?
- Le cycle de développement des espèces autochtones en présence des *Ludwigia* est-il décalé ?

La mesure de l'impact effectif des Jussies, avec si possible une vision dynamique :

- Quels sont les impacts des *Ludwigia* sur le milieu physique autre que sur la physico-chimie de l'eau (nature du substrat, vitesse du courant, ...) ?
- Quelles sont les espèces végétales les plus affectées par la colonisation des milieux par les *Ludwigia* en milieu s'asséchant ?
- Les faibles différences entre les communautés d'invertébrés au sein d'herbiers natifs et d'herbiers de *Ludwigia* se confirment-elles ?
- Les autres espèces animales sont-elles affectées par la colonisation des milieux par les *Ludwigia* ?
- Qu'en est-il des nouveaux réseaux trophiques ?

Conséquences sur la gestion et travail sur les suivis de chantiers :

- Quelles sont les moments critiques et les fréquences optimales d'intervention sur les Jussies en fonction de l'habitat colonisé ?
- Quel mode opératoire est le plus approprié sur chaque habitat ?

L'ensemble de ces résultats devrait permettre la mise en place d'une gestion appropriée pour chaque site envahi et de prévenir l'envahissement des milieux encore vierges de *Ludwigia* spp..

Bibliographie

- Aboucaya, A., 1999. Premier bilan d'une enquête nationale destinée à identifier les xénophytes invasifs sur le territoire métropolitain français (Corse comprise). *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest* 19, 463-482.
- Abrahamson, W.G., 1980. Demography and vegetative reproduction. In: Solbrig, O.T. (Ed.), *Demography and evolution in plant populations*. Berkeley, University of California Press, Oxford, pp. 89-106.
- Alpert, P., Bone, E., Holzapfel, C., 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3, 52-66.
- Ancrenaz, K., Dutartre, A., 2002. Répartition des Jussies (*Ludwigia* spp.) en France métropolitaine. CEMAGREF, Unité de Recherche Qualité des Eaux, Bordeaux, p. 18.
- Andersen, M.C., Adams, H., Hope, B., Powell, M., 2004. Risk assessment for invasive species. *Risk Anal.* 24, 787-793.
- Bacchi, M., 2000, Structure et dynamique des peuplements macrobenthiques en Loire : impact des facteurs hydrologiques et sédimentaires. Université F. Rabelais, Tours, p. 251.
- Bacchi, M., Berton, J.-P., 2001. Contribution à la connaissance du fonctionnement des grands fleuves. Structure et dynamique des peuplements macrobenthiques de la Loire. Analyse des facteurs de micro-distribution. *Hydroécologica Applicata* 13, 85-113.
- Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., Whitham, T.G., 2001. Salt cedar negatively affects biodiversity of aquatic macroinvertebrates. *Wetlands* 21, 442-447.
- Baker, B., 2001. National management plan maps strategy for controlling invasive species. *Bioscience* 51, 92-92.
- Baker, H.G., 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53, 997-1010.
- Baker, H.G., 1974. The evolution of weeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 1-24.
- Baker, H.G., 1986. Patterns of plant invasion in North America. In: Mooney, H.A., Drake, J.A. (Eds.), *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag, New York, pp. 44-57.
- Barko, J.W., Gunnison, D., Carpenter, S.R., 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquat. Bot.* 41, 41-65.

- Barrat-Segretain, M.-H., 2001. Biomass allocation in three macrophyte species in relation to the disturbance level of their habitat. *Freshwater Biology* 46, 935-945.
- Barrat-Segretain, M.-H., Bornette, G., Hering-Vilas-Boas, A., 1998. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquat. Bot.* 60, 201-211.
- Barrat-Segretain, M.H., 1996. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. *Plant Ecology* 123, 13-37.
- Beauger, A., Lair, N., Reyes-Marchant, P., Peiry, J.L., 2006. The distribution of macroinvertebrate assemblages in a reach of the River Allier (France), in relation to riverbed characteristics. *Hydrobiologia* 571, 63-76.
- Beckett, D.C., Aartila, T.P., Miller, A.C., 1992. Contrasts in density of benthic invertebrates between macrophyte beds and open littoral patches in Eau Galle Lake, Wisconsin. *Am. Midl. Nat.* 127, 77-90.
- Berner, L., 1956. Observations sur *Jussieua repens* L. (= *J. grandiflora* Michx.). *Acta Journal Hydrobiologia* 52, 287-291.
- Berner, L., 1971. Note sur *Jussieua* en France. *Bulletin du Centre d'Etudes et de Recherche Scientifique de Biarritz* 8, 675-692.
- Biggs, J., Williams, P., Whitfield, M., Nicolet, P., Weatherby, A., 2005. 15 years of pond assessment in Britain: results and lessons learned from the work of Pond Conservation. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.* 15, 693-714.
- Bimova, K., Mandak, B., Kasparova, I., 2004. How does *Reynoutria* invasion fit the various theories of invasibility? *Journal of Vegetation Science* 15, 495-504.
- Björk, S., 1967. *Ecologic investigations of Phragmites communis*. *Folia Limnologica Scandinavica*, Lund.
- Blackburn, T.M., Duncan, R.P., 2001. Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature* 414, 195-197.
- Blake, G., 1985. *Les macrophytes lacustres : Production et décomposition*. Université scientifique et médicale de Grenoble 1, Grenoble.
- Blindow, I., Andersson, G., Hargeby, A., Johansson, S., 1993. Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biology* 30, 159-167.
- Blossey, B., Notzold, R., 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: A hypothesis. *The Journal of Ecology* 83, 887-889.
- Blumenthal, D.M., 2005. Interrelated causes of plant invasion. *Science* 310, 243-244.

- Blumenthal, D.M., 2006. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters* 9, 887-895.
- Blumenthal, D.M., Mitchell, C., 2007. Testing the resource - enemy release hypothesis: Pathogen release and N availability in plant invasion. Beyond single mechanisms: The relative and interactive importance of bottom-up and top-down processes in plant invasion. Ecological Society of America Proceedings, San Jose, California.
- Bobbink, R., Hornung, M., Roelofs, J.G.M., 1998. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology* 86, 717-738.
- Bornette, G., Piegay, H., Citterio, A., Amoros, C., Godreau, V., 2001. Aquatic plant diversity in four river floodplains: a comparison at two hierarchical levels. *Biodivers. Conserv.* 10, 1683-1701.
- Bouchardy, C., 2002. La Loire ; Vallées et vals du grand fleuve sauvage. Delachaux & Niestle.
- Boudin, L., Cordier, J., Moret, J., 2007. Atlas de la flore remarquable du Val de Loire entre le bec d'Allier et le bec de Vienne. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Brendonck, L., Maes, J., Rommens, W., Dekeza, N., Nihwatiwa, T., Barson, M., Callebaut, V., Phiri, C., Moreau, K., Gratwicke, B., Stevens, M., Alyn, N., Holsters, E., Ollevier, F., Marshall, B., 2003. The impact of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in a eutrophic subtropical impoundment (Lake Chivero, Zimbabwe). II. Species diversity. *Arch. Hydrobiol.* 158, 389-405.
- Brock, M.A., 1991. Mechanisms for maintaining persistent populations of *Myriophyllum variifolium* J. Hooker in a fluctuating shallow Australian lake. *Aquat. Bot.* 39, 211-219.
- Brock, T., van Der Velde, G., 1996. Aquatic macroinvertebrate community structure of a *Nymphoides peltata*-dominated and macrophyte-free site in an oxbow lake. *Aquat. Ecol.* 30, 151-163.
- Bryson, C.T., Carter, R., 2004. Biology of pathways for invasive weeds. *Weed Technology* 18, 1216-1220.
- Buckley, Y.M., Briese, D.T., Rees, M., 2003. Demography and management of the invasive plant species *Hypericum perforatum*. I. Using multi-level mixed-effects models for characterizing growth, survival and fecundity in a long-term data set. *Journal of Applied Ecology* 40, 481-493.

- Bullock, J.M., Hill, C., Silvertown, J., 1994. Demography of *Cirsium vulgare* in a grazing experiment. *Journal of Ecology* 82, 101-111.
- Burke, M.J.W., Grime, J.P., 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77, 776-790.
- Byers, J.E., 2002. Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* 97, 449-458.
- Cadotte, M.W., Murray, B.R., Lovett-Doust, J., 2006. Evolutionary and ecological influences of plant invader success in the flora of Ontario. *Ecoscience* 13, 388-395.
- Callaway, R.M., Aschehoug, E.T., 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290, 521-523.
- Canfield, D.E., Hoyer, J.M.V., 1988. Influence of nutrient enrichment and light availability on the abundance of aquatic macrophytes in Florida streams *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45, 1467-1472.
- Capon, S.J., 2005. Flood variability and spatial variation in plant community composition and structure on a large arid floodplain. *Journal of Arid Environments* 60, 283-302.
- Carter, V., Rybicki, N.B., Hammerschlag, R., 1991. Effects of submersed macrophytes on dissolved oxygen, pH, and temperature under different conditions of wind, tide, and bed structure. *Journal of freshwater ecology* 6, 121-133.
- Casanova, M.T., Brock, M.A., 1996. Can oospore germination patterns explain charophyte distribution in permanent and temporary wetlands? *Aquat. Bot.* 54, 297-312.
- Caumette, P., 1987. Rôle des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires. *Ostrom*.
- Center, T.D., Dray, J.F.A., Jubinsky, G.P., Grodowitz, M.J., 2002. Insects and other Arthropods that feed on aquatic and wetland plants. Technical Bulletin United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service, p. 200.
- Chambers, P.A., Kalff, J., 1985. The influence of sediment composition and irradiance on the growth and morphology of *Myriophyllum spicatum* L. *Aquat. Bot.* 22, 253-263.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Diaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234-242.
- Charbonnier, C., 1999. Dynamique de développement de *Ludwigia* spp. Cemagref, Unité de Recherche Qualité des Eaux, Université de Montpellier II, Bordeaux, p. 35.

- Chatard, N., 2003. La Jussie : cartographie départementale et recherche de facteurs défavorables à son développement en vue d'une gestion durable en Maine et Loire. Institut d'Ecologie Appliquée, Université Catholique de l'Ouest, Angers, p. 67.
- Cherry, J.A., Gough, L., 2006. Temporary floating island formation maintains wetland plant species richness: The role of the seed bank. *Aquat. Bot.* 85, 29-36.
- Cheruvilil, K.S., Soranno, P.A., Madsen, J.D., Roberson, M.J., 2002. Plant architecture and epiphytic macroinvertebrate communities: the role of an exotic dissected macrophyte. *Journal of the North American Benthological Society* 21, 261-277.
- Chévenet, F., Dolédec, S., Chessel, D., 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology* 31, 295-309.
- Chilton, E.W., 1990. Macroinvertebrate communities associated with three aquatic macrophytes (*Certophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, and *Vallisneria spiralis*) in lake Onalaska, Wisconsin. *Journal of Freshwater Ecology* 5, 455-466.
- Colautti, R.I., MacIsaac, H.J., 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* 10, 135-141.
- Cook, C.D.K., 1990. Origin, autecology, and spread of some of the world's most troublesome aquatic weeds. In: Pieterse, A.H., Murphy, K.J. (Eds.), *Aquatic Weeds*. Oxford University Press, Oxford (UK), pp. 31-38.
- Cooper, A., McCann, T., Davidson, R., Foster, G.N., 2005. Vegetation, water beetles and habitat isolation in abandoned lowland bog drains and peat pits. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.* 15, 175-188.
- Cooper, S.R., Brush, G.S., 1991. Long-term history of Chesapeake bay anoxia. *Science* 254, 992-996.
- Cordo, H.A., Deloach, C.J., 1982. The flea beetle, *Lysathia flavipes*, that attacks *Ludwigia* (water primrose) and *Myriophyllum* (parrotfeather) in Argentina. *The Coleopterists Bulletin* 36, 298-301.
- Corillion, R., 1981. Sur quelques aspects de la composition et du dynamisme des végétations pionnières (hydrophytes, hygrophytes) du lit de la Loire. *L'écologie et l'aménagement de la Loire*, Tours, pp. 89-121.
- Corillion, R., 1982. Flore et végétation de la vallée de la Loire (cours occidental: de l'Orléanais à l'estuaire). Jouve Paris.
- Corillion, R., 1989. Les bases floristiques et chronologiques de la définition d'un district phytogéographique du Val de Loire. *Bulletin de la Société d'études scientifiques de l'Anjou* 13, 155-169.

- Corillion, R., 1995. Le lit mineur de la Loire : climatologie et végétation. *Compte Rendu de l'Académie d'Agriculture Française* 81, 67-82.
- Cornelius, R., Schultka, W., Meyer, G., 1990. Zum Invasions-potential florenfremder Arten. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 19, 20-29.
- Cornier, T., 1998. Essai de typologie écologique des communautés végétales du lit de la Loire. Université François Rabelais, DIREN Centre, Orléans, p. 47.
- Cornier, T., 1999. La biodiversité dans l'hydrosystème ligérien étudiée à partir de la végétation alluviale. *Journal de Botanique de la Société botanique de France* 12, 45-50.
- Cornier, T., 2002. La végétation alluviale de la Loire entre le Charolais et l'Anjou : Essai de modélisation de l'hydrosystème. Université François Rabelais, Tours, p. 229.
- Cornier, T., 2003. Typologie et synthèse synsystématique de la végétation alluviale de la Loire entre le Charolais et l'Anjou.
- Cornier, T., Lejas, D., 2003. La pollution des eaux et l'incision du lit de la Loire : Deux causes majeures de modifications de la flore et de la végétation. *Flore et végétation du Centre, plantes en expansion, plantes en régression - Deuxièmes rencontres botaniques du Centre, Chartres*, pp. 5-6.
- Cornier, T., Lejas, D., Lambert, E., Dutartre, A., Berton, J.-P., Haury, J., 2002. Données préliminaires sur la distribution, l'autoécologie et les impacts de *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H Raven (Jussie) et *L. grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet dans l'hydrosystème ligérien (France). In: Dutartre, A., Montel (Eds.), 11th International Symposium on Aquatic Weeds. EWRS, CEMAGREF, Conseil Général des Landes, INRA, ENSAR, Moliets et Maâ (40), pp. 19-22.
- Costello, D.A., Lunt, I.D., Williams, J.E., 2000. Effects of invasion by the indigenous shrub *Acacia sophorae* on plant composition of coastal grasslands in south-eastern Australia. *Biol. Conserv.* 96, 113-121.
- Coudreuse, J., Ruaux, B., Haury, J., 2007. Analyse de la phénoplasticité de la Jussie en réponse à l'influence de facteurs biotiques et abiotiques en conditions semi-contrôlées. IIème Rencontres francophone « Invasions biologiques et traits d'histoire de vie », Rennes.
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T., Grenfell, B., 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 405-410.

- Crawley, M.J., 1987. What makes a community invasible? In: Gray, A.J., Crawley, M.J., Edwards, P.J. (Eds.), *Colonization, Succession and Stability* Blackwell Scientific, Oxford, England, pp. 429-453.
- Cronk, Q.C.B., Fuller, J.L., 1995. *Plant invaders. The threat to natural ecosystems.* Chapman and Hall, London.
- Crowder, L.B., Cooper, W.E., 1982. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology* 63, 1802-1813.
- Cyr, H., Downing, J.A., 1988. Empirical relationships of phytomacrofaunal abundance to plant biomass and macrophyte bed characteristics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45, 976-984.
- D'Antonio, C.M., Mahall, B.E., 1991. Root profiles and competition between the invasive, exotic perennial, *Carpobrotus edulis*, and two native shrub species in California coastal scrub. *Am. J. Bot.* 78, 885-894.
- D'Antonio, C.M., Vitousek, P.M., 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23, 63-87.
- Daehler, C.C., 1998. The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: Ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biol. Conserv.* 84, 167-180.
- Dandelot, S., 2004. *Les Ludwigia spp. invasives du Sud de la France : historique, biosystématique, biologie et écologie.* Université Paul CEZANNE, Aix-Marseille III, Marseille, p. 207.
- Dandelot, S., Matheron, R., Le Petit, J., Verlaque, R., Cazaubon, A., 2005a. Variations temporelles des paramètres physicochimiques et microbiologiques de trois écosystèmes aquatiques (Sud-Est de la France) envahis par des *Ludwigia*. *C. R. Biol.* 338, 991-999.
- Dandelot, S., Robles, C., Pech, N., Cazaubon, A., Verlaque, R., 2008. Allelopathic potential of two invasive alien *Ludwigia* spp. *Aquat. Bot.* 88, 311-316.
- Dandelot, S., Verlaque, R., Dutartre, A., Cazaubon, A., 2005b. Ecological, dynamic and taxonomic problems due to *Ludwigia* (Onagraceae) in France. *Hydrobiologia* 551, 131-136.
- Dauphin, P., 1996. Les *Ludwigia* (Oenothéracées) plantes hôtes des *Galerucella* du groupe *Nymphaea* (col. *Chrysomelidae*). *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux* 24.
- Davies, K.F., Chesson, P., Harrison, S., Inouye, B.D., Melbourne, B.A., Rice, K.J., 2005. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology* 86, 1602-1610.

- Davis, M.A., Grime, J.P., Thompson, K., 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88, 528-534.
- Davis, M.A., Pelsor, M., 2001. Experimental support for a resource-based mechanistic model of invasibility. *Ecology Letters* 4, 421-428.
- Davis, M.A., Thompson, K., Philip Grime, J., 2005. Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography* 28, 696-704.
- Debril, J., 2005. Gestion des déchets de Jussie par le compostage. DIREN des Pays de la Loire, UMR INRA Agrocampus EQHC, Rennes, p. 37.
- Di Castri, F., 1990. On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity. In: Di Castri, F., Hansen, A.J., Debussche, M. (Eds.), *Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 3-16.
- Diehl, S., 1988. Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *Oikos* 53, 207-214.
- Diehl, S., 1992. Fish predation and benthic community structure: the role of omnivory and habitat complexity. *Ecology* 73, 1646-1661.
- Diehl, S., 1995. Direct and indirect effects of omnivory in a littoral lake community. *Ecology* 76, 1727-1740.
- Dolan, R.W., Sharitz, R.R., 1984. Population dynamics of *Ludwigia leptocarpa* (Onagraceae) and some factors affecting size hierarchies in a natural population. *Journal of Ecology* 72, 1031-1041.
- Dolédec, S., Chessel, D., 1991. Recent developments in linear ordination methods for environmental sciences. *Advances in Ecology* 1.
- Dukes, J.S., Mooney, H.A., 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution* 14, 135-139.
- Dukes, J.S., Mooney, H.A., 2004. Disruption of ecosystem processes in western North America by invasive species. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 77, 411-437.
- Dutartre, A., 2002. La gestion des Jussies en France : état des lieux et perspectives. In: local, A.E.-C.E. (Ed.), *Actes des Journées Techniques Nationales "Renouées"*, Besançon, pp. 14-24.
- Dutartre, A., Charbonnier, C., Dosda, V., Fare, A., Saint-Macary, I., Touzot, O., 2000. Les jussies dans le Sud Ouest de la France : quelques données sur la production primaire, la composition chimique et l'évolution des litières. 7.

- Dutartre, A., Dandelot, S., Haury, J., Lambert, E., Le Goff, P., Menozzi, M.-J., 2004. Les jussies : caractérisation des relations entre sites, populations et activités humaines. Implications pour la gestion. Rapport intermédiaire programme INVABIO. Cemagref, Bordeaux, p. 44.
- Dutartre, A., Delarche, A., Dulong, J., 1989. Plan de gestion de la végétation aquatique des lacs et étangs landais. Etude du Cemagref n°38. Géolandes, GERE, p. 121.
- Dutartre, A., Haury, J., Dandelot, S., Coudreuse, J., Ruau, B., Lambert, E., Le Goff, P., Menozzi, M.-J., 2006. Les jussies : caractérisation des relations entre sites, populations et activités humaines. Implications pour la gestion. Rapport final programme INVABIO. Cemagref, MEDD, Bordeaux, p. 88.
- Dutartre, A., Petelczyc, M., 2005. Germination et dynamique de développement des plantules de *Ludwigia grandiflora* en milieu naturel et en conditions de laboratoire. Cemagref, Cestas, p. 38.
- Ellenberg, H., 1988. Vegetation ecology of Central Europe. Cambridge University Press, New York, NY (USA).
- Engel, S., 1988. The role and interactions of submersed macrophytes in a shallow Wisconsin Lake. *Journal of Freshwater Ecology* 4, 329-341.
- Equipe Pluridisciplinaire d'assistance aux maîtres d'ouvrage du Plan Loire Grandeur Nature, 2003. Suivi du fonctionnement de cinq annexes hydrauliques restaurées sur la Loire et la Vienne. Agence de l'Eau Loire Bretagne, Orléans, p. 81.
- Fernández-Aláez, C., Fernández-Aláez, M., Bécares, E., 1999. Influence of water level fluctuation on the structure and composition of the macrophyte vegetation in two small temporary lakes in the northwest of Spain. *Hydrobiologia* 415, 155-162.
- Fruteau, N., 2004. Etude de traitement par compostage de la Jussie, mémoire technique. Agro Développement, Syndicat mixte de l'Eden, Nort sur Erdre, p. 24.
- G.I.S. Macrophyte, Peltre, M.C., Petit, D., Thiebaut, G., Dutartre, A., Moreau, A., Mütterlein, C., Barbe, J., Lagrange, C., 1997. Biologie et écologie des espèces végétales proliférant en France. Synthèse bibliographique. Agence de l'Eau Artois Picardie.
- García-Berthou, E., Alcaraz, C., Pou-Rovira, Q., Zamora, L., Coenders, G., Feo, C., 2005. Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. *Can. J. Fish. Aquat. Sci./J. can. sci. halieut. aquat.* 62, 453-463.
- GEREPI, 2000. Etude de la colonisation de la jussie sur la Vienne. p. 54.
- Gilinsky, E., 1984. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology* 65, 455-468.

- Ginestet, P., 1999. Sectorisation géomorphologique de la Loire entre le bec d'Allier et Montjean sur Loire découpage en unité, tronçon, sous-tronçon et perspectives. Agence de l'eau Loire Bretagne, Orléans, p. 51.
- González Sagrario, M.d.l.A., Balseiro, E., 2003. Indirect enhancement of large zooplankton by consumption of predacious macroinvertebrates by littoral fish. *Archiv für Hydrobiologie* 158, 551-574.
- Goodwin, B.J., McAllister, A.J., Fahrig, L., 1999. Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conserv. Biol.* 13, 422-426.
- Grillas, P., Tan Hma, L., Dutartre, A., Mesléard, F., 1992. Distribution de *Ludwigia* en France. Etude des causes de l'expansion récente en Camargue ANPP 15ème conférence COLUMA. Journées Internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes, Versailles (FRA), pp. 1083-1090.
- Grime, J.P., 1979. Plant strategies and regeneration processes. John Wiley & Sons, Chichester.
- Grosbois, C., 1998. Géochimie des eaux de la Loire : contributions naturelles et anthropiques, quantification de l'érosion. Université François Rabelais, Tours, p. 232.
- Groupe de travail Loire-Bretagne plantes envahissantes, 2004. Liste des espèces prises en compte en 2004 car menaçant la conservation des habitats et la biodiversité ou posant des problèmes de santé publique. Orléans.
- Guernion, M., 2006. L'effet de *Ludwigia peploides*, espèce végétale envahissante, sur les communautés de macroinvertébrés des annexes hydrauliques de Loire moyenne. Université de Rennes I, Université de Tours, Tours, p. 17.
- Guillaud, J., 1983. Flore de Bordeaux et du Sud-Ouest, Paris.
- Guilloy-Froget, H., 2000. Evaluation des conditions favorables à l'établissement de *Populus nigra* et *Salix alba* en milieu riverain. Université Paul Sabatier - Toulouse III, Toulouse, p. 141.
- Guinand, B., Ivol, J.-M., Tachet, H., 1996. Longitudinal distribution of *Trichoptera* in the Loire River (France): simple ordination methods and community structure. *Hydrobiologia* 317, 231-245.
- Haag, R.W., 1983. Emergence of seedlings of aquatic macrophytes from lake sediments. *Can. J. Bot./Rev. Can. Bot.* 61, 148-156.
- Harding, J.S., Benfield, E.F., Bolstad, P.V., Helfman, G.S., Jones, E.B.D., III, 1998. Stream biodiversity: The ghost of land use past. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95, 14843-14847.

- Hastings, A., Cuddington, K., Davies, K.F., Dugaw, C.J., Elmendorf, S., Freestone, A., Harrison, S., Holland, M., Lambrinos, J., Malvadkar, U., Melbourne, B.A., Moore, K., Taylor, C., Thomson, D., 2005. The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecology Letters* 8, 91-101.
- Hazell, S., Vel, T., Fellowes, M., 2008. The role of exotic plants in the invasion of Seychelles by the polyphagous insect *Aleurodicus dispersus*: a phylogenetically controlled analysis. *Biol. Invasions* 10, 169-175.
- Heger, T., 2001. A model for interpreting the process of invasion: Crucial situations favouring special characteristics of invasive species. In: Brundu, G., Brock, J.H., Camarda, I., Child, L.E., Wade, P.M. (Eds.), *Plant invasions: Species ecology and ecosystem management*. Backhuys, Leiden, pp. 3-10.
- Heger, T., Trepl, L., 2003. Predicting biological invasions. *Biol. Invasions* 5, 313-321.
- Heiler, G., Hein, T., Schiemer, F., Bornette, G., 1995. Hydrological connectivity and flood pulses as the central aspects for the integrity of a river-floodplain system. *Regulated Rivers: Research & Management* 11, 351-361.
- Henderson, S., Dawson, T.P., Whittaker, R.J., 2006. Progress in invasive plants research. *Progress in Physical Geography* 30, 25-46.
- Hierro, J.L., Callaway, R.M., 2003. Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant Soil* 256, 29-39.
- Hill, M.P., Cilliers, C.J., 1999. *Azolla filiculoides* Lamarck (Pteridophyta: Azollaceae), its status in South Africa and control. *Hydrobiologia* 415, 203-206.
- Hobbs, R.J., Huenneke, L.F., 1996. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. In: Samson, F.B., Knopf, F.L. (Eds.), *Ecosystem Management*. Springer, pp. 164-180.
- Hobbs, R.J., Humphries, S.E., 1995. An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. *Conserv. Biol.* 9, 761-770.
- Hobbs, R.J., Mooney, H.A., 1998. Broadening the extinction debate: Population deletions and additions in California and Western Australia. *Conserv. Biol.* 12, 271-283.
- Hornung, J.P., Foote, A.L., 2006. Aquatic invertebrate responses to fish presence and vegetation complexity in western boreal wetlands, with implications for waterbird productivity. *Wetlands* 26, 1-12.
- Huenneke, L.F., Hamburg, S.P., Koide, R., Mooney, H.A., Vitousek, P.M., 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology* 71, 478-491.

- Huenneke, L.F., Thomson, J.K., 1995. Potential interference between a threatened endemic thistle and an invasive nonnative plant. *Conserv. Biol.* 9, 416-425.
- Humphries, P., 1996. Aquatic macrophytes, macroinvertebrate associations and water levels in a lowland Tasmanian river. *Hydrobiologia* 321, 219-233.
- Iversen, T.M., Grant, R., Nielsen, K., 1998. Nitrogen enrichment of European inland and marine waters with special attention to Danish policy measures. *Environ. Pollut.* 102, 771-780.
- Ivol, J.-M., Guinand, B., Richoux, P., Tachet, H., 1997. Longitudinal changes in *Trichoptera* and *Coleoptera* assemblages and environmental conditions in the Loire River (France). *Archiv für Hydrobiologie* 138, 525-557.
- Johansson, M.E., Nilsson, C., 1993. Hydrochory, population dynamics and distribution of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua*. *Journal of Ecology* 81, 81-91.
- Johnson, L.E., Ricciardi, A., Carlton, J.T., 2001. Overland dispersal of aquatic invasive species: A risk assessment of transient recreational boating. *Ecological Applications* 11, 1789-1799.
- Johnstone, I.M., Coffey, B.T., Howard-Williams, C., 1985. The role of recreational boat traffic in interlake dispersal of macrophytes: A New Zealand case study. *Journal of Environmental Management* 20, 263-279.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78, 1946-1957.
- Jongejans, E., Skarpaas, O., Tipping, P., W., Shea, K., 2007. Establishment and spread of founding populations of an invasive thistle: the role of competition and seed limitation. *Biol. Invasions* 9, 317-325.
- Kaenel, B.R., Matthaei, C.D., Uehlinger, U., 1998. Disturbance by aquatic plant management in streams: effects on benthic invertebrates. *Regulated Rivers: Research & Management* 14, 341-356.
- Kautsky, L., 1988. Life strategies of aquatic soft bottom macrophytes. *Oikos* 53, 126-135.
- Keane, R.M., Crawley, M.J., 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 164-170.
- Kercher, S.M., Zedler, J.B., 2004. Flood tolerance in wetland angiosperms: a comparison of invasive and noninvasive species. *Aquat. Bot.* 80, 89-102.
- King, R.S., Nunnery, K.T., Richardson, C.J., 2000. Macroinvertebrate assemblage response to highway crossings in forested wetlands: implications for biological assessment. *Wetlands Ecol. Manage.* 8, 243-256.

- Knops, J.M.H., Tilman, D., Haddad, N.M., Naeem, S., Mitchell, C.E., Haarstad, J., Ritchie, M.E., Howe, K.M., Reich, P.B., Siemann, E., Groth, J., 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* 2, 286-293.
- Kolar, C.S., Lodge, D.M., 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 199-204.
- Koonce, J.F., Busch, W.D.N., Czapla, T., 1996. Restoration of Lake Erie: contribution of water quality and natural resource management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53, 105-112.
- Kuivila, K.M., Murray, J.W., Devol, A.H., Novelli, P.C., 1989. Methane production, sulfate reduction and competition for substrates in the sediments of Lake Washington. *Geochim. Cosmochim. Acta* 53, Pages: 409-416.
- Lambinon, J., De Langhe, J.-E., Delvosalle, L., Duvigneaud, J., D'Hose, R., Geerinck, D., Lebeau, J., Schumacker, R., Vannerom, H., 1999. Nouvelle flore de Belgique, du grand-duché de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes). Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- Landis, W.G., 2004. Ecological risk assessment conceptual model formulation for nonindigenous species. *Risk Anal.* 24, 847-858.
- Le Breton, M., 2005. Etat des lieux et des modes de gestion des invasions végétales, en région Centre, pour la mise en oeuvre de la Directive Cadre sur l'Eau. Université François Rabelais, Agence de l'eau Loire-Bretagne, Tours, p. 79.
- Le Treis, M., 2003. Eléments sur l'écologie de la jussie et impact des enlèvements de jussie en milieu aquatique. INH Angers - UMR INRA-ENSAR Ecobiologie et Qualité des Hydrosystèmes Continentaux Rennes & Direction Régionale de l'Environnement des Pays de la Loire, Nantes, p. 82.
- Legrand, C., 2002. Pour contrôler la prolifération des Jussies (*Ludwigia* spp.) dans les zones humides méditerranéennes. Agence Méditerranéenne de l'Environnement.
- Leishman, M.R., Thomson, V.P., 2005. Experimental evidence for the effects of additional water, nutrients and physical disturbance on invasive plants in low fertility Hawkesbury Sandstone soils, Sydney, Australia. *Journal of Ecology* 93, 38-49.
- Lejas, D., 2002. Distribution, autoécologie et impacts de *Ludwigia peploides* et *Ludwigia uruguayensis* dans l'hydrosystème ligérien. Université François Rabelais, Centre Universitaire de Chinon Tours, p. 62.
- Lenoir, J.-C., 2006, Structure sociale et stratégie de reproduction chez *Cardiocondyla elegans*. Sciences de la Vie. Université François Rabelais, Tours, p. 124.

- Levine, J.M., 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288, 852-854.
- Levine, J.M., Adler, P.B., Yelenik, S.G., 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7, 975-989.
- Levine, J.M., D'Antonio, C.M., 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87, 15-26.
- Liu, G.-h., Li, W., Zhou, J., Liu, W.-z., Yang, D., Davy, A.J., 2006. How does the propagule bank contribute to cyclic vegetation change in a lakeshore marsh with seasonal drawdown? *Aquat. Bot.* 84, 137-143.
- Lockwood, J.L., Cassey, P., Blackburn, T., 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 223-228.
- Lodge, D.M., 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 8, 133-137.
- Loiseau, J.-E., 1997. Flore et végétation des alluvions de la Loire et de l'Allier en Nivernais-Berry. *Journal de Botanique de la Société botanique de France* 2, 27-44.
- Loiseau, J.-E., Felzines, J.-C., 1995. Etude, évaluation et évolution de la végétation naturelle du cours oriental de la Loire. *Compte Rendu de l'Académie d'Agriculture Française* 81, 83-98.
- Lonsdale, W.M., 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80, 1522-1536.
- Ludwig, J.A., Reynolds, J.F., 1988. *Statistical ecology. A primer on methods and computing.* Wiley, New-York.
- Luken, J.O., Thieret, J.W., 1997. *Assessment and management of plant invasions.* Springer, New York, USA.
- Macchiusi, F., Baker, R.L., 1991. Prey behaviour and size-selective predation by fish. *Freshwater Biology* 25, 533-538.
- MacIsaac, H.J., Grigorovich, I.A., Hoyle, J.A., Yan, N.D., Panov, V.E., 1999. Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 565, 1-5.
- Mack, R.N., 1996. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biol. Conserv.* 78, 107-121.
- MacNeely, J., Strahm, W., 1997. L'U.I.C.N. et les espèces étrangères envahissantes : un cadre d'action. Conservation de la vitalité et de la diversité. In: U.I.C.N. (Ed.), Congrès mondial sur la conservation, Ottawa, pp. 3-10.

- Madsen, J.D., 1998. Predicting invasion success of *Eurasian watermilfoil*. *Journal Aquatic Plant Manage* 36, 28-32.
- Maki, K., Galatowitsch, S., 2004. Movement of invasive aquatic plants into Minnesota (USA) through horticultural trade. *Biol. Conserv.* 118, 389-396.
- Maron, J.L., Vila, M., 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95, 361-373.
- Martins, C., 1866. Mémoire sur les racines aërifères ou vessies natatoires des espèces aquatiques de genre *Jussieae* L. Académie des Sciences de Montpellier, 353-370.
- Matrat, R., Anras, L., Vienne, L., Hervochon, F., Pineau, C., Bastian, S., Dutarte, A., Haury, J., Lambert, E., Gilet, H., Lacroix, P., Maman, L., 2004. Gestion des plantes exotiques envahissantes en cours d'eau et zones humides. Agence de l'eau Loire-Bretagne, Forum des marais atlantiques, Direction régionale de l'environnement Pays de la Loire, Conservatoire régional des rives de la Loire et de ses affluents, La Rochelle.
- Mauchamp, A., Aldaz, I., Ortiz, E., Valdebenito, H., 1998. Threatened species, a re-evaluation of the status of eight endemic plants of the Galápagos. *Biodivers. Conserv.* 7, 97-107.
- McEvoy, P.B., Coombs, E.M., 1999. Biological control of plant invaders: regional patterns, field experiments, and structured population models. *Ecological Applications* 9, 387-401.
- McGregor, M.A., Bayne, D.R., Steeger, J.G., Webber, E.C., Reutebuch, E., 1996. The potential for biological control of water primrose (*Ludwigia grandiflora*) by the Water primrose flea beetle (*Lysathia ludoviciana*) in the Southeastern United States. *Journal Aquatic Plant Manage* 34, 74-76.
- McKee, J., Richards, A.J., 1996. Variation in seed production and germinability in common reed (*Phragmites australis*) in Britain and France with respect to climate. *New Phytol.* 133, 233-243.
- McNaughton, S.J., 1975. r- and K-selection in *Typha* *Am. Nat.* 109, 251-261.
- McNeely, J.A., 2001, *The great reshuffling: human dimensions of invasive alien species.* IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, p. 242.
- McNeely, J.A., Mooney, H.A., Neville, L.E., Schei, P.J., Waage, J.K., 2001. *A global strategy on invasive alien species.* UICN in collaboration with GISP, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

- Méheust, D., 2005. Les plantes exotiques envahissantes sur Loire-Bretagne : expérimentation d'un protocole de suivi répondant à la politique européenne. Université François Rabelais, Agence de l'eau Loire-Bretagne, Tours, p. 71.
- Menozzi, M.-J., 2005. What do we wait from science? The case of the management of *Ludwigia* sp., Environment, knowledge and democracy, Marseille, p. 8.
- Mineau, 2007. Bilan économique de la gestion des plantes envahissantes dans le bassin Loire-Bretagne, Bilan pour 2007-2012. Agence de l'eau Loire Bretagne, Aphyllanthe ingénierie, Orléans, p. 58.
- Minotta, G., Pinzauti, S., 1996. Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. Forest Ecology and Management 86, 61-71.
- Mitchell, C.E., Power, A.G., 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. Nature 421, 625-627.
- Mizukami, Y., 2001. A matter of size: developmental control of organ size in plants. Curr. Opin. Plant Biol. 4, 533-539.
- Moatar, F., Gailhard, J., 2006. Water temperature behaviour in the River Loire since 1976 and 1881. Comptes Rendus Geosciences 338, 319-328.
- Moles, A.T., Westoby, M., 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. Oikos 113, 91-105.
- Mooney, H.A., Cleland, E.E., 2001. The evolutionary impact of invasive species. Proceedings of the National Academy of Sciences 98, 5446-5451.
- Moravcova, L., Perglova, I., Pysek, P., Jarosik, V., Pergl, J., 2005. Effects of fruit position on fruit mass and seed germination in the alien species *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) and the implications for its invasion. Acta Oecol. 28, 1-10.
- Moyle, P.B., Light, T., 1996. Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory. Biol. Conserv. 78, 149-161.
- Mudryk, Z., Podgorska, B., Ameryk, A., Bolalek, J., 2000. The occurrence and activity of sulphate-reducing bacteria in the bottom sediments of the Gdansk Gulf (Baltic Sea). Oceanologia 42, 105-117.
- Muller, S., 2004. Plantes invasives en France. Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.
- Newman, J.R., Dawson, F.H., 1999. Ecology, distribution and chemical control of *Hydrocotyle ranunculoides* in the U.K. Hydrobiologia 415, 295-298.

- Nicolet, P., Biggs, J., Fox, G., Hodson, M.J., Reynolds, C., Whitfield, M., Williams, P., 2004. The wetland plant and macroinvertebrate assemblages of temporary ponds in England and Wales. *Biol. Conserv.* 120, 261-278.
- Noble, I.R., Slatyer, R.O., 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Plant Ecology* 43, 5-21.
- OEPP-EPPO, 2004. Plantes envahissantes : addition de *Senecio inaequidens* et de deux espèces de *Ludwigia* à la Liste d'Alerte de l'OEPP (Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes). 2008/119.
- Okun, N., Mehner, T., 2005. Distribution and feeding of juvenile fish on invertebrates in littoral reed (*Phragmites*) stands. *Ecol. Freshwat. Fish* 14, 139-149.
- Orr, B.K., Resh, V.H., 1992. Influence of *Myriophyllum aquaticum* cover on *Anopheles* mosquito abundance, oviposition, and larval microhabitat. *Oecologia* 90, 474-482.
- Parker, C.A., O'Reilly, J.E., 1991. Oxygen depletion in Long Island Sound: a historical perspective. *Estuaries* 14, 248-264.
- Parker, I.M., 2000. Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: A matrix model approach. *Ecological Applications* 10, 726-743.
- Parker, J.D., Hay, M.E., 2005. Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecology Letters* 8, 959-967.
- Petelczyc, M., Dutarte, A., Dauphin, P., 2006. La jussie (*Ludwigia grandiflora*) plante hôte d'*Altica lythri* Aubé (*Coleoptera Chrysomelidae*), observation in situ dans la Réserve Naturelle du Marais d'Orx (Landes) et en laboratoire. *Bulletin de la société linnéenne de Bordeaux* 141, 221-228.
- Pieterse, A.H., Murphy, K.J., 1993, Aquatic weeds. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., Morrison, D., 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience* 50, 53-65.
- Pipet, N., Dutartre, A., Bou, M., Boisnard, H., Davy, A.-L., Mainchin, A., Morin, K., 2002. Etude des capacités de germination des jussies du marais poitevin en conditions de laboratoire. Institution Interdépartementale du Bassin de la Sèvre Niortaise, Niort, p. 27.
- Pipet, N., Dutartre, A., Bou, M., Bonneau, L., Doclin, A., Martin, S., Cren Larvor, A., Le Pors, B., Peralta, M., Van Der Borgh, P., 2004. Etude des capacités de reproduction sexuée des jussies du marais poitevin. Institution Interdépartementale du Bassin de la Sèvre Niortaise, Niort, p. 33.

- Pipet, N., Dutartre, A., Bou, M., Havet, F., Chapeau, V., Legrand, C., Poirier, G., Prunault, L., 2003. Etude des capacités de germination des jussies du marais poitevin en conditions de laboratoire. Institution Interdépartementale du Bassin de la Sèvre Niortaise, Niort, p. 78.
- Piquot, Y., Petit, D., Valero, M., Cuguen, J., De Laguerie, P., Vernet, P., 1998. Variation in sexual and asexual reproduction among young and old populations of the perennial macrophyte *Sparganium erectum*. *Oikos* 82, 139-148.
- Planty-Tabacchi, A.-M., 1993. Invasions des corridors riverains fluviaux par des espèces végétales d'origine étrangère. Université Paul Sabatier, Toulouse III, Toulouse, p. 190.
- Planty-Tabacchi, A.-M., 1997. Invasions des corridors fluviaux du Sud-Ouest par des espèces végétales exotiques. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* 344/345, 427-439.
- Planty-Tabacchi, A.-M., Tabacchi, E., Salinas Bonillo, M.J., 2001. Invasions of river corridors by exotic plant species: pattern and causes. In: Brundu, G., Brock, J.H., Camarda, I., Child, L.E., Wade, M. (Eds.), *Plant Invasions*. Kluwer, The Netherlands, pp. 221-234.
- Pokorný, J., Kvet, J., 2004. Aquatic Plants and Lake Ecosystems. In: O'Sullivan, P.E., Reynolds, C.S. (Eds.), *The lakes handbook*. Blackwell, Malden, USA, pp. 309-340.
- Posey, M.H., 1988. Community changes associated with the spread of an introduced seagrass, *Zostera Japonica*. *Ecology* 69, 974-983.
- Pujol, D., 1999. Guide méthodologique de restauration des annexes hydrauliques. Université François Rabelais, Equipe pluridisciplinaire Plan Loire Grandeur Nature, DIREN Centre, CSP, Tours, p. 20.
- Pyšek, P., 1995. On the terminology used in plant invasion studies. In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmànek, M., Wade, M. (Eds.), *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp. 71-81.
- Pyšek, P., Brock, J.H., Bimova, K., Mandak, B., Jarosik, V., Koukolikova, I., Pergl, J., Stepanek, J., 2003. Vegetative regeneration in invasive *Reynoutria* (Polygonaceae) taxa: the determinant of invasibility at the genotype level. *Am. J. Bot.* 90, 1487-1495.
- Pyšek, P., Parch, K., 1995. Invasion dynamics of *Impatiens glandiflora*: a century of spreading reconstructed. *Biol. Conserv.* 74, 41-48.
- Raven, P.H., 1963. The old world species of *Ludwigia* (including *Jussiaea*) with the synopsis of the genus (*Onagraceae*). *Reinwardtia* 6, 327-427.

- Rejmànek, M., 1995. What makes a species invasive? In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmànek, M., Wade, M. (Eds.), *Plant Invasions: General aspects and Special Problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp. 3-13.
- Rejmànek, M., 2000. Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecol.* 25, 497-506.
- Rejmankova, E., 1992. Ecology of creeping macrophytes with special reference to *Ludwigia peploides* (H.B.K.) Raven. *Aquat. Bot.* 43, 283--299.
- Rennie, M.D., Jackson, L.J., 2005. The influence of habitat complexity on littoral invertebrate distributions: patterns differ in shallow prairie lakes with and without fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62, 2088-2099.
- Resh, V.H., Hildrew, A.G., Statzner, B., Townsend, C.R., 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: a synthesis of long-term ecological research on the Upper Rhône River in the context of concurrently developed ecological theory. *Freshwater Biology* 31, 539-554.
- Ricciardi, A., Rasmussen, J.B., 1998. Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci./J. can. sci. halieut. aquat.* 55, 1759-1765
- Richards, C.L., Hamrick, J.L., Donovan, L.A., Mauricio, R., 2004. Unexpectedly high clonal diversity of two salt marsh perennials across a severe environmental gradient. *Ecology Letters* 7, 1155-1162.
- Richardson, D.M., Pysek, P., 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30, 409-431.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmànek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity & Distributions* 6, 93-107.
- Richter, B.D., Braun, D.P., Mendelson, M.A., Master, L.L., 1997. Threats to imperiled freshwater fauna. Amenazas a la fauna dulceacuicola en riesgo. *Conserv. Biol.* 11, 1081-1093.
- Robach, F., Eglin, I., Trémolières, M., 1997. Species richness of aquatic macrophytes in former channels connected to a river: A comparison between two fluvial hydrosystems differing in their regime and regulation. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 6, 267-274.
- Rood, S.B., Mahoney, J.M., Reid, D.E., Zilm, L., 1995. Instream flows and the decline of riparian cottonwoods along the St. Mary River, Alberta. *Can. J. Bot./Rev. Can. Bot.* 73, 1250-1260.

- Rooney, N., Kalff, J., 2000. Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: the influence of temperature and lake morphometry. *Aquat. Bot.* 68, 321-335.
- Roux, J.-C., 2006. *Aquifères & eaux souterraines en France*. BRGM, Orléans.
- Roy, J., 1990. In search of the characteristics of plant invaders. In: Di Castri, F., Hansen, A.J., Debussche, M. (Eds.), *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Kluwer Academic, Dordrecht, pp. 335-352.
- Ruiz, G.M., Carlton, J.T., 2003. *Invasive species : vectors and management strategies*. Island press, Washington.
- Sagova-Mareckova, M., 2002. Interactions between crayfish, benthic invertebrates, macrophyte roots and sediment in a littoral zone. *Archiv für Hydrobiologie* 155, 645-665.
- Saint-Macary, I., 1998. Dynamique de *Ludwigia peploides* au Marais d'Orx. Mémoire de DESS: Dynamiques des écosystèmes aquatiques, Université de Pau et des Pays de l'Adour. Syndicat mixte pour la gestion et l'aménagement du Marais d'Orx, p. 23.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., LeRoy Poff, N., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Salanon, R., 2000. Trois xénophytes envahissantes des cours d'eau récemment observées dans les Alpes-Maritimes (France) : *Myriophyllum aquaticum* (Velloso) Verdcourt, *Ludwigia grandiflora* (Michaux) Greuter et Burdet et *Sagittaria latifolia* Willd. . *Biocosme Mesogéen* 16, 125-145.
- Samecka-Cymerman, A., Kempers, A.J., 2001. Concentrations of heavy metals and plant nutrients in water, sediments and aquatic macrophytes of anthropogenic lakes (former open cut brown coal mines) differing in stage of acidification. *The Science of The Total Environment* 281, 87-98.
- San Martin Padovani, C., Ramirez Garcia, C., Ojeda Nempu, P., 1999. Distribucion de macrofitos y patrones de zonacion ribereña en la cuenca del rio Valdivia, Chile. *Revista Geografica de Valparaiso* 29-30, 117-126.
- Scheffer, M., 1998. *Ecology of shallow lakes*. Kluwer Academic, Dordrecht.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591-596.
- Scherrer, B., 1984. *Biostatistique*. Gaëtan Morin Ed., Boucherville.

- Schnitzler, A., Muller, S., 1998. Ecology and biogeography of highly invasive plants in Europe: giant knotweeds from Japan (*Fallopia japonica* and *F. sachalinensis*). *Revue d'Ecologie (la Terre et la Vie)* 53, 3-38.
- Schwartz, S.S., Jenkins, D.G., 2000. Temporary aquatic habitats: constraints and opportunities. *Aquat. Ecol.* 34, 3-8.
- Sculthorpe, C.D., 1967, *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold, London.
- Shea, K., Kelly, D., 1998. Estimating biocontrol agent impact with matrix models: *Carduus nutans* in New Zealand. *Ecological Applications* 8, 824-832.
- Sheppard, A.W., Shaw, R., Sforza, R., 2006. Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe: a review of opportunities, regulations and other barriers to adaptation. *Weed Research* 46, 93-117.
- Sher, A.A., Hyatt, L.A., 1999. The disturbed resource-flux invasion matrix: a new framework for patterns of plant invasion. *Biol. Invasions* 1, 107-114.
- Simberloff, D., Alexander, M., 1998. Assessing risks to ecological systems from biological introductions (Excluding genetically modified organisms) In: Calow, P.P. (Ed.), *Handbook of environmental risk assessment and management*. Blackwell publishing, Malden, Mass., pp. 147-176.
- Smock, L.A., Stoneburner, D.L., 1980. The response of macroinvertebrates to aquatic macrophyte decomposition. *Oikos* 35, 397-403.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1995. *Biometry*. Freeman, W. H., New York
- Song, Z.-J., Du, C.-Q., Dai, B.-C., Chen, D.-L., Chen, J.-G., Cai, D.-T., 2007. Studies on the growth habits and characteristics of two polyploid indica-japonica hybrid rice with powerful heterosis. *Agricultural Sciences in China* 6, 265-274.
- Soszka, G.J., 1975. The invertebrates on submerged macrophytes in three Masurian Lakes. *Ekol. Polska* 23, 371-391.
- Southwood, T.R.E., 1977. Habitat, the templet for ecological strategies. *J. Anim. Ecol.* 46, 337-365.
- Spencer, D.F., Bowes, G., 1989. Ecophysiology of the world's most troublesome aquatic weeds. In: Pieterse, A.H., Murphy, K.J. (Eds.), *Aquatic weeds: the ecology and management of nuisance aquatic vegetation*. Oxford University Press, New York (USA), pp. 39-73.
- Starfinger, U., 1998. On success in plant invasions. In: Starfinger, U., Edwards, K., Kowarik, I., Williamson, M. (Eds.), *Plant Invasions : Ecological Mechanism an Human Responses*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 33-42.

- Statzner, B., Hoppenhaus, K., Arens, M.-F., Richoux, P., 1997. Reproductive traits, habitat use and templet theory: a synthesis of world-wide data on aquatic insects. *Freshwater Biology* 38, 109-135.
- Stohlgren, T.J., Barnett, D.T., Kartesz, J.T., 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Front. Ecol. Environ.* 1, 11-14.
- 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.
- Strayer, D.L., Lutz, C., Malcom, H.M., Munger, K., Shaw, W.H., 2003. Invertebrate communities associated with a native (*Vallisneria americana*) and an alien (*Trapa natans*) macrophyte in a large river. *Freshwater Biology* 48, 1938-1949.
- Suaudeau, K., 2005. Les jussies en Loire moyenne - développement, répartition, écologie et gestion : l'exemple de la boire des Groseillers (49). Université de Caen, Basse - Normandie, Université de rouen, Centre d'Etude et de Recherche sur les Ecosystèmes Aquatiques, Parc naturel régional Loire Anjou Tourraine, Angers, p. 67.
- Sukopp, H., Starfinger, U., 1995. *Reynoutria sachalinensis* in Europe and in the far east: a comparison of the species ecology in its native and adventive distribution range. In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmànek, M., Wade, M. (Eds.), *Plant Invasions - General Aspects and Special Problems*. SPB academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands, pp. 151-159.
- Sun, S., Gao, X., Cai, Y., 2001. Variations in sexual and asexual reproduction of *Scirpus mariqueter* along an elevational gradient. *Ecological Research* 16, 263-274.
- Systat, 2004. Systat for Windows. Point Richmond, USA.
- Sytsma, K.J., 1989. A study of growth, resource allocation and nutrient requirement of *Myriophyllum aquaticum*. USGS Grant Davis, California.
- Szczepanski, A., 1971. Allelopathy and other factors controlling the macrophyte production. *Hydrobiologia* 12, 193-197.
- Tabacchi, E., 1992. Variabilité des peuplements riverains de l'Adour. Influence de la dynamique fluviale à différentes échelles d'espace et de temps. Université Paul Sabatier, Toulouse III, Toulouse, p. 227.
- Tabacchi, E., Planty-Tabacchi, A.-M., 2005. Exotic and native plant community distributions within complex riparian landscapes: A positive correlation *Ecoscience* 12, 412-423.
- Tabacchi, E., Planty-Tabacchi, A.-M., Roques, L., Nadal, E., 2005. Seed inputs in riparian zones: implications for plant invasion. *River research and applications* 21, 299-313.

- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., Usseglio-Polatera, P., 2000. Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie. CNRS Editions, Paris.
- Talley, T.S., Levin, L.A., 2001. Modification of sediments and macrofauna by an invasive marsh plant. *Biol. Invasions* 3, 51-68.
- Taylor, D.R., Aarssen, L.W., Loehle, C., 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: A new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos* 58, 239-250.
- Tessier, C., Cattaneo, A., Pinel-Alloul, B., Galanti, G., Morabito, G., 2004. Biomass, composition and size structure of invertebrate communities associated to different types of aquatic vegetation during summer in Lago di Candia (Italy). *Journal Limnol.* 63, 190-198.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S., Olivier, J.-M., 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7, 75-83.
- Thomaz, S.M., Dibble, E.D., Evangelista, L.R., Higuiri, J., Bini, L.M., 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53, 358-367.
- Thompson, K., Hodgson, J.G., Rich, T.C.G., 1995. Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography* 18, 390-402.
- Tilman, D., 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78, 81-92.
- Tilman, D., 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101, 10854-10861.
- Tolonen, K.T., Hämäläinen, H., Holopainen, I.J., Mikkonen, K., Karjalainen, J., 2003. Body size and substrate association of littoral insects in relation to vegetation structure. *Hydrobiologia* 499, 179-190.
- Touzot, O., Dutartre, A., 1999. Expérimentation de germination de graines et de développement de plantules de jussies en conditions de laboratoire. 8.
- Trigal, C., Garcia-Criado, F., Alaez, C.-F., 2007. Macroinvertebrate communities of mediterranean ponds (North Iberian Plateau): importance of natural and human-induced variability. *Freshwater Biology* 52, 2042-2055.
- UICN, 2000. The World Conservation Union. Guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion. IUCN, p. 15.

- Usher, M.B., Kruger, F.J., Macdonald, I.A.W., Loope, L.L., Brockie, R.E., 1988. The ecology of biological invasions into nature reserves: an introduction. *Biol. Conserv.* 44, 1-8.
- Usseglio-Polatera, P., Bournaud, M., Richoux, P., Tachet, H., 2000. Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology* 43, 175-205.
- Van der Valk, A.G., Davis, C.B., 1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *Ecology* 59, 322-335.
- van der Velde, G., Rajagopal, S., Kuyper-Kollenaar, M., Bij de Vaate, A., Thieltges, D., MacIsaac, H., 2006. Biological invasions: concepts to understand and predict a global threat. *Wetlands: functioning, biodiversity conservation, and restoration*, pp. 61-90.
- Van Wijk, R.J., 1989. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. III. Reproductive strategies and germination ecology. *Aquat. Bot.* 33, 271-299.
- Varga, I., 2003. Structure and changes of macroinvertebrate community colonizing decomposing rhizome litter of common reed at Lake Fertő/Neusiedler See (Hungary). *Hydrobiologia* 506-509, 413-420.
- Vauthey, M., Jeanmonod, D., Charlier, P., 2003. La jussie à grandes fleurs (*Ludwigia grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet), une nouvelle espèce pour la Suisse et un nouvel envahisseur. *Saussurea* 33, 109-117.
- Verlaque, R., Aboucaya, A., Fridlender, A., 2002. Les xénophytes envahissants en France : Ecologie, types biologiques et polyploïdie. *Botanica Helvetica* 112/2, 121-136.
- Vermeil, M., 2004. Elaboration et mise en place d'un outil d'évaluation de l'impact des végétaux exotiques envahissants sur la végétation autochtone de la Loire et de ses principaux affluents. Université d'Angers, Agence de l'Eau Loire-Brtagne, INH, Angers, p. 50.
- Vis, C., Hudon, C., Carignan, R., 2006. Influence of the vertical structure of macrophyte stands on epiphyte community metabolism. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63, 1014-1026.
- Vitousek, P.M., 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57, 7-13.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmànek, M., Westbrook, R., 1997a. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *N. Z. J. Ecol.* 21, 1-16.
- Vitousek, P.M., Ehrlich, P.R., Matson, P.A., 1986. Human appropriation of the products of photosynthesis. *Bioscience* 36, 368-373.

- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997b. Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277, 494 - 499.
- Vitousek, P.M., Walker, L.R., Whiteaker, L.D., Mueller-Dombois, D., Matson, P.A., 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238, 802-804.
- Wallentinus, I., 2002. Introduced marine algae and vascular plants in European aquatic environments. In: Lappäkoski, E., Gollasch, S., Olenin, S. (Eds.), *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, Dordrecht, pp. 27-52.
- Warwick, N.W.M., Brock, M.A., 2003. Plant reproduction in temporary wetlands: the effects of seasonal timing, depth, and duration of flooding. *Aquat. Bot.* 77, 153-167.
- Weatherhead, M.A., James, M.R., 2001. Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. *Hydrobiologia* 462, 115-129.
- Webb, D.A., 1985. What are the criteria for presuming native status? *Watsonia* 15, 231-236.
- Wells, M.J., Poynton, R.J., Balsinhas, A.A., Musil, K.J., Joffe, H., van Hoepen, E., Abbott, S.K., 1986. The history of introduction of invasive alien plants to southern Africa. In: Macdonald, I.A.W., Kruger, F.J., Ferrar, A.A. (Eds.), *The ecology and management of biological invasions in Southern Africa*. Oxford University Press, Cape Town, pp. 21-36.
- Wilcock, R.J., Champion, P.D., Nagels, J.W., Croker, G.F., 1999. The influence of aquatic macrophytes on the hydraulic and physico-chemical properties of a New Zealand lowland stream. *Hydrobiologia* 416, 203-214.
- Williamson, M., 1999. Invasions. *Ecography* 22, 5-12.
- Williamson, M., 2006a. Can we predict invasion? In: Branquart, E., Baus, E., Pieret, N., Vanderhoeven, S., Desmet, P. (Eds.), *SOS invasions! Uitheimse invasieve soorten in België, Les espèces exotiques invasives en Belgique*, Brussels, pp. 15-16.
- Williamson, M., 2006b. Explaining and predicting the success of invading species at different stages of invasion. *Biol. Invasions* 8, 1561-1568.
- Williamson, M.H., Fitter, A., 1996. The characters of successful invaders. *Biol. Conserv.* 78, 163-170.
- Wittenberg, R. (Ed.), 2005. An inventory of alien species and their threat to biodiversity and economy in Switzerland. CABI Bioscience Switserland Centre report to the Swiss Agency for Environment, Forests and Landscape.

- Xie, Z.-W., Lu, Y.-Q., Song, G., Hong, D.-Y., Li, F.-Z., 2001. Clonality in wild rice (*Oryza rufipogon*, Poaceae) and its implications for conservation management. *Am. J. Bot.* 88, 1058-1064.
- Yen, S., Myerscough, P.J., 1989. Co-existence of three species of amphibious plants in relation to spatial and temporal variation: Investigation of plant responses. *Aust. J. Ecol.* 14, 305-318.
- Yeo, R.R., 1965. Life history of sago pondweed *Weeds* 13, 314-321.
- Zedler, J.B., Kercher, S., 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Crit. Rev. Plant Sci.* 23, 431-452.
- Zimmer, K.D., Hanson, M.A., Butler, M.G., Duffy, W.G., 2001. Size distribution of aquatic invertebrates in two prairie wetlands, with and without fish, with implications for community production. *Freshwater Biology* 46, 1373-1386.

Liste des tableaux

Tableau I : Etudes envisagées dans le cadre de ce travail et retombées attendues pour la gestion des milieux. Entre crochets : position du volet dans le manuscrit.....	31
Tableau II : Typologie des sites colonisés par <i>Ludwigia</i> spp. en France (Ancrenaz and Dutartre, 2002; Dutartre et al., 2006).....	39
Tableau III : Taux de germination des graines de <i>L. peploides</i> et <i>L. grandiflora</i> notés en France d'après la littérature.....	44
Tableau IV : Coûts d'arrachage manuel à la tonne (Mineau, 2007)	47
Tableau V : Evaluation des coûts d'arrachage au mètre carré (Mineau, 2007)	47
Tableau VI : Nom, localisation et taxon de <i>Ludwigia</i> présents sur les annexes hydrauliques étudiées. RD : rive droite ; RG : rive gauche	65
Tableau VII : Nom, localisation et taxon de <i>Ludwigia</i> présent sur les grèves étudiées.....	66
Tableau VIII : Nombre de transects et de quadrats par transect sur les boires étudiées	68
Tableau IX : Nombre de transects par site de grèves étudiées.....	70
Tableau X : Nombre d'échantillons prélevés par espèce de macrophyte et par année	80
Tableau XI : Traits d'histoire de vie utilisés dans cette étude (source : (Tachet et al., 2000))	82
Tableau XII : Hauteurs d'eau et hauteurs de vase moyennes pour chaque transect de chaque site lors de chaque campagne (Moyenne \pm Ecart type en cm). « Vase » : l'ensemble des particules fines (argile, limon..) et de la matière organique.....	99
Tableau XIII : Croissance des propagules (g/jour/100 propagules).....	115
Tableau XIV : Analyse des deux substrats utilisés (Laboratoire de Touraine).....	123
Tableau XV : Richesse taxonomique (S) hors <i>L. peploides</i> , sur chaque site restant en eau lors de chaque campagne et richesse taxonomique toutes campagnes confondues (N : nombre de sous-quadrats).....	136
Tableau XVI : Recouvrements et indices biocénétiques en présence et absence des <i>Ludwigia</i> envahissantes ((min) moyenne \pm écart type (max))	139
Tableau XVII : Comparaisons des richesses taxonomiques et indices de diversité (H') en présence et absence de <i>L. peploides</i> (moyenne \pm écart type). W : test de Wilcoxon.....	153
Tableau XVIII : Structures des communautés de macroinvertébrés au sein des herbiers de <i>Ludwigia</i> à densité modifiée (0 et 50%) ou non modifié (100%)	183
Tableau XIX : Indice de persistance des communautés de macroinvertébrés présentes dans les herbiers de <i>Ludwigia</i> entre les différents recouvrements théoriques	184
Tableau XX : Modalités dominantes (M) pour chaque trait d'histoire de vie (T)	191

Tableau XXI : Mesures de comparaison entre les communautés d’herbiers natifs et d’herbiers allochtones.....	193
Tableau XXII : Synthèse des différences biologiques et écologiques observées lors de cette étude entre les deux <i>Ludwigia</i> spp. invasives (les signes + indiquent l’observation, leur nombre, la comparaison plus ou moins forte entre les deux taxons ; 0 indique une absence d’observation lors de cette étude).....	214
Tableau XXIII : Ebauche d’une grille multicritères de gestion des Jussies en Loire moyenne	220

Liste des figures

Figure 1 : Chronologie du processus idéal d'une invasion par phases et par étapes. Les différentes phases sont atteintes en passant une succession d'étapes au cours d'une invasion (Modifié d'après (Heger, 2001)).....	15
Figure 2 : Modèle conceptuel des interactions entre les espèces envahissantes, espèces natives, fonctionnements des écosystèmes, le commerce mondial et le changement global. Les flèches donnent la direction de l'influence et les signes (+ ; -) la qualité de l'influence : positive ou négative (d'après (Dukes and Mooney, 1999 ; 2004)). Le fonctionnement des écosystèmes étant composé de nombreux éléments indépendants qui ne peuvent être généralisés, les flèches ne sont pas accompagnées de la qualité de leur influence.	24
Figure 3 : Cycle vital (stade et processus) d'une plante se reproduisant à la fois par voie sexuée et asexuée ((Grime, 1979), modifié)	27
Figure 4 : Fleur de <i>L. grandiflora</i> (à droite) et fleur de <i>L. peploides</i> (à gauche)	34
Figure 5 : Cartes de distribution des <i>Ludwigia</i> invasives en France (Muller, 2004)	36
Figure 6 : Répartition de <i>L. peploides</i> entre le bec d'Allier et le bec de Vienne (Boudin et al., 2007).....	38
Figure 7 : Répartition de <i>L. grandiflora</i> entre le bec d'Allier et le bec de Vienne (Boudin et al., 2007).....	38
Figure 8 : Bassin versant de la Loire divisée en trois grandes entités et ces principaux affluents (source : BDCarthage, BDCarto, IGN, modifiée).....	49
Figure 9 : Températures mensuelles moyennes sur 29 ans (1971-2000) et mensuelles des années 2005, 2006 et 2007, à la station de Tours (source : Météo France)	51
Figure 10 : Précipitations mensuelles moyennes sur 29 ans (1971-2000) et mensuelles des années 2005, 2006 et 2007, à la station de Tours (source : Météo France)	52
Figure 11 : Débit mensuel moyen sur 51 ans et les débits mensuels de 2005 à 2007, à la station de Tours (K4900030). Données : DIREN Centre/Bassin Loire-Bretagne	52
Figure 12 : Organisation générale de la plaine alluviale en Loire moyenne (Cornier, 2002)..	54
Figure 13 : Organisation des communautés végétales dans le lit endigué de la Loire moyenne (Cornier, 2002).....	58
Figure 14 : Localisation des différents sites étudiés en Loire moyenne	64
Figure 15 : Début Août site 6 (Ile du Château) toujours en eau (A) et site 4 (les Raguins) asséché (B)	65

Figure 16 : Basses sur les grèves de la Frillière (site A), Quinquengrogne (site B) et Joli Cœur (site C) en juin 2005	67
Figure 17 : Forme rosette (A) et forme dressée (B) des Jussies.....	70
Figure 18 : Photographie du dispositif expérimental d'implantation des boutures de <i>Ludwigia</i> mis en place sur la grève de Quinquengrogne (Site B : Ligne 1 : haut de grève ; Ligne 2 : niveau intermédiaire ; Ligne 3 : bas de grève) et quadrat de 1m ² permettant la mesure de l'extension latérale.	72
Figure 19 : Schéma de l'implantation des germinations en microcosmes (mai 2007)	74
Figure 20 : Cycle vital (stade et processus) d'une plante se reproduisant à la fois par voies sexuée et asexuée, d'après Grime (1979), modifié	85
Figure 21 : Cartes factorielles de l'ACP centrée normée de quatre variables abiotiques mesurées (granulométrie de surface, hauteur d'eau, hauteur de vase et ensoleillement) sur les six annexes hydrauliques au cours de cinq campagnes de 2005.....	87
Figure 22 : Cercle de corrélation et carte factorielle de l'ACP centrée normée des quatre variables abiotiques mesurées sur les six annexes hydrauliques en 2007 (Numéro des sites au niveau de leur centre de gravité)	88
Figure 23 : Cercles de corrélation et cartes factorielles de l'ACP centrée normée des quatre variables abiotiques mesurées et des recouvrements des <i>Ludwigia</i> spp. sur les six annexes hydrauliques, début août 2005 (Campagne 3). Le diamètre des cercles est proportionnel au recouvrement de <i>L. peploides</i> (Lp : en grisé) et de <i>L. grandiflora</i> (Lg : en blanc), les carrés (n=58) représentent les sous-quadrats non colonisés par les <i>Ludwigia</i>	90
Figure 24 : Evolution (a) du nombre de sous-quadrats (¼ de m ²) présentant des <i>Ludwigia</i> et (b) des recouvrements de ces deux taxons, sur les annexes hydrauliques. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standard.....	92
Figure 25 : Hauteurs moyennes de <i>Ludwigia peploides</i> et de <i>L. grandiflora</i> mesurées lors des cinq campagnes de mesures réalisées en 2005 sur les annexes hydrauliques ; La ligne d'abscisse représente la surface de l'eau ou la surface du sol. L.p. : <i>L. peploides</i> , L.g. : <i>L. grandiflora</i> ; Barres d'erreurs : erreurs standard.....	93
Figure 26 : Evolution des hauteurs maximales des <i>Ludwigia</i> en fonction des différents traitements. Les barres d'erreurs représentent les erreurs standard. Le niveau zéro représente la surface de l'eau ou la surface du substrat lorsque le milieu s'assèche.	95
Figure 27 : Fréquence de présence des organes reproducteurs sur les quadrats envahis par les <i>Ludwigia</i> , (a) sur les quadrats restant en eau en 2005 et 2007 (mois d'août), (b) sur les	

quadrats s'asséchant en 2005. C1 – C5 : campagnes mensuelles de relevés (Juin à septembre 2005)	96
Figure 28 : Répartition (%) des organes reproducteurs des <i>Ludwigia</i> en fonction des traitements et du temps (t2 : juin 2006 ; t3 : juillet 2006).....	98
Figure 29 : Cercles de corrélation et cartes factorielles de l'ACP centrée normée des quatre variables abiotiques mesurées et des recouvrements de <i>Ludwigia</i> spp. sur les dépressions limoneuses des grèves début août 2005 (Campagne 3). Le diamètre des cercles est proportionnel au recouvrement de <i>L. peploides</i> (Lp : en grisé ; n=43) et de <i>L. grandiflora</i> (Lg : trame transparente, bord gras ; n=5), les carrés (n=29) représentent les sous-quadrats non colonisés par les <i>Ludwigia</i>	101
Figure 30 : (a) Evolution du nombre de sous-quadrats présentant des <i>Ludwigia</i> . (b) recouvrement des <i>Ludwigia</i> spp. sur les basses vaseuses. ♦ : sous-quadrats toujours en eau (N=20) ; □ : sous-quadrats s'asséchant (N=52) ; Trait plein : <i>L. peploides</i> ; Trait pointillé : <i>L. grandiflora</i> . Les barres d'erreurs représentent les erreurs standard.	102
Figure 31 : Hauteurs maximales moyennes des <i>Ludwigia</i> dans les basses des grèves et hauteurs d'eau associées mesurées en 2005. Les hauteurs partent du sol. ♦ : sous-quadrats toujours en eau (N=20) ; □ : sous-quadrat s'asséchant (N=52) ; Trait plein : <i>L. peploides</i> ; Trait pointillé : <i>L. grandiflora</i> . Lignes pointillées bleues : variation des hauteurs d'eau ; Barres d'erreurs : erreurs standard.....	103
Figure 32 : Fréquence de la présence des organes reproducteurs sur les sous-quadrats envahis par les <i>Ludwigia</i> , lors des cinq campagnes de relevés	104
Figure 33 : Cycle vital (stade et processus) d'une plante se reproduisant à la fois par voie sexuée et asexuée, d'après Grime (1979) modifié	109
Figure 34 : Variations du niveau de la Loire et précipitations survenues en juillet et août 2006. ↓ : Date de mise en place des <i>Ludwigia</i> sur la grève et mesures <i>in situ</i> . Ligne grise : hauteur sur la grève de dépôt des fragments (Sources : Banque hydro et Météo France)	111
Figure 35 : Surface recouverte par les boutures de <i>Ludwigia</i> (cm ²) implantés sur les grèves du site B lors des différents relevés. Les barres d'erreur représentent les erreurs standard	112
Figure 36 : Proportion des organes des <i>Ludwigia</i> lors de leur implantation et en fin de saison de croissance (mi-octobre 2006). Ligne 1 : haut des grèves ; Ligne 2 : mi-grève ; Ligne 3 : basse grève.	114
Figure 37 : Longueur racinaire des <i>Ludwigia</i> spp. et profondeur maximale de la ligne d'eau. L'abscisse représente la surface du sol.	114

Figure 38 : Evolution sur 18 semaines du nombre de plantules enracinées.....	124
Figure 39 : Croissance des plantules des <i>Ludwigia</i> , (a) croissance journalière des tiges, (b) nombre de feuille produite par semaine (Moyenne±ES)	125
Figure 40 : Evolution de la température (a), de l'oxygène dissous (b) et du pH (c) mesurés à la sub-surface au sein d'un herbier dense de <i>L. peploides</i> et hors de l'herbier, sur le site 1 (Chapeau bas) lors des deux campagnes de mesure d'octobre 2007. Les zones grisées correspondent à la nuit.	133
Figure 41 : Evolution de la température (a), de l'oxygène dissous (b) et du pH (c) mesurés à la sub-surface au sein d'un herbier dense de <i>L. peploides</i> et hors de l'herbier, sur le site 4 (Joli coeur) lors des deux campagnes de mesure (juillet et octobre 2007). Les zones grisées correspondent à la nuit.	134
Figure 42 : Relations entre les recouvrements cumulés des taxons floristiques hors <i>Ludwigia</i> (a), les indices biocénotiques (b et c) et les recouvrements cumulés des deux <i>Ludwigia</i> sur les sous-quadrats s'asséchant des annexes hydrauliques. r : coefficient de corrélation linéaire de Pearson	140
Figure 43 : Sous-quadrats s'asséchant des annexes hydrauliques, ordonnés en fonction des paramètres abiotiques et de la richesse taxonomique (hors <i>Ludwigia</i>) sur l'ensemble des annexes hydrauliques étudiées lors de la campagne 3 (début août 2005). Ordination par ACP centrée normée. L'aire des cercles projetés est proportionnelle à l'abondance des <i>Ludwigia</i> sur les sous-quadrats. Cercles grisés : <i>L. grandifora</i> , cercles avec trame pointillée : <i>L. peploides</i> ; □ : sous-quadrat sans <i>Ludwigia</i>	141
Figure 44 : Relation entre les recouvrements cumulés des taxons floristiques, la richesse taxonomique (a) et l'indice de diversité (b) sur les sous-quadrats s'asséchant des annexes hydrauliques. ◇ : relevé avec <i>Ludwigia</i> , x : relevé sans <i>Ludwigia</i> . Les droites indiquent les corrélations linéaires de Pearson (ligne continue en présence des <i>Ludwigia</i> , ligne pointillée en absence des <i>Ludwigia</i>). r : coefficient de corrélation linéaire de Pearson	142
Figure 45 : Sous-quadrats s'asséchant des annexes hydrauliques, ordonnés en fonction de leur végétation (présence uniquement) hors <i>Ludwigia</i> et projection des abondances des <i>Ludwigia</i> sur chaque sous-quadrat. Ordination par ACP centrée utilisant les présence/absence des taxons floristiques (campagne 3). L'aire des cercles projetés est proportionnelle à l'abondance des <i>Ludwigia</i> sur les sous-quadrats. Cercles grisés : <i>L. grandifora</i> , cercles avec trame pointillée : <i>L. peploides</i> . Les variables floristiques faiblement explicatives ont été supprimées de la représentation graphique afin d'améliorer la lisibilité. □ : sous-quadrat sans <i>Ludwigia</i>	144

- Figure 46 : Sous-quadrats s'asséchant des annexes hydrauliques, ordonnés en fonction de leur végétation (espèces et leur abondance) hors *Ludwigia* spp. et projection des abondances des *Ludwigia* sur chaque sous-quadrat. Ordination par ACP centrée utilisant les recouvrements des taxons floristiques lors de la campagne 3, début août 2005. L'aire des cercles projetés est proportionnelle à l'abondance des *Ludwigia* sur les sous-quadrats. Cercles grisés : *L. grandiflora*, cercles avec trame pointillée : *L. peploides*. Les variables floristiques faiblement explicatives ont été supprimées de la représentation graphique afin d'améliorer la lisibilité. □ : sous-quadrat sans *Ludwigia* 145
- Figure 47 : Relations entre les recouvrements cumulés des taxons floristiques hors *Ludwigia* (a), les indices biocénotiques (b et c) et les recouvrements cumulés des deux *Ludwigia* sur les sous-quadrats s'asséchant des grèves. r : coefficient de corrélation linéaire de Pearson. 154
- Figure 48 : Relation entre les recouvrements cumulés des taxons floristiques hors *Ludwigia* et la richesse taxonomique (a) et l'indice de diversité (b) sur les sous-quadrats s'asséchant des grèves. ◇ : relevés avec *Ludwigia*, x : relevés sans *Ludwigia*. Les lignes continues indiquent les relations en présence de *Ludwigia*, les lignes pointillées hors présence des *Ludwigia*. R² : Coefficient de détermination. 155
- Figure 49 : Végétation des grèves dans les basses vaseuses s'asséchant. Sont représentés les sous-quadrats suivis, ordonnés par ACP centrée sur les taxons floristiques présents lors de la campagne 3 (début août 2005), et projection des pourcentages de recouvrement des *Ludwigia* (cercles de taille proportionnelle aux recouvrements). Données floristiques en présence-absence. Les variables floristiques faiblement explicatives ont été supprimées de la représentation graphique afin d'améliorer la lisibilité. □ : sous-quadrat sans *Ludwigia*..... 156
- Figure 50 : Hauteur d'eau (a), épaisseur du substrat meuble (b) et biomasse de *Ludwigia* (poid sec) dans la pleine eau (c), le compartiment benthique (d) et pour chaque espèce de *Ludwigia* et chaque recouvrement théorique d'herbier de *Ludwigia* 180
- Figure 51 : Relation entre les biomasses du compartiment épigé et les recouvrements des *Ludwigia* (N=27 pour chaque espèce de *Ludwigia*)..... 181
- Figure 52 : Abondance totale des invertébrés, données transformées en Log₁₀ (n+1), dans les herbiers de *L. peploides* et de *L. grandiflora* modifiés ou non (a) invertébrés de la colonne d'eau, (b) invertébrés du substrat et de la litière. (Lettres minuscules : Test de Wilcoxon pour *L. peploides* ; Majuscules : *L. grandiflora*)..... 182

Figure 53 : Structure des communautés d'invertébrés inféodées aux deux <i>Ludwigia</i> en fonction des recouvrements de ces macrophytes. Deux compartiments sont distingués, le substrat (« vase » et litière) et la colonne d'eau. Les taxons présentés constituent au moins 5% des individus dans chacun des compartiments pris isolément. La longueur des boîtes représentant les invertébrés de la colonne d'eau (boîte verte) et substrat (boîte orange) sont proportionnelle à leur densité [$\text{Log}_{10} ((N_{\text{ind}} + 1) \cdot \text{m}^{-3})/2$]. Pour la litière, les <i>Ludwigia</i> et les autres végétaux présents, la longueur de la boîte est proportionnelle aux biomasses sèches [$\text{Log}_{10} (\text{Poids MS} + 1) \cdot \text{m}^{-3}$]. La « vase » non quantifiée est représentée par des pointillés.....	185
Figure 54 : Répartition des différentes modalités du trait d'histoire de vie microhabitat (préférendum) de chaque communauté macrobenthique en fonction de l'espèce de <i>Ludwigia</i> présente et de son recouvrement. 2 : graviers, 3 : sable, 4 : limon, 5 : macrophytes, algues filamenteuses, 6 : microphytes, 7 : branches, racines, 8 : litière, 9 : vase.....	187
Figure 55 : Richesse taxonomique, densité et deux indices de structure des communautés de macroinvertébrés présents au sein de cinq herbiers de macrophytes	190
Figure 56 : Représentation graphique du plan factoriel 1 & 2 de l'AFC des densités de macroinvertébrés présentes dans chaque herbier de macrophyte réparties en fonction des modalités de chacun des six traits d'histoire de vie étudiés.....	192
Figure 57 : Cycle vital (stade et processus) d'une plante se reproduisant à la fois par voie sexuée et asexuée (Grime, 1979) adapté aux <i>Ludwigia spp.</i> de Loire moyenne.....	207

Liste des annexes

Annexe 1 : Les sites étudiés, transects et quadrats.....	258
Annexe 2 : Variations verticales des teneurs en oxygène dissous (mg.L^{-1}), du pH et de la température ($^{\circ}\text{C}$) dans et hors herbiers de <i>L. peploides</i> sur le Site 1 (Chapeau bas) et le Site 4 (Joli Cœur)	268
Annexe 3 : Liste floristique par site et campagne, en 2005	270
Annexe 4 : Liste complète des taxons observés avec statuts	283

Annexes

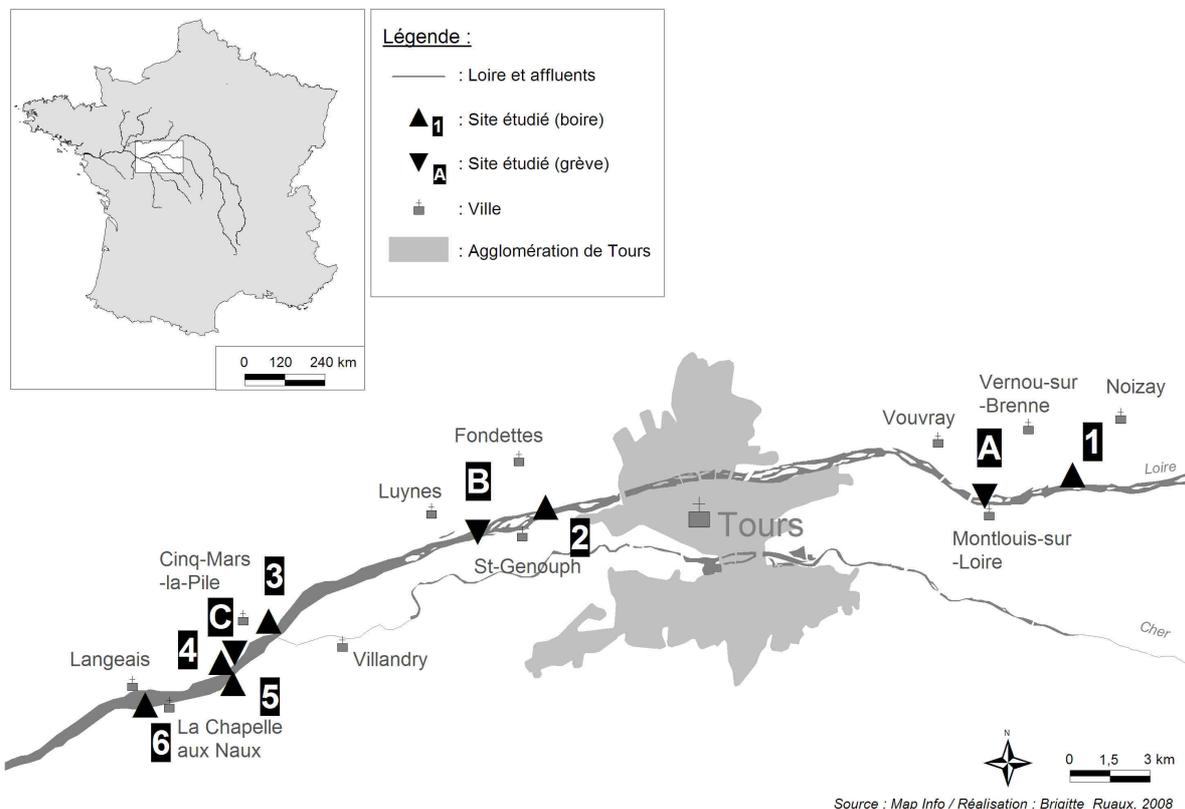
Annexe 1 : Les sites étudiés, transects et quadrats

Les annexes hydrauliques :

- 1 - Ile de Chapeau bas
- 2 - Port de Vallières
- 3 - Ile César – Ile aux Bœufs
- 4 - Ile de Joli Cœur
- 5 - Les Raguins
- 6 - Ile du Château

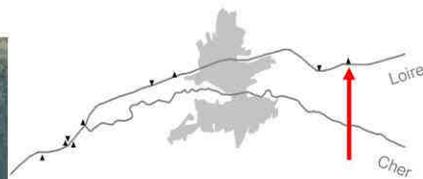
Les grèves

- A - La Frillière
- B - Ile de Quinquengrogne
- C - Ile de Joli Cœur



Ile de Chapeau Bas

Situation station



Caractéristiques générales

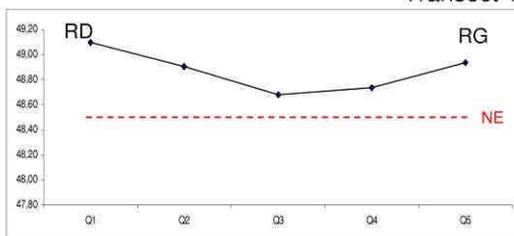
Date du levé : 15/09/2005

Niveau d'eau le jour du levé : 48,52 NGF

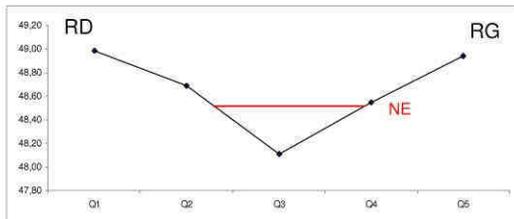
Débit de la Loire à Tours le jour du levé : 106 m³/s

Profil type transect

Transect 1



Transect 3

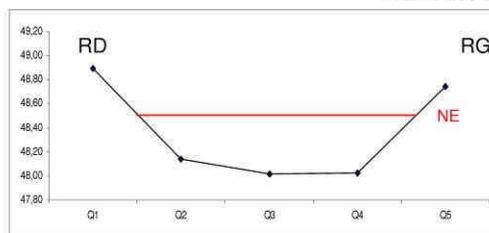


Photographie



Photographie prise le 11/07/05

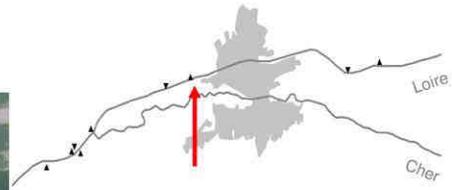
Transect 2



Légende : NE = Niveau d'Eau ; Qx = Quadrat relevé de végétation
RD = Rive Droite ; RG : Rive Gauche

Port de Vallières

Situation station



Caractéristiques générales

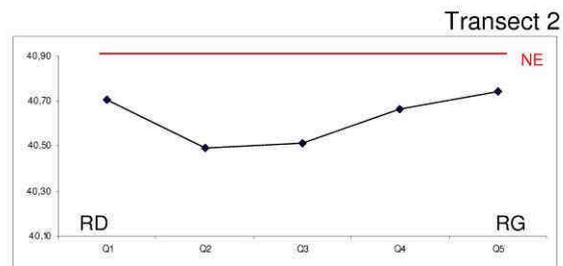
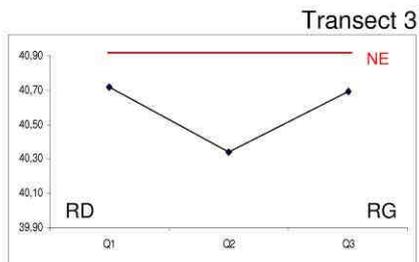
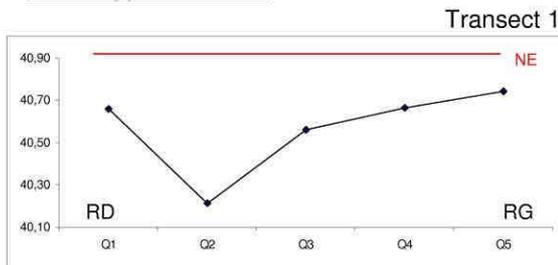
Date du levé : 22/09/2005
 Niveau d'eau le jour du levé : 40,93 NGF
 Débit de la Loire à Tours le jour du levé : 94 m³/s

Photographie



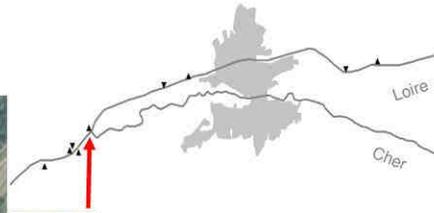
Photographie prise le 12/07/05

Profil type transect



Légende : NE = Niveau d'Eau ; Qx = Quadrat relevé de végétation
 RD = Rive Droite ; RG : Rive Gauche

Situation station



Caractéristiques générales

Date du levé : 22/09/2005

Niveau d'eau le jour du levé : 38,01 NGF

Débit de la Loire à Tours le jour du levé : 94 m³/s

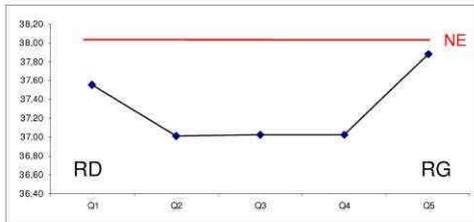
Photographie



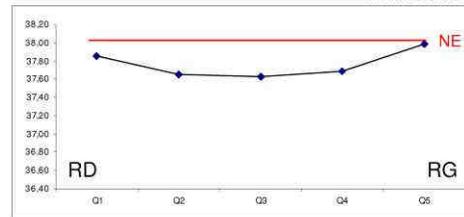
Photographie du transect n°3 prise le 29/08/05

Profil type transect

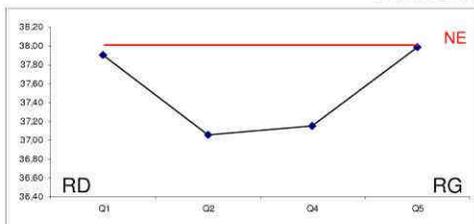
Transect 1



Transect 2



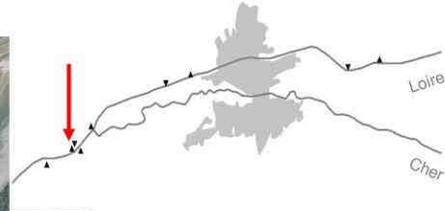
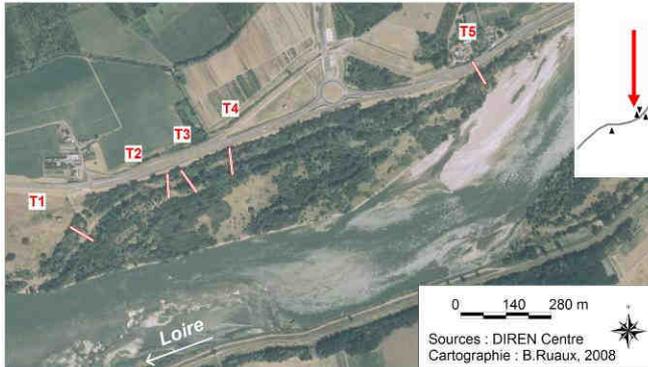
Transect 3



Légende : NE = Niveau d'Eau ; Qx = Quadrat relevé de végétation
RD = Rive Droite ; RG : Rive Gauche

Ile de Joli Cœur

Situation station



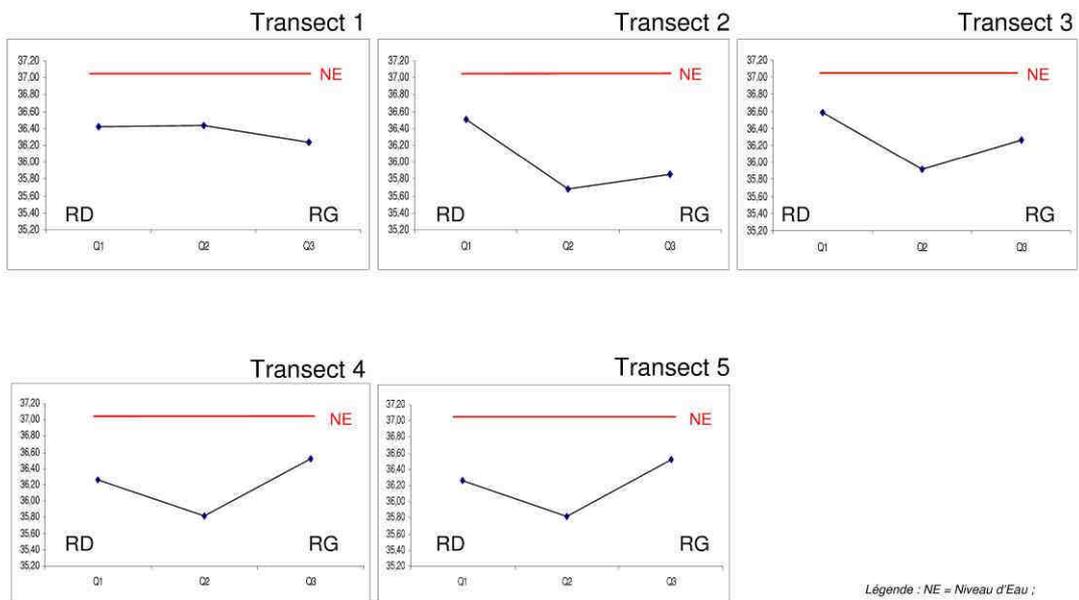
Caractéristiques générales

Date du levé : 22/09/2005
 Niveau d'eau le jour du levé : 37,05 NGF
 Débit de la Loire à Tours le jour du levé : 94 m³/s

Photographie

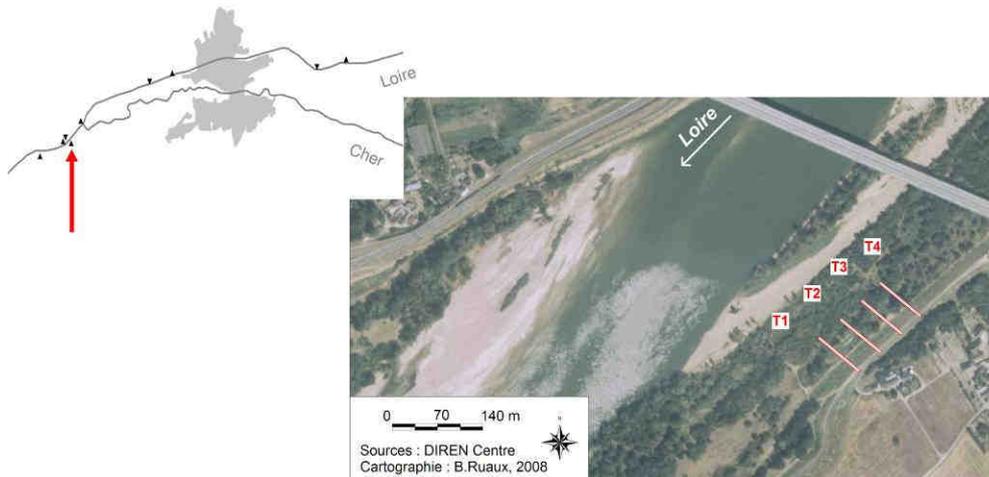


Photographie au niveau du transect 4 prise le 14/08/05



Légende : NE = Niveau d'Eau ;
 Qx = Quadrat relevé de végétation ;
 RD = Rive Droite ; RG : Rive Gauche

Situation station



Caractéristiques générales

Date du levé : 20/09/2005

Niveau d'eau le jour du levé : à sec

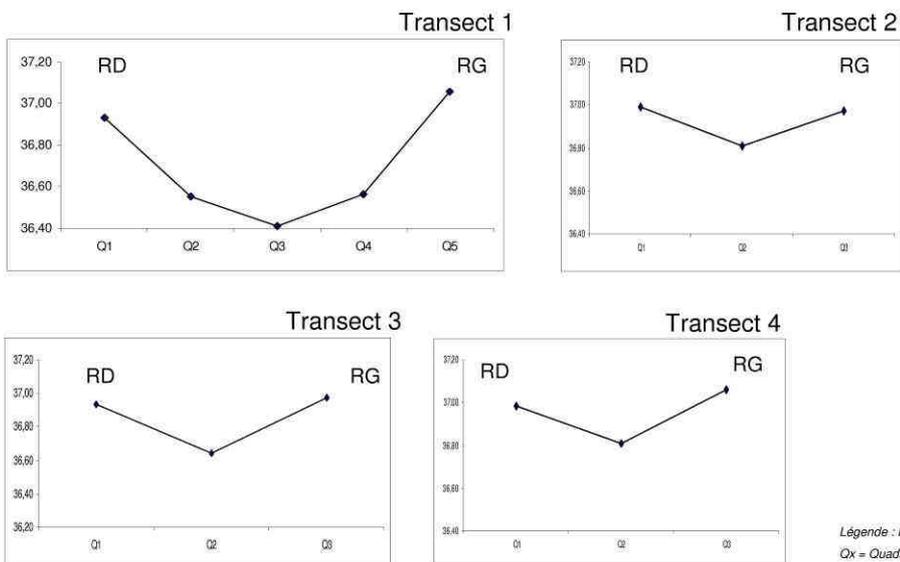
Débit de la Loire à Tours le jour du levé : 97,4 m³/s

Photographie



Photographie prise le 01/08/05

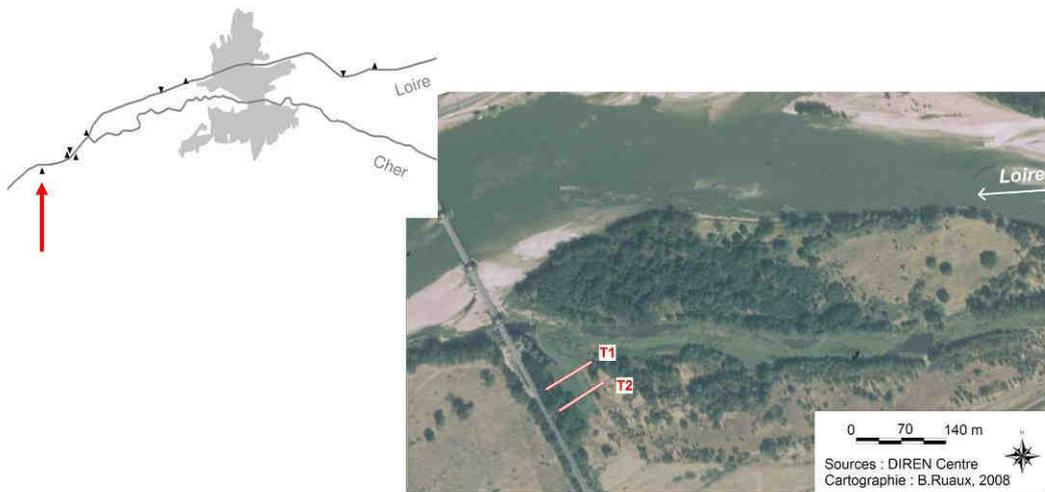
Profil type transect



Légende : NE = Niveau d'Eau ;
 Qx = Quadrat relevé de végétation ;
 RD = Rive Droite ; RG : Rive Gauche

Ile du Château

Situation station



Caractéristiques générales

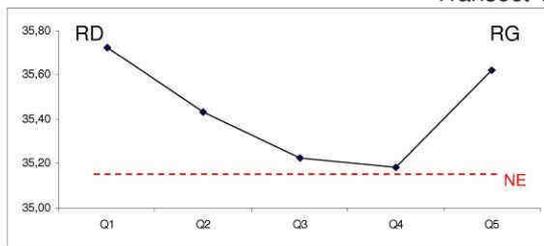
Date du levé : 20/09/2005
Niveau d'eau le jour du levé : 35,15 NGF
Débit de la Loire à Tours le jour du levé : 97,4 m³/s

Photographie

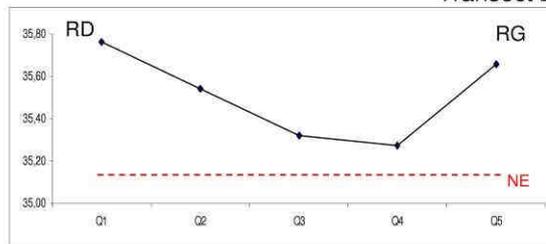


Profil type transect

Transect 1



Transect 2

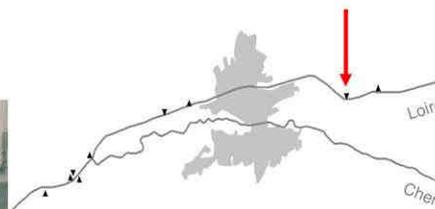
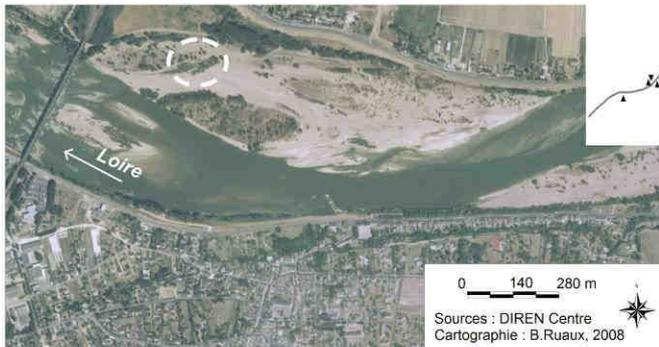


Légende : NE = Niveau d'Eau ; Qx = Quadrat relevé de végétation
RD = Rive Droite ; RG = Rive Gauche

La Frillière

Grève	Site A
-------	--------

Situation station



Caractéristiques générales

Date du levé : non réalisé

Niveau d'eau le jour du levé : 37,05 NGF

Débit de la Loire à Tours le jour du levé : 94 m³/s

Profil type transect

Absence de relevé. Piquets de géoréférencement détruits lors de travaux réalisés par la DDE d'Indre-et-Loire (localisation approximative : cercle pointillé blanc).



Photographies prises
le 18/10/05

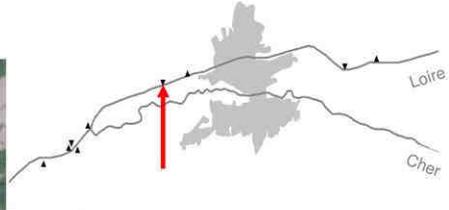
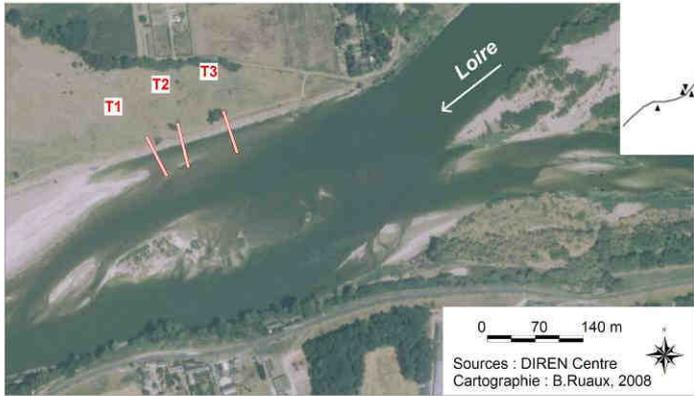


Photographie prise
le 16/06/05

Ile de Quinquengrogne

Grève	Site B
-------	--------

Situation station



Caractéristiques générales

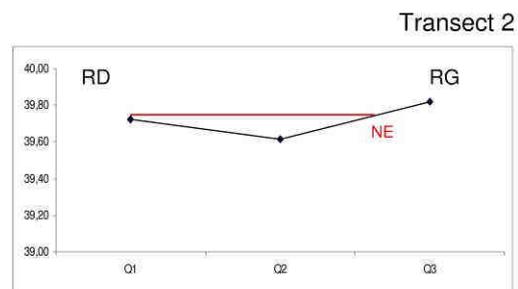
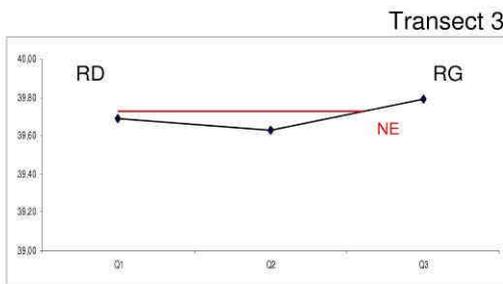
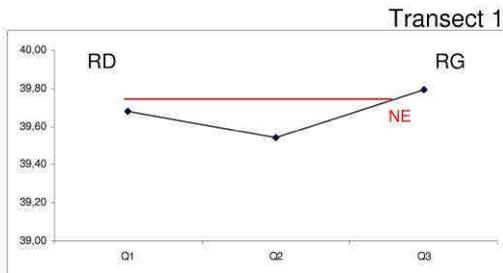
Date du levé : 15/09/2005
 Niveau d'eau le jour du levé : 39,72 NGF
 Débit de la Loire à Tours le jour du levé : 106 m³/s

Photographie



Photographie du transect 1 quadrat 1 prise le 07/07/05

Profil type transect

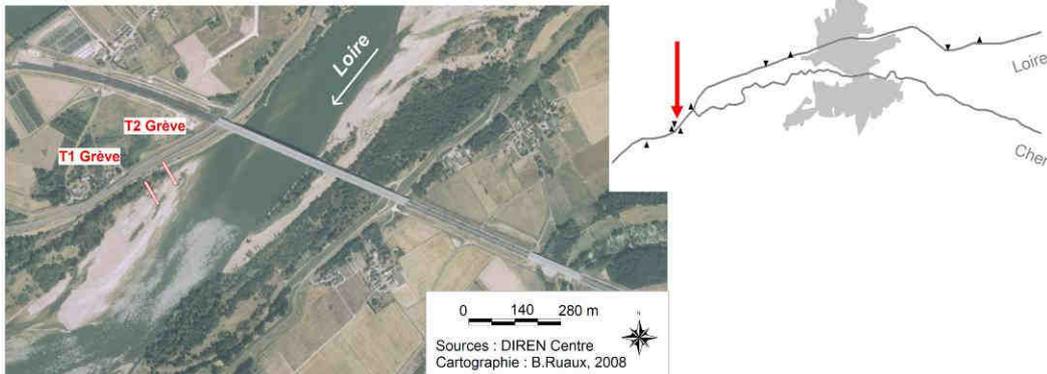


Légende : NE = Niveau d'Eau ; Qx = Quadrat relevé de végétation
 RD = Rive Droite ; RG : Rive Gauche

Ile de Joli Cœur

Grève	Site C
-------	--------

Situation station



Caractéristiques générales

Date du levé : 22/09/2005

Niveau d'eau le jour du levé : 37,05 NGF

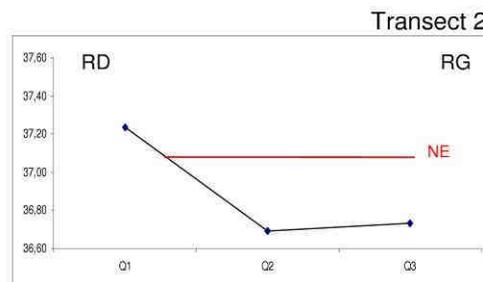
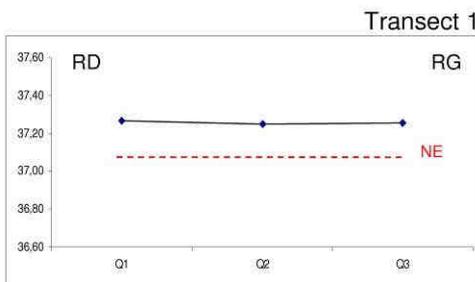
Débit de la Loire à Tours le jour du levé : 94 m³/s

Profil type transect

Photographie



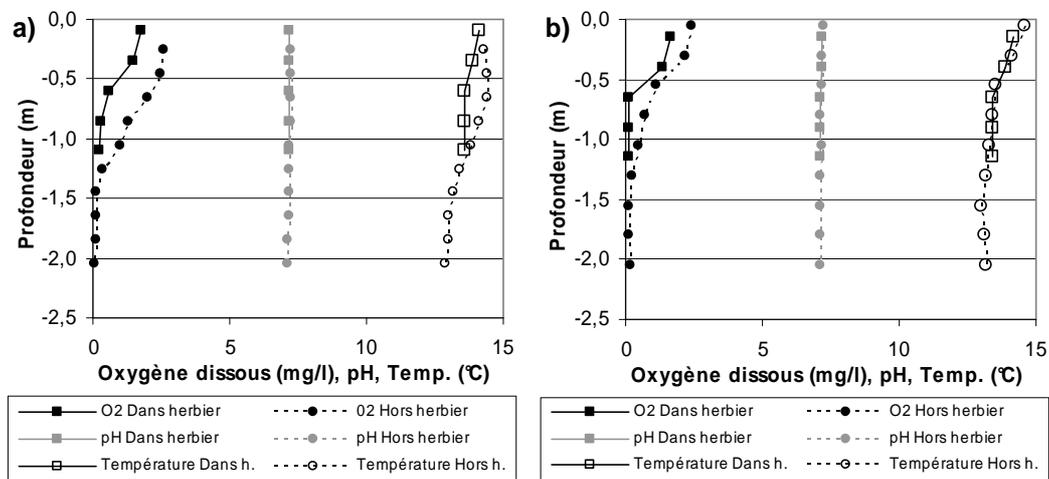
Photographie du transect 1 prise le 07/07/05



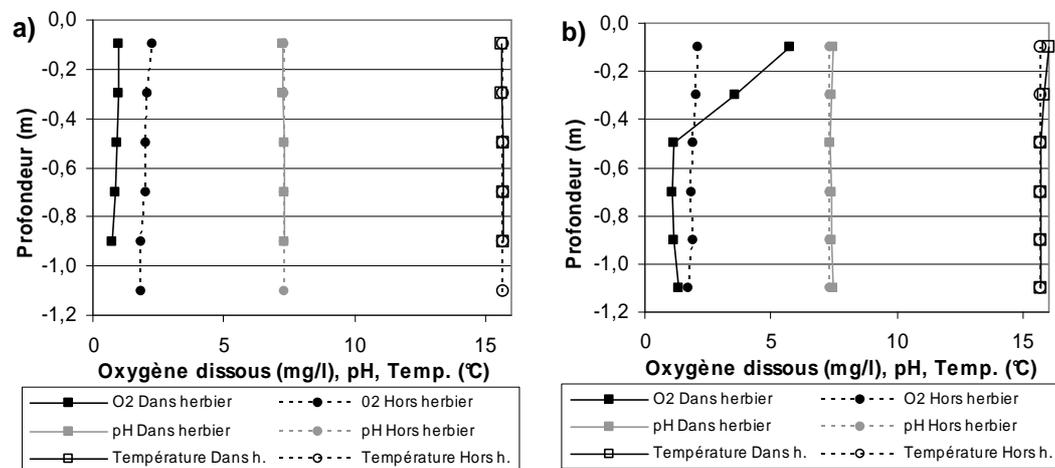
Légende : NE = Niveau d'Eau ; Cx = Quadrat relevé de végétation
RD = Rive Droite ; RG : Rive Gauche

Annexe 2 : Variations verticales des teneurs en oxygène dissous (mg.L^{-1}), du pH et de la température ($^{\circ}\text{C}$) dans et hors herbiers de *L. peplodes* sur le Site 1 (Chapeau bas) et le Site 4 (Joli Cœur)

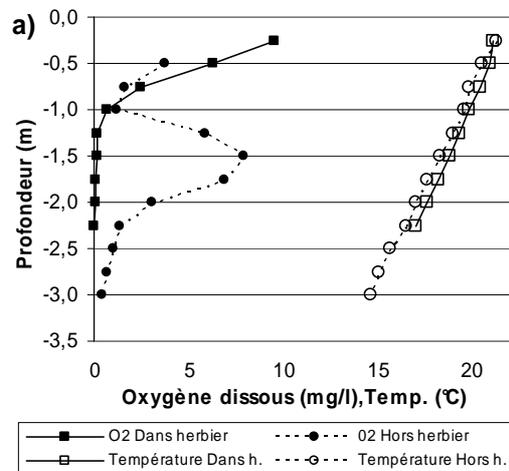
Variation des teneurs en oxygène dissous (mg.L^{-1}), du pH et de la température ($^{\circ}\text{C}$) dans et hors de l'herbier de *L. peplodes* en fonction de la profondeur (a) à 8h40, le 1^{er} octobre 2007 et (b) 12h30 le 2 octobre 2007 sur le Site 4



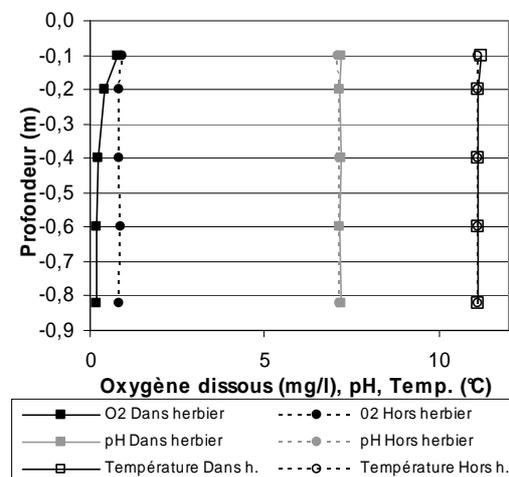
Variation des teneurs en oxygène dissous (mg.L^{-1}), du pH et de la température ($^{\circ}\text{C}$) dans et hors herbier de *L. peplodes* en fonction de la profondeur (a) à 8h, le 4 octobre 2007 et (b) à 12h le 5 octobre 2007 sur le Site 1



Variation des teneurs en oxygène dissous (mg.L^{-1}) et de la température ($^{\circ}\text{C}$) dans et hors herbier de *L. peploides* en fonction de la profondeur (a) à 13h, le 18 juillet 2007, sur le Site 4



Variation des teneurs en oxygène dissous (mg.L^{-1}), du pH et de la température ($^{\circ}\text{C}$) dans et hors herbier de *L. peploides* en fonction de la profondeur à 13h, le 18 octobre 2007, sur le Site 1



Annexe 3 : Liste floristique par site et campagne, en 2005

Utilisation de l'index synonymique de la flore de France (M. Kergelen) sauf pour les *Ludwigia*

Site 1 : Ile de Chapeau Bas

Site 1 : Ile de Chapeau Bas		2005					2007
Espèce	Code espèce	C1	C2	C3	C4	C5	
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	AGST	+	+	+	+	+	
<i>Amaranthus blitum</i> L.	AMBL			+	+		
<i>Arctium lappa</i> L.	ARLA			+	+		
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.	ATPR			+	+	+	
<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	AZFI						
<i>Bidens frondosa</i> L.	BIFR		+	+	+	+	
<i>Bidens tripartita</i> L.	BITR			+	+	+	
Bryophytes sp.	Bryo			+	+	+	
Callitriche sp.	Call			+			
<i>Cardamine hirsuta</i> L.	CAHI			+			
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	CEDE	+	+	+	+	+	
<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	CHPO				+	+	
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	CIAR			+	+	+	
<i>Cuscuta campestris</i> Yuncker	CUCA					+	
<i>Cyperus esculentus</i> L. subsp. <i>esculentus</i> var. <i>leptostachyus</i> Böck	CYES					+	
<i>Cyperus fuscus</i> L.	CYFU		+	+	+		
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	DISA			+	+	+	
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	ECCR			+	+	+	
<i>Egeria densa</i> Planchon	EGDE	+		+			
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roemer & Schultes	ELAC		+	+	+	+	
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roemer & Schultes	ELPA	+					
<i>Elodea canadensis</i> Michaux	ELCA						
<i>Elodea nuttallii</i> (Planchon) St.-John	ELNU	+	+	+			
<i>Equisetum arvense</i> L.	EQAR			+	+	+	
<i>Eragrostis pectinacea</i> (Michaux) Nees et <i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.	ERPE				+	+	
<i>Galium palustre</i> L.	GAPA			+	+	+	
<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	GNUL			+			
<i>Iris pseudacorus</i> L.	IRPS			+	+	+	
<i>Juncus compressus</i> Jacq.	JUCO			+	+		
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Swartz	LEOR			+	+	+	
<i>Lemna minor</i> L. et <i>Lemna minuta</i> Kunth	LEMI	+	+	+	+	+	
<i>Lemna trisulca</i> L.	LETR	+	+	+		+	
<i>Lindernia dubia</i> (L.) Pennell subsp. <i>major</i> (Pursh) Pennell	LIDU			+	+	+	
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet subsp. <i>hexapetala</i> (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz*	LUGR	+	+	+			

<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) Raven subsp. <i>montevidensis</i> (Spreng.) Raven	LUPE	+	+	+	+	+	+
<i>Lycopus europaeus</i> L.	LYEU			+	+	+	
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	LYNU		+				
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	LYVU	+	+	+	+	+	+
<i>Lythrum salicaria</i> L.	LYSA		+	+	+	+	+
<i>Mentha arvensis</i> L.	MEAR	+	+	+	+	+	+
<i>Myosotis scorpioides</i> L.	MYSC	+	+	+	+	+	+
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poiret in Lam.	OEAQ			+	+	+	
<i>Oxalis corniculata</i> L.	OXCO			+	+	+	
<i>Panicum capillare</i> L.	PACA						+
<i>Paspalum distichum</i> L.	PADI	+	+	+	+	+	+
<i>Phalaris arundinacea</i> L.	PHAR	+		+	+	+	
<i>Plantago lanceolata</i>	PLLA			+	+	+	
<i>Plantago major</i> L. subsp. <i>intermedia</i> (Gilib.) Lange	PLMAi			+	+	+	
<i>Plantago scabra</i> Moench subsp. <i>scabra</i>	PLSC						
<i>Polygonum amphibium</i> L.	POAM		+	+	+	+	
<i>Polygonum aviculare</i> L.	POAV		+	+	+	+	
<i>Polygonum hydropiper</i> L. et <i>Polygonum mite</i> Schrank	POHY				+	+	
<i>Polygonum persicaria</i> L.	POPE	+					
<i>Potamogeton crispus</i> L.	POCR	+	+	+			
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	POPc		+	+			
<i>Potamogeton pusillus</i> L.	POPU			+			
<i>Potamogeton natans</i> L.	PONa						+
<i>Potamogeton trichoides</i> Cham. & Schlecht.	POTR		+	+			
<i>Ranunculus sceleratus</i> L.	RASC						+
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser	ROAM		+	+	+	+	
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser	ROSY	+	+	+	+		
<i>Rubus caesius</i> L.	RUCA			+	+	+	+
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	SOAS				+	+	
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleiden	SPPO	+	+	+	+	+	+
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	STME			+			
<i>Urtica dioica</i> L.	URDI						+
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	VEAA	+	+				
<i>Veronica beccabunga</i> L.	VEBE	+					
<i>Veronica peregrina</i> L.	VEPE			+			
<i>Xanthium albinum</i> (Widder) Scholz & Sukkop et <i>Xanthium italicum</i> Moretti in Brugnât et <i>Xanthium</i> <i>saccharatum</i> Wallr.	XA		+	+	+		
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl	FRAN					+	
<i>Populus nigra</i> L.	PONI						

* présente sur deux sous-quadrats lors des campagnes 1, 2 et 3 (C1, C2, C3) toujours à moins de 8% de recouvrement

Site 2 : Port de Vallières

Site 2 : Port de Vallières		2005					2007
Espèce	Code espèce	C1	C2	C3	C4	C5	
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	AGST			+	+	+	+
<i>Bidens frondosa</i> L.	BIFR		+	+	+	+	
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	CASE				+	+	+
<i>Carex acutiformis</i> Ehrh.	CAAC	+	+	+	+	+	+
<i>Carex riparia</i> Curtis	CARI	+	+	+	+	+	+
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	CEDE			+	+	+	+
<i>Cuscuta campestris</i> Yuncker	CUCA			+	+		
<i>Lemna minor</i> L. et <i>Lemna minuta</i> Kunth	LEMI						+
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Swartz	LEOR		+	+	+	+	+
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) Raven subsp. <i>montevidensis</i> (Spreng.) Raven (1963)	LUPE	+	+	+	+	+	
<i>Lythrum salicaria</i> L.	LYSA			+	+	+	
<i>Mentha arvensis</i> L.	MEAR	+			+	+	+
<i>Paspalum distichum</i> L.	PADI	+	+	+	+	+	+
<i>Phalaris arundinacea</i> L.	PHAR	+	+	+	+	+	+
<i>Polygonum hydropiper</i> L. et <i>Polygonum mite</i> Schrank	POHY			+	+	+	
<i>Polygonum persicaria</i> L.	POPE	+					
<i>Potamogeton crispus</i> L.	POCR		+				+
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser	ROAM		+	+	+	+	+
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser	ROSY	+					
<i>Solanum dulcamara</i> L.	SODU			+			+
<i>Solanum nigrum</i> L.	SONI				+	+	
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleiden	SPPO						+
<i>Stachys palustris</i> L.	STPA			+	+	+	+
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	STME			+	+		
<i>Urtica dioica</i> L.	URDI			+	+	+	

Site 3 : Ile César et Ile aux Boeufs

Site 3 : Ile César et Ile aux Boeufs

Espèce	Code espèce	2005					2007
		C1	C2	C3	C4	C5	
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	AGST	+	+	+	+	+	+
<i>Amaranthus blitum</i> L.	AMBL					+	
<i>Aristolochia clematitis</i> L.	ARCL			+	+	+	+
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.	ATPR		+	+	+	+	
<i>Asarum europaeum</i> L.	ASEU		+				
<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	AZFI						+
<i>Bidens frondosa</i> L.	BIFR			+	+	+	+
<i>Bidens tripartita</i> L.	BITR		+				+
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	CASE		+	+	+	+	+
<i>Cardamine hirsuta</i> L.	CAHI			+			
<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	CHPO			+	+	+	+
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	CIAR				+	+	
<i>Cyperus esculentus</i> L. subsp. <i>esculentus</i> var. <i>leptostachyus</i> Böck	CYES		+	+	+	+	+
<i>Cyperus fuscus</i> L.	CYFU					+	
<i>Cyperus michelianus</i> (L.) Link	CYMI					+	
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	DISA					+	
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	ECCR					+	
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roemer & Schultes	ELPA	+		+	+		+
<i>Elodea nuttallii</i> (Planchon) St.-John	ELNU	+	+	+			+
<i>Galium palustre</i> L.	GAPA	+	+	+	+	+	+
<i>Juncus compressus</i> Jacq.	JUCO		+	+	+	+	+
<i>Lathyrus sphaericus</i> Retz.	LASP			+			
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Swartz	LEOR			+	+	+	
<i>Lemna gibba</i> L.	LEGI						+
<i>Lemna minor</i> L. et <i>Lemna minuta</i> Kunth	LEMI	+	+				+
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) Raven subsp. <i>montevidensis</i> (Spreng.) Raven	LUPE	+	+	+	+	+	+
<i>Lycopus europaeus</i> L.	LYEU				+	+	+
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	LYNU		+	+	+	+	+
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	LYVU						+
<i>Lythrum salicaria</i> L.	LYSA			+	+	+	+
<i>Mentha arvensis</i> L.	MEAR	+	+	+	+	+	+
<i>Mentha pulegium</i> L.	MEPU			+	+	+	+
<i>Myosotis scorpioides</i> L.	MYSC	+	+	+	+	+	+
<i>Oxalis corniculata</i> L.	OXCO				+		
<i>Paspalum distichum</i> L.	PADI	+	+	+	+	+	+
<i>Plantago major</i> L. subsp. <i>intermedia</i> (Gilib.) Lange	PLMAi			+	+	+	+
<i>Polygonum amphibium</i> L.	POAM	+	+	+	+	+	+
<i>Polygonum persicaria</i> L.	POPE		+				+
<i>Potentilla reptans</i> L.	PORE		+	+	+	+	+
<i>Potamogeton crispus</i> L.	POCR	+					
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	POPc	+	+				
<i>Potamogeton trichoides</i> Cham. &	POTR						+

Site 3 : Ile César et Ile aux Boeufs

Espèce	Code espèce	2005					2007
		C1	C2	C3	C4	C5	
Schlecht.							
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser	ROAM		+	+	+		
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser	ROSY	+	+	+	+	+	
<i>Rubus caesius</i> L.	RUCA		+				+
<i>Solanum dulcamara</i> L.	SODU		+	+	+	+	+
<i>Solanum nigrum</i> L.	SONI						+
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleiden	SPPO	+	+				
<i>Stachys palustris</i> L.	STPA				+	+	
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	VEAA	+	+		+		
<i>Veronica beccabunga</i> L.	VEBE	+				+	
<i>Carpinus betulus</i> L.	CABE			+	+	+	+
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl	FRAN		+			+	+
<i>Salix sp. Salix purpurea</i> L.	SALX					+	

Site 4 : Ile Joli Cœur

Site 4 : Ile Joli Cœur

Espèce	Code espèce	2005					2007
		C1	C2	C3	C4	C5	
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	AGST	+	+	+	+	+	+
<i>Amaranthus blitum</i> L.	AMBL			+	+	+	
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	ALPL						+
<i>Arctium lappa</i> L.	ARLA				+	+	
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.	ATPR			+	+	+	
<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	AZFI			+		+	+
<i>Bidens frondosa</i> L.	BIFR		+	+	+	+	
<i>Bidens tripartita</i> L.	BITR		+	+		+	
Characées sp	Cara			+			
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	CASE		+	+	+	+	+
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	CEDE	+	+	+	+	+	+
<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	CHPO			+	+		
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	COCA			+	+		
<i>Corrigiola littoralis</i> L.	COLI			+	+	+	
<i>Cuscuta campestris</i> Yuncker	CUCA				+	+	
<i>Cyperus esculentus</i> L. subsp. <i>esculentus</i> var <i>leptostachyus</i> Böck	CYES		+	+	+	+	+
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	DISA		+	+	+	+	
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	ECCR		+	+	+	+	
<i>Egeria densa</i> Planchon	EGDE			+			
<i>Elodea nuttallii</i> (Planchon) St.-John	ELNU	+	+	+		+	+
<i>Eragrostis pectinacea</i> (Michaux) Nees et <i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.	ERPE			+	+	+	
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	ERCH			+	+	+	
<i>Galium palustre</i> L.	GAPA	+	+	+	+	+	+
<i>Glechoma hederacea</i> L.	GLHE				+	+	
<i>Iris pseudacorus</i> L.	IRPS					+	
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Swartz	LEOR			+	+	+	
<i>Lemna minor</i> L. et <i>Lemna minuta</i> Kunth	LEMI					+	+
<i>Lemna trisulca</i> L.	LETR					+	
<i>Lindernia dubia</i> (L.) Pennell subsp. <i>major</i> (Pursh) Pennell	LIDU				+	+	
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet subsp. <i>hexapetala</i> (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz	LUGR	+	+	+	+	+	+
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) Raven subsp. <i>montevidensis</i> (Spreng.) Raven	LUPE	+	+	+	+	+	+
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	LYVU	+	+		+	+	
<i>Lythrum salicaria</i> L.	LYSA		+	+	+	+	+
<i>Mentha arvensis</i> L.	MEAR	+	+	+	+	+	+
<i>Mentha pulegium</i> L.	MEPU					+	
<i>Myosotis scorpioides</i> L.	MYSC	+		+	+		
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	MYAQ			+			
<i>Panicum capillare</i> L.	PACA			+			
<i>Paspalum distichum</i> L.	PADI	+	+	+	+	+	+

Site 4 : Ile Joli Coeur

Espèce	Code espèce	2005					2007
		C1	C2	C3	C4	C5	
<i>Phalaris arundinacea</i> L.	PHAR	+	+	+	+	+	
<i>Plantago major</i> L. subsp. <i>intermedia</i> (Gilib.) Lange	PLMAi			+	+	+	
<i>Polygonum amphibium</i> L.	POAM	+	+	+			+
<i>Polygonum aviculare</i> L.	POAV		+	+	+	+	
<i>Polygonum hydropiper</i> L. et <i>Polygonum mite</i> Schrank	POHY		+	+	+	+	+
<i>Polygonum lapathifolium</i> L.	POLA		+				
<i>Polygonum persicaria</i> L.	POPE	+	+	+		+	+
<i>Portulaca oleracea</i> L.	POOL		+	+	+	+	
<i>Potamogeton pusillus</i> L.	POPU			+			
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser	ROAM	+	+	+	+	+	+
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser	ROSY	+	+	+	+	+	
<i>Rubus caesius</i> L.	RUCA	+	+	+	+	+	+
<i>Solanum dulcamara</i> L.	SODU			+	+	+	
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleiden	SPPO	+	+	+		+	+
<i>Stachys palustris</i> L.	STPA			+	+	+	
<i>Urtica dioica</i> L.	URDI			+			
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	VEAA	+		+	+	+	+
<i>Veronica beccabunga</i> L.	VEBE	+					
<i>Xanthium albinum</i> (Widder) Scholz & Sukkop et <i>Xanthium italicum</i> Moretti in Brugnât et <i>Xanthium saccharatum</i> Wallr.	XA			+	+	+	
<i>Acer negundo</i> L.	ACNU			+	+	+	+
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl	FRAN			+	+		
<i>Populus nigra</i> L. <i>Populus sp.</i>	PONI			+			

Site 5 : Les Raguins

Site 5 : Les Raguins		2005					2007
Espèce	Code espèce	C1	C2	C3	C4	C5	
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	AGST	+	+	+	+	+	+
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	ALPL		+				
<i>Amaranthus blitum</i> L.	AMBL			+	+	+	
<i>Amaranthus bouchonii</i> Thell.	AMBO				+	+	
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.	ATPR		+	+	+	+	
<i>Bidens cernua</i> L.	BICE			+			
<i>Bidens frondosa</i> L.	BIFR		+	+	+	+	
<i>Bidens tripartita</i> L.	BITR		+	+	+		
Bryophytes sp. ¹	Bryo	+	+	+	+	+	+
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	CASE	+	+	+	+	+	+
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	CEDE						+
<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	CHPO			+			+
<i>Cyperus esculentus</i> L. subsp. <i>esculentus</i> var. <i>leptostachyus</i> Böck	CYES	+	+	+	+	+	+
<i>Cyperus fuscus</i> L.	CYFU			+	+	+	
<i>Cyperus michelianus</i> (L.) Link	CYMI					+	
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	DISA			+	+	+	
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	ECCR		+	+	+	+	
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roemer & Schultes	ELPA	+	+	+	+		+
<i>Eragrostis pectinacea</i> (Michaux) Nees et <i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.	ERPE		+				
<i>Galium palustre</i> L.	GAPA	+	+	+	+	+	+
<i>Iris pseudacorus</i> L.	IRPS	+		+	+	+	+
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Swartz	LEOR				+		
<i>Lemna minor</i> L. et <i>Lemna minuta</i> Kunth	LEMI	+					+
<i>Lemna trisulca</i> L.	LETR						+
<i>Lindernia dubia</i> (L.) Pennell subsp. <i>major</i> (Pursh) Pennell	LIDU			+	+		
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet subsp. <i>hexapetala</i> (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz	LUGR	+	+	+	+	+	+
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) Raven subsp. <i>montevidensis</i> (Spreng.) Raven*	LUPE	+	+				
<i>Lycopus europaeus</i> L.	LYEU			+		+	
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	LYVU	+	+	+	+	+	+
<i>Lythrum salicaria</i> L.	LYSA		+	+	+	+	+
<i>Mentha arvensis</i> L.	MEAR	+	+	+	+	+	+
<i>Mentha pulegium</i> L.	MEPU			+	+	+	+
<i>Myosotis scorpioides</i> L.	MYSC	+	+	+	+	+	+
<i>Paspalum distichum</i> L.	PADI	+	+	+	+	+	+
<i>Phalaris arundinacea</i> L.	PHAR		+	+	+	+	+
<i>Plantago major</i> L. subsp. <i>intermedia</i> (Gilib.) Lange	PLMAi						+
<i>Polygonum aviculare</i> L.	POAV			+	+	+	+

Site 5 : Les Raguins

Espèce	Code espèce	2005					2007
		C1	C2	C3	C4	C5	
<i>Polygonum hydropiper</i> L. et							
<i>Polygonum mite</i> Schrank	POHY	+	+	+	+	+	+
<i>Polygonum lapathifolium</i> L.	POLA						
<i>Polygonum persicaria</i> L.	POPE					+	+
<i>Portulaca oleracea</i> L.	POOL		+	+	+	+	
<i>Potentilla reptans</i> L.	PORE	+	+	+	+	+	+
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser	ROAM	+	+	+		+	+
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser	ROSY	+	+	+		+	+
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleiden	SPPO	+	+				
<i>Stachys palustris</i> L.	STPA			+	+	+	
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	STME						
<i>Teucrium scordium</i> L.	TESC	+	+	+	+	+	+
<i>Urtica dioica</i> L.	URDI					+	
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	VEAA	+	+	+			+
<i>Veronica beccabunga</i> L.	VEBE	+					
<i>Xanthium albinum</i> (Widder) Scholz & Sukkop et <i>Xanthium italicum</i> Moretti in Brugnât et <i>Xanthium</i> <i>saccharatum</i> Wallr.	XA		+	+	+	+	
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl	FRAN						+

1 : *Drepanocladus* cf. *aduncus*

* : Relevée sur deux sous-quadrats, seulement lors de la campagne 3, à moins de 2% de recouvrement

Site 6 : Ile du Château

Site 6 : Ile du Château		2005					2007
Espèce	Code espèce	C1	C2	C3	C4	C5	
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	AGST	+			+	+	
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.	ATPR			+	+		
<i>Bidens frondosa</i> L.	BIFR		+	+	+	+	
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	CASE		+	+	+	+	
<i>Carex acutiformis</i> Ehrh.	CAAC		+				
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	CEDE	+					
<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	CHPO				+	+	
<i>Cyperus esculentus</i> L. subsp. <i>esculentus</i> var. <i>leptostachyus</i> Böck	CYES			+	+	+	
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roemer & Schultes	ELAC						
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roemer & Schultes	ELPA		+	+	+	+	
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Swartz	LEOR			+	+		
<i>Lemna minor</i> L. et <i>Lemna minuta</i> Kunth	LEMI	+					
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet subsp. <i>hexapetala</i> (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz	LUGR	+	+	+	+	+	
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) Raven subsp. <i>montevidensis</i> (Spreng.) Raven	LUPE	+	+	+	+	+	
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	LYVU	+	+	+	+	+	
<i>Lythrum salicaria</i> L.	LYSA		+	+	+	+	
<i>Mentha arvensis</i> L.	MEAR			+	+	+	
<i>Oxalis corniculata</i> L.	OXCO				+		
<i>Paspalum distichum</i> L.	PADI	+	+	+	+	+	
<i>Plantago major</i> L. subsp. <i>intermedia</i> (Gilib.) Lange	PLMAi				+	+	
<i>Polygonum amphibium</i> L.	POAM	+					
<i>Polygonum hydropiper</i> L. et <i>Polygonum mite</i> Schrank	POHY		+	+			
<i>Polygonum persicaria</i> L.	POPE	+					
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser	ROSY	+	+				
<i>Veronica beccabunga</i> L.	VEBE	+					
<i>Xanthium albinum</i> (Widder) Scholz & Suckop et <i>Xanthium italicum</i> Moretti in Brugnât et <i>Xanthium</i> <i>saccharatum</i> Wallr.	XA			+	+		

Site A : la Frillière

Site A : la Frillière		2005				
Espèce	Code espèce	C1	C2	C3	C4	C5
<i>Amaranthus blitum</i> L.	AMBL					+
<i>Amaranthus bouchonii</i> Thell.	AMBO				+	
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.	ATPR			+	+	+
<i>Bidens frondosa</i> L.	BIFR			+	+	+
<i>Bidens tripartita</i> L.	BITR		+			
<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	CHPO			+	+	+
<i>Corrigiola littoralis</i> L.	COLI			+	+	+
<i>Cuscuta campestris</i> Yuncker	CUCA					+
<i>Cyperus fuscus</i> L.	CYFU			+	+	+
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	DISA		+	+	+	+
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	ECCR				+	+
<i>Eragrostis pectinacea</i> (Michaux) Nees et						
<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.	ERPE			+	+	+
<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	GNUL					+
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) Raven subsp.						
<i>montevidensis</i> (Spreng.) Raven	LUPE	+	+	+	+	+
<i>Mentha arvensis</i> L.	MEAR				+	+
<i>Paspalum distichum</i> L.	PADI	+	+	+	+	+
<i>Polygonum aviculare</i> L.	POAV			+	+	+
<i>Polygonum persicaria</i> L.	POPE					+
<i>Portulaca oleracea</i> L.	POOL			+	+	+
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser	ROSY	+	+	+	+	+
<i>Solanum dulcamara</i> L.	SODU				+	
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	SOAS				+	+
<i>Xanthium albinum</i> (Widder) Scholz &						
Sukkop et <i>Xanthium italicum</i> Moretti in						
Brugnat et <i>Xanthium saccharatum</i> Wallr.	XA				+	+
<i>Populus nigra</i> L. <i>Populus</i> sp.	PONI	+				
<i>Salix</i> sp. <i>Salix purpurea</i> L.	SALX				+	+

Site B : Ile de Quinquengrogne

Site B : Ile de Quinquengrogne						
Espèce	Code espèce	2005				
		C1	C2	C3	C4	C5
<i>Carex acutiformis</i> Ehrh.	CAAC	+	+	+	+	+
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	CIAR				+	+
<i>Corrigiola littoralis</i> L.	COLI			+	+	+
<i>Cyperus fuscus</i> L.	CYFU			+	+	+
<i>Cyperus michelianus</i> (L.) Link	CYMI				+	+
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	DISA			+	+	+
<i>Eragrostis pectinacea</i> (Michaux) Nees et						
<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.	ERPE	+				
<i>Galium palustre</i> L.	GAPA	+				
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) Raven subsp.						
<i>montevidensis</i> (Spreng.) Raven	LUPE	+	+	+	+	+
<i>Lycopus europaeus</i> L.	LYEU				+	+
<i>Paspalum distichum</i> L.	PADI	+	+	+	+	+
<i>Phalaris arundinacea</i> L.	PHAR	+	+	+	+	+
<i>Plantago major</i> L. subsp. <i>intermedia</i>						
(Gilib.) Lange	PLMAi			+	+	+
<i>Polygonum persicaria</i> L.	POPE			+	+	+
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser	ROSY	+	+	+	+	+
<i>Urtica dioica</i> L.	URDI				+	+
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	VEAA				+	+
<i>Salix sp. Salix purpurea</i> L.	SALX	+			+	+

Site C : Ile Joli Coeur

Site C : Ile Joli Coeur		2005				
Espèce	Code espèce	C1	C2	C3	C4	C5
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	CEDE		+	+	+	+
<i>Cyperus fuscus</i> L.	CYFU			+	+	+
<i>Cyperus michelianus</i> (L.) Link	CYMI					+
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	DISA				+	+
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet subsp. <i>hexapetala</i> (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz	LUGR	+	+	+	+	+
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) Raven subsp. <i>montevidensis</i> (Spreng.) Raven	LUPE	+	+	+	+	+
<i>Paspalum distichum</i> L.	PADI	+	+	+	+	+
<i>Portulaca oleracea</i> L.	POOL			+	+	+
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser	ROSY			+	+	+
<i>Salix sp. Salix purpurea</i> L.	SALX			+	+	+

Remarques concernant les relevés floristiques :

(a) : Les algues retrouvées aux sein des différentes annexes sont : *Rhizoclonium* sp., *Hydrodictyon* sp., *Cladophora* sp. et la diatomée épiphyte *Gomphonosis* sp., *Melosira* sp., *Oedogonium* sp. et *Ulothrix* sp.

(b) : *Lemna minor* L. et *Lemna minuta* Kunth. N'ont pas été distinguée lors de l'estimation de leurs recouvrements. Par contre après détermination sous loupe binoculaire d'échantillons provenant de différents sites, *L. minuta* Kunth. est dominante.

Annexe 4 : Liste complète des taxons observés avec statuts

Espèce	Statut biologique ^A	Statut de protection ^A			Statut de rareté	
	France	France	Région Centre	Autres régions départements	Val de Loire ^B	ZNIEFF Région Centre ^C
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	Indigène					
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	Indigène					
<i>Amaranthus blitum</i> L.	Indigène					
<i>Amaranthus bouchonii</i> Thell.	Naturalisé			AQ		
<i>Arctium lappa</i> L.	Indigène					
<i>Aristolochia clematitis</i> L.	Indigène			BN, CA		
<i>Asarum europaeum</i> L.	Indigène		art. 1	IDF, BN, MP		Espèce déterminante ¹
<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	Naturalisé				C	
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.	Indigène					
<i>Bidens cernua</i> L.	Indigène					
<i>Bidens frondosa</i> L.	Naturalisé					
<i>Bidens tripartita</i> L.	Indigène					
Bryophytes sp.						
Callitriche sp.						
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	Indigène					
<i>Cardamine hirsuta</i> L.	Indigène					
<i>Carex acutiformis</i> Ehrh.	Indigène					
<i>Carex riparia</i> Curtis	Indigène					
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Indigène					
Characées sp.						
<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	Indigène					
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	Indigène					
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	Naturalisé					
<i>Corrigiola littoralis</i> L.	Indigène					
<i>Cuscuta campestris</i> Yuncker	Naturalisé					
<i>Cyperus esculentus</i> L. subsp. <i>esculentus</i> var. <i>leptostachyus</i> Böck	Naturalisé					
<i>Cyperus fuscus</i> L.	Indigène			NPC		
<i>Cyperus michelianus</i> (L.) Link	Indigène			FC, MP, RA, AV		Espèce déterminante ²
<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	Indigène					
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	Indigène					
<i>Egeria densa</i> Planchon	Naturalisé				RRR	

Espèce	Statut biologique ^A		Statut de protection ^A			Statut de rareté	
	France	France	Région Centre	Autres régions départements	Val de Loire ^B	ZNIEFF Région Centre ^C	
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roemer & Schultes	Indigène			PI, NPC			
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roemer & Schultes	Indigène						
<i>Elodea canadensis</i> Michaux	Naturalisé				C		
<i>Elodea nuttallii</i> (Planchon) St.-John	Naturalisé				C		
<i>Equisetum arvense</i> L.	Indigène						
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	Indigène			AQ		Espèce déterminante ²	
<i>Eragrostis pectinacea</i> (Michaux) Nees et <i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.	Naturalisé (E. pectinacea) / Indigène (E. pilosa)						
<i>Galium palustre</i> L.	Indigène						
<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	Indigène						
<i>Iris pseudacorus</i> L.	Indigène						
<i>Juncus compressus</i> Jacq.	Indigène						
<i>Lathyrus sphaericus</i> Retz.	Indigène			FC		Espèce déterminante ¹	
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Swartz	Indigène			IDF, BN, AL	CC	Espèce déterminante ²	
<i>Lemna minor</i> L.	Indigène						
<i>Lemna minuta</i> Kunth	Naturalisé						
<i>Lemna gibba</i> L.	Indigène						
<i>Lemna trisulca</i> L.	Indigène			HS			
<i>Lindernia dubia</i> (L.) Pennell subsp. <i>major</i> (Pursh) Pennell	Naturalisé				CCC	Espèce déterminante ²	
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet subsp. <i>hexapetala</i> (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz	Naturalisé				CCC		
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) Raven subsp. <i>montevidensis</i> (Spreng.) Raven	Naturalisé				C		
<i>Lycopus europaeus</i> L.	Indigène						
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	Indigène			CR, HV			
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	Indigène						
<i>Lythrum salicaria</i> L.	Indigène						
<i>Mentha arvensis</i> L.	Indigène						
<i>Mentha pulegium</i> L.	Indigène			LO, CA			
<i>Myosotis scorpioides</i> L.	Indigène						
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	Indigène						
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poiret in Lam.	Indigène			NPC, AQ, PACA, LOT			
<i>Oxalis corniculata</i> L.	Naturalisé						
<i>Panicum capillare</i> L.	Indigène						
<i>Paspalum distichum</i> L.	Naturalisé				CC		

Espèce	Statut biologique ^A		Statut de protection ^A			Statut de rareté	
	France	France	Région Centre	Autres régions départements	Val de Loire ^B	ZNIEFF Région Centre ^C	
<i>Phalaris arundinacea</i> L.	Indigène						
<i>Plantago lanceolata</i> L.	Indigène						
<i>Plantago major</i> L. subsp. <i>intermedia</i> (Gilib.) Lange	Indigène						
<i>Plantago scabra</i> Moench subsp. <i>scabra</i>	Indigène						
<i>Polygonum amphibium</i> L.	Indigène						
<i>Polygonum aviculare</i> L.	Indigène						
<i>Polygonum hydropiper</i> L.	Indigène						
<i>Polygonum mite</i> Schrank	Indigène			BN		Espèce déterminante ²	
<i>Polygonum lapathifolium</i> L.	Indigène						
<i>Polygonum persicaria</i> L.	Indigène						
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Indigène						
<i>Potamogeton crispus</i> L.	Indigène						
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	Indigène						
<i>Potamogeton pusillus</i> L.	Indigène						
<i>Potamogeton natans</i> L.	Indigène						
<i>Potamogeton trichoides</i> Cham. & Schlecht.	Indigène			AL, AQ	RRR	Espèce déterminante ¹	
<i>Potentilla reptans</i> L.	Indigène						
<i>Ranunculus sceleratus</i> L.	Indigène			RA			
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser	Indigène			PACA			
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser	Indigène						
<i>Rubus caesius</i> L.	Indigène						
<i>Solanum dulcamara</i> L.	Indigène						
<i>Solanum nigrum</i> L.	Indigène						
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	Indigène						
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleiden	Indigène			IDF, HS			
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	Indigène						
<i>Stachys palustris</i> L.	Indigène			PACA			
<i>Teucrium scordium</i> L.	Indigène		art. 1	CA,PI, NPC, LO, AL, AQ, RA	AC	Espèce déterminante ¹	
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	Indigène						
<i>Veronica beccabunga</i> L.	Indigène						
<i>Veronica peregrina</i> L.	Naturalisé						
<i>Xanthium albinum</i> (Widder) Scholz & Sukkop et <i>Xanthium italicum</i> Moretti in Brugnat et <i>Xanthium saccharatum</i> Wallr.	Naturalisé						

Espèce	Statut biologique ^A		Statut de protection ^A		Statut de rareté	
	France	France	Région Centre	Autres régions départements	Val de Loire ^B	ZNIEFF Région Centre ^C
<i>Urtica dioica</i> L.	Indigène					
<i>Acer negundo</i> L.	Naturalisé				CCC	
<i>Carpinus betulus</i> L.	Indigène					
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl	Indigène					
<i>Populus nigra</i> L. <i>Populus</i> sp.	Indigène				CCC	<i>P. nigra</i> Espèce déterminante ³
<i>Salix</i> sp. <i>Salix purpurea</i> L.	Indigène					

Légende :

Statut biologique :

^A: (d'après le site internet du Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien, www.cbnbp.mnhn.fr) <http://www.cbnbp.mnhn.fr/>

Statut de protection :

^A: (d'après le site internet du Conservatoire Botanique National du Bassin Parisien, www.cbnbp.mnhn.fr) <http://www.cbnbp.mnhn.fr/>

Protection régionale région Centre : Arrêté du 12 mai 1993 relatif à la liste des espèces végétales protégées en région Centre complétant la liste nationale. Art. 1 : « Afin de prévenir la disparition d'espèces végétales menacées et de permettre la conservation des biotopes correspondants, sont interdits, en tout temps, sur le territoire de la région Centre, la destruction, la coupe, la mutilation, l'arrachage, la cueillette ou l'enlèvement, le colportage, l'utilisation, la mise en vente, la vente ou l'achat de tout ou partie de spécimens sauvages des espèces ci-après énumérées. Toutefois, les interdictions de destruction, de coupe, de mutilation et d'arrachage ne sont pas applicables aux opérations d'exploitation courante des fonds ruraux sur les parcelles habituellement cultivées ».

Protection autre régions ou départements : AQ = Aquitaine, AL = Alsace, AV = Auvergne, BN = Basse-Normandie, CA = Champagne-Ardenne, FC = Franche-Comté, IDF = Ile-de-France, LO = Lorraine, MP = Midi-Pyrénées, NPC = Nord-Pas-de-Calais, PACA = Provence-Alpes-Côte-d'Azur, PI = Picardie, RA = Rhones-Alpes / CR = Creuse, HS = Haute-Savoie, HV = Haute-Vienne, LOT = Lot.

Statut de rareté :

^B: (d'après l'atlas de la flore remarquable du Val de Loire, Boudin et al., 2007)

CCC : Extêmement commun, 64 à 100%, 111 à 172 communes

CC : Très commun, 32 à 64%, 56 à 110 communes

C : Commun, 16 à 32%, 29 à 55 communes

AC : Assez Commun, 8 à 16%, 15 à 28 communes

AR : Assez rare 4 à 8%, 8 à 14 communes

R : Rare, 2 à 4%, 5 à 7 communes

RR : Très rare, 1 à 2%, 2 à 4 communes

RRR : Extrêmement rare, 0 à 1%, 1 à 2 communes

^C : (d'après le Guide des espèces et milieux déterminants en Région Centre, DIREN Centre, 2003)

Espèce déterminante¹ : « espèce qui participe de façon déterminante à la justification de l'existence d'une ZNIEFF (Zone Naturelle d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique) au niveau de son contenu, voire exceptionnellement au niveau de sa délimitation ».

Espèce déterminante² : espèce déterminante sous conditions « si plusieurs individus dans un habitat caractéristique ».

Espèce déterminante³ : espèce déterminante sous conditions « si un ou plusieurs individus, situés en Loire ».



Brigitte RUAUX

**Les plantes envahissantes des corridors
fluviaux : traits biologiques, impacts de
Ludwigia peploides et *L. grandiflora* en
Loire moyenne et implications pour la
gestion**



Résumé

En Loire moyenne, deux espèces de Jussies exotiques invasives colonisent principalement les annexes hydrauliques et les grèves du lit endigué. La biologie de ces deux taxons, leurs impacts sur les communautés végétales et animales ont été étudiés. Les résultats des suivis de terrain et des expérimentations *in situ* et *ex situ* démontrent en particulier : (i) des différences entre les deux espèces concernant leurs traits reproductifs et leur développement, (ii) la possibilité d'un cycle de reproduction sexuée complet sous le climat ligérien, (iii) un impact nul sur les communautés végétales d'hydrophytes mais qui semble négatif sur les communautés riveraines, (iv) peu de différences entre la diversité et la structuration des communautés d'invertébrés des herbiers de macrophytes autochtones et exotiques. A partir de ces résultats, nous proposons de mettre en oeuvre un protocole de veille et de gestion, en intégrant la nouvelle donnée de forte probabilité de reproduction sexuée.

Mots-clefs : espèces invasives, Loire moyenne, phénologie, reproduction, compétition, effets sur les communautés végétales, macroinvertébrés, *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis*, *L. grandiflora* subsp. *hexapetala*.

Résumé en anglais

In the middle reaches of the Loire, two species of water primrose are invading exotic amphiphytes. They mainly colonize former channels and river banks in the embanked floodplain. This thesis studies the biology of these two taxa, their effects on plant and animal communities. The results of the field surveys as well as *in situ* and *ex situ* experimentations show in particular: (i) differences between the two species concerning their reproduction features and their development, (ii) the possibility of a complete sexual reproduction cycle in the climatic conditions of the middle Loire River, (iii) the absence of effects on hydrophyte communities, but a negative effect on the riparian communities studied, (iv) few differences between the diversity and the structure of invertebrate communities in stands of both native macrophytes and exotic ones. From those results we suggest a monitor and management protocol, taking into account the new data on the high probability of sexual reproduction.

Key-words: invasive species, middle Loire River, phenology, reproduction, competition, effects on vegetal communities, macro-invertebrates, *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis*, *L. grandiflora* subsp. *hexapetala*.