

Écologie / Ecology

Variations temporelles des paramètres physicochimiques et microbiologiques de trois écosystèmes aquatiques (Sud-Est de la France) envahis par des *Ludwigia*

Sophie Dandelot^{a,*}, Robert Matheron^b, Jean Le Petit^b, Régine Verlaque^c,
Arlette Cazaubon^a

^a Laboratoire d'écologie des eaux continentales méditerranéennes (case C 31), Institut méditerranéen d'écologie et de paléocéologie, UMR 6116, faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme, université Paul-Cézanne, 13397 Marseille cedex 20, France

^b Laboratoire d'écologie microbienne (case 452), Institut méditerranéen d'écologie et de paléocéologie, UMR 6116, faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme, université Paul-Cézanne, 13397 Marseille cedex 20, France

^c Laboratoire de biosystématique et d'écologie méditerranéenne (case 4), Institut méditerranéen d'écologie et de paléocéologie, UMR 6116, faculté des sciences de Saint-Charles, université de Provence, 13331 Marseille cedex 3, France

Reçu le 9 juin 2005 ; accepté après révision le 27 septembre 2005

Disponible sur Internet le 27 octobre 2005

Présenté par Michel Thellier

Résumé

En France, deux hydrophytes amphibies du genre *Ludwigia* (Onagraceae) posent, depuis une vingtaine d'années, de très graves problèmes écologiques et économiques : *L. peploides* (Kunth) Raven et *L. grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet. L'étude bactériologique et physicochimique, réalisée sur trois écosystèmes aquatiques méditerranéens différents, met en évidence, pour la première fois, une nuisance directe de l'invasion de ces taxons américains introduits. Au cours de la période de fort développement des plantes, en été, on observe l'apparition dans la colonne d'eau de conditions anoxiques et la production de composés toxiques, notamment dans les populations à *L. grandiflora*. La toxicité est liée à une prolifération de bactéries sulfato-réductrices produisant des sulfures très nocifs pour tous les organismes aquatiques. **Pour citer cet article : S. Dandelot et al., C. R. Biologies 328 (2005).** © 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Temporal variations of physicochemical and microbiological parameters in three freshwater ecosystems (southeastern France) invaded by *Ludwigia* spp. In France, two amphibious hydrophytes of alien *Ludwigia* (Onagraceae) have for about the past twenty years been causing serious ecological and economic problems: *L. peploides* (Kunth) Raven et *L. grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet. This bacteriological and physicochemical study, focused on three different Mediterranean aquatic ecosystems, reveals, for the first time, a direct negative impact of these American invaders. During summer, while plant growth is intensive, and the appearance in the water column of anoxic conditions and production of toxic compounds may be observed, notably in *L. grandiflora* stands. The toxicity is linked to a proliferation of sulphate-reducing bacteria producing sulphides that are very harmful for aquatic organisms. **To cite this article : S. Dandelot et al., C. R. Biologies 328 (2005).** © 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : sophie.dandelot@netcourrier.com (S. Dandelot).

Mots-clés : Invasion ; *Ludwigia* ; Impact négatif ; Écosystèmes aquatiques ; Production de sulfures

Keywords: Invasion; *Ludwigia*; Negative impact; Freshwater ecosystems; Sulphides production

Abridged English version

Because of their proliferation throughout the whole French hydrographic network, two amphibious hydrophytes of alien *Ludwigia* (Onagraceae) have for about the past twenty years been causing serious ecological and economic problems: *L. peploides* (Kunth) Raven subsp. *montevidensis* (Spreng.) Raven and *L. grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet subsp. *hexapetala* (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz.

This work deals with the impact of the development, in situ in the French Mediterranean area, of these two American *Ludwigia* taxa on the abiotic compartment and bacterial communities of the water. In 2004, we monitored the variations, on the one hand, of the physical and chemical parameters (temperature, pH, dissolved oxygen, nitrates, orthophosphates, sulphates and sulphides) and, on the other hand, of the numbers of total and sulphate-reducing cultivable heterotrophic bacteria. The study was carried out in three sites: a monospecific stand of *L. peploides* near the Durance River (site 1), a monospecific stand of *L. grandiflora* in the Siagne River (site 2) and a mixed stand, 80% *L. peploides* and 20% *L. grandiflora*, in a Camargue pond (site 3). Water analyses were performed, from April to October, inside and outside the three stands, during the different phases of plant growth.

The impact of *Ludwigia* stands on physical and chemical parameters is never negligible, but its importance differs according to taxa. The monospecific population of *L. peploides* (site 1) generates the weakest variations in the water quality. On the other hand, *L. grandiflora* stands (sites 2 and 3) cause in the water column hypoxic, or even anoxic, conditions, particularly in summer (respectively 1 to 2 mg l⁻¹ of O₂ in August). During this period, in the only monospecific population of the site 2, a clear reduction in sulphate and nitrate contents, and an increase in phosphate and sulphide concentrations are noted. The sulphides, formed in the litter, accumulate in this zone become anoxic, and then disperse towards the water column. A dystrophic crisis, defined as a violent reaction of an ecosystem saturated by an accumulation of plant organic matters, then results. In August, in this *L. grandiflora* stand, the strong sulphide content, due to the proliferation of the sulphate-reducing bacteria (95 000 bacteria ml⁻¹), is responsible for the intoxication of the ecosystem. Yet it affects a lenitic

sector of the river (site 2) that appears, *a priori*, less predisposed to a dystrophic crisis than the two other sites (backwater and pond: sites 1 and 3). These anoxic and toxic conditions could decimate, rapidly, the most vulnerable aquatic flora and fauna. This study shows, for the first time, a direct negative impact of alien *Ludwigia* spread (*L. grandiflora* notably) on the freshwater ecosystems. In France, the invasion of these weeds appears really serious for the biodiversity conservation, owing to the weakness of these ecosystems, especially in the Mediterranean area.

1. Introduction

Partout dans le monde, les nuisances occasionnées par des espèces exotiques représentent une des plus graves menaces qui pèsent actuellement sur la biodiversité [1–5]. En fait, les sites les plus anthropisés sont aussi les plus sujets aux invasions [6–8], en raison notamment des nombreuses fragmentations d’habitats et des modifications des régimes de perturbation [9]. Les plus sévères invasions végétales concernent les zones tempérées chaudes, en particulier les îles et le biome méditerranéen [1,10–12]. Les risques pour la flore indigène sont donc majeurs dans ces dernières zones, qui correspondent à des *hot-spots* de forte biodiversité [13]. En outre, dans le monde, parmi les habitats naturels, les zones humides s’avèrent les plus vulnérables [10], en particulier en région méditerranéenne [14], et de loin les plus touchées par les invasions. Ainsi, en France, 62% des xénophytes les plus agressifs s’y implantent [15]. Malgré la gravité des dommages écologiques constatés sur le pourtour méditerranéen, très peu d’études existent sur la dynamique des populations envahissantes [16,17].

Le problème majeur des milieux aquatiques réside dans leur eutrophisation, qu’elle soit d’origine naturelle ou anthropique. La matière organique accumulée à la surface des sédiments provoque l’apparition de conditions anaérobies dues à la consommation active de l’oxygène dissous par les organismes hétérotrophes [18,19]. Sous ces conditions, le processus de sulfato-réduction joue un rôle majeur dans la minéralisation de la matière organique [20,21]. Ce phénomène peut engendrer une surproduction de sulfures toxiques [22] qui s’accompagne parfois d’une crise dystrophique. Le sulfure formé s’accumule d’abord dans la zone anoxique, puis diffuse dans toute la colonne d’eau.

Les conditions deviennent alors particulièrement défavorables à la vie des organismes aquatiques [23–25]. Si ce phénomène est bien connu pour les sédiments marins [26,27] et dans les milieux anoxiques recevant des apports salés comme les lagunes [28], son rôle au sein des habitats dulçaquicoles est en revanche considéré comme insignifiant [29–31]. En effet, les eaux douces contiennent généralement des concentrations en sulfates deux à trois fois inférieures [31–34] de l'ordre de 10 à 750 μM [30] et la réduction des sulfates reste principalement cantonnée à l'interface eau-sédiment [34] ou dans la rhizosphère [35].

Introduites dans le Languedoc (la rivière le Lez à Montpellier) vers 1830 et probablement originaires d'Amérique, les hydrophytes amphibies, surnommées « jussies » (*Ludwigia* spp. : Onagraceae), posent, depuis une vingtaine d'années, de très graves problèmes écologiques et économiques [10,36–38]. Il s'agit de deux taxons morphologiquement très proches (section *Oligospermum*) et souvent confondus : *L. peploides* (Kunth) Raven subsp. *montevidensis* (Spreng.) Raven et *L. grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet subsp. *hexapetala* (Hook. & Arn.) Nesom & Kartesz [38]. Ce sont les invasives les plus agressives des zones humides en France. L'expansion inexorable de ces deux pestes végétales se réalise surtout par leur intense multiplication végétative, grâce à leurs tiges radicales libres ou enracinées, qui se bouturent très facilement. Les nœuds, très rapprochés, émettent à la fois des rameaux et diverses racines adventives. Ces dernières puisent directement les nutriments nécessaires aussi bien dans l'eau que dans les sédiments [39]. En outre, des racines aérifères, appelées « pneumatophores » [40], remontent vers la surface, en assurant un contact direct avec l'air indispensable à la survie des jussies dans des conditions anoxiques (en été, notamment). Alors que sous des climats tropicaux, l'appareil assimilateur aérien des *Ludwigia* est persistant [41], en région méditerranéenne, les populations présentent seulement un développement saisonnier. À partir du printemps, des rosettes de feuilles apparaissent à la surface de l'eau, tandis qu'en juin les trois quarts des tiges sont émergées (>50 cm au-dessus de l'eau) : elles fleuriront de juillet en octobre. À l'automne, en général vers novembre, toutes les parties émergées se dessèchent et tombent. Seules les tiges et les racines enfouies persistent dans la vase durant la mauvaise saison (hiver), en créant sur le sédiment des matras noirs très denses. Ces herbiers amphibies développent de fortes biomasses totales, dont la valeur moyenne varie annuellement dans presque tous les secteurs de 500 à 1000 g m^{-2} de matière sèche en avril, de

2500 à 2500 g m^{-2} en août et de 400 à 950 g m^{-2} en octobre [42,43].

Les impacts majeurs de la prolifération des *Ludwigia* résident dans la désoxygénation des eaux, en été [44] et l'effondrement de la biodiversité floristique et faunistique locale [45–47]. Malgré ces nuisances, peu d'études ont été menées sur l'impact de ces deux espèces sur les paramètres physicochimiques et microbiologiques du milieu. Or, plusieurs observations (anoxie, émanations sulfureuses, poissons morts, rareté des hydrophytes indigènes...) nous incitaient à penser qu'une crise dystrophique, perceptible jusqu'en surface, pouvait exister dans certains herbiers.

Le but de cette étude préliminaire consiste à évaluer l'impact, in situ en région méditerranéenne, du développement des deux espèces de *Ludwigia* introduites sur le compartiment abiotique et les communautés bactériennes de l'eau. Les variations des paramètres physicochimiques et microbiologiques ont été suivies dans trois écosystèmes aquatiques différents très représentatifs des milieux léniques envahis par ces pestes végétales dans le Sud-Est de la France, sous des conditions climatiques semblables. Nous avons ainsi prospecté deux peuplements monospécifiques, l'un à *L. peploides* et l'autre à *L. grandiflora*, ainsi qu'un troisième peuplement mixte. Cette comparaison devrait permettre de répondre à une question : en été, la prolifération de ces taxons invasifs peut-elle engendrer une crise dystrophique ?

2. Matériel et méthodes

Deux stations d'échantillonnage ont été prospectées dans chacun des sites : l'une, servant de témoin, à l'extérieur des herbiers (en pleine eau) et l'autre au centre des peuplements. Une première campagne, en février 2004, a permis d'évaluer la qualité physicochimique de référence au sein des différents écosystèmes. Les analyses physicochimiques et bactériologiques ont été effectuées, par la suite, au cours des différentes phases de croissance des plantes, depuis l'apparition des feuilles en rosette (avril) jusqu'à la sénescence des tiges émergées (octobre). Quatre campagnes de prélèvements ont ainsi été réalisées : du 14 au 18 avril, du 14 au 18 juin, du 6 au 10 août et du 10 au 14 octobre. Tous les échantillonnages ont été pratiqués vers 10 h du matin.

2.1. Sites d'étude

La station 1 (st. 1) se situe dans une ancienne gravière transformée en plan d'eau, localisée à quelques mètres de la rivière Durance près du Puy-Sainte-Réparate (Bouches-du-Rhône). Ce plan d'eau, peu profond

au niveau de l'herbier (0,5 m en été), est alimenté par la nappe phréatique et par des effluents d'une station d'épuration. Le substrat est constitué de limons sur 0,7 m d'épaisseur. Ce volumineux peuplement monospécifique à *L. peplodes* s'étend sur environ 500 m², soit le quart de la gravière.

La station 2 (st. 2) se trouve sur la rivière Siagne à Pégomas (Alpes-Maritimes). L'écoulement est lénitique et le sédiment se compose de vases déposées sur 2 m d'épaisseur. Ce vaste peuplement à *L. grandiflora*, d'environ 700 m², occupe un encaissement de la berge. L'été, au niveau de l'herbier, la couche d'eau atteint au maximum 0,2 m (contre 2 m en pleine eau).

La station 3 (st. 3) correspond à un petit étang de Camargue : le Scamandre (Gard). Cet herbier mixte, constitué à 80% de *L. peplodes* et à 20% de *L. grandiflora*, a envahi les trois quarts de l'étang (soit 750 m²). En été, la profondeur de l'eau n'excède pas 0,5 m. Le substrat se compose de limons sur 1 m d'épaisseur.

2.2. Analyses physicochimiques

L'échantillonnage a été réalisé, sous la surface de l'eau, avec une bouteille de type Van Dorn. La température et la teneur en oxygène dissous ont été mesurées, in situ, à l'aide d'un oxythermomètre WTW. Le pH, les sulfates, les nitrates et les orthophosphates ont été évalués selon la méthode standard préconisée par l'Agence de l'eau : SEQ eau [48]. Les teneurs en sulfures ont été quantifiées à l'aide de la méthode colorimétrique de Cline [49].

2.3. Dénombrements des micro-organismes

Les bactéries hétérotrophes totales et sulfato-réductrices cultivables ont été dénombrées à partir de prélèvements, réalisés juste sous la surface de l'eau, dans des flacons stériles. Les échantillons d'eau ont été analysés selon la méthode décrite par Pochon et Tardieux [50]. Chaque échantillon d'eau a subi huit dilutions décimales successives. Trois tubes de chaque milieu de culture ont été ensemencés pour chacune des dilutions. Après une incubation de trois semaines à 28 °C, le nombre le plus probable de microorganismes a été déterminé en utilisant les tables statistiques de McCrady [50].

2.4. Analyses statistiques

À partir des différents paramètres mesurés, nous avons calculé les coefficients de corrélation à l'aide du logiciel Statistica.

3. Résultats

3.1. Variations des paramètres abiotiques

Le suivi des paramètres physicochimiques de l'eau, dans les trois stations, indique des valeurs quasiment identiques, en février, entre l'intérieur et l'extérieur des trois herbiers. Les écarts ne deviennent importants qu'à partir du mois d'avril, où l'on observe certaines divergences au niveau de l'impact des deux taxons sur le compartiment abiotique des écosystèmes (Tableau 1). Les températures intra- et extra-herbiers ne varient pas ou peu dans la population à *L. peplodes* (st. 1); elles sont toujours supérieures au sein des peuplements à *L. grandiflora* (pur ou mixte : st. 2 et st. 3). Le pH est toujours légèrement inférieur dans les trois herbiers par rapport à l'extérieur.

Les teneurs diurnes en oxygène dissous sont supérieures à l'intérieur des trois herbiers jusqu'au mois d'avril. Dès juin, la tendance s'inverse fortement; les valeurs les plus faibles s'observent dans les herbiers à *L. grandiflora*, au mois d'août, notamment dans la station 2 (<1 mg l⁻¹).

Les teneurs des eaux en nitrates, orthophosphates et sulfates ne varient pas de manière significative, entre l'intérieur et l'extérieur des herbiers à *L. peplodes* (pur ou mixte : st. 1 et st. 3) au cours de l'étude. En revanche, dans la station 2, les teneurs en nitrates et en orthophosphates sont moins importantes dans l'herbier qu'en dehors jusqu'en juin. En août, dans cette population à *L. grandiflora*, les concentrations en nitrates chutent pour atteindre leur minimum (0,1 mg l⁻¹); en revanche, la teneur en orthophosphates augmente très fortement dans l'herbier (0,15 mg l⁻¹), par rapport à la valeur mesurée en pleine eau (0,01 mg l⁻¹).

Dans cette même station 2, les teneurs de l'eau en sulfates ne présentent pas de différences significatives entre l'intérieur et l'extérieur de l'herbier, sauf en août, où cette teneur diminue dans l'herbier (50 mg l⁻¹, contre 93 mg l⁻¹ en pleine eau). En parallèle, on constate l'apparition de très fortes concentrations en sulfures dans les eaux de ce peuplement (11,2 mg l⁻¹). Or, les sulfures n'ont jamais été détectés dans les deux autres peuplements à *L. peplodes* (pure ou mixte : st 1 et 3).

3.2. Variations des paramètres bactériens

3.2.1. Bactéries hétérotrophes totales cultivables

Au mois d'avril, les nombres de bactéries sont plus élevés à l'extérieur qu'à l'intérieur des herbiers, excepté

Tableau 1

Valeurs des paramètres physicochimiques à l'intérieur (Intra) et à l'extérieur (Extra) des trois herbiers prospectés de février à octobre 2004. St. 1 : herbier à *Ludwigia peploides* de Durance (Station 1) ; St. 2 : herbier à *Ludwigia grandiflora* de la Siagne (Station 2) ; St. 3 : herbier mixte de l'étang du Scamandre (Station 3). T (°C) : température ; O_2 : oxygène dissous* ; NO_3^- : Nitrates* ; PO_4^{3-} : orthophosphates* ; SO_4^{2-} : sulfates* ; S^{2-} : sulfures*

		février			avril			juin			août			octobre		
		St. 1	St. 2	St. 3	St. 1	St. 2	St. 3	St. 1	St. 2	St. 3	St. 1	St. 2	St. 3	St. 1	St. 2	St. 3
T (°C)	extra	12	10	12	12,5	20	13,7	23	20	15	23	20	20	21	20	18
	intra	12	9	13,2	11,8	22	18,2	23	23	17	23	25	23	21	23	22
pH	extra	7,5	7,7	7,6	7,6	7,1	7,6	7,4	7,7	6,9	7,2	7,4	7	7,3	7,3	7,3
	intra	7,5	7	7,5	7,3	6,5	7,4	6,8	6,7	6,9	6,8	6,5	6,8	6,9	6,7	6,7
O_2	extra	11,7	12,7	10,2	12,3	10,3	9,9	14,4	9,2	8,3	9,4	9,6	6,1	8	9,5	13,4
	intra	13,6	13,7	12	14,7	14,4	6,7	8,9	3,2	7,5	6,4	<1	2	9,7	3,1	5,8
NO_3^-	extra	9,4	5,4	0	3,1	4,7	0	5,5	4,8	0	4,5	3,9	0,2	3,4	2,1	2,8
	intra	9,1	4,1	0	6,2	3,8	0	4,4	1,3	0	2,8	0,1	0,2	2,6	4,4	2
PO_4^{3-}	extra	0,01	1,16	0	0,10	0,11	0	0,01	0,06	0,03	0	0,01	0,01	0	0,01	0,01
	intra	0,01	0,01	0	0,05	0,01	0	0,01	0,03	0,03	0	0,15	0,01	0	0,02	0
SO_4^{2-}	extra	51	61	15	97	91	18	119	107	111	53	93	53	32	108	2
	intra	53	58	11	108	82	13	89	109	93	37	50	60	77	94	7
S^{2-}	extra	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	intra	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	11,2	0	0	0	0

* Valeurs exprimées en $mg\ l^{-1}$.

Tableau 2

Nombre de bactéries hétérotrophes totales cultivables par mL à l'intérieur (Intra) et à l'extérieur (Extra) des trois herbiers de *Ludwigia* prospectés en 2004 (stations 1, 2 et 3 : voir légende Tableau 1)

	Station 1		Station 2		Station 3	
	Intra	Extra	Intra	Extra	Intra	Extra
Avril	2500	9500	4500	4500	4500	25 000
Juin	2500	450	25 000	1500	250 000	4500
Août	45 000	25 000	750 000	3000	250 000	250 000
Octobre	2500	450	450 000	750	25 000	25 000

pour la station 2 (Tableau 2). À partir de juin, cette tendance s'inverse fortement, et en août, on trouve la valeur maximale à l'intérieur de l'herbier à *L. grandiflora* pur de la station 2 : 750 000 bactéries ml^{-1} . Seul ce peuplement conserve un nombre très important de bactéries en octobre.

3.2.2. Bactéries sulfato-réductrices cultivables

Le nombre de bactéries sulfato-réductrices cultivables (Tableau 3) demeure le plus souvent très faible, aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur des herbiers (de 1 à 95 bactéries ml^{-1}), excepté au mois d'août dans les stations 2 et 3. En été, dans ces deux peuplements à *L. grandiflora*, les effectifs augmentent de façon significative. Cependant, dans l'herbier monospécifique de la Siagne, les communautés de bactéries sulfato-réductrices atteignent un pic élevé de 95 000 bactéries ml^{-1} , alors qu'en octobre, leur nombre redevient faible. Sur ce même site, le calcul des coefficients de corrélation montre que la température est corrélée positivement ($p < 0,05$) avec les nombres de bactéries

Tableau 3

Nombre de bactéries sulfato-réductrices cultivables par ml à l'intérieur (Intra) et à l'extérieur (Extra) des trois herbiers de *Ludwigia* prospectés en 2004. (Station 1, 2 et 3 : voir légende Tableau 1)

	Station 1		Station 2		Station 3	
	Intra	Extra	Intra	Extra	Intra	Extra
Avril	3	5	5	10	25	25
Juin	2	3	95	3	45	1
Août	2	0	95 000	5	450	200
Octobre	3	0	95	3	25	10

hétérotrophes totales (CR = 0,82) et sulfato-réductrices (CR = 0,71) cultivables, ces valeurs étant aussi corrélées positivement avec les teneurs en sulfures (CR = 0,84 et 1, respectivement), et négativement avec les sulfates (−0,77 et −0,87, respectivement).

4. Discussion

Les proliférations végétales affectent directement les écosystèmes aquatiques en modifiant les chaînes

alimentaires, la structure des communautés faunistiques [51], les cycles biogéochimiques majeurs [52] et l'activité bactérienne dans les sédiments [53]. En effet, certains hydrophytes à caractère envahissant comme *Eichhornia crassipes* (C.F.P. Mart.) Solms-Laub. ou *Ludwigia peploides* peuvent altérer profondément le fonctionnement des écosystèmes aquatiques [54], car ces herbiers très denses limitent la pénétration de la lumière, freinent la circulation de l'eau, augmentent la sédimentation et diminuent les flux de nutriments à travers l'interface eau-sédiment [55]. De plus, sous certaines températures, la dégradation d'importantes biomasses végétales engendre l'apparition de conditions hypoxiques, voire anoxiques, particulièrement défavorables à la vie des autres organismes aquatiques [23–25]. Dans le cas des herbiers amphibies à *Ludwigia* en France, les biomasses obtenues atteignent des valeurs (2 à 3 kg m⁻² en été) bien supérieures à celles des macrophytes immergées invasives les plus connues. Par exemple, en Nouvelle-Zélande, *Egeria densa* Planchon, *Lagarosiphon major* (Ridley) Moss. et *Elodea canadensis* Michaux présentent des biomasses totales inférieures à 400 g m⁻² [56]. Les biomasses de *L. peploides* subsp. *montevideensis* sont même très supérieures à celles mesurées dans d'autres secteurs (1) d'introduction comme en Californie : 652 g m⁻² [57] ou (2) d'indigénat en Australie : 51 à 131 g m⁻² en janvier et 15 à 180 g m⁻² en juillet [41]. L'absence de prédateurs sur notre territoire et le manque de compétitivité des autres hydrophytes indigènes permettent un développement optimum de ces pestes en herbiers monospécifiques.

Les racines des macrophytes, en augmentant la porosité des sédiments, peuvent faciliter la pénétration de l'oxygène et stimuler ainsi l'activité microbienne et celle des invertébrés. On observe alors une forte croissance microbienne et, souvent, une chute brutale des teneurs en oxygène qui modifie la physicochimie du milieu et sa biodiversité [58]. Dans le cas des trois sites étudiés ici, on constate durant l'été, au sein des peuplements de *Ludwigia*, une importante augmentation de l'activité bactérienne (microflore totale), comparable uniquement à celle obtenue dans les sédiments de divers herbiers marins [53,59,60].

Les résultats exposés ici montrent que le développement de ces trois herbiers a un impact négatif non négligeable sur les paramètres abiotiques des écosystèmes aquatiques. Cependant, le peuplement monospécifique à *L. peploides* (st. 1) engendre les plus faibles variations et ceux à *L. grandiflora* les plus graves. La prolifération des *Ludwigia* en Provence provoque, au sein des trois peuplements, une diminution du pH par rapport à la pleine eau, conformément aux résultats ob-

tenus sur les populations de l'ouest de la France (marais d'Orx : Landes) [61]. Chez certaines macrophytes, en été, l'émergence des axes floraux, la respiration des organes immergés et la libération de composés acides par fermentation peuvent expliquer cette acidification générale du milieu en eau douce [62]. Ainsi, le pH, généralement plus faible à l'intérieur des peuplements, fluctue entre 6 et 7 au sein des herbiers à *Egeria densa*, *Lagarosiphon major* et *Elodea canadensis* en Nouvelle-Zélande [56].

L'apparition de conditions hypoxiques peut être mise en relation avec la minéralisation intense de la matière organique accumulée dans les sédiments, le réchauffement de l'eau et la forte couverture végétale. L'augmentation de la densité de cette canopée diminue d'autant l'intensité lumineuse traversant les herbiers [56]. À titre comparatif, en Californie, les teneurs moyennes en oxygène dissous sont souvent inférieures à 5 mg l⁻¹ dans les peuplements invasifs à *Eichhornia crassipes* (ponctuellement proches de 0 mg l⁻¹, durant trois jours, dans un herbier très dense), alors qu'elles redeviennent supérieures à 5 mg l⁻¹ dans les populations indigènes voisines à *Potamogeton* spp. [63]. Dans le cas des *Ludwigia*, l'émergence totale des axes feuillés au cours de l'été et la densité des peuplements limitent d'autant l'oxygénation des eaux. Les conditions hypoxiques, voire anoxiques (diurnes, estivales), sont particulièrement marquées dans la population à *L. grandiflora* (st. 2) : <1 mg l⁻¹; elles correspondent à un milieu devenu hostile à la vie aquatique aérobie, même près de la surface. Ce taxon survit grâce au développement de nombreux pneumatophores ascendants qui assurent les échanges respiratoires en surface [43].

Durant l'été, seule cette station se caractérise par des teneurs en sulfates, nitrates et orthophosphates très différentes entre la pleine eau et l'intérieur de l'herbier. La concentration en nitrates, plus faible dans l'herbier, peut s'expliquer en partie par l'utilisation de ce nutriment, à la fois, pour la croissance des plantes et par les processus bactériens de dénitrification en condition anoxique [28]. Rejmankova [57] avait déjà mis en évidence une corrélation positive entre les teneurs en nitrates et la croissance des populations de *L. peploides*.

La diminution des teneurs en sulfates et l'augmentation des concentrations en orthophosphates, dans la station 2 à partir du mois de juin, sont liées au processus de sulfato-réduction. Ce processus respiratoire anaérobie [64], dénommé aussi réduction dissimilatrice des sulfates, se réalise seulement lorsque la température augmente et que les conditions deviennent anoxiques du fait de la dégradation active de la matière organique. En présence de sulfates, l'accumulation de matière or-

ganique, corrélée à une chute brutale des concentrations en oxygène dissous, provoque la prolifération des bactéries sulfato-réductrices. Il apparaît alors une surproduction de sulfures [22] dans le sédiment, qui peut aboutir, à terme, à une crise dystrophique. Ces bactéries sont capables de dégrader complètement les composés organiques jusqu'à la formation de CO₂ et assurent ainsi l'oxydation terminale de la matière organique dans les milieux anoxiques réduits, en utilisant les sulfates comme accepteurs finaux d'électrons [26]. Le sulfure de fer étant plus insoluble que le phosphate de fer, le fer du phosphate est déplacé vers les sulfures, des phosphates sont alors libérés dans la colonne d'eau [65]. Des sédiments riches constituent une source importante de phosphates ; ils apparaissent dans l'eau quand les conditions deviennent anoxiques [66, 67]. Les sulfures formés s'accumulent d'abord dans la zone anoxique des sédiments, puis diffusent, peu à peu, dans la colonne d'eau, provoquant ainsi une crise dystrophique. La présence de sulfures, toxiques à partir de 1 ppm dans l'eau [28], explique probablement nos observations de carpes mortes dans les herbiers à *L. grandiflora* durant l'été (Provence, Landes). Un processus analogue a été décrit dans diverses lagunes méditerranéennes, consécutivement à la prolifération de certaines *Ulva* spp. ; dès l'anoxie et l'apparition de sulfures dans la colonne d'eau, la mortalité des organismes devient spectaculaire et des bancs entiers de poissons sont alors décimés [25,62]. À notre connaissance, ce phénomène semble rarissime, voire inédit, en eau douce.

Par ailleurs, les résultats obtenus dans l'herbier monospécifique à *L. grandiflora* de la rivière Siagne semblent vraiment surprenants. En effet, il s'agit d'un système ouvert (secteur lénitique du cours d'eau), qui aurait pu paraître, a priori, moins propice à une crise dystrophique que les deux autres stations (milieux fermés : plan d'eau, étang) où *L. peploides* domine. Suite à ce premier constat, l'écosystème de la station 2 va faire l'objet d'un suivi à plus long terme, puis l'étude s'étendra à d'autres herbiers à *L. grandiflora*, notamment en système clos (prélèvements dans le sédiment, mesures nocturnes...). Ces recherches permettront de mieux comprendre le processus dystrophique en eau douce, tout en vérifiant sa fréquence et son intensité. Les conditions environnementales (température, accumulation de matières organiques) et les biomasses étant assez semblables dans les trois sites, le phénomène incombe peut-être aussi aux propriétés chimiques ou allélopathiques particulières de *L. grandiflora* [43, 44]. Ceci expliquerait son fort pouvoir invasif en Europe.

5. Conclusion

Si les populations à *L. peploides* produisent une hypoxie plus ou moins grave du milieu, seul le peuplement monospécifique à *L. grandiflora* (st. 2) génère, en été, une véritable crise dystrophique, caractérisée par une anoxie et une forte concentration en sulfures toxiques pour le milieu. Pour de nombreux auteurs, parmi les graves menaces qui pèsent sur la biodiversité, juste après les pressions humaines directes, se placent les dégâts liés aux invasions des espèces exotiques s.l. [2–5]. Or, des estimations récentes aux USA attribuent l'extinction des taxons indigènes presque exclusivement aux conséquences des seules activités humaines [68]. Le cas des *Ludwigia*, et en particulier *L. grandiflora*, fournit l'exemple d'une espèce capable d'envahir des écosystèmes, perturbés ou non, naturels ou artificiels, puis de les modifier très vite, fortement et à long terme, en provoquant un effondrement de la biodiversité. L'expansion inexorable de ces pestes en France s'avère d'autant plus préoccupante que les écosystèmes aquatiques et les hydrophytes sont souvent déjà très vulnérables, en particulier dans la région méditerranéenne [15,69].

Références

- [1] V.H. Heywood, Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants, in: J. Drake, H. Mooney, F. Di Castri (Eds.), Biological Invasions: a Global Perspective, Wiley, New York, 1989, pp. 31–60.
- [2] L. Olivier, J.-P. Galland, H. Maurin, J.-P. Roux, Livre rouge de la flore menacée de France, Tome 1 : Espèces prioritaires, Coll. Patrimoine naturel, vol. 20, MNHN, CBN Porquerolles, ministère de l'Environnement, Paris, 1995.
- [3] D. S. Wilcove, D. Rothstein, J. Dubow, A. Phillips, E. Losos, Quantifying threats to imperiled species in the United States, *BioScience* 48 (1998) 607–615.
- [4] S. Muller, Les espèces végétales invasives en France : Bilan des connaissances et propositions d'actions, *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 7 (Suppl.) (2000) 53–69.
- [5] I. Olivieri, R. Vitalis, La biologie des extinctions, *Médecine Sciences* 17 (2001) 63–69.
- [6] F. Kruger, G. Breytenbach, I. Macdonald, D. Richardson, The characteristics of invaded Mediterranean-climate Regions, in: J. Drake, H. Mooney, F. Di Castri (Eds.), Biological Invasions: a Global Perspective, Wiley, New York, 1989, pp. 181–213.
- [7] R. McIntyre, S. Lavorel, How environmental and disturbance factors influence species composition in temperate Australian grasslands, *J. Veg. Sci.* 5 (1994) 373–384.
- [8] M.J.W. Burke, J.P. Grime, An experimental study of plant community invasibility, *Ecology* 77 (1996) 776–790.
- [9] F. Médail, Écologie, biologie et structure génétique des griffes-de-sorcière (*Carpobrotus* ssp.), végétaux exotiques envahissants dans le Parc national de Port-Cros, *Sci. Rep. Port-Cros Park*, 1999.

- [10] Q.C.B. Cronk, J.L. Fuller, *Plant Invaders: The Threat to Natural Ecosystems*, Chapman and Hall, London, 1995.
- [11] C.M. D'Antonio, T.L. Dudley, Biology of invasions as agents of change on islands versus mainlands, in: P.M. Vitousek, L.L. Loope, H. Adersen (Eds.), *Islands, Ecol. Stud.* 115 (1995) 103–121.
- [12] E. Weber, The alien flora of Europe: a taxonomic and biogeographic review, *J. Veg. Sci.* 8 (1997) 565–572.
- [13] F. Médail, P. Quézel, Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean basin, *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84 (1997) 112–127.
- [14] M.M. Brinson, A.I. Malvarez, Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats, *Environ. Conserv.* 29 (2002) 115–133.
- [15] R. Verlaque, A. Aboucaya, A. Fridlender, Les xénophytes envahissants en France : Écologie, types biologiques et polyploidie, *Bot. Helv.* 112 (2002) 121–136.
- [16] M. Williamson, *Invasions, Ecography* 22 (1999) 5–12.
- [17] T.J. Stohlgren, D. Binkley, G.W. Chong, M.A. Kalkhan, L.D. Schell, K.A. Bull, Y. Otsuki, G. Newman, M. Bashkin, Y. Son, Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity, *Ecol. Monogr.* 69 (1999) 25–46.
- [18] S. Takii, M. Fukui, Relative importance of methanogenesis, sulfate reduction and denitrification in sediments of the lower Tama River, *Bull. Jap. Soc. Microbiol. Ecol.* 6 (1991) 9–17.
- [19] J.F. Imhoff, A. Schneider, I. Podgorssek, Correlation of viable cell count, metabolic activity of sulphur-oxidizing bacteria and chemical parameters of marine sediments, *Helgol. Meeresunters* 49 (1995) 223–236.
- [20] R.J. Parkes, G.R. Gibson, I. Mueller-Harvey, W.J. Buckingham, R. Herbert, Determination of the substrates for sulfate-reducing bacteria within marine and estuarine sediments with different rates of sulphate reduction, *J. Gen. Microbiol.* 135 (1989) 175–187.
- [21] I. Bussmann, W. Reichardt, Sulfate-reducing bacteria in temporarily oxic sediments with bivalves, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 78 (1991) 97–102.
- [22] Z.J. Mudryk, B. Podgorska, J. Bolalek, The occurrence and activity of sulphate-reducing bacteria in the bottom sediments of the Gulf of Gdansk, *Oceanologia* 42 (2000) 105–117.
- [23] M. Amanieu, B. Baleux, O. Guélorget, P. Michel, Etude biologique et hydrologique d'une crise dystrophique (malaïgue) dans l'étang du Prévost, Hérault, *Vie et Milieu* 25 B (1975) 175–204.
- [24] P. Viaroli, M. Bartoli, C. Bondavalli, Oxygen fluxes and dystrophy in a coastal lagoon colonized by *Ulva rigida* (Sacca di Goro, Po River Delta, northern Italy), *Fresenius Environ. Bull.* 4 (1995) 381–386.
- [25] J. Castel, P. Caumette, R. Herbert, Eutrophication gradients in coastal lagoons as exemplified by the Bassin d'Arcachon and the Étang du Prévost, *Hydrobiologia* 329 (1996) 9–28.
- [26] B.B. Jørgensen, T. Fenchel, The sulfur cycle of a marine sediment model system, *Mar. Biol.* 24 (1974) 189–2001.
- [27] B.B. Jørgensen, The sulfur cycle of a coastal marine sediment, *Limnol. Oceanogr.* 22 (1977) 817–832.
- [28] P. Caumette, Rôle des bactéries phototrophes et des bactéries sulfato-réductrices dans les milieux lagunaires, *Études et Thèses, Orstom*, 1987.
- [29] J. Laporte, Structure hydrologique des étangs littoraux. Les cycles minéraux annuels dans l'eau et les sédiments dans les étangs du Prévost et de Maugio, in : *Gestion des ressources naturelles renouvelables AC étangs littoraux méditerranéens, Compte rendu scientifique des travaux, DGRST*, 1979, pp. 15–34.
- [30] R.L. Smith, M.J. Klug, Reduction of sulfur compounds in the sediments of a eutrophic lake basin, *Appl. Environ. Microbiol.* 41 (1981) 1230–1237.
- [31] K.M. Kuivila, J.W. Murray, A.H. Devol, Methane production, sulfate reduction and competition for substrates in the sediments of Lake Washington, *Geochim. Cosmochim. Acta* 53 (1989) 409–416.
- [32] F. Widdel, Sulphate reducing bacteria and their ecological niches, in: E.M. Barnes, G.C. Mead (Eds.), *Anaerobic Bacteria in Habitats other than Man*, Blackwell Scientific Publications, London, 1986, pp. 157–184.
- [33] B.B. Jørgensen, The sulfur cycle of freshwater sediments: role of thiosulfate, *Limnol. Oceanogr.* 35 (1990) 1329–1342.
- [34] H. Sass, H. Cypionka, H.-D. Babenzien, Vertical distribution of sulfate-reducing bacteria at the oxic-anoxic interface in sediments of the oligotrophic Lake Stechlin, *Microbiol. Ecol.* 22 (1997) 245–255.
- [35] A. Brune, P. Frenzel, H. Cypionka, Life at the oxic-anoxic interface: microbial activities and adaptations, *Microbiol. Reviews* 24 (2000) 691–710.
- [36] A. Aboucaya, Premier bilan d'une enquête nationale destinée à identifier les xénophytes invasifs sur le territoire métropolitain français (Corse comprise), *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, mém.* 19 (1999) 463–482.
- [37] K. Ancrenaz, A. Dutartre, Cartographie des Jussies (*Ludwigia* spp.) en France métropolitaine, Cemagref, étude n°73, Département « Gestion des milieux aquatiques », 2002.
- [38] S. Dandelot, R. Verlaque, A. Dutartre, A. Cazaubon, Ecological, dynamic and taxonomic problems due to *Ludwigia* (Onagraceae) in France, *Hydrobiologia* 551 (2005) 1–6.
- [39] M. Sytsma, A study of growth, resource allocation and nutrient requirement of *Myriophyllum aquaticum*, Technical Progress Report for USGS Grant N° 14-08-0001-G1626, University of California, Davis, CA, USA, 1989.
- [40] L. Berner, Note sur *Jussieu* en France, *Bull. Centre Etud. Rech. Sci. Biarritz* 8 (1971) 675–692.
- [41] S. Yen, P.J. Myerscough, Co-existence of three species of amphibious plants in relation to spatial and temporal variation: field evidence, *Aust. J. Ecol.* 14 (1989) 291–303.
- [42] GIS Macrophyte, Biologie et écologie des espèces végétales aquatiques proliférant en France, Synthèse bibliographique n° 68, 1997.
- [43] S. Dandelot, Les *Ludwigia* spp. invasives du Sud de la France : historique, biosystématique, biologie et écologie, Thèse de l'Université d'Aix-Marseille III, 2004.
- [44] S. Dandelot, A. Cazaubon, H. Abou Hamdan, Ecological study on *Ludwigia*, invasive plant, in aquatic Mediterranean ecosystems (artificial and natural areas) of southeastern France, *Hydrobiologia* (sous presse).
- [45] P. Grillas, L. Tan Ham, A. Dutartre, F. Mesleard, Distribution de *Ludwigia* en France, Études des causes de l'expansion récente en Camargue, in : XV^e Conférence de Columa, Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes, Versailles, France, 2–4 décembre 1992, Columa, Paris, 1992, pp. 1083–1090.
- [46] A. Dutartre, J. Hauray, A.-M. Planty-Tabacchi, Introduction des macrophytes aquatiques et riverains dans les hydrosystèmes français métropolitains : essai de bilan, *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 344–345 (1997) 407–420.
- [47] GEREPI, Étude de la colonisation de la jussie dans la Vienne, 2000.
- [48] L.C. Oudin, D. Maupas, Système d'évaluation de la qualité de l'eau des cours d'eau, rapport de présentation SEQ-Eau (version 1), Étude Inter Agences 52, 1999.

- [49] J.D. Cline, Spectrophotometric determination of hydrogen sulfide in natural waters, *Limnol. Oceanogr.* 14 (1969) 454–458.
- [50] J. Pochon, P. Tardieux, *Techniques d'analyse en microbiologie du sol*, Tourelle, Saint Mandé, 1962.
- [51] D.G. Raffaelli, J. Raven, L. Poole, Ecological impact of macroalgal blooms, *Oceanogr. Mar. Biol.: Annu. Rev.* 36 (1998) 97–125.
- [52] P. Morand, X. Briand, Excessive growth of macroalgae: a symptom of environmental disturbance, *Bot. Mar.* 39 (1996) 491–516.
- [53] H.T.S. Boschker, A. Wielemaker, B.E.M. Schaub, M. Homer, Limited coupling of macrophyte production and bacterial carbon cycling in the sediments of *Zostera* spp. meadows, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 203 (2000) 181–189.
- [54] J.O. Luken, J.W. Thieret, *Assessment and Management of Plant Invasions*, Springer, New York, USA, 1997.
- [55] K.P. Humphrey, R.J. Stevenson, Responses of benthic algae to pulses in current and nutrients during simulations of scouring spates, *J. North Am. Benthol. Soc.* 11 (1992) 37–48.
- [56] D.E. Hofstra, J. Clayton, J.D. Green, M. Auger, Competitive performance of *Hydrilla verticillata* in New Zealand, *Aquat. Bot.* 63 (1999) 305–324.
- [57] E. Rejmankova, Ecology of creeping macrophytes with special reference to *Ludwigia peploides* Raven, *Aquat. Bot.* 43 (1992) 283–299.
- [58] M.A. Palmer, A.P. Covich, S. Lake, P. Biro, J.J. Brooks, J. Cole, C. Dahm, J. Gibert, W. Goedkoop, K. Martens, J. Verhoeven, W.J. Van De Bund, Linkages between aquatic sediment as potential drivers of biodiversity and ecological processes, *BioScience* 50 (2000) 12.
- [59] P.C. Pollard, D.J.W. Moriarty, Organic-carbon decomposition, primary and bacterial productivity, and sulfate reduction, in tropical seagrass beds of the Gulf of Carpentaria, Australia, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69 (1991) 149–159.
- [60] M. Holmer, S.L. Nielsen, Sediment sulfur dynamics related to biomass density patterns in *Zostera marina* (eel-grass) beds, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 146 (1997) 163–171.
- [61] I. Saint-Macary, Dynamique de *Ludwigia peploides* au marais d'Orx, Mém. DESS « Dynamique des écosystèmes aquatiques », université de Pau et des pays de l'Adour, Syndicat mixte pour la gestion et l'aménagement du marais d'Orx, 1998.
- [62] G. Blake, Les macrophytes lacustres : Production et décomposition, thèse, université scientifique et médicale de Grenoble, 1985.
- [63] J.D. Toft, Community effects of the non-indigenous aquatic plant water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in the Sacramento/San Joaquin Delta, California, thesis, University of Washington, 2000.
- [64] S.M. Keith, R.A. Herbert, C.G. Harfoot, Isolation of new types of sulphate-reducing bacteria from estuarine and marine sediments using chemostat enrichments, *J. Appl. Bacteriol.* 53 (1982) 29–33.
- [65] F. Ramade, *Éléments d'écologie appliquée*, Ediscience, Paris, 1992.
- [66] R.G. Wetzel, *Limnology*, W.B. Saunders, Philadelphia, 1983.
- [67] L.M. Bini, S.M. Thomaz, K.J. Murphy, A.F.M. Camargo, Aquatic macrophyte in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil, *Hydrobiologia* 415 (1999) 147–154.
- [68] J. Gurevitch, D.K. Padilla, Are invasive species a major cause of extinction?, *Trends Ecol. Evol.* 19 (2004) 470–474.
- [69] R. Verlaque, F. Médail, A. Aboucaya, Valeur prédictive des types biologiques pour la conservation de la flore méditerranéenne, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III* 324 (2001) 1157–1165.