



Jussies en forme terrestre : de la biologie et la génétique à la gestion

Compréhension des adaptations des formes terrestres de Jussies dans les prairies inondables : de la biologie des populations et de leur adaptation génétique à l'évaluation de l'impact sur la biodiversité floristique et à l'expérimentation agronomique pour la restauration prairiale. Implications pour l'agriculture de marais sur la façade atlantique

Rapport final ONEMA (2014-2017)

Jacques Haury et Dominique Barloy

jacques.haury@agrocampus-ouest.fr

dominique.barloy@agrocampus-ouest.fr

Agrocampus Ouest, UP ESP,

UMR Agrocampus Ouest & INRA

Ecologie et Santé des Ecosystèmes,

Equipe Ecologie des Invasions Biologiques

65 rue de Saint Briec, CS 84215

F35042 Rennes Cedex

Mars 2018

Le présent rapport comprend trois parties :

Partie A : Biologie – Ecologie – Gestion coordonnée par le Professeur Jacques HAURY

Partie B : Génétique coordonnée par la Docteure HDR Dominique BARLOY.

Partie C : Synthèse et perspectives / Résumé opérationnel

Rappelons qu'il était prévu fin 2013 d'avoir un programme 2014-2016. Des décalages administratifs ont imposé un étalement sur 4 ans et ce sont donc les résultats de 4 années de recherche (2014-2017) qui sont présentés dans cette synthèse

Avant-propos : reprise du programme prévisionnel

Les objectifs sont de comprendre le phénomène d'invasion des prairies inondables et des berges des masses d'eau par les formes terrestres de Jussies, dans les trois dimensions (modules) de biologie-écologie des populations concernées (1), de caractérisation des milieux envahis (2), de l'adaptation génétique des populations prairiales (pour évaluer les risques d'aggravation du phénomène (3), afin d'expérimenter des solutions de gestion préventives et curatives de restauration prairiale (module 4).

Livrables attendus :

Rapport de synthèse répondant aux questions suivantes : Quelle biologie des populations invasives de Jussies en forme terrestre? Quelles orientations de gestion? Quelle génétique de l'adaptation des Jussies en milieu terrestre ? Comment restaurer un tapis prairial ?

Guide méthodologique de gestion et avertissements aux gestionnaires

Détail des actions

- * Etat de l'art, synthèse bibliographique : synthèse sur les éléments connus au début de l'action concernant cette problématique des formes terrestres de Jussies
- * Etat des lieux concernant 4 sites d'étude en Loire-Atlantique : rapport de synthèse sur la problématique de terrain : populations en place, actions entreprises et évaluation de leur efficacité
- * Enquête sur les sites touchés : élaboration des questionnaires, envoi de l'enquête
- * Biologie des populations sur de nouveaux sites et comparaison avec les sites étudiés depuis 2008-2009 (rapport de synthèse)
- * Restauration prairiale par décompactage, décapage et sursemis sur l'Isac (mémoire d'Ingénieur ou M2)

Avertissement

Ce rapport reprend les éléments présentés dans les trois rapports d'étape antérieurs :

1. Haury J., Barloy D., 2015. Jussies en forme terrestre : de la biologie et la génétique à la gestion - Rapport ONEMA Etape 1 (2014). ONEMA – AGROCAMPUS OUEST : 55 p.
2. Haury J., Barloy D., 2016. Jussies en forme terrestre : de la biologie et la génétique à la gestion - Rapport ONEMA Etape 2 (2015). ONEMA – AGROCAMPUS OUEST : 62 p.
3. Haury J., Coudreuse J., Bozec M. 2017. Jussies en forme terrestre : de la biologie et la génétique à la gestion - Rapport ONEMA Etape 3 (2016-2017). ONEMA – AGROCAMPUS OUEST : 52 p.

Contenu

Avant-propos : reprise du programme prévisionnel.....	1
Livrables attendus :	1
Avertissement.....	1
Partie A : Biologie – Ecologie – Gestion	4
Modules 1,2 et 4 (resp. Jacques Haury).....	4
11 – Biologie et écologie des deux espèces de Jussie en formes terrestres.	4
111 – Morphologie et biomasses	4
112 – Ecologie des deux espèces	5
113– Impacts écologiques sur la biodiversité	6
114– Reproduction sexuée.....	7
12 – Synthèse des Résultats de l'enquête 2015-2017 et logiques d'acteurs dans quelques sites	7
121 – Distribution	7
122 – Les acteurs de la gestion des Jussies.....	8
13 – Gestion	9
131 – Grandes orientations de gestion selon les résultats de l'enquête.....	9
132 – Bilan des expérimentations de gestion.....	10
14 - Guide méthodologique de gestion des formes terrestres de Jussies	11
Partie B : Compréhension de l'adaptation des formes terrestres de Jussie-	16
Module 3: Génétique (resp Dominique Barloy).....	16
A – Comparaison des formes terrestre et aquatique de Jussie.....	16
1 – Mise au point du dispositif expérimental (<i>J. Genitoni</i>) :	16
2 – Comparaison de l'impact des stress d'immersion et d'émersion.....	17
2.1 – Réponses morphologiques aux stress d'immersion et d'émersion	17
2.2 – Réponses métaboliques des morphotypes terrestre et aquatique aux stress d'immersion ou d'émersion (<i>J. Genitoni, K. Billet</i>).....	20
B – COMPREHENSION DE L'ORIGINE DE L'ADAPTATION EN MILIEU TERRESTRE	25
1 – Effet de l'alternance sur la forme terrestre de Jussie.....	26
2 – Effet de l'alternance sur la forme aquatique de Jussie.....	28
3 – Conclusion.....	30
Partie C : Bilan, Perspectives – Résumé opérationnel	31
1 – Avancées sur l'étude de la biologie et de l'écologie des populations, et les implications pour la gestion.....	31
1.1. Comparaison des deux espèces.....	31

1.2	Dynamiques de colonisation et risques de colonisation.....	31
1.3	– Conséquences pour la gestion	32
2	- Apports des études génétiques	32
2.1	- Conclusion	32
2.2	- Perspectives.....	33
3	- Résumé opérationnel	34
	Ecologie et biologie des deux espèces de Jussie	34
	Apports des études génétiques.....	35
	Grandes orientations sur la gestion.....	35
	Perspectives.....	35
	Liste des travaux	37
	2014.....	37
	2015.....	38
	2016.....	38
	2017 (2018).....	39

Partie A : Biologie – Ecologie – Gestion

Modules 1,2 et 4 (resp. Jacques Haury)

11 – Biologie et écologie des deux espèces de Jussie en formes terrestres.

Les analyses des différents sites, et des différentes populations de Jussies ont permis d'acquérir des résultats complétant les données acquises antérieurement.

111 – Morphologie et biomasses

Il y a des différences sensibles de morphologie entre populations aquatiques et terrestres, les premières étant traçantes et peu ramifiées, les secondes plus ramifiées, avec un port plus buissonnant.

Toutefois, faute d'un nombre conséquent de populations de *Ludwigia peploides* en forme terrestre, il n'a pas été possible d'approfondir les adaptations morphologiques de cette espèce au milieu terrestre.

Les différences décrites entre formes aquatiques et terrestres pour *Ludwigia grandiflora* correspondent à des populations poussant en prairies inondables, notamment en milieux tourbeux (Marais de Brière au Nézyl ou à Bréca, Marais de l'Erdre à Mazerolles). Toutefois, dans des conditions très stressantes d'émersion, *L. grandiflora* forme des accommodats très petits à entre-nœuds très courts, feuilles courtes et arrondies et systématiquement un fort développement racinaire par rapport à l'appareil épigé : ces formes apparaissent sur les grèves, mais aussi les bourrelets de curage.

Au niveau des biomasses, les travaux poursuivis ont concerné *L. grandiflora* en Brière, puis les deux espèces dans un site du Lac de Grand-Lieu.

En début de cycle, *L. grandiflora* en forme aquatique est beaucoup plus productive en milieu aquatique en comparaison avec le milieu terrestre. En revanche, en fin de cycle, il y a inversion des rapports, mais le maximum observé en milieu terrestre est de 3,2 kg de matière sèche par m², bien moindre que le record de 5,2 kg de matière sèche par m² trouvé par Druel l'année précédente dans le même site.

Les différences entre milieux aquatiques et milieux terrestres mettent donc en évidence un net effet de la micro-topographie, mais aussi des gradients d'assèchement quant à la productivité de la Jussie.

Lorsque les deux espèces coexistent, comme sur Grand-Lieu, les différences de production sont assez limitées (figure 1 – Haury & Barloy, 2016).

Dans cette expérimentation de récoltes des deux espèces de Jussie, il ressort que les biomasses totales ne sont pas foncièrement différentes entre les espèces, mais que *L. grandiflora* a des biomasses racinaires plus élevées que *L. peploides*, ce qui peut être interprété comme une plus grande résistance à la sécheresse et une plus forte capacité adaptative aux conditions stressantes.

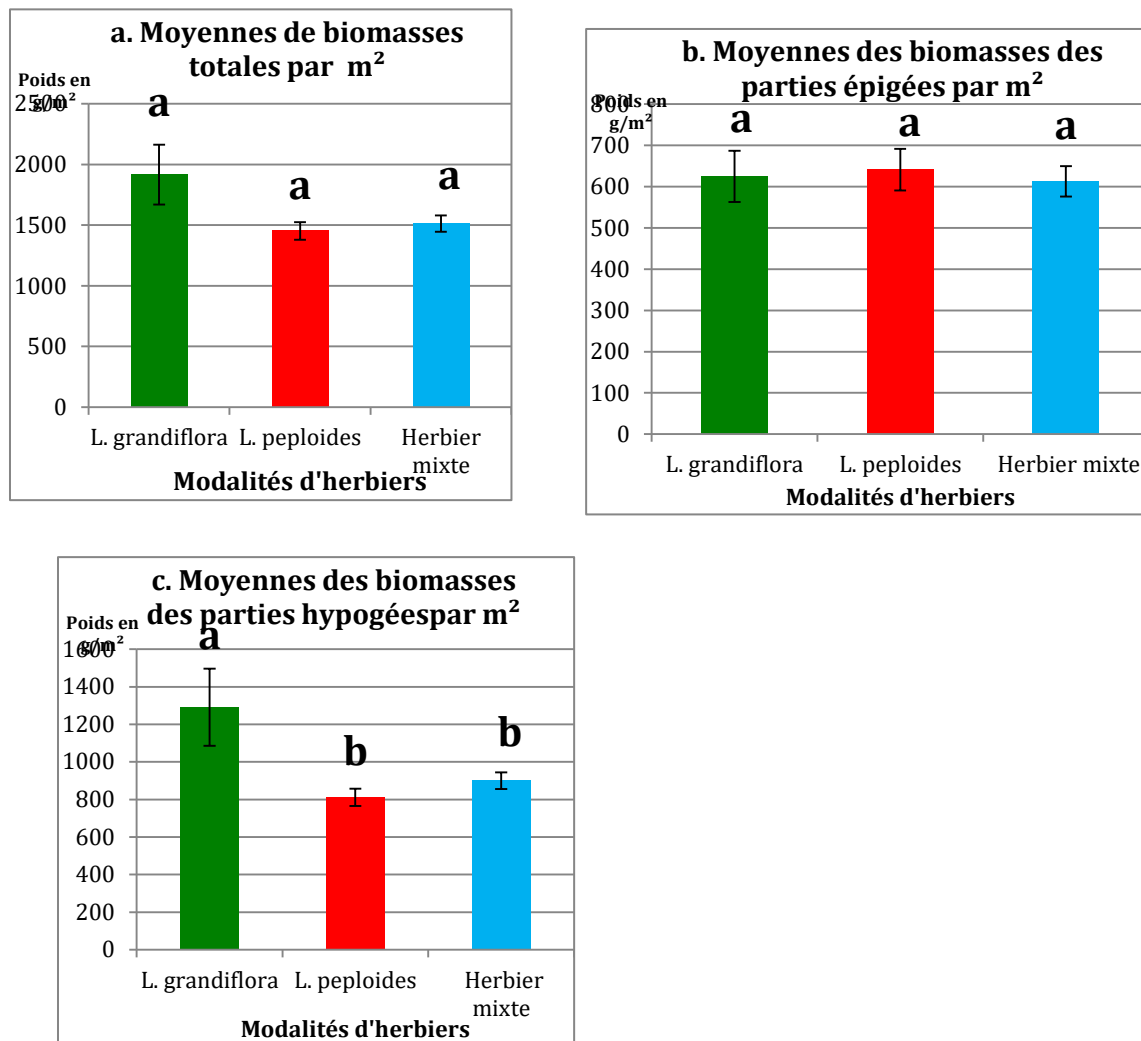


Figure 1 : Récoltes de biomasse sur le site du Grand-Bonhomme du Lac de Grand-Lieu en août 2015 (20 quadrats de chaque espèce ou d'un mélange des deux espèces).

112– Ecologie des deux espèces

L'écologie des deux espèces de Jussie a été analysée de deux manières : dans des études de terrain menées tout au long du programme, et dans les résultats d'une enquête nationale visant à mieux connaître leur distribution nationale. Dans cette partie, c'est ce premier niveau d'analyse qui est présenté.

Dans beaucoup de sites, on ne trouve que l'une des deux espèces, toutefois, sur Grand-Lieu et Goulaine, où les deux espèces coexistent, des études d'écologie comparée ont pu être menées.

Entre *L. grandiflora* et *L. peplodes*, des différences d'écologie apparaissent lorsque les deux espèces poussent en mélange.

L. grandiflora a une amplitude écologique beaucoup plus large et supporte beaucoup mieux l'exondation prolongée.

L. peplodes se réfugie dans les habitats plus humides où elle peut être dominante par rapport à *L. grandiflora*, au moins temporairement, car à moyen et long termes, elle tend à être supplantée par *L. grandiflora*.

Des comparaisons des différents sites étudiés lors du programme, il ressort que ce ne sont pas seulement les milieux aquatiques qu'il faut distinguer des milieux « terrestres » exondés, mais aussi l'intensité (durée, importance) de l'exondation.

113– Impacts écologiques sur la biodiversité

Les impacts écologiques sur la biodiversité sont assez bien documentés dans la littérature, mais peu de chiffres existent en réalité sur les relations recouvrement des Jussies – recouvrement des autres espèces et les observations sont en général assez éparées, avec des différences entre sites, comme entre communautés natives.

Dans les études sur Goulaine et Grand-Lieu, des transects suivant la topographie ont pu être réalisés et notamment sur le site du Grand-Bonhomme de Grand-Lieu, les recouvrements des deux espèces et des plantes prairiales ont été mis en relation (figure 2). Il en ressort que *L. peploides* est surtout développée dans les niveaux topographiques les plus bas (zones 3 et 5). Les plantes prairiales sont bien présentes dans la partie externe (zones 1 et 2) du transect, ce qui correspond à des niveaux topographiques plus élevés.

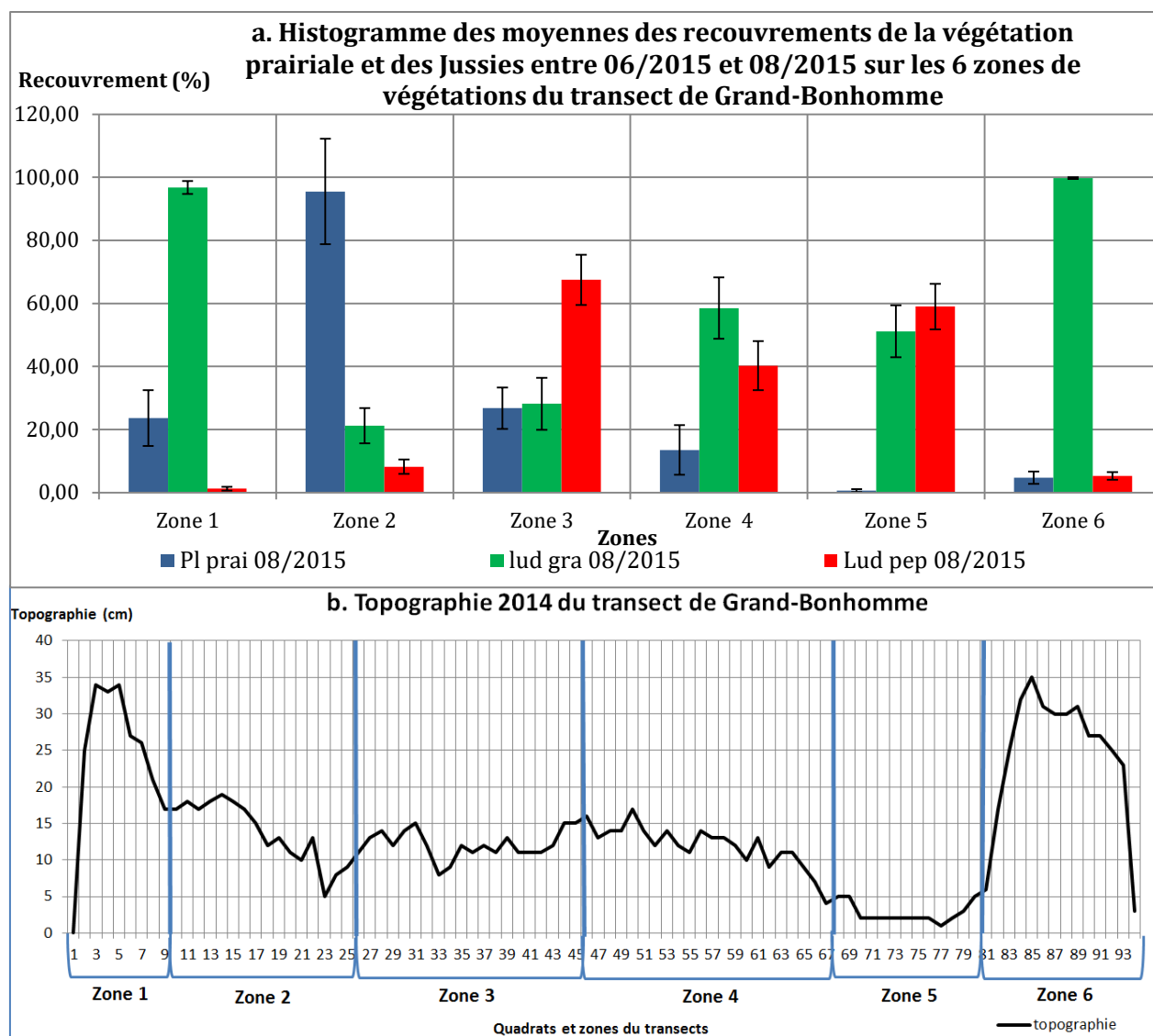


Figure 2 : Relations entre micro-topographie et recouvrements des deux espèces de Jussie et des plantes prairiales sur le site du Grand Bonhomme (De Boisselin, 2015)

Sur les quadrats des communaux de Lairoux, il y a bien une nette corrélation entre les recouvrements de la Jussie et ceux des autres espèces prairiales, mais les données restent à analyser.

Il en est de même en Brière où dans les milieux aquatiques, la régression de la Jussie se traduit par la réapparition d'espèces aquatiques et amphibiens natives.

Une approche phytosociologique sera à développer pour ces examens de l'impact des proliférations des Jussies sur la biodiversité végétale, ne serait-ce que pour estimer la sensibilité des différentes communautés végétales à l'invasion.

114– Reproduction sexuée

Même si la reproduction sexuée était hors champ de recherche de la fiche proposée, il ressort que la majorité des populations étudiées présentent des capsules formées, ceci pour les deux espèces.

Les populations complètement stériles (du moins pour l'instant) semblent de moins en moins nombreuses et ne concernent souvent que des sous-populations de sites où il y a une reproduction sexuée avérée. C'est par exemple le cas de nombreuses populations de *L. grandiflora* en Brière où il n'y a pas encore de formation de capsules (Nézyl, Bréca, Villeneuve, ...).

Les taux expérimentaux de germination sont loin d'être nuls, même s'ils sont souvent très faibles dans les sites où les populations étudiées sont peu et/ou nouvellement fertiles (avec peu de capsules formées). Sur l'ensemble des sites étudiés dans le programme, les germinations en milieu naturel sont toutefois exceptionnelles.

12 – Synthèse des Résultats de l'enquête 2015-2017 et logiques d'acteurs dans quelques sites

121 – Distribution

Il s'agissait de mieux connaître au niveau national la distribution et l'écologie des deux espèces de Jussie selon les gestionnaires enquêtés. Sur les questionnaires envoyés par mail et en même temps par courrier, 120 réponses (courrier, mail, entretien téléphonique) ont été obtenues en 2015, 104 en 2016 et à nouveau 120 en 2017 (soit 30 % / 391 envois au total, tous modes confondus) (figure 3). La carte de répartition montre une assez bonne couverture du territoire métropolitain.

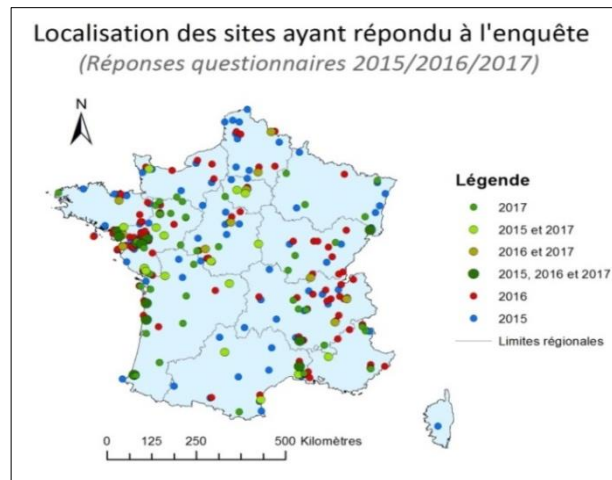


Figure 3 : localisation des structures ayant répondu aux différentes enquêtes (Lorrain, 2017)

On remarque une bonne couverture régionale et un taux satisfaisant de réponses (environ 30%)

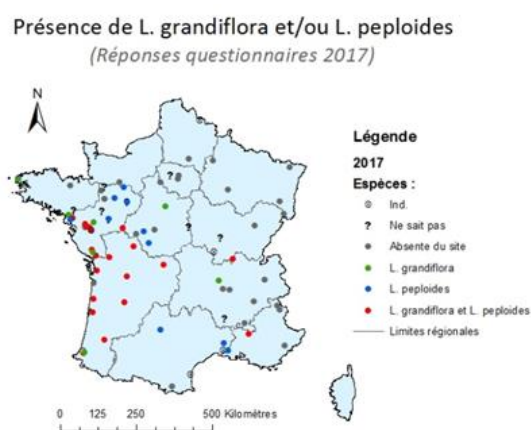


Figure 4 : présence des deux espèces de Jussie (Lorrain, 2017)

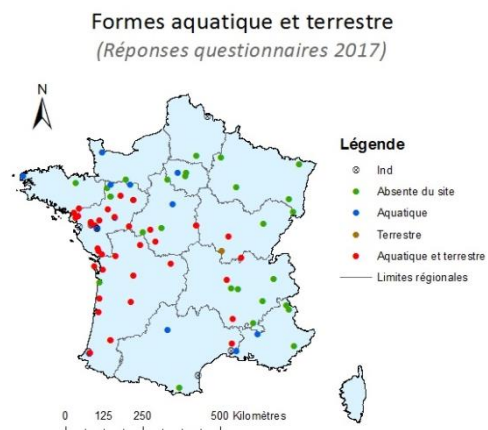


Figure 5 : formes aquatiques et terrestres de Jussies (Lorrain, 2017)

Seuls les résultats des réponses au questionnaire 2017 sont présentés dans les figures 4 et 5 car ce sont les plus complets des trois années.

Il en ressort des confirmations quant à la répartition des espèces : absence ou quasi-absence de l'Est et du Nord de la France, et coexistence des deux espèces dans de nombreux sites.

122 – Les acteurs de la gestion des Jussies

Deux problématiques complémentaires ont été abordées :

- ⇒ (1) Comment fonctionne un socio-écosystème impacté par la Jussie ? Y a-t-il une construction collective de gestion autour de l'objet « Jussie » ?
- ⇒ (2) Quelles logiques d'acteurs s'établissent face au problème des formes terrestres de Jussie ?

En effet ce phénomène qui au départ était essentiellement un problème écologique d'invasion biologique est devenu un problème beaucoup plus général, avec des répercussions socio-économiques dépassant les problèmes de biodiversité pour mettre en jeu le fonctionnement et la pérennité de l' « agriculture de marais ». Il s'agissait dans un premier temps de travailler sur les « gestionnaires » au sens large, avec des enquêtes correspondant à ce type de public, en sachant que seules des enquêtes de terrain, avec des rencontres d'acteurs permettaient d'aller plus au fond ces choses et de comprendre les « logiques d'acteurs » et les « réseaux sociaux » autour de la Jussie.

À l'évidence, ce sont d'abord les « gestionnaires » qui organisent la gestion et l'aménagement de l'espace collectif, et notamment les chantiers de gestion de ces espèces invasives. Des réponses reçues, il ressort que chaque site a sa propre organisation, avec des implications très diverses des groupes d'acteurs, depuis les agriculteurs qui gèrent leur espace jusqu'aux structures d'encadrement, avec une dimension réglementaire lorsqu'on a des espaces particuliers à fort potentiel de biodiversité : site Natura 2000, réserve, Parc naturel régional, ...

Les analyses des logiques d'acteurs et de leurs interrelations mettent en évidence que chaque site a son propre réseau d'acteurs, avec sa logique de fonctionnement, mais aussi de prise de décision. La majorité des acteurs enquêtés ont souligné le manque de soutien financier suffisant par rapport aux problèmes rencontrés.

13 – Gestion

131 – Grandes orientations de gestion selon les résultats de l'enquête

Les résultats de l'enquête 2017 sur la gestion (figure 6) confirment les résultats de 2016 : les arrachages manuels, les arrachages précoces et les arrachages mécaniques sont les plus pratiqués ; le pâturage et la fauche sont aussi des techniques utilisées.

Signalons qu'il n'y a plus d'acteurs qui officiellement, utilisent des herbicides.

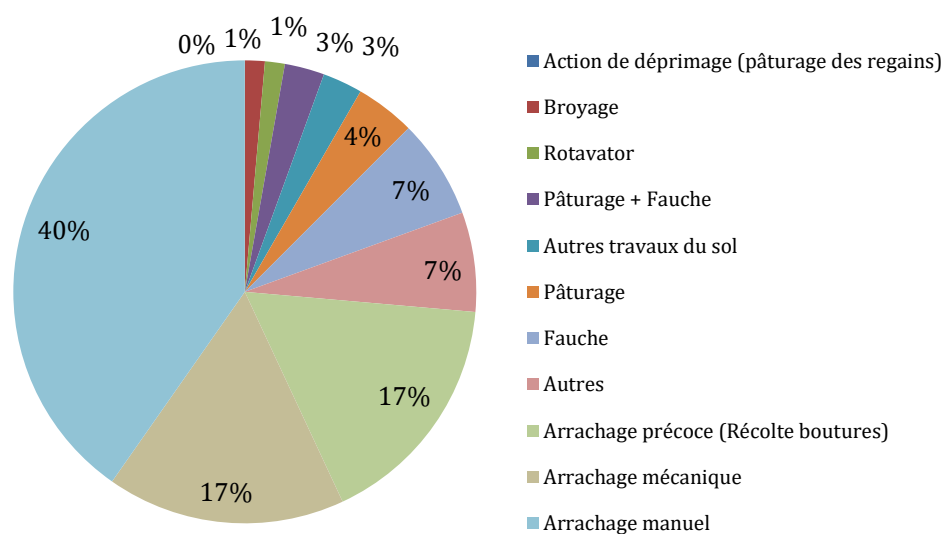


Figure 6 : résultats de l'enquête sur la gestion (Lorrain 2017 -72 réponses)

Les résultats de ces enquêtes ont été approfondis à la fois avec des recherches bibliographiques, mais aussi des analyses des sites suivis depuis des années, ainsi que des enquêtes auprès des acteurs de terrain.

L'une des questions qui ressort est celle de l'évaluation de l'efficacité des actions entreprises, car dans beaucoup de cas, elle manque, ou les protocoles d'évaluation ne sont pas précisés, ce qui justifie pleinement des analyses détaillées de sites, d'une part, et des expérimentations, d'autre part.

132 – Bilan des expérimentations de gestion

Durant les 4 années du programme, de nombreuses expérimentations ont été réalisées et évaluées. Par ailleurs, compte tenu des relations privilégiées avec certains gestionnaires de sites, certains de leurs essais ont aussi pu être évalués (arrachage manuel en Brière, épandage de saumure en Brière réalisé par un organisme agréé « Bonnes Pratiques Expérimentales », surpâturage localisé par un pâturage tournant sur Grand-Lieu, ... et intégrés dans les protocoles expérimentaux ultérieurs.

Compte tenu de la quantité d'essais réalisés, seuls des bilans synthétiques sont présentés dans un tableau (Tableau I).

De ce tableau I qui reprend les différentes expérimentations et observations réalisées sur la gestion des Jussies dans le cadre de ce programme, on observe qu'il y a de nombreux retours d'expérimentations ou d'observations, mais dans le détail très peu ont fait l'objet d'analyse statistique solide, notamment en raison de répétitions peu nombreuses. Pour les gestionnaires, dont ce n'est pas le métier, ce sont seulement des estimations d'efficacité qu'on peut, au mieux, avoir, si un protocole rigoureux est observé pour évaluer les travaux réalisés et leur efficacité. Signalons qu'hormis les deux études de Juin (2012 et 2015), les écrits par les gestionnaires sont extrêmement rares et très incomplets, hormis lorsqu'ils sont sollicités pour des fiches de gestion, ce qui n'a pas été le cas sur la Brière ou sur le territoire d'étude.

Parmi les méthodes préventives, la limitation des flux de boutures est certainement à préconiser, mais la salinisation des réseaux n'est envisageable qu'en zone estuarienne ou de connexions anciennes ou actuelles avec la mer. Les limitations mécaniques (barrages) ou par génie écologique (bandes de roseaux, voire plantation de saules pour ombrager la Jussie – hors programme actuel) sont certainement à renforcer sur les zones à risque en cantonnant la Jussie (élément découlant du Règlement européen).

Parmi les méthodes d'intervention précoce, la récolte de bouture, l'arrachage manuel sur des petits foyers sont intéressants et éliminent les populations ou les contrôlent efficacement.

Les méthodes curatives par moyens mécaniques ont des efficacités limitées et dépendent complètement du contexte d'intervention. Les expérimentations et suivis sont certainement à poursuivre.

La gestion de la Jussie par l'animal est certainement à approfondir, avec des méthodes de gestion des troupeaux, voire de sélection des races domestiques bien adaptées à ces contextes délicats de pâturage en marais.

Pour l'utilisation du sel en saumure ou sous forme solide, rappelons qu'elle est actuellement interdite et que l'ensemble des expérimentations a été réalisée dans un cadre dérogatoire

d'autorisations préfectorales, avec éventuellement des demandes de destruction d'espèces protégées et souvent des études d'incidence Natura 2000.

Enfin, l'une des difficultés est de passer des parcelles expérimentales à la réalité au champ pour tout ce qui est traitement mécanique ou épandage de saumure.

14 - Guide méthodologique de gestion des formes terrestres de Jussies

Compte tenu de l'existence de manuels généraux de gestion présentant un certain nombre de principes, seuls les points majeurs correspondant à la gestion spécifique des formes terrestres de Jussies sont présentés. Seuls quelques principes généraux sont rappelés comme cadre général de cette gestion

Principe général : connaître et suivre les distributions avec une cartographie régulièrement réactualisée, et effectuer une veille permettant de distinguer les zones saines, les zones contaminées et de surveiller les zones à risques. Eviter la dispersion et la reproduction sexuée.

1^{er} principe : éviter autant que possible toute colonisation des Jussies en milieu terrestre :

- Limiter la submersion des zones saines, notamment lorsqu'elles sont au contact de zones aquatiques (bien) colonisées. Eviter les encoches dans les bourrelets de curage et la création de fausses douves, entretenir les « dosses » ;
- Eviter la dispersion des boutures. Pour cela, garder une bande enherbée haute dont les tiges joueront un rôle de peigne (piège à boutures). Ramasser les boutures dans le réseau hydrographique et/ou le saliniser lorsque c'est possible ;
- Mettre des filtres/grilles à boutures sur les connexions avec les fossés et canaux, et prévoir leur entretien.

2^{ème} principe : intervenir très précocement sur les débuts de colonisation :

- Ramasser les boutures déposées après les crues ;
- Intervenir sur les petites taches qui viennent d'apparaître : arrachage précautionneux (ou en cas d'autorisation, traitement par épandage de saumure sur terrain ressuyé à 500 g/L (voire 1000 g/L sur sols tourbeux)
- Rechercher à proximité des nouveaux foyers s'il n'y a pas d'autres pieds qui sont apparus,
- Etre attentifs aux zones d'abreuvement et/ou de surpiétinement (enfouissement des boutures de Jussie).

Tableau I : résultats des observations et expérimentations de gestion

Titre expérimentation	Expérimentation (X) / essai gestionnaire (G)	Référence(s)/Personne ressource	Année(s)	Où	Résultats généraux (E : évalué; e: estimé)
Gestion préventive et interventions précoces					
Salinisation des réseaux	X	Pottier & al, 2013; Colin, 2014; Jaguenau, 2015	2014-2017	Brière Priory puis Taillée	Forte régression de la Jussie (NB progression locale du Myriophylle) (E)
Bandes de végétation	G/X	Blin, 2014	2014	Brière, Bréca	Moindre développement de la Jussie dans Roseau (e)
Filtres à boutures / réseau	X	Juin, 2012 et 2015	2011-2015	Brière	Efficace (e)
Gestion curative : action directe sur la Jussie					
Fauche	X	Bruno, 2013; Benoist, 2014 ; Pierre, 2014; Garreau-Dupin, 2015; Westrich, 2016; Philippe, 2017; Philippe et al., 2017;	2013-2014	Isac	Pas efficace pour limiter la Jussie (E/e)
Fauche	X	Pierre, 2014; Garreau-Dupin, 2015; Westrich, 2016; Philippe, 2017; Philippe et al., 2017,	2013-2014	Isac	Pas efficace pour limiter la Jussie (E/e)
Broyage	X	J.-P. Juin, Pierre, 2014; Garreau-Dupin, 2015; Westrich, 2016; Philippe, 2017; Philippe et al., 2017,	2014-2017	Lairoux	Pas efficace : forme prostrée, évite reproduction sexuée (E)
Récolte de boutures	G	J.-P. Juin, Pierre, 2014; Garreau-Dupin, 2015; Westrich, 2016; Philippe, 2017; Philippe et al., 2017		Brière	Efficace (e)
Arrachage manuel	G / X		2014-2017	Brière; Lairoux	Relativement efficace (e/E)
Gestion curative par l'animal					
Pâturage / comparaison exclos	G/X	Pottier & al, 2013; Blin, 2014	2013 & 2014	Brière, Bréca	Efficace / recouvrement en exclos, inefficace / éradication (E), voire favorise l'installation de la Jussie (e)
Pâturage tournant	G	E. Brient	2016	Grand-Lieu	Efficace/contention Jussie (e)
Pâturage libre	G/X	Blin, 2014; Pierre, 2014; Garreau-Dupin, 2015; Westrich, 2016; Philippe, 2017; Philippe et al., 2017	2014-2017	Curzon & Brière	Extension des taches par surpiétinement, réduction hauteur et floraison (E/e)
Pâturage surdensitaire/exclos	X	Philippe, 2017; Philippe et al., 2017	2017	Curzon	Forte attractivité, réduction hauteur et floraison (E)
Piétinement	X	Benoist, 2014	2014	Isac	Fort effet seulement à court terme

Tableau I (suite)

Titre expérimentation	Expérimentation (X) / essai gestionnaire (G)	Référence(s)/Personne ressource	Année(s)	Où	Résultats généraux (E : évalué; e: estimé)
Gestion curative par le sel					
Epandage de saumure	X/G	FREDON	2014-2017	Brière	Non efficacité sur peuplements importants, efficace sur petites populations en mélange (E/e)
Epandage de saumure	X	Pierre, 2014; Garreau-Dupin, 2015; Westrich, 2016; Philippe, 2017; Philippe et al., 2017		Lairoux	Efficacité pour concentrations >= 500 g/L (E)
Travaux mécaniques du sol					
Vibroculteur seul	X	Benoist, 2014	2013-2014	Isac	Inefficace / recouvrement Jussie à 1 an (E)
Décapage seul	X	Pierre, 2014; Garreau-Dupin, 2015; Westrich, 2016; Philippe, 2017; Philippe et al., 2017	2014	Lairoux	Réduction recouvrement Jussie court/moyen terme (1 n); Non efficace à long terme, destructeur (E)
Décapage-enfouissement	X	Westrich, 2016; Philippe, 2017; Philippe et al., 2017	2016-2017	Curzon	Efficace, surveillance arrachage manuel année suivante (E)
Décapage seul	X	Benoist, 2014	2013-2014	Isac	Réduction efficace recouvrement Jussie court terme (E)
Décapage + herse de prairie	X	Benoist, 2014	2013-2014	Isac	Réduction efficace recouvrement Jussie court terme, pas d'effet décelable engin (E)
Décapage + vibroculteur	X	Benoist, 2014	2013-2014	Isac	Réduction efficace recouvrement Jussie court terme, pas d'effet décelable engin (E)
Travaux mécaniques du sol et sursemis					
Décapage Sursemis					
Vibroculteur & épandage foin	X	Benoist, 2014	2013-2014	Isac	Inefficace / recouvrement Jussie à 1 an
Vibroculteur & semis baldingère	X	Benoist, 2014	2013-2014	Isac	Inefficace / recouvrement Jussie à 1 an
Vibroculteur & semis fétuque	X	Benoist, 2014	2013-2014	Isac	Inefficace / recouvrement Jussie à 1 an

3^{ème} principe : pour les méthodes curatives intervenir de façon différenciée en fonction de la taille et de la répartition des herbiers, en sachant qu'il est impossible d'éradiquer des populations bien installées. Intervenir suffisamment tôt pour éviter la formation de capsules et de graines

- Pour les petits herbiers

- essentiellement sur des (petits) herbiers dispersés où il y a des chances que les interventions soient efficaces
- en périphérie des herbiers pour limiter les extensions de colonisation

Les méthodes envisageables sont les suivantes :

- décapage et enfouissement (avec sortie des MAEC),
- arrachage manuel en conditions humides,
- fauche permettant aux graminées de redevenir dominantes

- Pour les grands herbiers :

- Un traitement direct de la végétation (broyage, fauche) pouvant entraîner la formation de boutures, une attention particulière devra être portée aux conditions de réalisation
- Préférer la mise en exclos pour contenir les herbiers, en enclosant suffisamment large, plutôt que des interventions lourdes sur les grosses populations

- limiter la production et surtout la dissémination de boutures
- éviter des colonisations périphériques
- éviter la production de capsules

Les méthodes envisageables sont les suivantes :

- Fauche avant la fructification (avec éventuellement collecte des produits de fauche)
- Broyage avant la fructification (avec éventuellement collecte du broyat)
- Pâturage limité dans le temps et à forte densité.
- *Les méthodes mécaniques de travail du sol sont en général à exclure car elles imposent une sortie des MAEC et favorisent la formation de boutures ; toutefois, dans certains cas, elles sont indispensables à certaines opérations de restauration (sursemis notamment)*

Dans tous les cas, il faut noter les actions menées et leurs conditions de réalisation, ainsi que les résultats immédiats et à moyen terme obtenus (en n'omettant pas de préciser les modalités d'évaluation), et transmettre l'information, ce que est souligné dans le 4^{ème} principe.

4^{ème} principe : mutualiser les informations et fonctionner en réseaux territoriaux et thématiques.

- Il faut rendre compte des observations et partager les enseignements acquis
- Ne pas rester isolé face à « son » problème
- Fonctionner en réseau
- Questionner la recherche si nécessaire.

Partie B : Compréhension de l'adaptation des formes terrestres de Jussie-

Module 3: Génétique (resp Dominique Barloy)

Dans le cadre de ce module, il s'agissait de comprendre l'adaptation de *Ludwigia grandiflora* au milieu terrestre à travers les 3 objectifs suivants :

- Le 1^{er} objectif était de déterminer si les 2 formes (morphotypes) terrestre et aquatique de Jussie étaient différentes tant dans leur développement qu'au niveau de leur métabolisme. Dans l'affirmative, cela révélerait une adaptation de la Jussie au milieu terrestre.
- Le 2nd objectif portait sur la compréhension de l'origine de cette adaptation (génétique ou non) et sur les conséquences que pouvaient avoir cette adaptation sur la dispersion de la Jussie et indirectement de sa gestion.
- Le 3^{ème} objectif consistait à valider les candidats à l'adaptation sur un panel large de différentes populations de Jussie. Cette partie, faute de temps, n'a pas été réalisée mais des échantillons ont été prélevés et stockés au congélateur à -80°C.

A – Comparaison des formes terrestre et aquatique de Jussie.

Le travail résumé ci-dessous a fait l'objet de stages de master de Julien Genitoni (M2, Master BioVIGPA, 2014) et de Kévin Billet (M2, Master BioVIGPA, 2015).

Il s'agissait de comparer les réponses de morphotypes aquatique et terrestre de *L. grandiflora* soumis à des stress d'immersion et d'émersion. Pour cela, des boutures de morphotypes aquatique et terrestre de 2 populations de *L. grandiflora* issues respectivement des marais de Mazerolles (Nantes, 44) et de l'Isac (Redon, 35) ont été soumises aux différents stress en conditions contrôlées. L'impact des stress a été évalué via des mesures morphologiques et des dosages métabolomiques.

Le travail réalisé a consisté :

- (1) à mettre au point un dispositif expérimental permettant d'étudier les réponses aux stress en conditions contrôlées.
- (2) à comparer l'impact des stress d'immersion (condition aquatique) et d'émersion (condition terrestre) sur le développement morphologique et le métabolisme des morphotypes aquatiques et terrestres.

1 – Mise au point du dispositif expérimental (J. Genitoni) :

Il a été nécessaire dans un premier temps de mettre au point le dispositif expérimental permettant un développement correct des 2 morphotypes en conditions contrôlées.

Trois dispositifs expérimentaux ont été testés, l'un sans préconditionnement des boutures, les 2 autres avec différentes durées de préconditionnement. Le dispositif retenu comprend un préconditionnement en 2 temps avec (i) 7 jours en immersion pour l'ensemble des boutures, (ii) suivi pour les boutures destinées au stress d'émersion de 7 jours en émersion et pour les boutures destinées au stress d'immersion à 7 jours en immersion. Ceci

a permis d'obtenir des boutures avec un bon enracinement et un bon conditionnement à l'émersion.

Le développement des morphotypes dans leur condition originelle, à savoir en immersion pour les morphotypes aquatiques et en émergence pour les morphotypes terrestres lors de l'application de ce préconditionnement se rapprochent de ceux observés par Haury et al (2008) lors de la comparaison en conditions naturelles des morphotypes terrestres et aquatiques. Cela se traduit par un développement plus important de l'appareil aérien (feuilles et des tiges) chez le morphotype aquatique et par un port plus ramassé ainsi qu'un développement racinaire plus important chez le morphotype terrestre. Ce dispositif a été retenu pour toutes les études ultérieures.

2 – Comparaison de l'impact des stress d'immersion et d'émersion

Les résultats présentés ici concernent les observations morphologiques et l'évolution de la biomasse une semaine après le début d'application du stress (12 variables mesurées au total) ainsi que les modifications du métabolisme mesurées sur les mêmes échantillons (expérience à court terme, a). Bien que les expériences aient été réalisées sur les morphotypes aquatiques et terrestres des marais de Mazerolles et d'Isac, la difficulté à maintenir la population du marais de l'Isac nous a conduit pour ce rapport à ne traiter que les données relatives à la population de *L. grandiflora* venant du marais de Mazerolles.

Ces données ont fait l'objet d'un article qui est en cours de révision (Billet K., Genitoni J., Bozec M., Renault D. and D. Barloy, 2017 - Aquatic and terrestrial morphotypes of the aquatic invasive plant, *Ludwigia grandiflora* showed distinct morphological and metabolomic responses. En révision dans *Ecology and Evolution*).

L'expérience a été reconduite sur une durée de 4 semaines avec une évaluation des traits morphologiques à 14 jours et 21 jours et pour les approches métabolomiques, des prélèvements à 7, 14, 21 et 28 jours (expérience à long terme, b).

2.1 – Réponses morphologiques aux stress d'immersion et d'émersion

a - À court terme (J. Genitoni)

L'analyse en composantes principales réalisée sur l'ensemble des variables étudiées montre que 46.7% de la variabilité observée différencie, d'une part, la condition terrestre et, d'autre part, la condition aquatique (Figure 1, A). L'axe 2 permet de classer les données en fonction du morphotype aquatique ou terrestre ($R^2 = 20.26\%$). Ceci indique que le milieu (aquatique ou terrestre) influence les réponses morphologiques de *L. grandiflora* et, ce, indépendamment de l'origine du morphotype.

Les analyses de variances réalisées ont montré que :

- Quelle que soit l'origine du morphotype, la Jussie **en condition aquatique** (immersion ; MTA, MAA) présente un nombre de nœuds avec racines (NbNR), un nombre de nœuds avec feuilles et racines (nbNLR) et une quantité d'eau significativement plus importante dans son appareil végétatif (Sr) qu'en condition terrestre ($p\text{-value} = 0.01 - 0.001$). Cependant, des différences significatives ont été observées en faveur du morphotype terrestre. **Le morphotype terrestre (MTA) issu du marais de Mazerolles se caractérise par un nombre de nœuds avec racines (nbNR) et avec des feuilles (nbNLR) et un nombre de bourgeons (nbNB) supérieurs à ceux présentés par le morphotype aquatique en condition aquatique (MAA) (Fig.1 B, Fig. 2. B,C).**

- **En condition terrestre, le morphotype terrestre (MTT) présente des biomasses (Matière fraîche des tiges/feuilles (FMS) et des racines (FMR); Matière sèche des tiges/feuilles (DMS) et des racines (DMR)) significativement supérieures à celles**

présentées par le morphotype aquatique (MAT) (p-value= 0.01 – 0.001 ; Fig1 A, B ; Fig. 2, A).

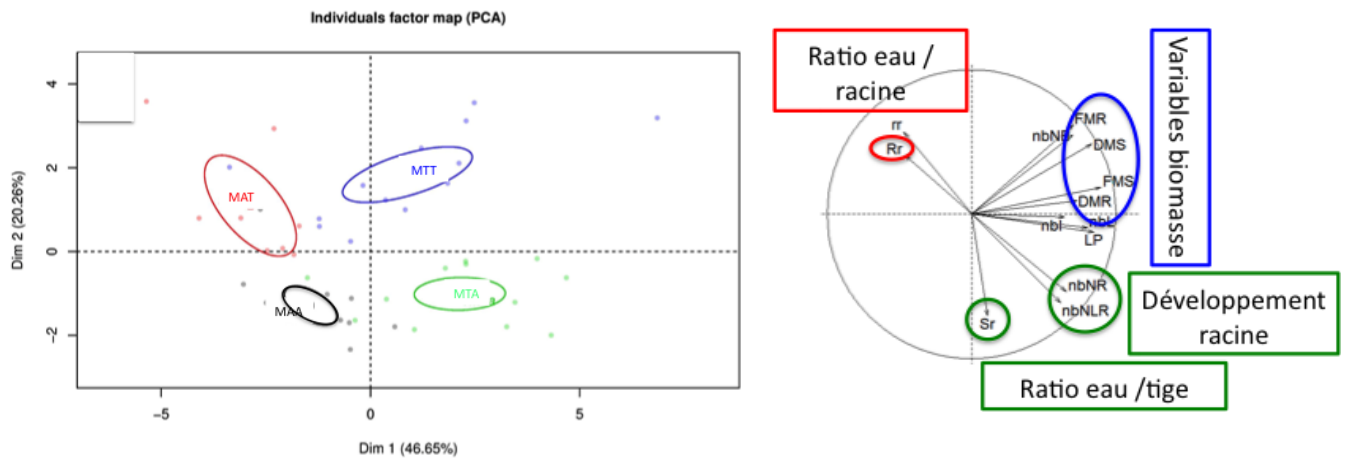


Figure 1. Analyse en composantes principales des traits morphologiques observés chez les morphotypes aquatique (MA) et terrestre (MT) conduit en condition aquatique (MAA, MTA) ou en condition terrestre (MAT, MTT).

(A) Cartographie des facteurs individuels. Chaque point représente 1 plante.

(B) Cercle des corrélations des variables étudiées. Les variables sont la longueur de la plante (LP); le nombre d'entre-nœuds (nbl); le nombre de feuilles (nbL); le nombre de nœuds avec racines (nbNR) et le nombre de nœuds avec feuilles et racines (nbNLR); le nombre de nœuds avec bourgeons seuls (nbNB) et avec bourgeons et feuilles (nbNBL) et/ou racines (nbNBLR et nbNBR); la matière fraîche des tiges/feuilles (FMS) et des racines (FMR); la matière sèche des tiges/feuilles (DMS) et des racines (DMR); ratios des matières fraîche/sec des tiges/feuilles (Sr) et des racines (Rr); et le ratio des ratios ($rr = Sr/Rr$).

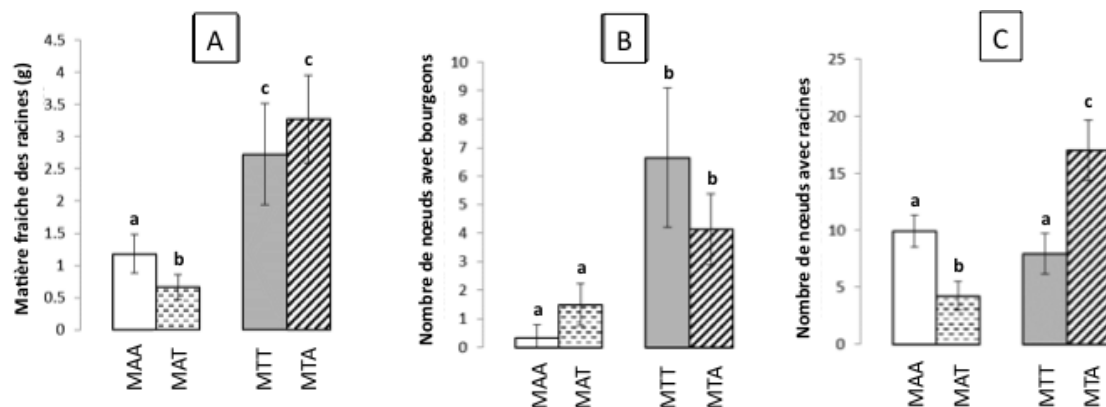


Figure 2. Variations de différents traits de *L. grandiflora* en condition aquatique (A) ou terrestre (T) pour les morphotypes aquatique (MA) ou terrestre (MT) pour la population de Mazerolles.

(a) : Matière fraîche des racines ; (b) : nombre de nœuds avec bourgeons ; (c) nombre de nœuds avec racines. Une même lettre indique qu'il n'y a pas de différence significative (p-value<0.05).

À - A long terme (K. Billet)

Les résultats observés après un mois d'expérimentation confirment ceux obtenus au bout d'une semaine. Les conditions aquatique ou terrestre (axe 1 ; Fig. 3) influent fortement l'évolution des morphotypes terrestre et aquatique, et ce, 14 jours et 28 jours ($R^2 = 48$ à T14 ; $R^2 = 59$ à T28, Fig. 3 a). L'axe 2 de l'ACP différencie les morphotypes

indépendamment des conditions, indiquant que des différences de réponses morphologiques ont été observées. Ces résultats confirment que le morphotype terrestre et le morphotype aquatique se comportent différemment et donc que **l'adaptation au milieu terrestre de *L. grandiflora* a conduit à l'apparition d'un nouveau morphotype, la forme terrestre de Jussie.**

En condition terrestre, le morphotype terrestre (MTT) présente à T28 une taille, des biomasses fraîches des racines et des feuilles/tiges, un nombre de bourgeons significativement plus importants que le morphotype aquatique (MTA) ($p\text{-value} = 0.01 - 0.001$, Fig. 3b, Fig. 4). Par contre, la répartition de l'eau dans les tiges et dans les racines est similaire entre ces 2 morphotypes (Fig. 4, données non montrées pour les tiges) ce qui pourrait expliquer qu'indépendamment de son morphotype, l'adaptation de la Jussie au milieu terrestre passe par une quantité d'eau accrue dans les racines. **Ces données confirment que l'adaptation au milieu de la Jussie a favorisé l'apparition d'un morphotype dont les capacités à se développer (biomasse) et à se propager (nombre de bourgeons) sont supérieures à celles du morphotype aquatique élevé dans les mêmes conditions.**

En condition aquatique, le morphotype terrestre (MTA) a présenté un nombre de nœuds avec racines et une biomasse fraîche des racines significativement supérieurs à ceux du morphotype aquatique (Fig. 3b ; Fig. 4). Ces résultats montrent **l'aptitude plus grande du morphotype terrestre à produire des racines en condition aquatique que le morphotype aquatique.**

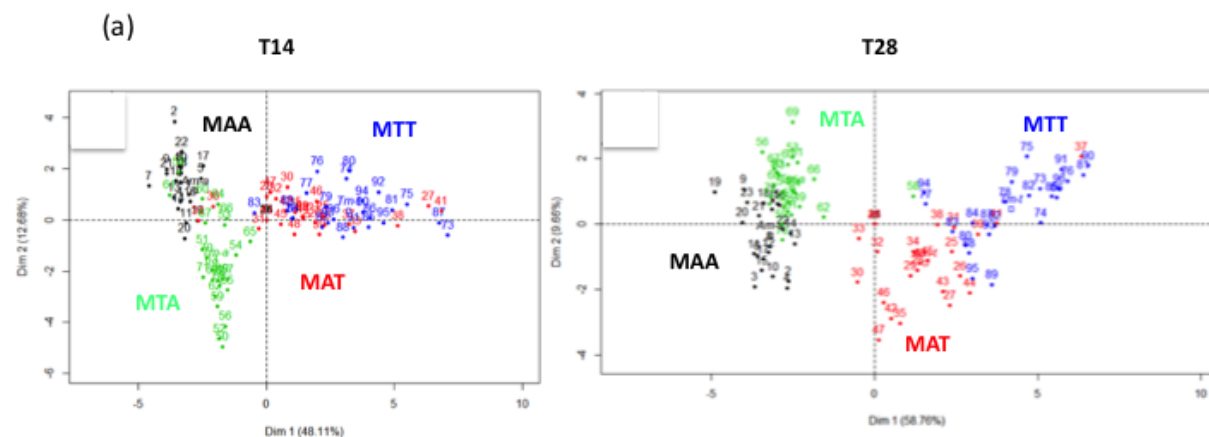


Figure 3. Analyse en composantes principales des traits morphologiques observés à 14 jours (T14) et 28 jours (T28) chez les morphotypes aquatique (MA) et terrestre (MT) conduits en conditions aquatique (MAA, MTA) ou terrestre (MAT, MTT).

(a) Cartographie des facteurs individuels. Chaque point représente 1 plante.

(b) Cercle des corrélations des variables étudiées à T28. Les variables sont la longueur de la plante (LP); le nombre d'entre-nœuds (nbl); le nombre de feuilles (nbl); le nombre de nœuds avec racines (nbNR) et le nombre de nœuds avec feuilles et racines (nbNLR); le nombre de nœuds avec bourgeons seuls (nbNB) et avec bourgeons et feuilles (nbNBL) et/ou racines (nbNBLR ou nbNBR); la matière fraîche des tiges/feuilles (FMS) et des racines (FMR); la matière sèche des tiges/feuilles (DMS) et des racines (DMR); ratios des matières fraîche/sec des tiges/feuilles (Sr) et des racines (Rr); et le ratio des ratios ($rr = Sr/Rr$).

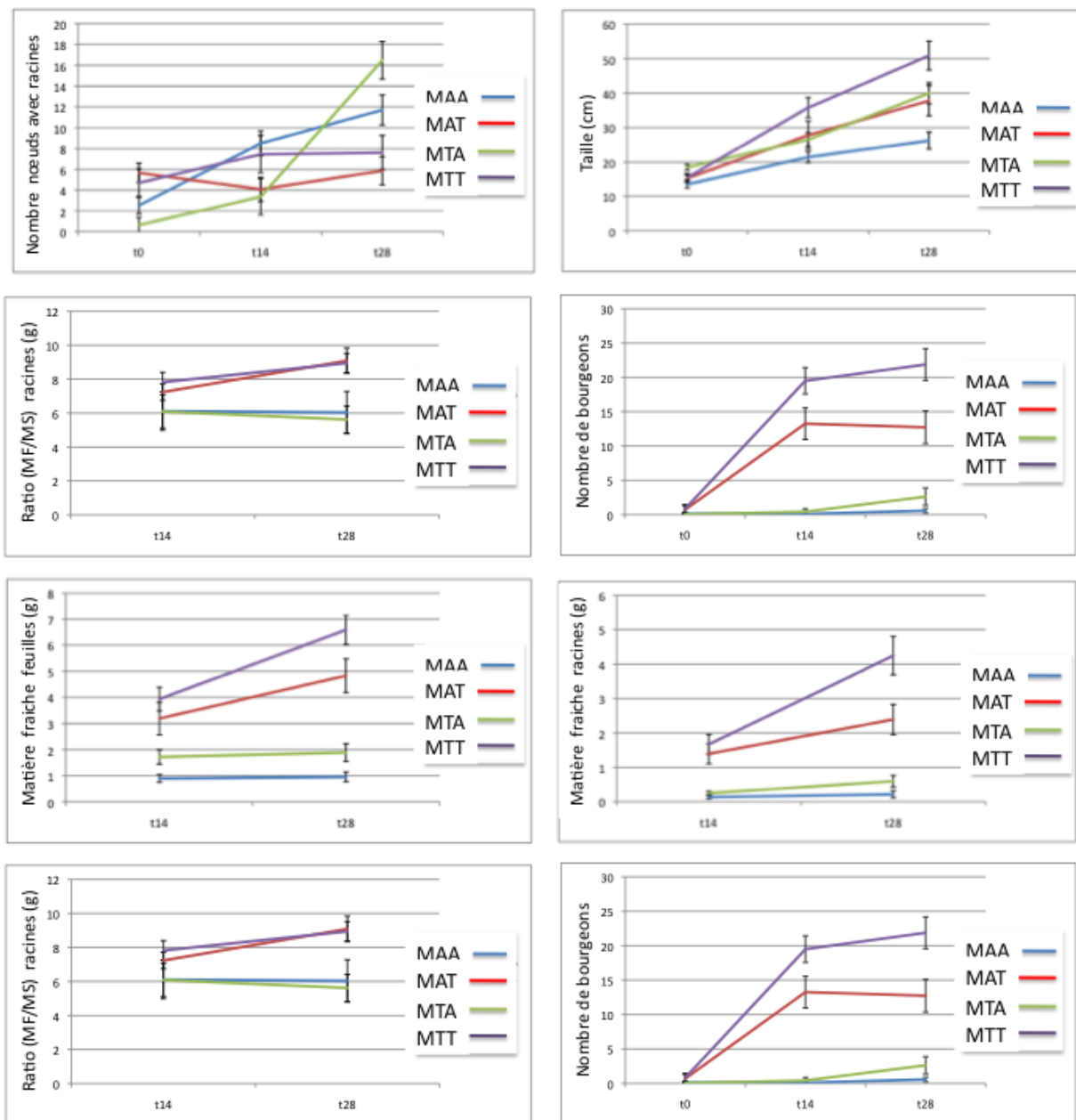


Figure 4. Evolution de différents traits de *L. grandiflora* en condition aquatique (A) ou terrestre (T) pour les morphotypes aquatique (MA) ou terrestre (MT) pour la population de Mazerolles sur 28 jours. Matière fraîche des racines ; Nombre de nœuds avec bourgeons ; Nombre de nœuds avec racines. Une même lettre indique qu'il n'y a pas de différence significative (p -value < 0.05).

2.2 – Réponses métabolomiques des morphotypes terrestre et aquatique aux stress d'immersion ou d'émersion (J. Genitoni, K. Billet).

Le protocole utilisé est le suivant : 7 jours après le début du traitement (cf point I), 6 plantes par morphotype et condition ont été prélevées en séparant d'une part les racines et d'autre part la tige et les feuilles et immédiatement congelées dans de l'azote liquide. Trois répartitions biologiques ont ainsi été réalisées.

Le profilage métabolomique a été effectué en collaboration avec David Renault (Université de Rennes 1). Chaque échantillon a été broyé dans l'azote liquide et les métabolites sont extraits pour analyse par GC-MS (Chromatographie en phase gazeuse (GC) couplée à un spectromètre de masse (MS)). Le profilage métabolomique réalisé s'intéresse à 55

métaboliques impliqués de façon générique dans des réponses aux stress comme les sucres (glucose, amidon, ...), les acides aminés (leucine, valine, ...), les acides organiques (malate, glycerate, ...).

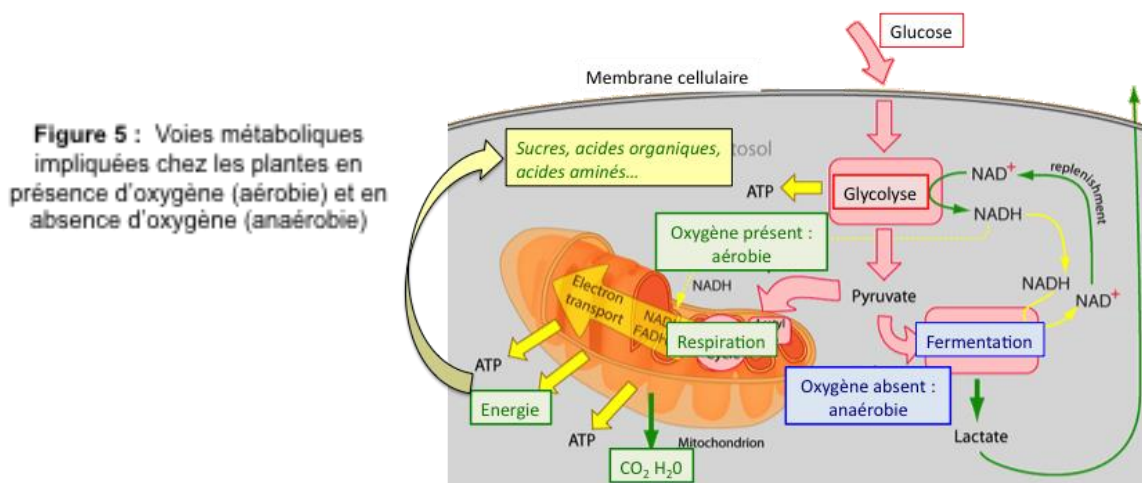
Une seconde expérience sur 28 jours a été conduite avec des prélèvements à 7, 14, 21 et 28 jours. Les profilages métabolomiques ont été faits et les données obtenues sont en cours d'analyse. Ne seront présentés ici que les résultats obtenus après 7 jours d'expérience.

Afin de faciliter la compréhension des résultats obtenus, une synthèse sur l'implication des voies métaboliques impliquées chez les plantes en présence ou en absence d'oxygène seront présentées ci-dessous (Fig. 5) :

- La Jussie en milieu terrestre se développe dans un sol gorgé d'eau de type hypoxique (faible concentration d'oxygène). Ceci conduit à la situation suivante : au niveau racinaire, la Jussie est dans un milieu hypoxique et au niveau des tiges et des feuilles, dans un milieu où l'oxygène est accessible (air).

- En milieu aquatique, la Jussie (racines et tiges/feuilles) se développe dans un milieu pauvre en oxygène (situation anoxie avec peu ; voire pas d'oxygène).

Les plantes qui se développent en condition d'anoxie ou d'hypoxie vont mobiliser la voie anaérobie, à savoir la glycolyse (*transformation du glucose en énergie, ATP*) et la fermentation (production de lactate) et n'utilise pas la voie aérobie, à savoir la respiration (Fig. 5). Ceci est attendu pour la Jussie en condition aquatique. Les plantes qui peuvent facilement accéder à l'oxygène vont quand à elles mobiliser la glycolyse et la respiration (production de CO_2) et pas la fermentation. L'attendu pour la Jussie en condition terrestre sera une mobilisation de la voie aérobie pour son appareil végétatif aérien et de la voie anaérobie pour son système racinaire.



Les résultats obtenus pour les grandes familles de métabolites sont résumés dans le tableau 1 et seront détaillées ci-dessous par organe analysé.

Tableau 1 : Variations des quantités de métabolites dans les 'tiges et feuilles' et les racines pour les morphotypes aquatique et terrestre en fonction de la condition
Morphotype aquatique en conditions aquatique (MAA) ou terrestre (MAT) ; Morphotype terrestre en conditions aquatique (MTA) ou terrestre (MTT). (++) : métabolite en quantité importante ; (+) métabolite en quantité moyenne ; métabolite peu (-) ou pas présent (--).

Tiges / Feuilles	MAA	MAT	MTT	MTA
Sucres	-	++	+++	-
Acides aminés	-	--	--	+
Acides organiques	-	+	++	+
Racines	MAA	MAT	MTT	MTA
Sucres	-	++	++	-
Acides organiques		++	++	

a - Résultats du profilage métabolomique des tiges et des feuilles

- **En condition terrestre**, nous avons observé que les 2 morphotypes (MAT et MTT) ont produit une **quantité importante de sucres** (arabinose, fructose, ...), en particulier pour le morphotype terrestre (implication de la respiration) (Fig. 6 A, B). Par ailleurs, les 2 morphotypes ont montré une faible production d'acides aminés (isoleucine, valine...; Fig. 6 C, D). Le morphotype terrestre contient significativement plus d'acides organiques que le morphotype aquatique (Intervalle de confiance, $\alpha=0.05$). Il s'agit par exemple du malate ($\text{ratio}_{(\text{MTT}/\text{MAT})} = 2.11$; Fig.6, E) et du glycerate ($\text{ratio}_{(\text{MTT}/\text{MAT})} = 4.65$, Fig.6, F).

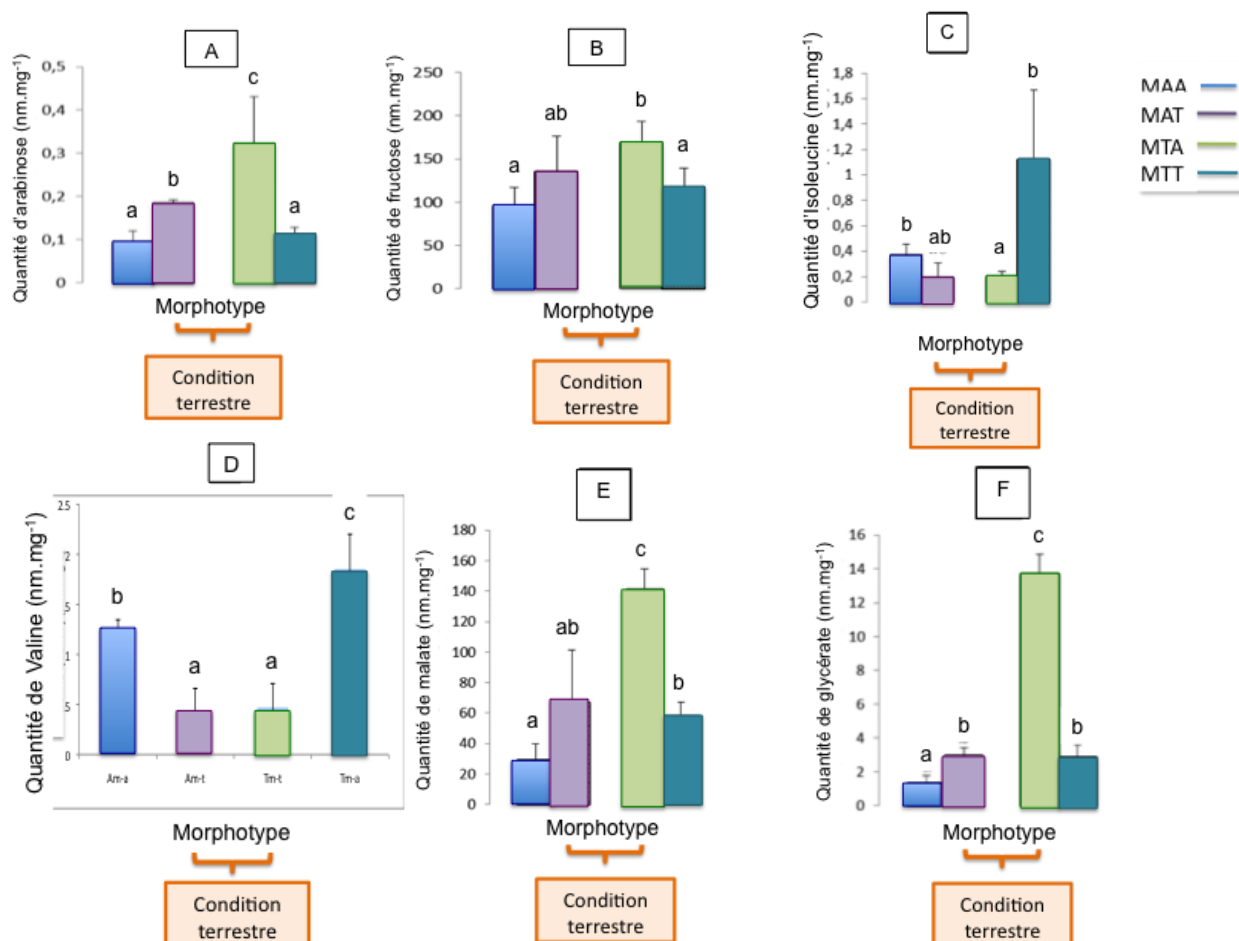


Figure 6. Quantités de métabolites dans les feuilles et tiges des morphotypes terrestre et aquatique élevés en conditions terrestre et aquatique. A: Arabinose; B: Fructose; C: Isoleucine ; D: Valine ; E: Malate; F: Glycerate

- **En condition aquatique**, les tiges et feuilles du morphotype terrestre présentent des contenus plus élevés pour 16 des 22 métabolites étudiés, que ceux observés chez le morphotype aquatique (Intervalle de confiance, $\alpha=0.05$). Il s'agit des acides organiques comme le glycerate ($\text{ratio}_{(\text{MTA}/\text{MAA})} = 2.19$, Fig.6, F), le malate ($\text{ratio}_{(\text{MTA}/\text{MAA})} = 1.98$, Fig.6, E) et aussi de beaucoup d'acides aminés comme l'aspartate ($\text{ratio}_{(\text{MTT}/\text{MAA})} = 2.86$, données non montrées). Le morphotype terrestre en condition aquatique s'est également différencié par des quantités d'isoleucine et de valine significativement supérieures à celles trouvées chez le morphotype aquatique mais également supérieures à celles trouvées chez les 2 morphotypes en condition terrestre ($p\text{-value} < 0.003$, Fig.6 C, D).

b - Résultats du profilage métabolomique des racines

D'une manière générale, tous les sucres mesurés dans les tissus racinaires (implication de la glycolyse) sont en concentrations plus faibles chez le morphotype aquatique en condition aquatique que chez le morphotype terrestre en condition terrestre.

Par ailleurs, en **condition terrestre** (T), et indépendamment du morphotype, de **plus grandes quantités de sucres** comme l'arabinose ($\text{ratio}_{(\text{T}/\text{A})} = 2.51$; $P < 0.05$; Fig.7, A), le

fructose ($\text{ratio}_{(T/A)}=1.43$; $P<0.05$; Fig.7, B), le malate ($\text{ratio}_{(T/A)}=2.91$; $P<0.01$; Fig.7, C) et le mannose ($\text{ratio}_{(T/A)}=2.81$; $P<0.01$; Fig.7, D) ont été trouvées par rapport à **la condition aquatique (A)**.

En condition aquatique, le morphotype terrestre a un profil de sucres similaire à celui du morphotype aquatique.

L'étude intégrative de ces données via l'utilisation du logiciel Metaboanalyst © a permis de montrer que 4 voies métaboliques étaient altérées dans les racines. Elles concernent toutes le métabolisme des sucres, en particulier celles du galactose, du fructose et du mannose ainsi que la synthèse d'amidon. Ces voies semblent mobilisées dans les racines du morphotype terrestre en condition terrestre et dans une moindre mesure chez le morphotype aquatique en condition terrestre.

c – Interprétation des résultats

Un schéma synthétique des résultats obtenus est proposé dans la figure 8 et la figure 9.

- **En condition terrestre**, nous avons constaté la présence d'une **quantité importante de sucres dans les racines** des 2 morphotypes (fig. 8, droite). Il est rapporté dans la bibliographie que pour les espèces aquatiques des milieux humides montrant un haut niveau de tolérance à un milieu anoxique (faible quantité d'oxygène), la présence de réserves de glucides tels les sucres (fructose) et du maintien de la fermentation éthanolique (acides organiques, mannose) est nécessaire pour maintenir la glycolyse et le métabolisme énergétique en général. L'augmentation du fructose et du mannose révèle les besoins énergétiques des plantes se développant en milieu terrestre et qui traduisent une augmentation des activités glycolytiques. Ainsi, les 2 morphotypes semblent capables de maintenir la fermentation éthanolique et de produire des réserves suffisantes de sucres pour maintenir la glycolyse et le métabolisme énergétique ce qui conforte notre postulat de départ.

Par contre, nous avons observé **une quantité faible d'acides aminés dans les tiges et les feuilles** chez les 2 morphotypes ce qui suggère leur dégradation par la Jussie en milieu terrestre (fig 8, gauche). Il est rapporté que les acides aminés (valine, leucine, Isoleucine) sont capables de promouvoir leur propre dégradation, fournissant ainsi une source de carbone alternative aux plantes en situation stressante. Ces métabolites jouent un rôle important dans l'osmoprotection des plantes stressées. Ces résultats révèlent peut être que le milieu terrestre est perçu comme un milieu stressant pour la Jussie.

Cependant, nous avons montré que le morphotype terrestre avait une biomasse racinaire et une biomasse des feuilles/tiges (fraîche et sèche) supérieures à celles du morphotype aquatique. **Ainsi, bien que les 2 morphotypes semblent mobiliser les mêmes voies métaboliques, seul le morphotype terrestre a été capable d'ajuster son métabolisme face à ce stress et a maintenu une croissance efficace. Cette performance du morphotype terrestre peut traduire une meilleure tolérance de ce morphotype à des conditions de milieu anoxique/hypoxique contraignantes. Quant au morphotype aquatique, s'il semble percevoir le stress, il n'a pas montré dans nos conditions expérimentales de capacités à y répondre ce qui a impacté son développement.**

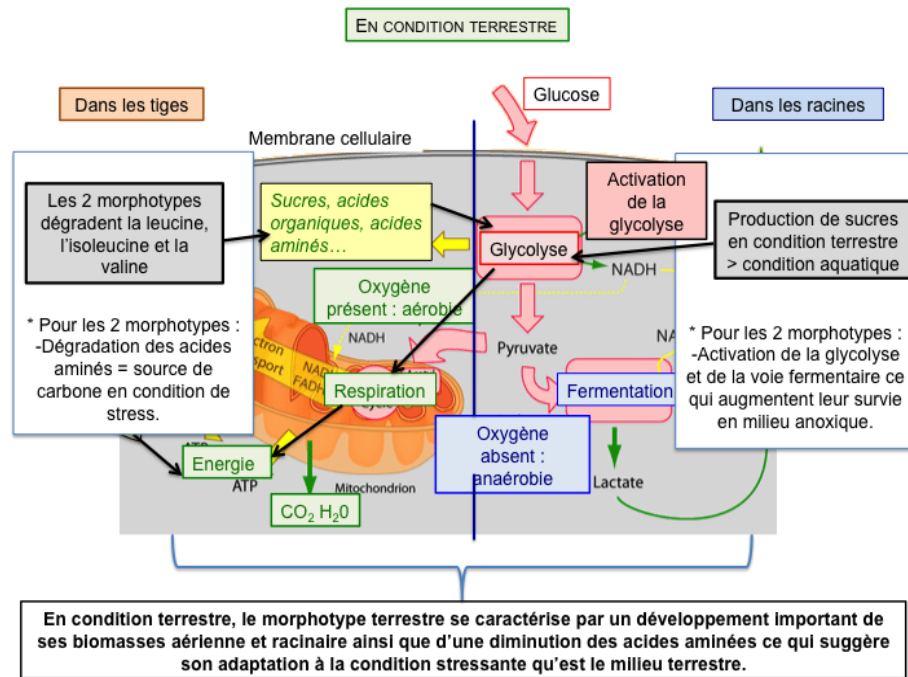


Figure 8 : Réponses adaptatives de la Jussie au milieu terrestre.

En condition aquatique, le morphotype terrestre a produit une quantité significativement plus importante d'acides aminés dans les feuilles que le morphotype aquatique. Or, il a été montré que les plantes peuvent accumuler des acides aminés pour protéger leurs cellules des dommages causés par les stress. Il semble donc que le morphotype terrestre perçoit la condition aquatique comme stressante et soit capable d'ajuster son métabolisme pour se protéger de ce stress, et ce sans impacter la biomasse de son appareil végétatif. **En condition aquatique, le morphotype terrestre a également su ajuster son métabolisme à ce milieu anoxique.**

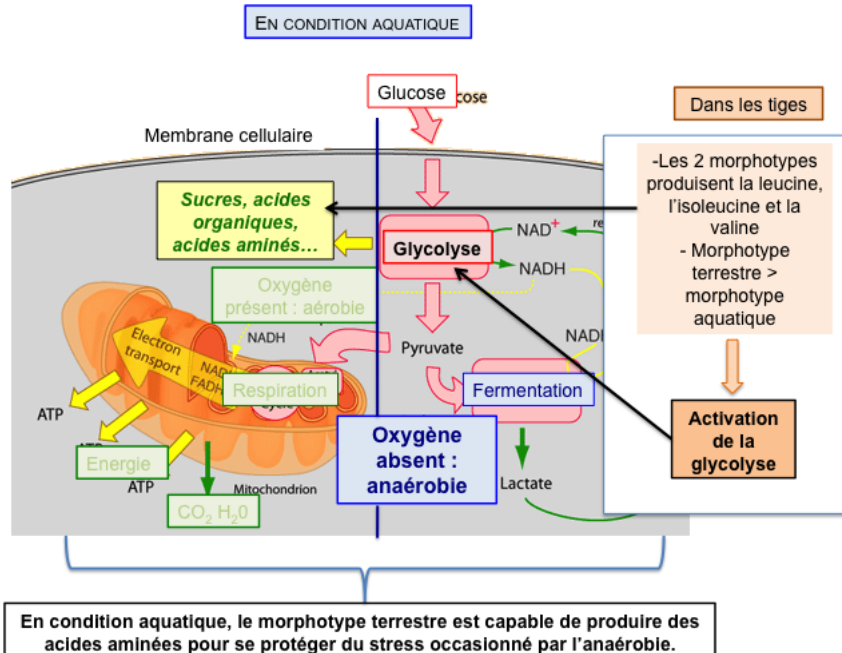


Figure 9 : Réponses adaptatives de la Jussie au milieu aquatique.

B – COMPREHENSION DE L'ORIGINE DE L'ADAPTATION EN MILIEU TERRESTRE

Afin de comprendre l'origine de l'adaptation en milieu terrestre de la Jussie et indirectement des nouvelles aptitudes de *L. grandiflora*, j'ai posé l'hypothèse que les différences observées dans le cycle de développement de la forme aquatique et de la forme terrestre étaient à l'origine de cette adaptation. Ainsi, l'alternance des cycles subie par la forme terrestre de Jussie contribue à son adaptation.

En effet, la forme aquatique de Jussie est complètement immergée durant une grande partie de l'année (figure 10). Au printemps après apparition de tiges érigées, une partie de son appareil végétatif (tige et feuilles) est émergée. La forme terrestre de Jussie, quant à elle, passe 6 mois de l'année complètement immergée et quand l'eau se retire des prairies inondées, son appareil végétatif aérien (tiges et feuilles) est émergé durant 6 mois. Cette différence de contraintes hydriques, et indirectement de stress hydriques, doit participer à l'adaptation de la Jussie en milieu terrestre et contribuer à l'apparition de la forme terrestre avec des capacités adaptatives accrues par rapport à la forme aquatique.

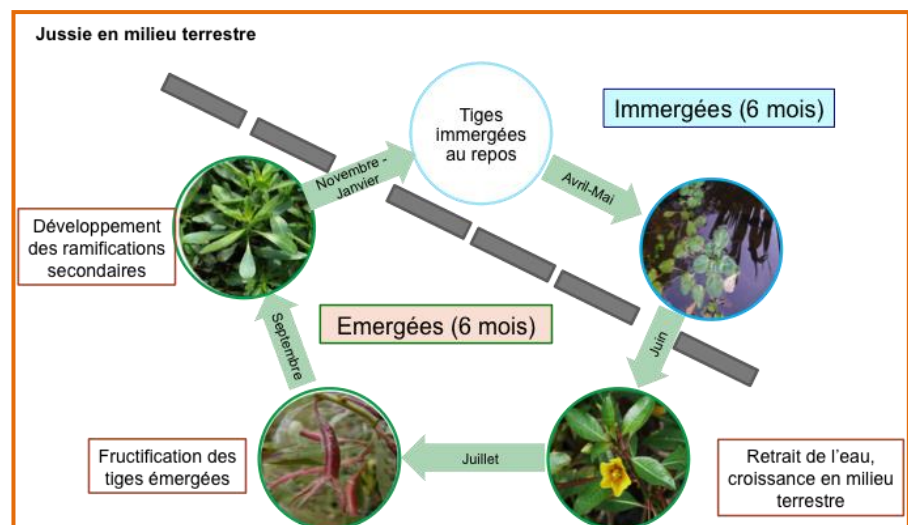
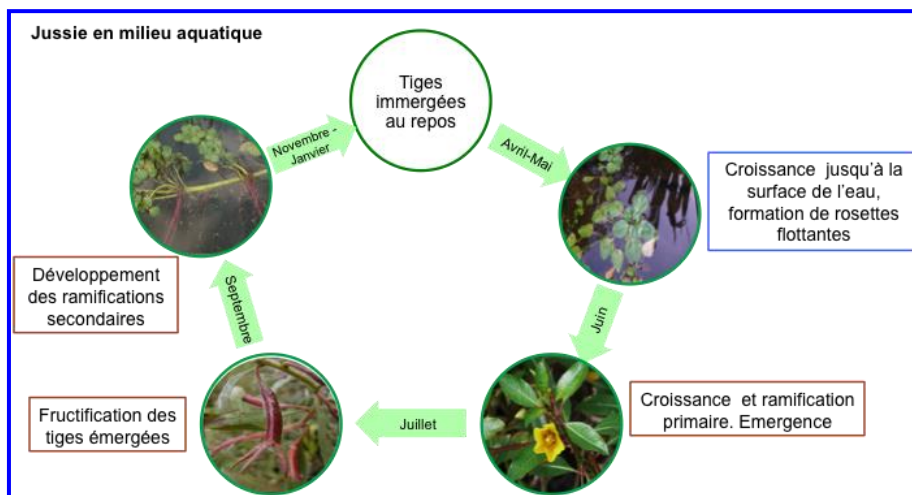


Figure 10 : Cycle de développement de la Jussie en milieu aquatique ou en milieu terrestre.

1 – Effet de l’alternance sur la forme terrestre de Jussie

Afin d’évaluer l’effet de l’alternance sur la forme terrestre, des boutures enracinées du morphotype terrestre ont été conditionnées soit en condition terrestre, soit en condition aquatique, soit en alternant les 2 conditions toutes les semaines ce qui constitue un cycle d’alternance. Deux cycles d’alternance ont été ainsi effectués. Des mesures des traits morphologiques et de biomasse ont été réalisées sur 2 répétitions biologiques à l’issue du 1^{er} et du 2nd cycles. Trois répétitions biologiques ont été réalisées pour faire des analyses métabolomiques. Seuls seront présentés ici les résultats des observations des traits morphologiques et de biomasse car les analyses métabolomiques n’ont pas encore été réalisées.

A l’issue du 1^{er} cycle d’alternance (T14) et du second cycle d’alternance (T28), les ACP obtenues (fig. 11) montrent que la condition discrimine le plus les traits observés ($R^2= 43$ à 53 %). Ainsi les variables observées pour le morphotype terrestre sont plus proches en condition terrestre ou suite à l’alternance que lorsque qu’il croît en condition aquatique. L’axe 2 révèle des différences entre la condition terrestre et l’alternance ($R^2=10\%$).

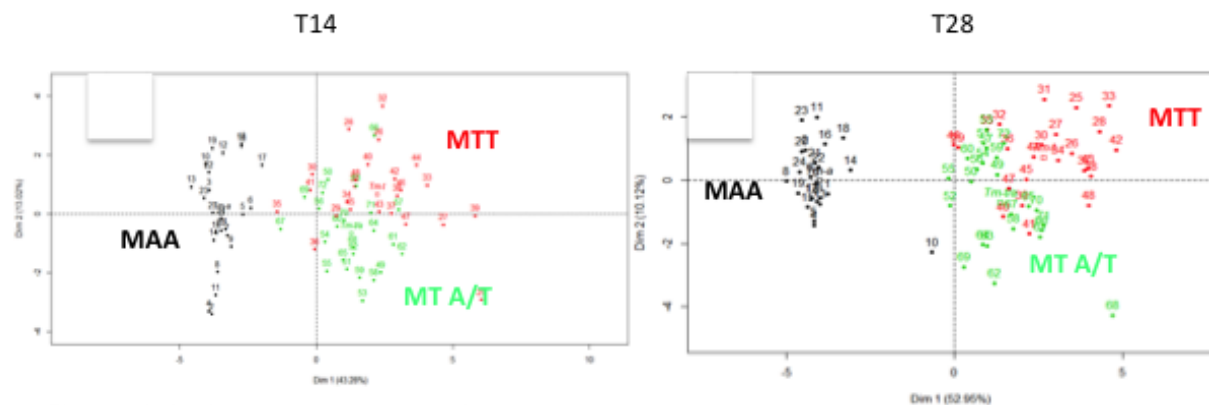
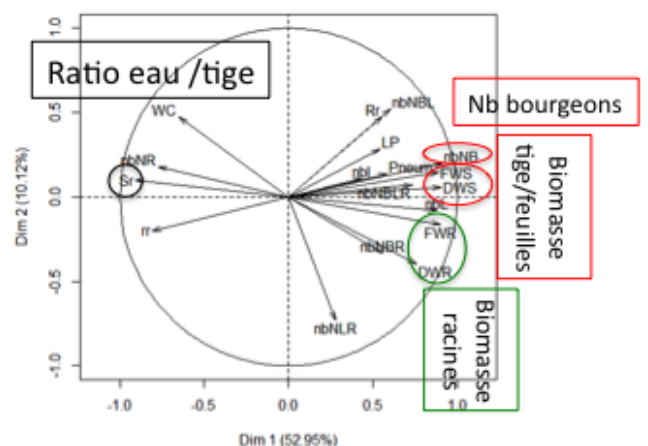


Figure 11. Analyse en composantes principales des traits morphologiques observés à 14 jours (T14) et 28 jours (T28) chez le morphotype terrestre (MT) conduits en conditions aquatique (MTA), en terrestre (MTT) ou en alternance (MT T/A).

(a) Cartographie des facteurs individuels. Chaque point représente 1 plante.

(b) Cercle des corrélations des variables étudiées à T28. Les variables sont la longueur de la plante (LP); le nombre d’entre-nœuds (nbl); le nombre de feuilles (nbl); le nombre de nœuds avec racines (nbNR) et le nombre de nœuds avec feuilles et racines (nbNLR); le nombre de nœuds avec bourgeons seuls (nbNB) et avec bourgeons et feuilles (nbNBL) et/ou racines (nbNBLR ou nbNBR); la matière fraîche des tiges/feuilles (FMS) et des racines (FMR); la matière sèche des tiges/feuilles (DMS) et des racines (DMR); ratios des matières fraîche/sèche des tiges/feuilles (Sr) et des racines (Rr); et le ratio des ratios ($rr = Sr/Rr$).



Les ANOVA réalisées pour les différentes variables présentées dans la figure 12 mettent en évidence des effets significatifs pour les morphotypes, condition, temps ainsi que les doubles interactions ($P\text{-value}= 0.001$ et 0.0001).

Le morphotype terrestre, ayant subi 2 cycles d'alternance (T28), présente une taille similaire à celle observée en condition aquatique et inférieure à celle obtenue en condition terrestre. Le nombre de nœuds avec racines est similaire pour la condition terrestre et l'alternance est inférieure à celle obtenue en condition aquatique. Le nombre de bourgeons produit suite à l'alternance est bien supérieur à celui produit en condition aquatique et est proche bien qu'inférieur à celui observé en condition terrestre.

Au niveau des biomasses, le morphotype terrestre ayant subi l'alternance (MT A/T ; à T28) présente des matières fraîche et sèche des feuilles intermédiaires par rapport à celles observées en conditions aquatique et terrestre (MTA, MTT) ; une allocation de l'eau similaire à celle obtenu en condition terrestre et inférieure à celle observé en condition aquatique (Fig. 12). En ce qui concerne les racines, le morphotype terrestre ayant subi l'alternance à T28 a produit des biomasses fraîche et sèche équivalentes à celles développées en condition terrestre. L'allocation de l'eau dans les racines est identique entre les conditions terrestre et d'alternance (MTT, MT A/T) (Fig. 12).

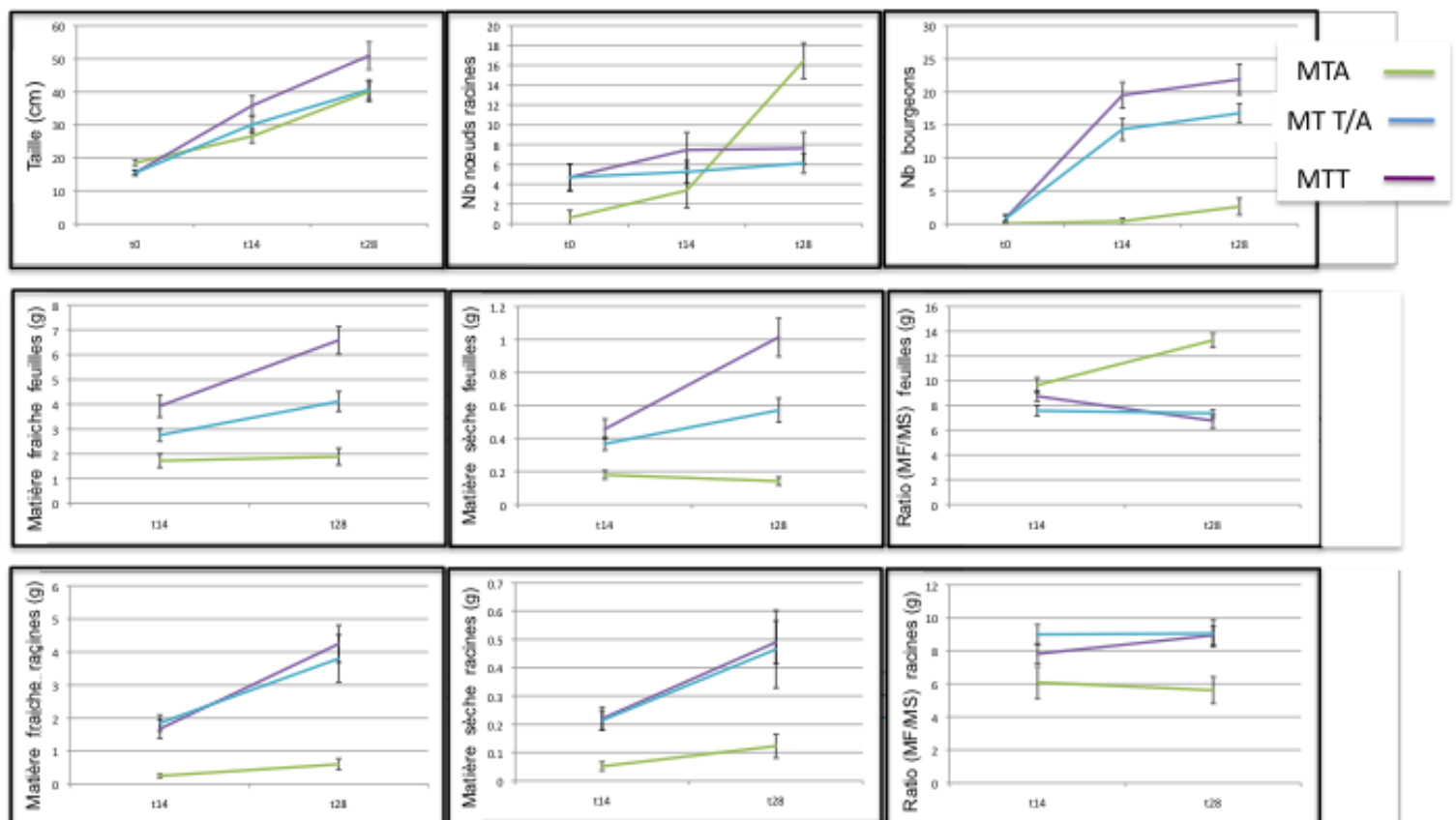


Figure 12 : Evolution de différents traits de *L. grandiflora* en condition aquatique (A), en condition terrestre (T) ou en alternance (T/A) pour le morphotype terrestre (MT) pour la population de Mazerolles après un (T14) ou deux (T28) cycle d'alternance.

Matière fraîche des racines ; Nombre de nœuds avec racines ; Nombre de nœuds avec bourgeons ; Matières fraîche et sèche des tiges et des racines ; ratio (MF/MS) des feuilles et des racines (IC<0.05)

Ces observations sur le développement du morphotype terrestre en alternance montrent que l'alternance réduit la croissance de la forme terrestre de Jussie. Ceci peut traduire la nécessité pour elle de réajuster son métabolisme à ces contraintes de milieu (tableau n°2). Au niveau de la biomasse, nous avons constaté que l'alternance a impacté le développement de l'appareil aérien mais pas celui du système racinaire. En effet, l'alternance ne semble pas avoir perturbé le développement des racines qui est équivalent à

celui observé en condition terrestre. Ceci peut s'expliquer par des conditions équivalentes de sol saturé en eau (hypoxie) en condition terrestre et en alternance. Par contre, le passage successif de l'appareil aérien d'un milieu saturé en eau à un environnement plus sec doit obliger la Jussie à s'adapter à ce stress hydrique en détournant une partie de son énergie pour cet ajustement métabolique. Cette observation peut être corrélée à la diminution de la croissance observée. Par ailleurs, le morphotype terrestre, suite à l'alternance, semble capable d'allouer l'eau dans les différents organes de la plante comme en condition terrestre. La capacité à se propager *via* la production de bourgeons est faiblement impactée par l'alternance par comparaison avec la condition terrestre.

2 – Effet de l'alternance sur la forme aquatique de Jussie

Une expérimentation similaire à celle décrite en 1 a été conduite pour la forme aquatique de Jussie. Comme précédemment, ne seront présentés ici que les résultats des observations morphologiques et de biomasse, les analyses métabolomiques n'ayant pas encore été réalisées.

L'ACP réalisée à T28, après 2 cycles d'alternance, montre que l'axe 1 discrimine la condition terrestre (MAT, MTT) des conditions aquatique et d'alternance (MAA, MA A/T) ($R^2=40\%$). L'axe 2 sépare la forme aquatique en conditions aquatique et terrestre (MAA, MAT) de la forme terrestre en terrestre (MTT) et de la forme aquatique ayant subi l'alternance (MA T/A) (Fig. 13). Le cercle des corrélations révèle que les variables de biomasse (racines et tiges) et le ratio de l'eau dans les tiges caractérisent la forme aquatique d'une part en condition terrestre et d'autre part en condition aquatique (Fig. 13).

Les mêmes variables que celles étudiées pour la forme terrestre de Jussie sont présentées ici et seront comparées sur la base des intervalles de confiance ($p=0.05$) (Fig. 14).

Nous constatons que pour les variables étudiées liées à la biomasse ((matière fraîche et sèche de l'appareil aérien (feuilles/tiges) et des racines), les valeurs observées sont similaires entre le morphotype terrestre et le morphotype aquatique en condition terrestre (MTT, MAT). Ces dernières sont supérieures à celles présentées en condition aquatique ou en alternance (MAA, MA A/T). La matière fraîche des racines ainsi que la matière sèche des racines et des tiges des plantes ayant subi l'alternance (MA A/T) sont quant à elles supérieures à celles présentées par les plantes s'étant développées en aquatique (MAA).

Les plantes ayant subi l'alternance ont un nombre de nœuds avec racines similaires à celui obtenu pour le morphotype terrestre en condition terrestre et supérieur à celui observé en condition aquatique.

Par contre, dans cette expérience, aucune différence de taille entre les différents morphotypes et conditions n'a été montrée.

Le morphotype aquatique qui a subi l'alternance produit un nombre de bourgeons équivalent aux plantes en condition aquatique. Par contre le nombre de bourgeons est plus faible que ceux produits en condition terrestre.

T28

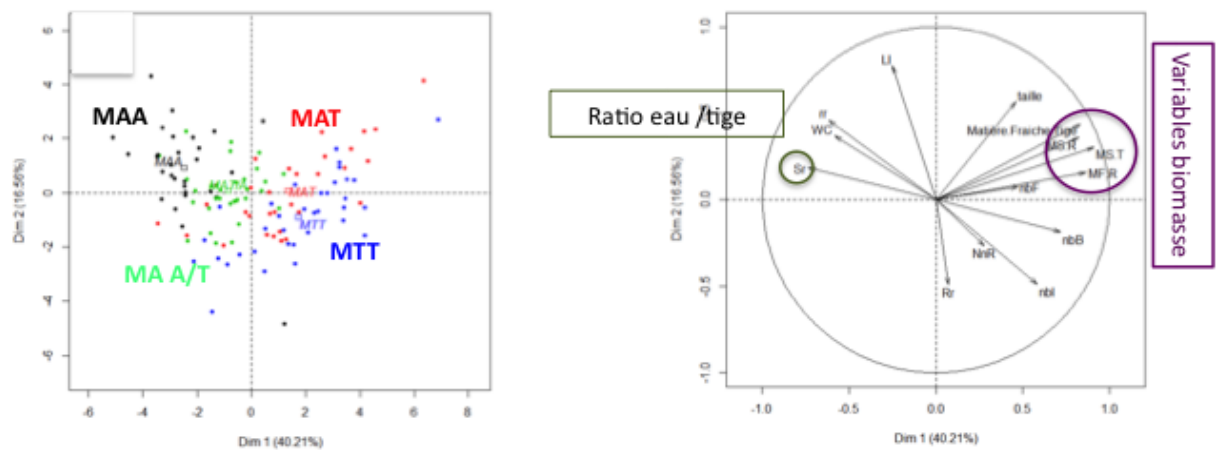


Figure 13. Analyse en composantes principales des traits morphologiques observés à 28 jours (T28) chez le morphotype aquatique (MA) conduits en conditions aquatique (MAA), en terrestre (MAT) ou en alternance (MA T/A) et du morphotype terrestre conduit en condition terrestre (MTT)

- Cartographie des facteurs individuels. Chaque point représente 1 plante ; Cercle des corrélations des variables étudiées à T28.

Les variables sont la longueur de la plante (LP) ; le nombre d'entre-nœuds (nbl); le nombre de feuilles (nbF) ; le nombre de nœuds avec racines (nbNR) et le nombre de nœuds avec feuilles et racines (nbNFR) ; le nombre de nœuds avec bourgeons seuls (nbNB) et avec bourgeons et feuilles (nbNBL) et/ou racines (nbNBLR et nbNBR) ; la matière fraîche des tiges/feuilles (FMS) et des racines (FMR) ; la matière sèche des tiges/feuilles (DMS) et des racines (DMR) ; ratios des matières fraîche/sèche des tiges/feuilles (Sr) et des racines (Rr) ; et le ratio des ratios ($rr = Sr/Rr$).

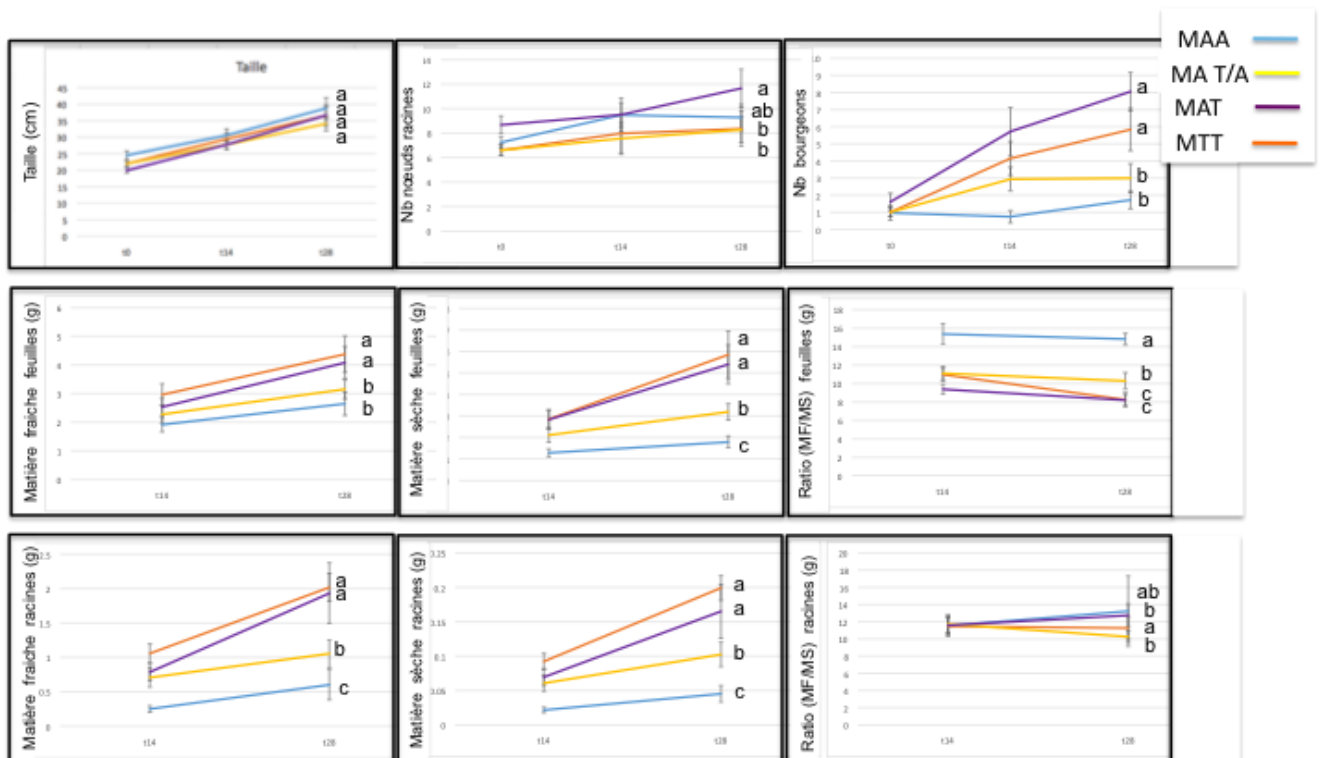


Figure 14 : Evolution de différents traits de *L. grandiflora* en condition aquatique (A), en condition terrestre (T) ou en alternance (T/A) pour le morphotype aquatique (MA) et pour le morphotype terrestre (MT) pour la population de Mazerolles après un (T14) ou deux (T28) cycle d'alternance.

Matière fraîche des racines ; Nombre de nœuds avec racines ; Nombre de nœuds avec bourgeons ; Matières fraîche et sèche des tiges et des racines ; ratio (MF/MS) des feuilles et des racines ($IC < 0.05$).

3 – Conclusion

En conclusion, les résultats obtenus montrent que l'alternance de cycles d'immersion et d'émersion impacte le développement aussi bien du morphotype terrestre que du morphotype aquatique. Ainsi, les biomasses de l'appareil aérien (Matières fraîche et sèche) pour les 2 morphotypes sont inférieures à celles observées en condition terrestre (Tableau 2). Par contre, les biomasses observées en alternance restent supérieures à celles obtenues pour les 2 morphotypes en condition aquatique.

Tableau n°2 : Synthèse des variations des traits observés chez le morphotype terrestre (orange) et le morphotype aquatique (bleu) ayant subi 2 cycles d'alternance (T28) comparés aux autres morphotypes x condition. Valeur supérieure (>) ; valeur identique (=) ; valeur inférieure (<).

	<i>MTT</i>	<i>MT/A</i>	<i>MTA</i>	<i>MTT</i>	<i>MAT</i>	<i>MA T/A</i>	<i>MAA</i>
Taille	>	=	=	=	=	=	=
Nœuds / racines	=	=	>	=	>	=	> / =
Bourgeons	=	=	<	>	>	=	=
MF et MS tige/feuille	>	=	<	>	>	=	<
MS et MF racine	=	=	<	>	>	=	<
Eau	=	=	<				

Par ailleurs, le morphotype terrestre semble mieux s'adapter à l'alternance que le morphotype aquatique. En effet, l'alternance a affecté les biomasses racinaires chez le morphotype aquatique, ce qui n'est pas le cas chez le morphotype terrestre. De même, le morphotype aquatique en alternance a produit un nombre de bourgeons équivalent à celui produit en condition aquatique, plus faible que celui observé en condition terrestre. Ceci peut traduire une capacité à se propager moindre du morphotype aquatique, ce qui est moins le cas pour le morphotype terrestre.

Ces résultats corroborent l'hypothèse de l'influence de l'alternance sur l'adaptation de la Jussie en milieu terrestre.

Partie C : Bilan, Perspectives – Résumé opérationnel

1 – Avancées sur l'étude de la biologie et de l'écologie des populations, et les implications pour la gestion.

1.1. Comparaison des deux espèces

La comparaison de la biologie et de l'écologie des deux espèces permet de mieux analyser les risques dus à la colonisation des prairies par ces deux espèces.

Il en ressort que

- *Ludwigia peploides* est plus inféodée aux milieux les plus humides, et, lorsqu'elle est en mélange avec *L. grandiflora*, elle régresse ;
- *L. grandiflora* est la principale espèce se développant dans les prairies inondables les plus sèches et résiste bien à des conditions de sécheresse pendant des années ;
- Les deux espèces sont assez fréquemment présentes en même temps sur les sites ;
- Les deux espèces forment fréquemment des capsules (quasiment systématiquement pour *L. peploides*, de façon plus irrégulière et parfois au bout de quelques années de présence pour *L. grandiflora*) ;
- Si la germination en conditions expérimentales est avérée, elle s'exprime plus rarement *in situ*.

1.2 Dynamiques de colonisation et risques de colonisation

Les dynamiques de colonisation sont très variables d'une année à l'autre et semblent dépendre à la fois des conditions climatiques, mais aussi hydrologiques.

Dans le cadre général de l'évaluation des risques de colonisation (en fait toutes les zones inondables, les réseaux hydrographiques dont les fossés et les points d'eau), les colonisations seront plus ou moins importantes, et on peut même observer une régression des populations selon le gel et/ou la sécheresse.

La formation et la dispersion des propagules (boutures, mais aussi graines et capsules) sont donc des étapes clés du processus de colonisation, associées à un suivi des niveaux des eaux et des zones inondables. Il est donc indispensable :

- De limiter la formation de ces propagules,
- De limiter leur dispersion.

Par ailleurs (cf études pilotées par D. Barloy), les formes terrestres de Jussie sont particulièrement résistantes au stress lié à l'exondation, ce qui justifie pleinement une attention particulière à ces formes et à leur colonisation des prairies.

1.3 – Conséquences pour la gestion

Compte tenu des résultats sur la biologie et la colonisation, **la première recommandation est de lutter préventivement**, la gestion curative étant souvent difficile, voire impossible, et ne pouvant réellement aboutir à une éradication, même locale, de la Jussie.

La gestion préventive implique donc la limitation de la formation et de la dispersion des propagules par des actions sur la plante (fauche, limitation de la formation de bouture, salinisation des réseaux impliquant alors la mortalité des plants en place et *a fortiori* des boutures circulantes), mais aussi par l'aménagement des milieux avec des barrages à boutures (mécaniques ou par des barrières végétales).

La gestion curative implique d'intervenir préférentiellement sur des petites colonisations périphériques par arrachage manuel (essentiellement) voire par usage de sel ou de saumure là où c'est possible et serait à l'avenir autorisé. Les restaurations prairiales par actions mécaniques sont peu efficaces, de même que les sur-semis. Une gestion par pâturage raisonné semble prometteuse. Il est impératif d'empêcher la formation de fruits, ce qui implique une intervention dès la floraison.

2 - Apports des études génétiques

2.1 - Conclusion

Pour la partie génétique de ce projet, les différentes études menées ont révélé **un comportement différent du morphotype terrestre par rapport au morphotype aquatique**, en faveur du morphotype terrestre. Les résultats suggèrent que l'invasion des prairies humides par *Ludwigia grandiflora* a conduit à **l'apparition d'un morphotype terrestre** qui a acquis de **nouvelles capacités** favorisant son développement morphologique en milieu terrestre ainsi que des changements métaboliques lui permettant d'endurer les conditions stressantes du milieu terrestre. De façon surprenante, **en milieu aquatique, le morphotype terrestre a supplanté** en conditions contrôlées le morphotype aquatique avec un développement plus important et un risque de production accrue de propagules (nombre de bourgeons produits). Cet aspect sera à approfondir.

L'adaptation de la Jussie au milieu terrestre l'a conduite à acquérir des capacités de croissance accrues ainsi que des modifications métaboliques favorisant son développement et ce, qu'elle soit amenée à se développer en conditions terrestre ou aquatique. Ces résultats interrogent également sur l'évolution du potentiel invasif des formes terrestres de Jussie. Sachant qu'au cours de leur cycle de développement, elles sont soumises à des stress d'immersion (début du printemps) et d'émersion (fin du printemps et été) et que leurs propagules peuvent être amenées à s'ancrer aussi bien en milieu terrestre qu'en milieu aquatique.

Les potentialités présentées par la forme terrestre de Jussie en lien avec le risque d'un accroissement de son potentiel invasif en font une priorité en termes de gestion.

2.2 – Perspectives

La suite de ce travail est réalisée dans le cadre de la thèse de Julien Genitoni (Octobre 2016 - Septembre 2019). Il s'agira d'explorer l'origine de cette adaptation et l'importance de la génétique et de l'épigénétique dans cette dernière.

2.2.1 Impact d'une succession de cycles d'alternance sur l'adaptation du morphotype aquatique.

Considérant que l'origine de l'adaptation de la Jussie en milieu terrestre est liée à l'alternance des cycles d'immersion et d'émersion qu'elle subit chaque année, nous avons voulu recréer en conditions semi-contrôlées cette situation en contraignant le morphotype aquatique à 10 cycles d'alternance (soit 10 mois). En parallèle, le développement des morphotypes aquatique et terrestre en conditions d'immersion et d'émersion a également été suivi dans les mêmes conditions.

Des boutures de tous les « morphotype x condition » ont été prélevées aux 3^{ème}, 6^{ème} et 8^{ème} cycles d'alternance et pré-conditionnées en conditions contrôlées.

Afin de rendre compte de l'adaptation du morphotype aquatique, des tests de dessiccation ont été réalisées en comparant le comportement des morphotypes aquatique et terrestre ayant subi l'alternance ou non face à un fort stress hydrique. Des mesures morphologiques et de biomasse ont été effectuées et des analyses métabolomiques seront accomplies en mars - mai 2018.

2.2.2 : Implication de l'épigénome

L'adaptation de la Jussie peut être due à des modifications d'ordre génétique ou d'ordre épigénétique. Les changements épigénétiques touchent par exemple la méthylation de l'ADN avec comme conséquence des modifications dans la régulation des gènes. Ces dérégulations dans l'expression des gènes sont souvent évoquées comme impliquées dans les situations où les êtres vivants changent de milieu. C'est pourquoi, il nous semble intéressant d'explorer la piste de l'implication de l'épigénome dans l'adaptation de la Jussie au milieu terrestre.

Différentes stratégies peuvent être utilisées pour faire des études épigénétiques. Nous avons dans un premier temps choisi d'utiliser une substance hypométhylante appelée zébularine dont le rôle est d'empêcher de façon partielle la méthylation de l'ADN. L'hypothèse de ce travail est que si l'épigénome est impliqué dans les réponses adaptatives de la Jussie au milieu terrestre, l'application de la zébularine devrait modifier le développement des plantes traitées ainsi que leur métabolisme. Cette stratégie a été présentée sous forme de poster au colloque Epiplant meeting on plant epigenetics 22 & 23 June 2017.

Les résultats obtenus montrent qu'en condition terrestre, le traitement par la zébularine du morphotype terrestre a significativement affecté le développement des racines avec une biomasse réduite de près de 84.4% par rapport au contrôle et ce, pour les 2 concentrations

de zébularine testées (75 et 150 mM). La répartition de l'eau dans la plante varie significativement en fonction du traitement. Les plantes ayant subies le traitement zébularine stockent plus d'eau dans les tiges et les feuilles que dans les racines. Par contre, le développement de l'appareil végétatif (feuilles et tiges) n'est pas affecté par la zébularine. Ces modifications ne sont pas observées pour le morphotype aquatique en condition terrestre.

En condition aquatique, suite au traitement zébularine, le morphotype aquatique présente des modifications significatives de l'appareil végétatif avec une diminution de la taille des entre-nœuds et une augmentation du nombre de feuilles. Le traitement par la zébularine n'a pas affecté le développement du morphotype terrestre en condition aquatique.

En conclusion de cette étude préliminaire, l'hypométhylation du génome de la Jussie impacte le développement des 2 morphotypes dans leur milieu originel. Ces résultats suggèrent que l'épigénome de *L. grandiflora* pourrait être impliqué dans son développement que ce soit en conditions aquatique ou terrestre. Les modifications morphologiques observées amènent l'hypothèse que l'épigénome pourrait réguler la biosynthèse des phytohormones comme l'auxine et l'acide gibbérellique qui participent au développement cellulaire et à la croissance des plantes. Cette piste est en cours d'étude.

3 – Résumé opérationnel

Ce résumé est volontairement très court, puisqu'il reprend les éléments présentés dans cette partie de conclusion. Il s'agit donc de mettre en évidence les avancées majeures tant en termes de connaissance sur l'écologie et la biologie des deux espèces, ainsi que des conséquences sur la gestion, que sur des connaissances cognitives très innovantes en termes d'adaptation et de génétique.

Ecologie et biologie des deux espèces de Jussie

Les études de biologie et d'écologie axées sur les études *in situ* mettent en évidence une adaptation des deux espèces aux conditions terrestres, à partir de colonisations initiales en milieu aquatique. Il s'avère que *Ludwigia peploides* est plus hygrophile que *L. grandiflora*, et que lorsque les deux espèces sont en mélange, *L. grandiflora* finit par éliminer *L. peploides*. Il en résulte qu'on peut donc distinguer des populations terrestres et aquatiques, avec des caractéristiques morphologiques différentes.

Les deux espèces sont susceptibles de former des capsules avec des graines fertiles, et expérimentalement les taux de germination sont conséquents. Toutefois toutes les populations de *L. grandiflora* ne sont pas fructifères. L'apparition de plantules sur le terrain est relativement restreinte dans l'Ouest de la France, mais semble se produire fréquemment pour *L. peploides* dans le Sud de la France.

Apports des études génétiques

L'adaptation au milieu terrestre de *L. grandiflora* a conduit à l'apparition d'un nouveau morphotype : la forme terrestre de Jussie. Les populations terrestres présentent expérimentalement des biomasses significativement supérieures à celles présentées par le morphotype aquatique en condition aquatique. En particulier, nous avons montré une aptitude plus grande du morphotype terrestre à produire des racines en condition aquatique que le morphotype aquatique.

Cependant, l'alternance de phases d'émersion et de submersion réduit la croissance de la forme terrestre de Jussie. Ceci peut traduire la nécessité pour elle de réajuster son métabolisme à ces contraintes de milieu. Si les 2 morphotypes semblent mobiliser les mêmes voies métaboliques, seul le morphotype terrestre est capable d'ajuster son métabolisme face à ce stress d'émersion/submersion et maintient une croissance efficace. Il aurait donc une meilleure tolérance de ce morphotype à des conditions de milieu anoxique/hypoxique contraignantes, contrairement au morphotype aquatique.

Grandes orientations sur la gestion

Les potentialités présentées par la **forme terrestre de Jussie** en lien avec le risque d'un accroissement de son potentiel invasif en font une **priorité en termes de gestion**.

Pour la gestion, les grandes rubriques de la grille d'analyse précitée sont

Principe général : cartographier et connaître précisément l'état de colonisation, avec une veille et une surveillance des zones à risques. Avoir alors une gestion adaptée en fonction de cet état de colonisation, et intervenir suffisamment tôt pour éviter la reproduction sexuée..

1^{er} principe : éviter autant que possible toute colonisation des Jussies en milieu terrestre :

2^{ème} principe : intervenir très précocement sur les débuts de colonisation :

3^{ème} principe : pour les méthodes curatives intervenir de façon différenciée en fonction de la taille et de la répartition des herbiers, en sachant qu'il est impossible d'éradiquer des populations bien installées. Intervenir suffisamment tôt pour éviter la fructification.

4^{ème} principe : mutualiser les informations, en relation avec les différents acteurs et la recherche.

Perspectives

Cette question des formes terrestres de Jussie est à la fois une problématique de terrain, mais aussi une thématique de recherche plus fondamentale. Elle devient de plus en plus préoccupante pour le monde agricole, et cette première action de recherche-développement sur le moyen terme associant des écosystèmes purement aquatiques avec des zones humides a donné des résultats prometteurs.

Il y a donc une poursuite dans le cadre d'un programme FEDER-Plan Loire sur trois volets complémentaires :

- Analyse de la distribution des deux espèces, notamment avec une cartographie par des études de télédétection, sur la Loire et ses affluents ainsi que les côtières vendéens ;
- Caractérisation de l'adaptation morphologique et génétique des deux espèces, afin d'évaluer la et d'analyse de la fertilité des populations pour évaluer la « nuisibilité » des formes terrestres sélectionnées au cours du temps, ainsi que l'analyse de la fertilité des populations dans l'optique d'estimer les conséquences de la reproduction sexuée sur leur dispersion ;
- Réalisation d'un état des lieux des méthodes de gestion mises en place par les agriculteurs et évaluation des pertes de valeur fourragère en fonction des taux de colonisation par les Jussies, mais aussi recherche des ennemis de la Jussie déjà présents en France afin d'évaluer la faisabilité d'une lutte biologique sans introduction de nouvelles espèces.

Liste des travaux

Ce projet a permis la réalisation de 20 travaux d'étudiants, l'amorçage d'une thèse, la rédaction de 5 notes et rapports, et 5 articles ainsi que de 17 actions de communications orales ou affichées. En outre, certains travaux antérieurs reprenant cette thématique des formes terrestres de Jussie font partie de cette liste des travaux, notamment un ouvrage sur les espèces invasives de Bretagne.

La liste des différents travaux et actions de communications réalisés au cours de ce projet est fournie ci-dessous. Les résumés des différents documents sont fournis dans les rapports d'étape.

2014

Publications

Haury J., Clergeau Ph. (eds.), coll. J. Coudreuse et F. Pelloté, 2014. Espèces invasives en Bretagne. Plantes et Vertébrés continentaux. Agrocampus Ouest et Museum National d'Histoire Naturelle. Biotope éd. Mèze. Région Bretagne, Coll. Cahiers Naturalistes n°9, 144p.

Haury J., Damien J.-P., 2014. De nouvelles mauvaises herbes en zones humides : les formes terrestres des Jussies invasives sur prairies. Revue Sciences Eaux & Territoires n°15, 16-21

Haury, J., Druel, A., Cabral, T., Paulet, Y., Bozec, M., and Coudreuse, J., 2014. Which adaptations of some invasive *Ludwigia* spp. (Rosidae, Onagraceae) populations occur in contrasting hydrological conditions in Western France? Hydrobiologia, 737:45–56. DOI10.1007/s10750-014-1815-7

Rapport

Haury J., Chotard S., Astier D., Noël F., Cabral T., Druel A., Poirier V., Bozec M., Coudreuse J., Saur N., Linard D., Sanz-Casas N., 2014. Ecologie et gestion des espèces invasives dans les marais Nord-Loire 2010-2013. Agrocampus Ouest, GIP Loire-Estuaire, Comité régional des Pays de la Loire, Rennes : 47 p.

Rapports de stage diplômant

Benoist J., 2014 . Suivi de colonisation de la forme terrestre de la Grande Jussie (*Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala*) et expérimentations de restauration prairiale dans le marais de l'Isac (44). Mémoire M2 Mention SECC : « Sciences des Environnements Côtiers et Continentaux » - Option : « Gestion et Valorisation Agri-environnementales », Univ. Caen : 80 p.

Blin M., 2014. La Jussie, *Ludwigia grandiflora*, en Brière : Ecologie des populations en zone d'eau douce et essais de gestion par le pâturage. Mém. Ingénieur agronome Agrosup Dijon. Spécialité Agronomie, spécialisation Agronomie et Environnement, Dijon : 64 (90) p

Genitoni, J., 2014. Etude de la plasticité de la plante aquatique invasive *Ludwigia grandiflora* en milieu terrestre. Master M2 Biologie Végétale Intégrative : Gène, Plante, Agrosystème BioVIGPA , 21 p.

Pierre, A., 2014. La forme terrestre de la Jussie dans les marais communaux de Lairoux et de Curzon (85). Master 2 GHBV, Univ. Rennes I, Parc Interrégional du Marais Poitevin & Agrocampus Ouest. 53p.

Colin M., 2014. La Jussie et le Myriophylle en Brière :Evaluation de la possibilité de gestion par envoi d'eau salée. Mém. M1 Master GHBV, Univ. Rennes I : 23 p.

Folliot B., 2014 Gestion des plantes exotiques envahissantes en zones humides dans la Région des Pays-de-la Loire. Annexes fluviales de la Loire et plantes exotiques envahissantes : évaluation de la problématique et incidences pour la gestion Mém. M1 Univ. Pau & Pays de l'Adour, CORELA-DREAL-Agrocampus ouest : 96 p.

Pruvost T., 2014a. Répartition de la Grande Jussie *Ludwigia grandiflora* en fonction de la topographie sur le marais de Mazerolles (44). Mém. M1 Master Gestion des Habitats et des Bassins Versants, Univ. Rennes I : 27 p.

Pruvost T., 2014b. Répartition de la Grande Jussie *Ludwigia grandiflora* en fonction de la topographie sur les marais de Basse-Loire. Rapport complémentaire au stage de M1GHBV. Agrocampus Ouest, Rennes, 24 p.

Communications

- Communications orales

Barloy D., 2014 - Réponses aux stress et adaptation des Jussies, espèces invasives aquatiques. Groupe Réseau génétique – EFPA 17-19 novembre 2014 Centre INRA de Nancy-Lorraine.

Genitoni, J. Renault, D. Barloy, D., 2014. Etude de la plasticité de la plante aquatique invasive *Ludwigia grandiflora* en milieu terrestre. Colloque de lancement du GdR 'Invasions biologiques'. 20-22 octobre 2014, Rennes

Gillard, M. Vassaux, D. Barloy, D., 2014. Biochemical responses of invasive plants, *Ludwigia grandiflora* and *Ludwigia peploides* to water and salt stresses. 4th International Symposium on Weeds and Invasive plants, Montpellier 19-23 May 2014

Haury, J. Coudreuse, J. Bozec, M. Barloy, D., 2014. Biology, ecology and fertility of Water Primroses (*Ludwigia grandiflora* subsp. *hexapetala* and *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis*): variability and consequences for management in Western France. 4th International Symposium Environmental weeds and invasive plants. Montpellier 19-23 May 2014

2015

Publications

Article

Haury J., Tassin J., Renault D., Atlan A., 2015. Evaluation socio-économique et gestion des invasions biologiques. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 70 (suppl. 12 « Espèces invasives ») : 172-174

Rapports de stage diplômant

Billet, K., 2015. Etude de l'adaptation de *Ludwigia grandiflora* au milieu terrestre. Master M2 Biologie Végétale Intégrative : Gène, Plante, Agrosystème BioVIGPA, Univ. Rennes 1 – Agrocampus Ouest, Rennes : 21 p.

Garreau-Dupin C. 2015 Gestion des formes terrestres de Jussie en prairies inondables. M2 Ecologie Biodiversité Evolution. UMPC U. Paris Sud AgroParisTech ENS Ulm MNHN, PNR Marais Poitevin & Agrocampus Ouest : 38 p. + ann.

Jagueneau L., 2015. Jussie et sel : études *in* et *ex situ*. Etudes en conditions contrôlées et *in-situ* de la reprise de la Jussie lors d'une gestion par stress salin en Brière. M2 Ecologie et Développement Durable, Ecologie des ressources naturelles et développement durable, UCO Angers, AO Rennes, SBVB & PNR Brière : 50 p.

Lehéricey V., 2015. Les formes terrestres de Jussie – Ampleur du phénomène et évaluation des tentatives de gestion. Mém.M2 Ecologie et Environnement Zones humides continentales littorales : écologie, éco-ingénierie, bio-indicateurs, Univ. Angers : 56 p.

Communications

- Communications affichées

Genitoni, J. Billet, K. Renault, D. Barloy, D., 2015. Adaptation de la plante invasive *Ludwigia grandiflora* au milieu terrestre. Ecole thématique ECO-EVOL-EPIGEN, 18 au 22 mai 2015, Saint Pierre d'Oléron.

2016

Note et rapport

Haury J. 2016 - Note sur les formes terrestres de Jussie, UMR ESE Rennes – Septembre 2016 avec les contributions de Dominique BARLOY et d'Alain DUTARTRE. 5p

Coudreuse J., Jagueneau L., Bozec M., Haury J., 2016. Suivi de la gestion de la Jussie par envois d'eau salée dans le Parc naturel régional de Brière (année 2015). Agrocampus Ouest & INRA, Syndicat du bassin versant du Brivet, Parc naturel régional de Brière, Rennes : 31p.

Rapports de stage diplômant

Master 2

Guyou S., 2016. Les Jussies sur prairies inondables. Biologie et écologie comparées des deux espèces de Jussie sur les marais de Grand-Lieu et de Goulaine (44). Mém. Master 2 GHBV Rennes I : 36 p.

Quentin A., 2016. Approche Multi-Echelles du problème de la Jussie dans les socio-écosystèmes palustres. Mém. Master 2 Erpur, Univ. Rennes I : 113 p.

Westrich R., 2016. Gestion des formes terrestres de Jussie à grandes fleurs dans les communaux de Lairoux et Curzon (85). Mém. M2 Espace rural et Environnement, Univ. Bourgogne Franche-Comté & Agrosup Dijon. 44p. + ann.

Master 1

Duclos J., 2016. Utilisation d'envois d'eau salée pour gérer la Jussie dans le Sud-Est de la Brière et les marais du Brivet. M1 GHBV Université de Rennes I : 31 p.

Salmon M., 2016. La Grande Jussie sur le réservoir de Vioreau : étude de la dispersion des propagules. Zoom sur le pouvoir germinatif. M1 GHBV Université de Rennes I : 16 p. + bib. + ann.

Communications

- Communications orales

Barloy D., Renault D., Genitoni J., and K. Billet - 2016 - Adaptation of the water primroses *Ludwigia grandiflora* to terrestrial condition- Sfécologie-2016, International Conference of Ecological Sciences, Marseille – 24-27 Octobre 2016

Haury J., Bozec M., Coudreuse J., 2016. Invasive Water Primroses (*Ludwigia* spp.) in France become a weed problem in meadows. International conference on Ecological Science, Sfécologie Marseille 24-28 Octobre.

Haury J., Lehéricey V., de Boisgelin B., Bozec M., Coudreuse J., 2016. Water Primroses (*Ludwigia* spp.) in France: ecology and distribution as new weeds on meadows Comm. Orale Coll. Société Internationale de Limnologie Turin, 31 Juillet-5 Août 2016.

Haury J., de Boisgelin B., Pruvost T., Bozec M., Coudreuse J., 2016. Distribution et écologie comparées de deux espèces de Jussie en forme terrestre. Comm. orale Ecoveg 12 Brest 29-31 Mars 2016.

Haury J., Coudreuse J., Chesneau E., Bozec M., Proucelle R., Damien J.-P., Astier D., Malgogne J. 2016. Rétablir les connexions estuaire-marais pour réguler la Jussie en Brière ? Journées internationales de Limnologie et Océanographie, Saint Malo, 27-29 Septembre 2016

Haury J., 2016. Les scientifiques et les gestionnaires face aux espèces exotiques envahissantes. Comm. journées d'échange sur les espèces exotiques envahissantes du bassin Loire-Bretagne. 15 & 16 novembre 2016. Orléans (conf. invitée)

Haury J., 2016. Recherche et gestion, se rejoindre et s'enrichir (flore). Comm. journées d'échange sur les espèces exotiques envahissantes du bassin Loire-Bretagne. 15 & 16 novembre 2016. Orléans (conf. invitée)

Haury J., 2016. Les macrophytes pour gérer les hydrosystèmes au Liban : Journées internationales de l'Eau (Beyrouth conf. invitée)

2017 (2018)

Publications

Billet K., Genitoni J., Bozec M., Renault D. and D. Barloy , 2018 - Aquatic and terrestrial morphotypes of the aquatic invasive plant, *Ludwigia grandiflora* showed distinct morphological and metabolomic responses. Ecology and Evolution, 8:2568–2579. <https://doi.org/10.1002/ece3.3848>.

Dutartre A., Barloy D., Haury J., Sarat E., Thiébaud G., 2017 – Quelles priorités de recherche et de gestion sur les Jussies (*Ludwigia* spp.) en France? 6p. (www.onema.fr/sites/default/files/pdf/13_DUTARTRE-QUENAULT.pdf)

Hussner, A., Stiers, I., Verhofstad, M. J. J. M., Bakker, E. S., Grutters, B. M. C., Haury, J., van Valkenburg, J. L. C. H., Brundu, G., Newman, J., Clayton, J. S., Anderson, L. W. J., and Hofstra, D., 2017. Management and control methods of invasive alien freshwater aquatic plants: A review: Aquatic Botany, v. 136, p. 112-137

Rapports

Coudreuse J., Jagueneau L., Duclos J., Bozec M., Haury J., 2017. Suivi de la gestion de la Jussie par envois d'eau salée dans le Parc naturel régional de Brière (année 2016). Agrocampus Ouest & INRA, Syndicat du bassin versant du Brivet, Parc naturel régional de Brière, Rennes : 34 p.

Coudreuse J., Boullé M., Bozec M., Haury J., 2017b. Suivi de la gestion de la Jussie par envois d'eau salée dans le Parc naturel régional de Brière (année 2017). Agrocampus Ouest & INRA, Syndicat du bassin versant du Brivet, Parc naturel régional de Brière, Rennes : 32 p.

Thèses (en cours)

Genitoni, J., (2016-2019). Origines génétique et épigénétique de l'adaptation de l'espèce invasive, *Ludwigia grandiflora*, au milieu terrestre. Thèse de doctorat Agrocampus Ouest Rennes (Ecologie) - ED Vie-Agro-Santé - Co-encadrement : D. Barloy (UMR ESE) & S. Maury (Université Orléans)/

Rapports de stage diplômant

Boullé M., 2017. Écologie des Jussies en Brière – Germination et utilisation d'envois d'eau salée pour gérer leur invasion. Mémoire de Master 2 Écologie et Développement Durable Option : Écologie des Ressources Naturelles, Université Catholique de l'Ouest, 74 p.

Catoliquot J., 2017. La Jussie en forme terrestre sur le réservoir de Vioreau (44) : Étude de la dispersion des propagules (boutures et capsules) et de la banque de graines. Mémoire de Master 2 Espace Rural et Environnement, Univ. Bourgogne Franche-Comté et AgroSup Dijon, Dijon : 57 p.

Lorrain A., 2017. Les Jussies sur prairies inondables : logiques d'acteurs et tentatives de gestion. Mémoire de Master ERPUR « Aménagement des espaces ruraux et périurbanisation », Université de Rennes 1, 98 p.

Philippe C., 2017. Gestion des formes terrestres de la Jussie à grandes fleurs *Ludwigia grandiflora* sur les prairies communales inondables de Lairoux et Curzon (85). Mémoire de Master 2 Biologie et Valorisation des Plantes, parcours Plantes, Environnement et Génie Ecologique, Faculté des Sciences de la Vie, Univ. Strasbourg : 88 p.

Communications

- Communications orales

Haury J., 2017. Présentation de la problématique des formes terrestres de Jussies – Etat des connaissances et des travaux de recherches engagés. Comm. orale Journée Formes terrestres de Jussies – Forum des Marais atlantiques, Rochefort, 26 septembre 2017

Haury J., 2017. Les formes terrestres de Jussie. Bilan de la fiche action ONEMA-AGROCAMPUS OUEST. Comm. orale GT IBMA Vincennes, 6 Décembre 2017

- Communications affichées

- Genitoni J., Renault D., Vassaux D., Maury S., Barloy D. 2017 - Effect of Zebularine, an hypomethylating agent, on the response of the aquatic invasive species, *Ludwigia grandiflora*, to submerged and emerged environments. Plant epigenetics: from mechanisms to ecological relevance. 12 – 15 September 2017. Vienna, Austria

- Genitoni J. , Renault, Vassaux D., Maury S., Barloy D. 2017 - Water primrose, an invasive aquatic plant : a model for the study of epigenetic mechanisms to the adaptation of terrestrial environment? EPIPLANT Meeting on plant epigenetics – 22 & 23 June 2017.

