

INFLUENCE DU TAXON *LUDWIGIA* PRESENT SUR LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES DANS LES BOIRES EN LOIRE MOYENNE



Projet personnel encadré par
Brigitte RUAUX et Catherine BOISNEAU
2007

Au terme de ce travail, je tiens à remercier tout particulièrement les tutrices de ce projet Brigitte RUAUX et Catherine BOISNEAU pour leur disponibilité, leurs conseils et leurs connaissances. Elles ont ainsi contribué au bon déroulement de cette étude.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

MATERIEL ET METHODES

- 1. LES SITES D'ETUDE**
- 2. PROTOCOLE D'ECHANTILLONNAGE**
- 3. TRAITEMENTS DES DONNEES**

RESULTATS

- 1. STRUCTURE DES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES**
- 2. TRAIT D'HISTOIRE DE VIE**

DISCUSSION

- 1. LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES ET *L. GRANDIFLORA***
- 2. LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES ET *L. PEPLOIDES***

CONCLUSION

RESUME

1. Cette étude a été menée afin de déterminer si les deux espèces de *Ludwigia* envahissantes en Loire moyenne, communément appelées Jussies, présentent des impacts similaires sur les écosystèmes, et notamment sur les macroinvertébrés, et s'il existe une variation saisonnière des communautés de macroinvertébrés liée aux stades de développement des Jussies.
2. La boire de l'Île du Château, colonisée par *L. grandiflora*, et la boire de Chapeau Bas, colonisée par *L. peploides*, ont été choisies pour leur grande similitude du point de vue physico-chimique et hydraulique. Trois campagnes d'échantillonnage de macroinvertébrés et de macrophytes associées ont été réalisées en mai, juillet et août 2006. La densité de chaque taxon a été déterminée et des indices de diversité (S, H', E et P) ont été calculés. Parallèlement, un volet sur les traits d'histoire de vie liés à la reproduction, le type de nourriture, le mode d'alimentation, la respiration, la valeur saprobiale et les microhabitats a été mené.
3. Certains résultats et notamment ceux des indices de diversité montrent que le comportement des communautés de macroinvertébrés diffère d'une espèce de Jussie à l'autre. L'espèce *L. grandiflora* ne perturbe peu ou pas la diversité des macroinvertébrés tandis que l'espèce *L. peploides* induit une perte de diversité. De plus, la présence de la Jussie dans un milieu aquatique est néfaste plus sur la densité totale des macroinvertébrés que sur le nombre de taxons qui ne cesse de s'accroître.

MOTS CLES : macroinvertébrés, *L. grandiflora*, *L. peploides*, diversité, traits d'histoire de vie, Loire moyenne.

1. This study was undertaken in order to determine if two exotic invasive species of *Ludwigia* in the average Loire, commonly called Jussies, present similar impacts of ecosystems, and in particular on macroinvertebrates, and if there is a seasonal variation of macroinvertebrate communities related to the development stages of Jussies.
2. The oxbow-lake of the Island of the Castle, colonized by *L. grandiflora*, and the oxbow-lake of the low Hat, colonized by *L. peploides*, were selected for their great similarity from physico-chemical and hydraulic point of view. Three samples of macroinvertebrates and macrophytes associated were carried out in may, july and august 2006. The macroinvertebrate density was determined and the diversity index (S, H', E and P) were calculated. In parallel, a shutter on life history features related to the reproduction, the type of food, the mode of food, the breathing, the saprobial value and the microhabitats were carried out.
3. Some results, especially the diversity index, show that the behaviour of invertebrate communities differs from specie of Jussie to the other. The specie *L. grandiflora* does not disturb little or not the macroinvertebrate diversity whereas the specie *L. peploides* induces a loss of diversity. Moreover, the presence of Jussie in the aquatic ecosystems is more ill-fated for macroinvertebrate density than for the taxa number which increases.

KEY WORDS : macroinvertebrates, *L. grandiflora*, *L. peploides*, diversity, life history features, average Loire.

TABLE DES ILLUSTRATIONS

- TABLEAU 1 : Les taxons écartés de l'analyse des traits d'histoire de vie et leurs proportions..... 7
- FIGURE 1 : Evolution des densités totales, minimales, maximales et des densités médianes en macroinvertébrés au sein des herbiers à *L. grandiflora* (A) et *L. peploides* (B). 9
- TABLEAU 2 : Evolution des indices de diversité (S, H', E et P) au sein des deux types d'herbiers à Jussie. 10
- TABLEAU 3 : Résultats des tests de Kolmogorov et Smirnov pour la comparaison des campagnes à chaque espèce de Jussie..... 10
- FIGURE 2 : Diagrammes rang/fréquence des communautés de macroinvertébrés présents au sein de l'herbier à *L. grandiflora* en mai (A), juillet (B) et août (C).. 11
- FIGURE 3 : Diagrammes rang/fréquence des communautés de macroinvertébrés présents au sein de l'herbier à *L. peploides* en mai (A), juillet (B) et août (C).... 12
- TABLEAU 4 : Résultats des tests de Kolmogorov et Smirnov pour la comparaison des deux espèces de Jussie à chaque campagne. 13
- FIGURE 4 : Répartition des modalités à chaque campagne pour les deux types d'herbier. A : Reproduction (sexuée et asexuée), B : Type de nourriture, C : Mode d'alimentation, D : Respiration, E : Valeur saprobiale, F : Microhabitats (préférendum).14-15
- TABLEAU 5 : Résultats des tests de Chi-deux pour la comparaison des campagnes pour chaque espèce de Jussie..... 19
- TABLEAU 6 : Résultats des tests de Chi-deux pour la comparaison des deux espèces de Jussie à chaque campagne..... 19

Depuis déjà longtemps, de nombreuses espèces exogènes sont introduites en France à des fins diverses et variées. Quelles soient animales ou végétales, certaines espèces s'acclimatent très facilement dans leur nouvelle aire de répartition où prédateurs et maladies sont absentes. Leur prolifération s'accompagne souvent de conséquences non anodines sur les espèces autochtones. En effet, la présence d'espèces invasives est à l'origine de nombreux déséquilibres au sein des écosystèmes tels que la raréfaction voire la disparition d'espèces rares et vulnérables moins compétitives. Globalement, la valeur du patrimoine écologique et génétique est d'autant plus affaiblie que l'implantation de l'espèce invasive est prononcée et que le site est anthropisé. Les invasions biologiques constituent ainsi la deuxième cause de l'érosion de la biodiversité (SIMBERLOFF, 2003).

Introduite en 1830 en provenance d'Amérique, la Jussie, une hydro-hémicryptophyte amphibie, est utilisée en ornementation (SHEPPARD & AL., 2006). Sa première présence dans les milieux aquatiques naturels a été observée dans Le Lez près de Montpellier. Progressivement, elle a colonisé les milieux stagnants et étendu son aire de répartition grâce à une intense multiplication végétative. Aujourd'hui, la Jussie est considérée comme étant la peste végétale la plus agressive. En France, deux espèces sont distinguées : *Ludwigia grandiflora* (Michaux) Greuter & Burdet ssp. *hexapetala* (Hooker & Arn.) Nesom & Kartesz à feuilles très velues et à grands pétales et *Ludwigia peploides* (Kunth) Raven ssp. *montevidensis* (Spreng.) Raven à feuilles peu velues et à pétales découpés. Elles posent depuis une vingtaine d'années de graves problèmes économiques et écologiques.

D'après une étude de DANDELOT & AL. [1] (2005), *L. grandiflora* enrichit le milieu en sulfures, très nocifs par la prolifération de bactéries sulfato-réductrices qui joueraient un rôle majeur dans la minéralisation de la matière organique dans des conditions anoxiques. De telles conditions ne peuvent être sans conséquence sur les organismes aquatiques tels que les macroinvertébrés. Dans ce cadre, le travail qui m'a été demandé présente un double objectif : déterminer si les deux espèces de Jussie présentent des impacts similaires sur les écosystèmes, et notamment sur les macroinvertébrés, et s'il existe une variation saisonnière des communautés de macroinvertébrés liée aux stades de développement des Jussies.

Dans un premier temps, les méthodes utilisées seront exposées. Et dans un second temps, les résultats obtenus seront détaillés et discutés.

MATERIEL ET METHODES

1. LES SITES D'ETUDE

Deux sites ont été retenus : la boire de l'île du Chapeau bas sur la commune de Noizay et la boire de l'île du Château sur la commune de la Chapelle aux Naux. La première est entièrement colonisée par *L. peploides* tandis que la seconde est envahie principalement par *L. grandiflora*. De par leur grande similitude, ces sites ont été choisis afin de limiter les biais d'interprétation. En effet, la hauteur d'eau dans les deux boires, et donc leur degré de connexion avec la Loire, sont semblables quelle que soit la campagne. Même si elles restent en eau tout au long de l'étude, le niveau baisse dès le moins de juin (50 cm à 30 cm). De plus, ces deux sites présentent des recouvrements en Jussie très analogue, influençant ainsi le taux d'ombrage des boires. Dès le mois de juin, il atteint une valeur proche ou égale à 100%. Des analyses physico-chimiques de terrain (température et pH proche de 7,5) indiquent elles aussi un certain degré de similitude entre les deux sites.

2. PROTOCOLE D'ÉCHANTILLONNAGE

Pour mener à bien cette étude, trois campagnes ont été réalisées les 25-26 mai, 4-5 juillet et 8-9 août 2006 par Brigitte RUAUX. Sur les deux sites d'étude, les macroinvertébrés et les macrophytes associées sont récoltés par la technique des quadrats aléatoires avec trois réplicats par campagne. Les prélèvements sont effectués dans des milieux semblables concernant la hauteur d'eau. Un filet surber d'une maille de 250 µm a été modifié afin de permettre l'échantillonnage des macroinvertébrés au sein des macrophytes et en milieu stagnant (CHERUVELIL & AL., 2000). Afin d'assurer la flottaison, un cadre en bois (200 x 250 mm, 1/20 m²) remplace le cadre métallique. La présence d'une ouverture à l'extrémité du filet facilite la progression dans la colonne d'eau. Les macrophytes sont alors coupées à la base puis remontées à la surface après fermeture de l'extrémité par un cordon.

Afin de les conserver et d'éviter une prédation, les échantillons sont fixés au formaldéhyde (30%) dès leur récolte. Au laboratoire, après lavage, les macroinvertébrés séparés sont triés, dénombrés puis préservés dans une solution d'éthanol (75%) au sein de piluliers numérotés. L'identification a été réalisée au genre sauf pour les Chironomidae où le niveau de la tribu a été utilisé. Pour des échantillons trop importants, un sous échantillonnage est réalisé.

Après un passage de 48h à l'étuve (105°C), la biomasse, ou poids sec, en Jussie est déterminée.

3. TRAITEMENTS DES DONNEES

➤ Unités de mesure

Pour chaque échantillon, les effectifs de macroinvertébrés sont rapportés à une unité commune (Nb d'ind/m³ d'eau/100g de Jussie sèche). A chaque campagne et pour chaque herbier, la densité totale en macroinvertébrés est obtenue en cumulant la densité de tous les taxons pour les trois réplicats. De la même façon, la médiane est calculée et le maximum et le minimum sont relevés.

➤ Structure des communautés de macroinvertébrés

Des **diagrammes rang/fréquence** sont obtenus en classant les taxons de macroinvertébrés par ordre d'abondance décroissante. Afin d'améliorer la lisibilité des graphiques, la densité en ordonnée est transformée en logarithme de base 10. Ces diagrammes fournissent ainsi une représentation globale mais davantage détaillée qu'une simple valeur numérique de la diversité. Il est possible de visualiser à la fois la richesse spécifique (S) et l'équitabilité (E) suivant l'allure de la courbe (FRONTIER & AL., 1993).

L'**indice de Shannon-Weaver (H')** tient compte à la fois de l'abondance des taxons et de la richesse spécifique (S) des communautés étudiées :

$$H' = - \sum_{i=1}^s \left[\frac{n_i}{N_t} \log_2 \frac{n_i}{N_t} \right] \quad \text{avec} \quad \begin{array}{l} n_i : \text{nombre d'individu} \\ N_t : \text{nombre d'individu total} \end{array}$$

Cet indice varie de 0 à 5 c'est-à-dire d'un stade de colonisation ($H < 1,5$) à un stade évolué stable ($H > 2,5$).

La comparaison de deux peuplements dont la richesse spécifique (S) diffère n'est pas possible sur la base de l'indice de Shannon-Weaver (H'). Pour se faire, l'**équitabilité (E)** est utilisée :

$$E = \frac{H'}{H'_{\max}} \quad \text{avec} \quad H'_{\max} = \log_2 S$$

Cet indice varie de 0 à 1 signifiant le passage d'un phénomène de dominance d'un ou plusieurs genres à une répartition régulière.

Afin de déterminer le taux de similitude taxonomique des communautés de macroinvertébrés entre chaque campagne, l'**indice de persistance (P)** est utilisé :

$$P = 1 - T$$

avec

$$T = \frac{C + E}{Sc}$$

C : nombre d'espèces apparues

E : nombre d'espèces disparues

Sc : nombre d'espèces totales

Il permet ainsi de visualiser la stabilité saisonnière des taxons de macroinvertébrés présents dans les herbiers de Jussie. Cet indice évolue entre 0 (communautés dynamiques) et 1 (communautés stables).

➤ **Analyse des traits d'histoire de vie**

Les organismes vivants dédient leurs ressources d'énergie à la fois à la croissance, au métabolisme et à la reproduction, définissant ainsi leur "histoire de vie". Dans un souci de toujours transmettre le maximum de ses gènes au cours de sa vie, les espèces doivent nécessairement faire des choix et des compromis entre leur reproduction, leur croissance et leur survie. Ces décisions puisent leur origine dans les limites physiologiques de l'organisme et suivant le rapport coût/bénéfice associé à une action. Les traits d'histoire de vie, subdivisés en modalités, permettent ainsi de comprendre les compromis adaptatifs entre différentes fonctions.

Dans cette étude, six traits d'histoire de vie ont été analysés sur les communautés de macroinvertébrés : trois liés à la biologie (la reproduction, le type de nourriture et le mode d'alimentation), deux liés à la physiologie (la respiration et la valeur saprobiale) et un lié à l'écologie (les microhabitats). A chaque trait, des modalités sont définies (TACHET & AL., 2000). L'ensemble des modalités et de leurs traits sont présentés en annexe 1.

L'utilisation des traits d'histoire de vie nécessite une identification le plus souvent au genre. Faute d'une identification suffisamment poussée chez la sous-famille des Chironominae et de la présence d'individus en mauvais état ou trop jeunes chez les familles des Baetidae et des Coenagrionidae, ces trois catégories d'organismes ont été exclues des analyses. Cependant, dans certain cas, notamment celui des Chironominae, le pourcentage d'individus écartés de l'analyse est considérable (Tableau 1)

Tableau 1 : Les taxons écartés de l'analyse des traits d'histoire de vie et leurs proportions (6 échantillons).

	Baetidae	Coenagrionidae	Chironominae
Minimum (%)	0,4	0,4	0,2
Maximum (%)	2,1	15,2	93,3
Médiane	0,000	1,253	7,700

➤ **Analyse statistiques**

Deux types de test statistiques sont effectués sur les résultats obtenus selon un double objectif : déterminer s'il existe une variation temporelle de la composition taxonomique des communauté de macroinvertébrés et comparer les peuplements de macroinvertébrés au sein des deux types d'herbiers de Jussie.

Le test non paramétrique de **Kolmogorov et Smirnov** est appliqué aux résultats des diagrammes rang-fréquence. Les distributions de fréquences des taxons de macroinvertébrés présents dans les herbiers de *L. grandiflora* et *L. peploides* sont ainsi comparées. La dynamique saisonnière des peuplements de macroinvertébrés au sein de chaque herbier est, quant à elle, appréciée par la comparaison des distributions des fréquences entre chaque campagne.

Le test non paramétrique de **Chi-deux** est appliqué aux résultats des traits d'histoire de vie. La répartition des différentes modalités de chaque trait d'histoire de vie au sein du peuplement à *L. grandiflora* est comparée à celle observée au sein du peuplement à *L. peploides*. Pour ce test, la distribution des différentes modalités pour le peuplement à *L. grandiflora* constitue la « référence ». Ce choix s'est fondé sur le fait que *L. grandiflora* a été la première espèce de Jussie présente sur le territoire français (Dandelot & al. [2], 2005). Egalement, une comparaison de ces distributions est menée sur chaque campagne pour chacun des herbiers, la campagne la plus antérieure constituant la « référence ».

RESULTATS

1. STRUCTURE DES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES

➤ Densité en macroinvertébrés

Au sein du site à *L. grandiflora*, la dynamique saisonnière des densités de macroinvertébrés diffère de celle observée dans le site à *L. peploides* (Figure 1). En effet, la présence de *L. grandiflora* provoque une diminution (3 fois moins) puis une stabilisation de la densité totale tandis que dans l'herbier à *L. peploides*, la densité totale s'amenuise dans un premier temps (3 fois moins) puis s'amplifie intensément dans un second (x10). Pour chaque campagne et herbier, la valeur médiane de la densité des taxons de macroinvertébrés est relativement faible (Figure 1).



Ainsi, si la densité totale en macroinvertébrés était nettement supérieure dans l'herbier à *L. grandiflora* en mai (4,5 fois plus), elle devient inférieure en août (1,5 fois moins). En juillet, une chute importante de la densité est observée quelle que soit l'espèce de Jussie.

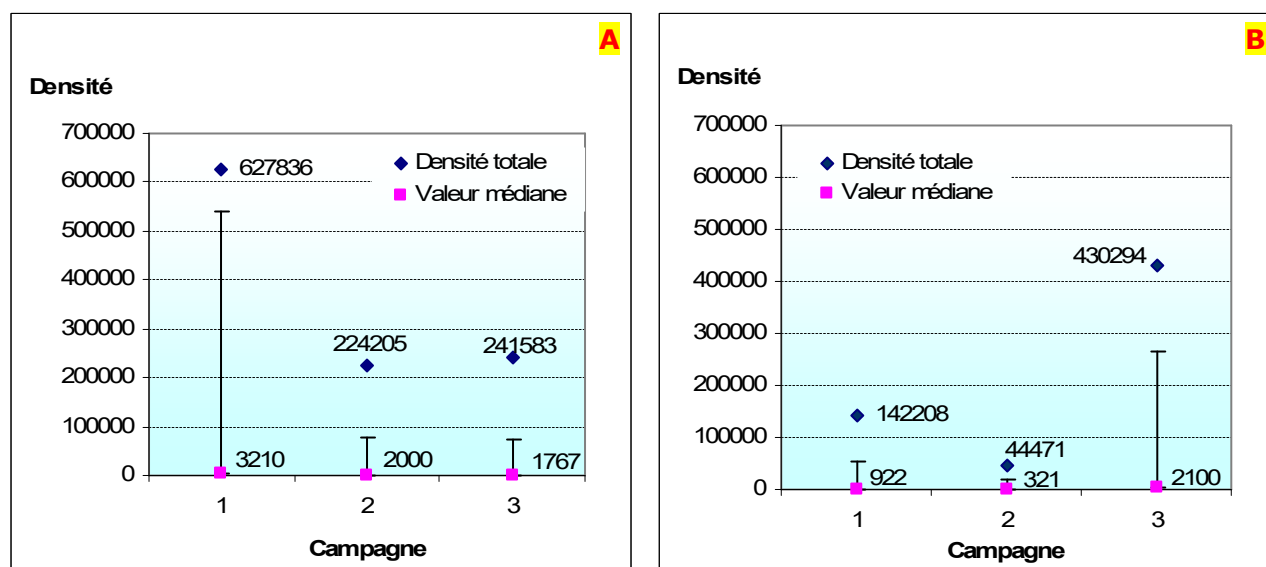


Figure 1 : Evolution des densités totales, minimales, maximales et des densités médianes en macroinvertébrés au sein des herbiers à *L. grandiflora* (A) et *L. peploides* (B).

➤ Composition des peuplements de macroinvertébrés

Au fur et à mesure des campagnes, la richesse taxonomique (S) ne cesse d'augmenter au sein des deux types d'herbiers (Tableau 2). L'indice de Shannon-Weaver (H') et l'équitabilité (E) des peuplements de macroinvertébrés évoluent ensemble mais différemment selon l'espèce de Jussie (Tableau 2). Les deux indices (H' et E), calculés pour les communautés de macroinvertébrés présents au sein de l'herbier à *L. grandiflora*,

augmentent puis se stabilisent. Ainsi, dès le mois de juillet, le peuplement dominé par les Chironominae à 85,8% ($E=0,244$) devient équilibré ($E=0,662$ puis $E=0,669$). Le taxon le plus représenté devient alors *Asellus* à 33,0% en juin et 29,7% en août (Figure 2 et Annexe 2). Parallèlement, l'écosystème peu diversifié ($H'=0,901$) évolue en un écosystème plus hétérogène ($H'=3,113$ puis $H'=3,342$). Cependant, d'après les tests statistiques, cette évolution n'est guère significative (Tableau 3).

Au sein de l'herbier à *L. peploides*, l'indice de Shannon-Weaver et l'équitabilité diminuent très progressivement. D'abord régulier en mai ($E=0,627$), le peuplement perd au fur et à mesure ce caractère pour présenter en août un léger effet de dominance ($E=0,484$). De ce fait, les Chiromoninae (38,2%) laissent place à *Asellus* qui prend alors de plus en plus d'importance (43,5% puis 61,3%), comme l'illustre la figure 3 et l'annexe 2. Simultanément, l'écosystème devient légèrement moins hétérogène au cours des campagnes ($H'=2,798$ à $H'=2,460$). D'après les tests statistiques, cette évolution est à prendre en compte (Tableau 3).

Tableau 2 : Evolution des indices de diversités (S, H' , E et P) au sein des deux types d'herbiers à Jussie.

		<i>L. grandiflora</i>	<i>L. peploides</i>
1	S	13	22
	H'	0,901	2,798
	E	0,244	0,627
2	S	26	23
	H'	3,113	2,555
	E	0,662	0,557
	P (1 à 2)	0,258	0,216
3	S	30	34
	H'	3,342	2,460
	E	0,699	0,484
	P (2 à 3)	0,474	0,302

Tableau 3 : Résultats des tests de Kolmogorov et Smirnov pour la comparaison des campagnes à chaque espèce de Jussie.

		<i>L. grandiflora</i>	<i>L. peploides</i>
1-2	D	0,346	0,458
	P	0,233	0,009
2-3	D	0,146	0,439
	P	0,860	0,006
1-3	D	0,333	0,206
	P	0,208	0,525

non significatif
5%
1%
0,1%

Les diagrammes rang/fréquence permettent une assez bonne illustration de la richesse taxonomique par la longueur de la queue de la courbe et l'équitabilité par l'abondance des taxons (Figure 2 et 3).

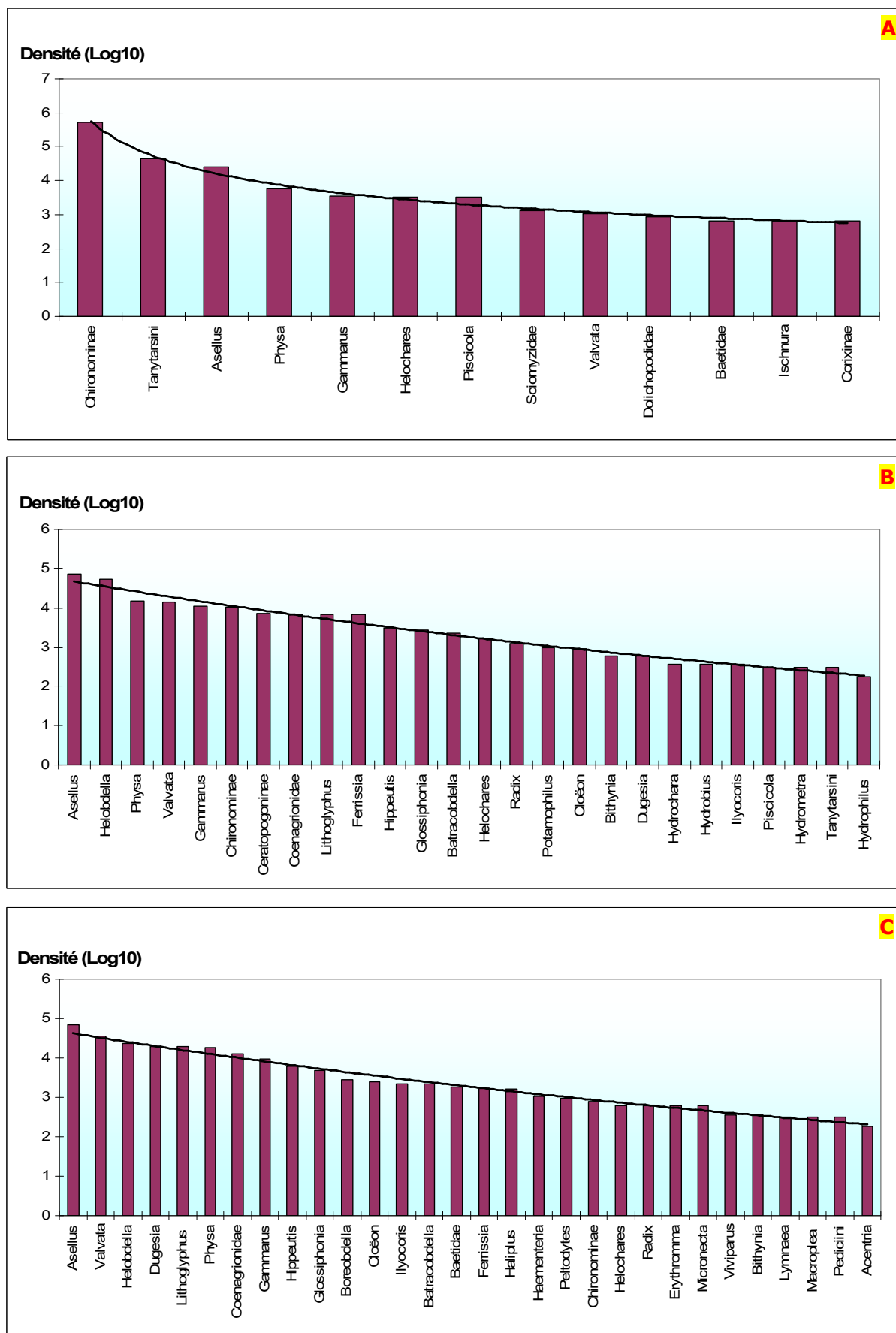


Figure 2 : Diagrammes rang/fréquence des communautés de macroinvertébrés présents au sein de l'herbier à *L. grandiflora* en mai (A), juillet (B) et août (C).

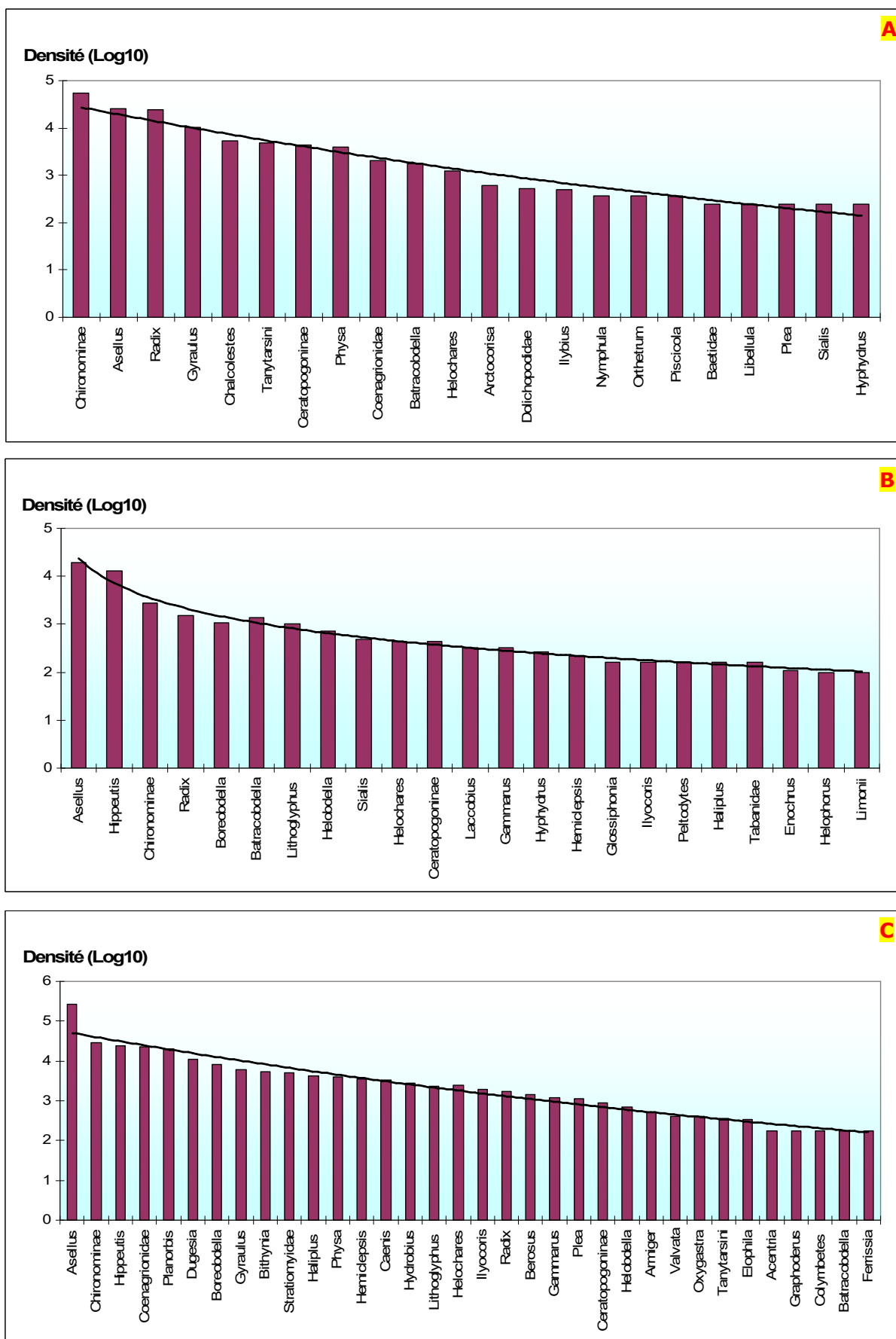


Figure 3 : Diagrammes rang/fréquence des communautés de macroinvertébrés présents au sein de l'herbier à *L. peplodes* en mai (A), juillet (B) et août (C).



Ainsi, les dynamiques saisonnières des peuplements de macroinvertébrés présents dans les sites à Jussie sont radicalement inversées (H' et E). En effet, sous *L. grandiflora*, les communautés deviennent équilibrées et hétérogènes tandis que, sous *L. peploides*, elles perdent en partie ces caractéristiques. Si en mai les distributions des taxons de macroinvertébrés sont significativement différentes entre les deux espèces de Jussie, en août, elles ne diffèrent plus (Tableau 4). Cependant, pour les deux types d'herbiers, *Asellus* devient le taxon dominant dès le mois de juin remplaçant alors les Chironominae. Quel que soit l'herbier, la richesse spécifique s'accroît entre mai et août.

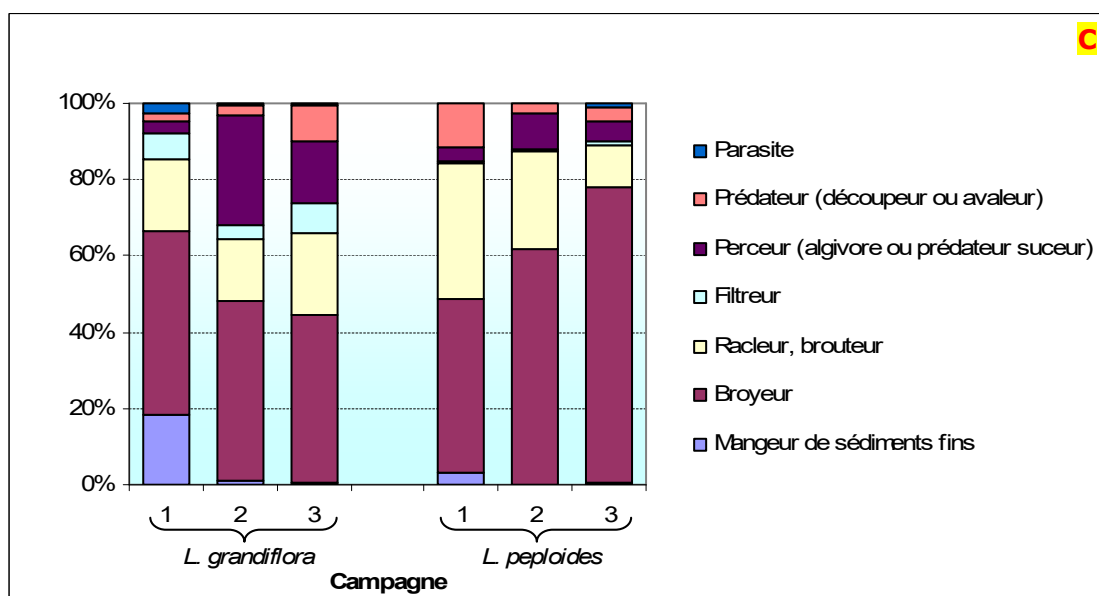
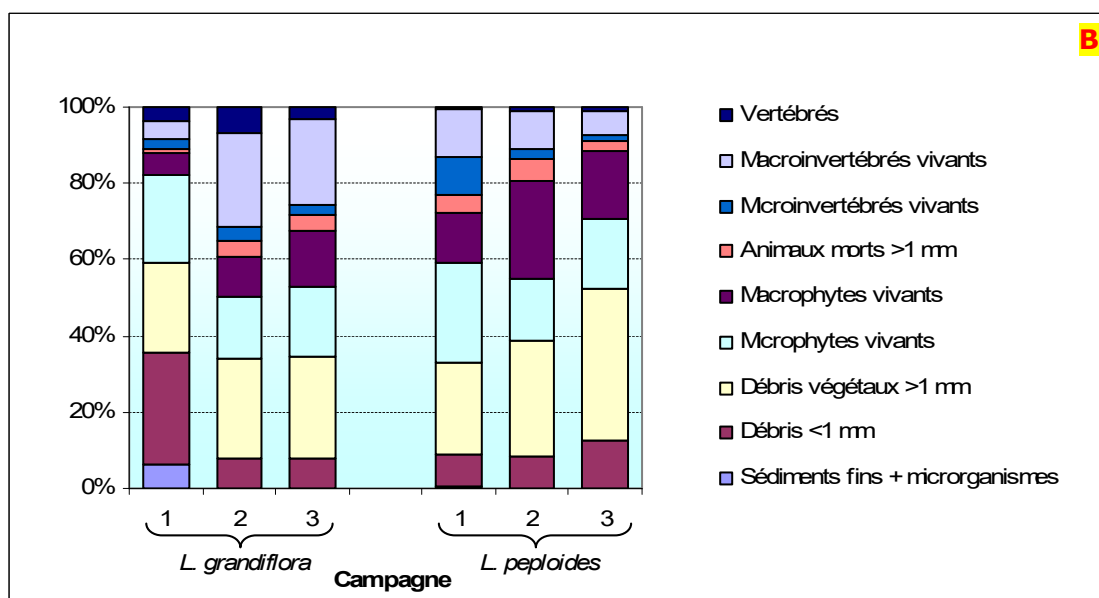
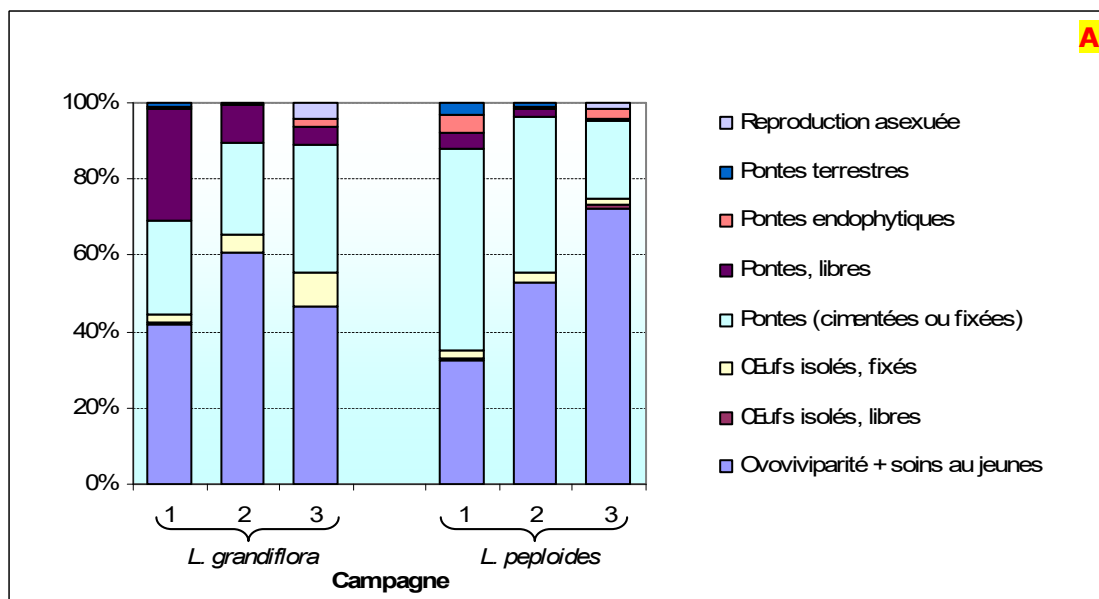
Tableau 4 : Résultats des tests de Kolmogorov et Smirnov pour la comparaison des deux espèces de Jussie à chaque campagne.

		<i>L. grandiflora</i>	<i>L. peploides</i>
		Densité (Log 10) = $5,7599 \cdot x^{-0,2872}$	Densité (Log 10) = $4,5913 \cdot e^{-0,0345x}$
1	Equation		
	R ²	0,983	0,954
	R	0,992	0,977
	D	0,500	
	P	0,018	
2	Equation	Densité (Log 10) = $4,8131 \cdot e^{-0,0288x}$	Densité (Log 10) = $-0,7541 \cdot \ln(x) + 4,3748$
	R ²	0,981	0,980
	R	0,991	0,990
	D	0,462	
	P	0,005	
3	Equation	Densité (Log 10) = $4,7352 \cdot e^{-0,0239x}$	Densité (Log 10) = $4,8129 \cdot e^{-0,0229x}$
	R ²	0,984	0,969
	R	0,992	0,985
	D	0,147	
	P	0,796	

2. TRAIT D'HISTOIRE DE VIE

➤ Reproduction (sexuée et asexuée) (Figure 4A)

Concernant le trait lié à la reproduction, seuls les taxons à ovoviviparité (41,9%) chez les crustacés, à pontes libres (29,3%) chez le diptère *Tanytarsini* et pontes cimentées ou fixées (24,3%) chez les gastéropodes sont principalement représentés au sein de l'herbier à *L. grandiflora* en mai. Cependant, dès le mois de juillet, les taxons à pontes libres se raréfient (9,8% puis 4,7%). Si l'abondance des taxons à ovoviviparité s'accroît en juillet (60,8%), elle décroît en août (46,6%). Cependant, cette modalité reste constamment la plus représentée. Après stagnation, les taxons à pontes cimentées ou fixées se densifient à la campagne d'août (33,3%). Globalement, la raréfaction des taxons à pontes libres se fait au profit des taxons à pontes cimentées ou fixées. Cette évolution est globalement significative à 0,1% (Tableau 5).



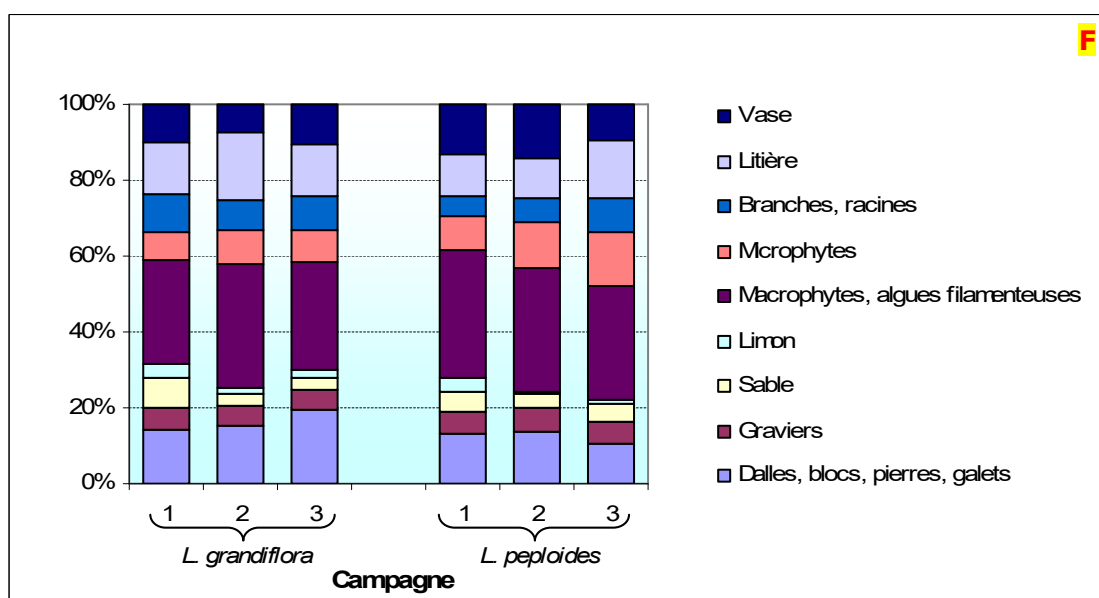
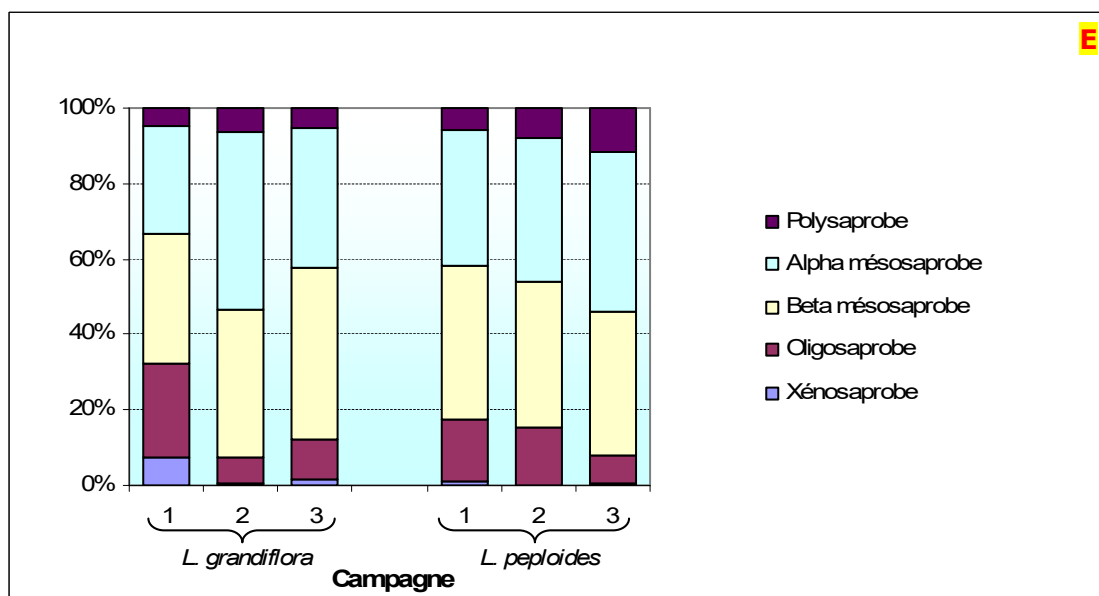
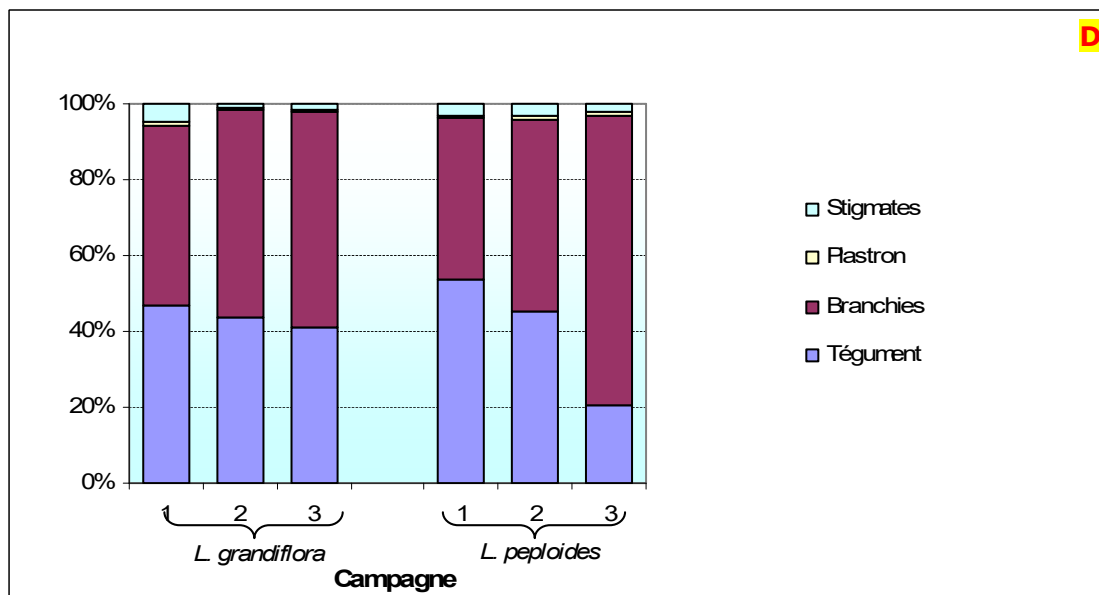


Figure 4 : Répartition des modalités à chaque campagne pour les deux types d'herbiers.

A : Reproduction (sexuée et asexuée), B : Type de nourriture, C : Mode d'alimentation, D : Respiration, E : Valeur saprobiale, F : Microhabitats (préférendum).

Au sein de l'herbier à *L. peploides*, les taxons à ovoviviparité et pontes cimentées ou fixées constituent à eux seuls déjà 85,5%, 93,6% et 93,1%. Au fur et à mesure des campagnes, les taxons à pontes cimentées ou fixées, d'abords majoritaires (53,1%), laissent progressivement place (40,7% puis 20,9%) aux taxons à ovoviviparité qui deviennent prépondérant à leur tour (52,8% puis 72,3%). Cette évolution est globalement significative à 0,1% (Tableau 5).



La présence ou la quasi absence de taxons à pontes libres (*Tanytarsini*) en mai constitue la principale distinction entre les deux espèces de Jussie (significatif à 0,1%). En fin de saison, l'herbier à *L. grandiflora* abrite quasi autant de taxons à pontes cimentées ou fixées (gastéropodes) que de taxons à ovoviviparité (crustacées) tandis que l'herbier à *L. peploides* est davantage riche en taxons à ovoviviparité. Cette différence est significative à 1% (Tableau 6).

➤ **Type de nourriture (Figure 4B)**

En mai, les taxons se nourrissant de débris < 1mm (29,5%), tels que les diptères *Tanytarsini*, de débris végétaux > 1mm (23,7%), tels que les crustacés, et de microphytes vivant (22,6%), tels que les gastéropodes, sont les principaux colonisateurs de l'herbier à *L. grandiflora*. En juillet, les macroinvertébrés vivant sont fréquemment prédatés par les odonates ou parasités par les achètes (24,8%) tandis que les mangeurs de débris < 1mm se font rare (7,6%). Parallèlement, les proportions des taxons se nourrissant de microphytes (16,3%) et de macrophytes vivants (10,5%) suivent les mêmes évolutions que celles des mangeurs de débris < 1mm et des prédateurs de macroinvertébrés vivants mais dans de moindres proportions. Cette évolution est fortement significative (0,1%) (Tableau 5).

En mai, au sein de l'herbier à *L. peploides*, les microphytes vivants (26,2%) et les débris < 1mm (24,0%) sont préférentiellement ingérés par les gastéropodes et *Tanytarsini*. Dès le mois de juillet, les taxons se nourrissant de débris végétaux > 1mm, tels que les crustacés deviennent majoritaires (30,5% puis 39,9%). Egalement en juillet, les taxons mangeurs de microphytes et de macrophytes vivants évoluent de façon inverse. En effet, si les microphytes servent moins de nourriture (16,4%), les macrophytes sont davantage broutées par les gastéropodes, hétéroptères et coléoptères (25,4%). Au fur et à mesure de l'avancement de la saison, les achètes parasitent de moins en moins de vertébrés correspondant à des larves de poisson et d'amphibiens (26,2% puis 18,3%). Globalement, cette évolution est significative à 5% (Tableau 5).



A la différence de *L. grandiflora*, peu de taxons se nourrissent de débris < 1mm en mai dans l'herbier à *L. peploides*. Ceci explique la différence significative (0,1%) entre les deux espèces de Jussie en mai. En revanche, les dynamiques saisonnières diffèrent de moins en moins (5%) pour devenir significativement équivalente en fin de saison malgré l'importante présence de prédateurs de macroinvertébrés vivants au sein de l'herbier à *L. grandiflora* (Tableau 6). Globalement, les débris végétaux >1 mm constituent le type d'alimentation préférentiel.

➤ **Mode d'alimentation (Figure 4C)**

Au sein de l'herbier à *L. grandiflora*, les broyeurs, tels que les crustacés et les coléoptères, sont les plus représentés à chaque campagne (40 à 50%). Si les mangeurs de sédiments fins constituaient 18,3% des taxons (*Tanytarsini*) en mai, ils ne représentent même pas 1% en juillet et en août. En revanche, les perceurs avec 3,3% (achètes et hétéroptères) et les prédateurs avec 2,4% (odonates) se densifient au fil du temps (15,9% et 9,4%). La dynamique saisonnière entre mai et juillet est significativement différente à 0,1% mais non significative par la suite (Tableau 5).

Au mois de mai, seuls les taxons broyeurs (45,8%) et racleurs (35,4%) sont principalement représentés dans les herbiers à *L. peploides*. Cependant, au fur et à mesure des campagnes, les racleurs laissent progressivement place (25,4% puis 11,4%) aux broyeurs qui, avec 77,1%, sont quasi les seuls présents dans cet herbier en août (significatif à 0,1%) (Tableau 5).



Pour les deux espèces de Jussie, les broyeurs sont majoritaires (crustacés et coléoptères). L'apparition de perceurs (achètes et hétéroptères) et le maintien des racleurs et des brouteurs (gastéropodes) sous *L. grandiflora* constituent les principales distinctions entre ces deux espèces (significatif à au moins 1%) (Tableau 6).

➤ **Respiration (Figure 4D)**

Quel que soit le type d'herbiers ou la campagne étudiés, les taxons à respiration tégumentaire (achètes) et/ou branchiale (crustacés) sont très majoritairement présents. Pour les deux espèces de Jussie, ces deux types de respiration sont représentés autant l'un que l'autre en mai, 46,9% et 47,5% pour *L. grandiflora* et 53,8% et 42,6% pour *L. peploides*. Au cours des campagnes, la respiration branchiale est de plus en plus prédominante, 47,0% pour *L. grandiflora* et 76,0% pour *L. peploides*. Cependant, cette

évolution non significative au sein des herbiers à *L. grandiflora* le devient pour les herbiers à *L. peploides* (0,1%) (Tableau 5 et 6).



Ainsi, la majorité des taxons réalise une respiration tégumentaire (achètes tel *Helobdella* et gastéropodes tel *Radix*) ou branchiale (crustacés tel *Asellus*)

➤ **Valeur saprobiale (Figure 4E)**

En mai, les taxons oligo- (24,7%) avec *Tanytarsini*, les alpha- (28,7%) avec *Asellus* et bétaméso-saprobies (34,3%) dominent les herbiers à *L. grandiflora*. En juillet, la proportion d'oligo-saprobe s'effondre (6,8%) tandis que celle d'alpha-saprobe s'envole (47,0%). A l'image de cette évolution mais dans de moindre proportion, les xénosaprobies ne sont presque plus représentés (0,7%) tandis que les poly-saprobies sont légèrement plus observés (6,5%). Cette évolution est significative à 0,1% et, quant à la campagne d'août, elle ne diffère pas significativement de celle de juin (Tableau 5).

Au sein de l'herbier à *L. peploides*, les méso-saprobies représentent quasiment 80% tout au long des campagnes. Si aux deux premières campagnes les proportions d'oligo-saprobies (16,4% puis 15,5%) et de poly-saprobies (5,8% puis 8,0%) sont à peu près stables, la proportion d'oligo-saprobies (7,3%) décroît tandis que celle de poly-saprobies (11,7%) s'élève. Cependant, cette évolution n'est pas significative (Tableau 5).



Globalement, la dynamique saisonnière des communautés de macroinvertébrés ne diffère pas d'une espèce de Jussie à l'autre : les taxons polluosensibles (*Tanytarsini*) laissent place à des taxons polluorésistants (*Asellus* et *Oxygastra*) (Tableau 6).

➤ **Microhabitats (préférendum) (Figure 4F)**

Quels que soit le type d'herbiers ou la campagne étudiée, les taxons de macroinvertébrés vivant sur les macrophytes et les algues filamenteuses, tels que les gastéropodes et *Asellus*, sont les plus représentés (environ 30%). Aucune différence significative entre les espèces de Jussie et les campagnes n'est notée (Tableau 5 et 6).



Ainsi, la Jussie constitue l'habitat préférentiel pour un grand nombre de taxons.

Tableau 5 : Résultats des tests de Chi-deux pour la comparaison des campagnes pour chaque espèce de Jussie.

		<i>L. grandiflora</i>			<i>L. peploides</i>		
		X ²	degré de liberté	P	X ²	degré de liberté	P
1 - 2	Reproduction	15,3448	7	0,03183	11,6075	6	0,07132
	Type de nourriture	37,5964	8	8,937*10 ⁻⁶	12,4309	8	0,133
	Mode d'alimentation	38,6152	6	8,514*10 ⁻⁷	15,2769	6	0,01821
	Respiration	3,0439	3	0,3849	1,5318	3	0,675
	Valeur saprobiale	20,7678	4	0,0003521	1,0618	4	0,9003
	Microhabitats	4,7738	8	0,7815	3,1644	8	0,9236
2 - 3	Reproduction	11,8559	6	0,06526	14,5355	7	0,04244
	Type de nourriture	2,4549	8	0,9638	6,1377	8	0,6318
	Mode d'alimentation	10,3021	6	0,1125	10,2091	6	0,1161
	Respiration	0,224	3	0,9736	14,4022	3	0,002406
	Valeur saprobiale	2,9256	4	0,5703	4,0952	4	0,3933
	Microhabitats	1,9706	8	0,9819	3,2371	8	0,9186
1 - 3	Reproduction	28,8921	7	0,0001514	37,1037	7	4,483*10 ⁻⁶
	Type de nourriture	36,181	8	1,627*10 ⁻⁵	15,6336	8	0,04793
	Mode d'alimentation	30,7612	6	2,815*10 ⁻⁵	26,6795	6	0,0001663
	Respiration	2,9896	3	0,3932	24,4691	3	1,993*10 ⁻⁵
	Valeur saprobiale	12,0471	4	0,017	6,1814	4	0,186
	Microhabitats	3,8533	8	0,8701	5,4609	8	0,7074

Tableau 6 : Résultats des tests de Chi-deux pour la comparaison des deux espèces de Jussie à chaque campagne.

		X ²	degré de liberté	P
1	Reproduction	34,8138	6	4,683*10 ⁻⁶
	Type de nourriture	31,3349	8	0,0001225
	Mode d'alimentation	28,2746	6	8,341*10 ⁻⁵
	Respiration	1,1532	3	0,7642
	Valeur saprobiale	8,6432	4	0,07065
	Microhabitats	3,7518	8	0,8788
2	Reproduction	11,5504	7	0,1163
	Type de nourriture	17,7476	8	0,0232
	Mode d'alimentation	16,3913	6	0,0118
	Respiration	1,2975	3	0,7297
	Valeur saprobiale	5,0448	4	0,2827
	Microhabitats	4,6803	8	0,7911
3	Reproduction	19,8487	7	0,005906
	Type de nourriture	15,058	8	0,05803
	Mode d'alimentation	25,6699	6	0,0002565
	Respiration	9,6581	3	0,02171
	Valeur saprobiale	4,6262	4	0,3278
	Microhabitats	4,8122	8	0,7775

non significatif
5%
1%
0,1%

DISCUSSION

La boire de l'île du Château colonisée par *L. grandiflora* et la boire de Chapeau Bas colonisée par *L. peploides* sont très similaires aux vues des données de physico-chimie, de la hauteur d'eau et du recouvrement de la Jussie.

1. LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES ET *L. GRANDIFLORA*

➤ **Effets de cycle végétatif de *L. grandiflora***

Entre le 25 mai et le 4 juillet 2006, la Jussie s'est développée comme en témoigne les valeurs de biomasse qui passent de 43 à 173 g de matière sèche de Jussie/m³. Son appareil végétatif immergé est alors plus dense et offre alors une importante surface spécifique. Bénéficiant d'un support, les macroinvertébrés à pontes fixées ou cimentées, tels que les gastéropodes, sont ainsi davantage favorisés face à ceux qui réalisent des pontes libres, tels que le coléoptère *Hydrophilus*. Selon cette sélection, les taxons à pontes libres (29,3% puis 4,7%) laissent place à ceux fixant leurs œufs (24,3% puis 33,3%) au fil de la saison. Cependant, l'ovoviviparité reste l'adaptation la plus fréquemment rencontrée à travers les crustacés et les achètes. Elle assure en effet une bien meilleure protection de la future génération. Parallèlement, ces tiges immergées représentent 30% des niches utilisées. La Jussie constitue un habitat privilégié.

En plus d'un support pour les œufs et d'un habitat, vivant, la Jussie représente de plus en plus une source de nourriture (6% puis 14,5%). En effet, elle nourrit les broyeurs herbivores qui peuvent alors fortement se densifier. Comme tout être vivant, la Jussie peut présenter des parties végétatives mortes à tout moment. Les débris végétaux supérieurs à 1 mm (environ 26% des types de nourriture) alimentent ainsi les broyeurs détritivores (tels que le crustacé *Asellus*). Les broyeurs représentent 50% du mode d'alimentation des taxons de macroinvertébrés.

Ce fort développement s'accompagne d'un accroissement du recouvrement de la Jussie (100%). La lumière pénétrant plus difficilement, l'activité photosynthétique est réduite et les microphytes se raréfient (22,6% puis 18,6%) (Tessier & al., 2004). L'augmentation de la présence des racleurs et brouteurs (18,8% puis 21,6%), tels que les gastéropodes, doit également favoriser cette raréfaction.

➤ **Causes de l'effondrement de la densité totale en macroinvertébrés**

En juillet, la densité totale en macroinvertébrés chute de 627 836 à 224 205 individus/m³ d'eau/100g de matière sèche de Jussie, soit près de 3 fois moins,

et se maintient en août. Non observée en présence d'autres espèces végétales (Ferenc & al., 2000), cette chute est donc anormale. A cela, deux explications sont possibles : un fort taux de prédation associé à une forte mortalité.

L'hypothèse de la prédation trouve son sens dans l'analyse des traits d'histoire de vie. Si en mai les taxons prédateurs suceurs (achètes) et découpeurs-avaleur (diptères et odonates) n'étaient que faiblement représentés (5,7%), dès juillet, ils constituent une part non négligeable avec 31,7% des modes d'alimentation. Les macroinvertébrés représentent alors près 22,8% des types de nourriture.

Par l'augmentation, en juillet, des mangeurs d'animaux morts supérieurs à 1mm (1,2% puis 4,1%), l'hypothèse d'une mortalité accrue ne peut être rejetée. A cela s'ajoute alors une accumulation de matière organique morte au sein de l'écosystème qui n'est pas sans conséquence. Effectivement, au cours des campagnes, le milieu s'enrichit progressivement comme le témoigne l'apparition ou la prolifération d'espèces polluo-résistantes à caractère méso-saprobe (*Asellus*, ...) au détriment d'espèces polluo-sensibles à caractère oligo-saprobe (le diptère *Tanytarsini*). Ainsi, la présence de la Jussie provoque une eutrophisation accélérée de la boire de l'île du Château (significatif à 0,1%). Ce phénomène est amplifié par la forte accumulation de matière organique morte issue de la Jussie. Le milieu est donc rapidement envasé (0,4 à 0,8 m).

Avec un taux de recouvrement de quasi 100%, les échanges gazeux entre l'atmosphère et l'eau peuvent être très atténués. La décomposition de la matière organique et l'augmentation de la température des eaux (15 à 22°C) favorisent l'apparition de conditions anoxiques (DANDELOT & AL., 2005 [1]) qui peuvent alors en partie expliquer la mortalité massive des macroinvertébrés.

➤ **Impacts de *L. grandiflora* sur la diversité des macroinvertébrés**

Malgré la présence de cette espèce invasive et contrairement aux attentes, la diversité des macroinvertébrés ne cesse de s'accroître au fil de son développement. Malgré l'oubli inévitable d'espèces rares, la richesse spécifique ne semble pas négligeable en fin de saison, passant de 13 à 30 taxons entre fin mai et début août 2006. Parallèlement, l'indice de Shannon-Weaver, de persistance et l'équitabilité indiquent que l'écosystème est devenu plus hétérogène ($H' = 0,901$ puis $H' = 3,342$), plus stable dans sa composition taxonomique ($P = 0,258$ et $P = 0,474$) et que la répartition des espèces devient régulière ($E = 0,244$ puis $E = 0,699$). La dominance des Chironominae à 85,8% laisse place à une répartition plus équitable dont le taxon le plus présent, *Asellus*, ne représente que 29,7% de la densité totale. Ainsi, la présence de *L. grandiflora* ne porte que peu de préjudice à la diversité des macroinvertébrés aquatiques.



Ainsi, la présence de *L. grandiflora* est « bénéfique » en assurant un habitat, une source de nourriture et un lieu de ponte pour les communautés de macroinvertébrés. De plus, le peuplement de macroinvertébrés devient plus diversifié. Cependant, même si cette espèce de Jussie ne perturbe peu ou pas la diversité des communautés de macroinvertébrés, elle est susceptible de provoquer des conditions anoxiques à l'origine de fortes mortalités, un envasement prononcé et une eutrophisation accélérée du milieu très problématique.

2. LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES ET *L. PEPLOIDES*

➤ Effets du cycle végétatif de *L. peploides*

Entre le 26 mai et le 5 juillet 2006, la Jussie colonise la boire de Chapeau Bas aux vues des résultats de biomasse (130 à 328 g de matière sèche de Jussie/m³). A l'image de *L. grandiflora*, *L. peploides* assure un habitat privilégié et une source de nourriture. Vivante, elle représente environ 30% des habitats et 13,2% en mai et 25,4% en juillet du type d'alimentation ingéré par les broyeurs herbivores. Morte, la litière formée constitue une nouvelle niche (11,0% puis 15,4% des habitats) et les débris végétaux supérieurs à 1mm (24,0% puis 39,9%) alimentent alors les broyeurs détritivores. Ainsi, parmi les macroinvertébrés, les broyeurs sont les plus présents avec 45,8% en début et 77,1% en fin de saison. En revanche, cette espèce de Jussie assure de moins en moins un support aux pontes cimentées et fixées (53,1% puis 20,9%).

Par un pourcentage de recouvrement maximal (100%), la lumière pénètre plus difficilement réduisant l'activité photosynthétique. Ainsi, la part des microphytes vivants diminue (26,2% puis 18,3%) entraînant alors une raréfaction des racleurs et des brouteurs, tels que les gastéropodes (35,4% puis 15,3% des modes d'alimentation) (TESSIER & AL., 2004).

En août, la biomasse est très nettement inférieure avec 186 g de matière sèche de Jussie/m³. Cette accumulation de matière organique peut donc être à l'origine d'un envasement du milieu.

➤ Causes de la variation de la densité totale en macroinvertébrés

Entre le 26 mai et le 5 juillet 2006, la densité totale passe de 142 208 à 44 471 individus/m³ d'eau/100g de matière sèche de Jussie soit plus de 3 fois moins. La prédation par les macroinvertébrés ne semble pas expliquer une telle chute. En effet, les prédateurs suceurs, tels que les achètes, et les prédateurs découpeurs-avaleurs sont de

moins en moins présents (14,8% puis 12,2%) et les macroinvertébrés vivants ne constituent pas une réelle source de nourriture (12,7% puis 9,9%). L'effondrement de la densité ne peut être due qu'à une augmentation du taux de mortalité. Ce fait se reflète dans le pourcentage de taxons se nourrissant d'animaux morts (4,5% puis 6,1%). De la matière organique vient alors se surajouter provoquant alors une légère eutrophisation du milieu qui n'est en rien significative. Des espèces polluosensibles, telles que le diptère *Tanytarsini*, disparaissent au profit d'espèces polluo-résistantes, telles que l'odonate *Oxygastra*. Ces observations sont conformes à celles observées par MICHALEST & AL. (2005). Parallèlement, le recouvrement de la Jussie est tel que les échanges gazeux avec l'atmosphère sont réduits induisant de possibles conditions anoxiques. Il serait intéressant de déterminer le genre des Chironominae afin de conclure sur d'éventuelles conditions anoxiques étant donné que certains genres sont directement corrélés positivement avec leurs apparitions (VAN DEN BERG & AL., 1997). Ce fait, combiné à une température supérieure à 20°C, ne peut être sans conséquence sur les communautés de macroinvertébrés. La forte présence de poissons morts en juillet soutient également l'hypothèse d'une mortalité massive des macroinvertébrés.

Entre le 5 juillet et le 9 août 2006, la densité totale s'envole à 430 294 individus/m³ d'eau/100g de matière sèche de Jussie soit 10 fois plus. Ce tel accroissement est favorisé par la quasi absence de prédation par les macroinvertébrés (12,2% puis 8,7%), les macroinvertébrés ne constituant pas une source de nourriture conséquente (9,9% puis 6,3%). Egalement, le taux de mortalité semble se réduire, les animaux morts ne représentant plus que 2,5% en août au lieu de 6,1% en juillet. Cependant, ces deux explications ne semblent pas être suffisantes. Une thèse concernant un accroissement du nombre de descendants semble plus judicieuse. La reproduction par ovoviviparité, comme chez les crustacés, devient de plus en plus prépondérante (32,4% puis 72,3%). Elle permet d'assurer une bonne protection des œufs face aux prédateurs contrairement aux pontes fixées ou cimentées qui ne restent pas le type adaptatif le plus utilisé (53,1% puis 20,9%). Parallèlement, la population de poisson étant très affaiblie, les macroinvertébrés échappent ainsi à une importante prédation piscicole.

➤ **Impacts de *L. peploides* sur la diversité des macroinvertébrés**

Malgré la colonisation totale de la boire de Chapeau Bas par *L. peploides*, la richesse spécifique s'accroît, surtout entre le 5 juillet (S=23) et le 9 août 2006 (S=34). Cependant, si l'écosystème était relativement hétérogène (H=2,798), au fil de la saison, il ne le reste pas comme le témoigne l'indice de Shannon-Weaver (H=2,460). Parallèlement, l'équitabilité se réduit (E=0,627 puis E=0,484) indiquant la mise en place d'un léger phénomène de dominance où les Chironominae (38,2%) en mai laissent place

à *Asellus* (43,5 puis 61,3%) dès juillet. Cependant, le peuplement de macroinvertébrés devient plus stable en terme de composition taxonomique ($P=0,216$ puis $P=0,302$). Ainsi, la présence de *L. peploides* est préjudiciable à la diversité des macroinvertébrés.



Comme la plupart des macrophytes, *L. peploides* constitue une source de nourriture et un support de ponte pour de nombreux taxons. Cependant, la présence de cette espèce pose un réel problème pour les communautés de macroinvertébrés en provoquant une importante chute de la diversité et de la densité totale. De plus, une eutrophisation accélérée est suspectée faisant de *L. peploides* une véritable peste végétale.

Afin de déterminer l'impact des deux espèces de Jussie sur les communautés de macroinvertébrés, deux sites ont été sélectionnés pour leurs similitudes physicochimiques et hydrauliques : la boire de l'île du Château colonisée par *Ludwigia grandiflora* et la boire de Chapeau bas envahie par *Ludwigia peploides*.

De multiples interactions entre Jussie et macroinvertébrés ont été mises en évidence. La Jussie assure une nourriture directe pour les gastéropodes et indirecte à travers le périphyton pour les coléoptères et à travers les débris végétaux supérieurs à 1 mm pour beaucoup de taxons. Egalement, elle constitue un habitat préférentiel en assurant une bonne protection face à la prédation piscicole et un site d'oviposition pour les crustacés et les achètes par exemple.

Les résultats des quatre indices calculés indiquent que les communautés de macroinvertébrés se comportent différemment suivant l'espèce de Jussie présente. Au sein de l'herbier à *L. grandiflora*, la diversité des macroinvertébrés ne cesse de s'accroître tandis qu'au sein de l'herbier à *L. peploides* elle s'affaiblit de campagne en campagne. Cependant, quelle que soit l'espèce colonisatrice, son développement s'accompagne d'une importante chute de la densité totale en macroinvertébrés.

Une étude physico-chimique et microbiologique effectuée par DANDELOT & AL. [1] (2005) concluait que *L. peploides* était à l'origine de perturbations moindres face à celles issues de *L. grandiflora*. En effet, sa présence induirait une véritable crise de dystrophie due à une anoxie du milieu et à la présence de sulfures toxiques. Cependant, au terme de cette étude portant sur la diversité des macroinvertébrés, il semblerait que *L. peploides* serait bien plus perturbatrice. Faute de mesures physico-chimiques poussées, il est très difficile de savoir si lors de la saison 2006 des conditions anoxiques sont apparues dans la colonne d'eau. Une hypothèse ressort ainsi de ce travail : *L. grandiflora* n'altérerait profondément les écosystèmes que dès l'apparition de bactéries sulfato-réductrices à l'origine de la production de sulfures, *L. peploides* restant lors de conditions « normales » plus dévastatrice.

Pour mettre en évidence la présence de conditions anoxiques, les prochaines études devront associer des mesures physicochimiques (oxygenation et concentration en sulfures) et une détermination des Chironominae jusqu'au genre puisque certains sont caractéristiques de telles conditions. Parallèlement, d'autres analyses devront déterminer si la présence de bactéries sulfato-réductrices est uniquement spécifique à l'herbier de *L. grandiflora*. De telles études sont capitales afin de mieux combattre les problèmes liés à leur invasion.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Ouvrage

- FRONTIER, S., PICHOD-VIALE, D. (1993) : *Ecosystèmes, structure, fonctionnement et évolution*. – MASSON, Paris, 2^{ème} édition. 464 pp.
- TACHET, H., RICHOUX, P., BOURNAUD, M. & USSEGLIO-POLATERA, P. (2000) : *Invertébrés d'eau douce : systématique, biologie et écologie*. – CNRS, Paris, 2^{ème} édition 2002. 587 pp.

Publications scientifiques

- CHERUVELIL, K. S., SORANNO, P. A. & SERBIN, R. D. (2000) : Macroinvertebrates associated with submerged macrophytes : sample size and power to detect effects. – *Hydrobiologia*. **No 441** : 133-139.
- DANDELLOT, S., MATHERON, R., LE PETIT, J., VERLAQUE, R. & CAZAUBON, A. (2005) : Variations temporelles des paramètres physicochimiques et microbiologiques de 3 écosystèmes aquatiques (Sud-Est de la France) envahis par des *Ludwigia*. – *Elsevier*. **No 328** : 991-999. [1]
- DANDELLOT, S., VERLAQUE, R., DUTARTRE, A. & CAZAUBON, A. (2005) : Ecological, dynamic and taxonomic problems due to *Ludwigia* (Onagraceae) in France. – *Hydrobiologia*. **No 551** : 131-136. [2]
- DE SZALAY, F. A. & RESH, V. H. (2000) : Factors influencing macroinvertebrate colonization of seasonal wetlands : responses to emergent plant cover. – *Freshwater Biology*. **No 45** : 295-308.
- MICHALESTZ, P., DOISY, K. & RABENI, C. (2005) : Influences of productivity, vegetation and fish on macroinvertebrate abundance and size in Midwestern USA impoundments (reservoir). – *Hydrobiologia*. **No 543** : 147-157.
- SIMBERLOFF, D. (2003) : Confronting introduced species : a form of xenophobia ?. – *Biological Invasion*. **No 5** : 179-192.
- SHEPPARD, AW., SHAW, RH. & SFORZA, R. (2006) : Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe : a review of opportunities, regulation and other barriers to adoption. – *Weed Research*. **No 46** : 93-117.
- TESSIER, C., CATTANEO, A. PINEL-ALLOU, B., GALANTI, G. & MORABITO, G. (2004) : Biomass, composition and size structure of invertebrate communities associated to different types of aquatic vegetation during summer in Lago di Candia (Italy). – *J. Limnol.* **No 63 (2)** : 190-198.
- VAN DEN BERG, M., COOPS, H., NOORDHIUS, R., VAN SCHIRE, J. & SIMONS, J. (1997) : Macroinvertebrate communities in relation to submerged vegetation in tow *Chara*-dominated lakes. – *Hydrobiologia*. **No 342/343** : 143-150.

Références électroniques

- TESTS STATISTIQUE : www.u707.jussieu.fr
- PHOTOGRAPHIE DE LA JUSSIE : <http://jeantosti.com/fleurs3/jussie.htm>

TABLE DES MATIERES

SOMMAIRE	1
RESUME	2
TABLE DES ILLUSTRATIONS	3
INTRODUCTION	4
MATERIEL ET METHODES	5
1. LES SITES D'ETUDE	5
2. PROTOCOLE D'ECHANTILLONNAGE	5
3. TRAITEMENTS DES DONNEES	6
➤ UNITES DE MESURE	6
➤ STRUCTURE DES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES	6
➤ ANALYSE DES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE	7
➤ ANALYSE STATISTIQUES	8
RESULTATS	9
1. STRUCTURE DES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES	9
➤ DENSITE EN MACROINVERTEBRES	9
➤ COMPOSITION DES PEUPELEMENTS DE MACROINVERTEBRES	9
2. TRAIT D'HISTOIRE DE VIE	13
➤ REPRODUCTION (SEXUEE ET ASEXUEE)	13
➤ TYPE DE NOURRITURE	16
➤ MODE D'ALIMENTATION	17
➤ RESPIRATION	17
➤ VALEUR SAPROBIALE	18
➤ MICROHABITATS (PREFERENDUM)	18
DISCUSSION	20
1. LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES ET <i>L. GRANDIFLORA</i>	20
➤ EFFETS DE CYCLE VEGETATIF DE <i>L. GRANDIFLORA</i>	20
➤ CAUSES DE L'EFFONDREMENT DE LA DENSITE TOTALE EN MACROINVERTEBRES	20
➤ IMPACTS DE <i>L. GRANDIFLORA</i> SUR LA DIVERSITE DES MACROINVERTEBRES	21
2. LES COMMUNAUTES DE MACROINVERTEBRES ET <i>L. PEPLOIDES</i>	22
➤ EFFETS DU CYCLE VEGETATIF DE <i>L. PEPLOIDES</i>	22
➤ CAUSES DE LA VARIATION DE LA DENSITE TOTALE EN MACROINVERTEBRES	22
➤ IMPACTS DE <i>L. PEPLOIDES</i> SUR LA DIVERSITE DES MACROINVERTEBRES	23
CONCLUSION	25
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	26

ANNEXE 1

Description des traits d'histoire de vie (TACHET & AL., 2000)

N°	Traits	Modalité	Nature de la modalité
5	Reproduction (sexuée et asexuée)	1	Ovoviviparité + soins aux jeunes
		2	Œufs isolés, libres
		3	Œufs isolés, fixés
		4	Pontes (cimentées ou fixées)
		5	Pontes, libres
		6	Pontes endophytiques
		7	Pontes terrestres
		8	Reproduction asexuée
		9	Parthénogenèse
8	Type de nourriture	1	Sédiments fins + microorganismes
		2	Débris < 1 mm
		3	Débris végétaux > 1 mm
		4	Microphytes vivants
		5	Macrophytes vivants
		6	Animaux morts > 1 mm
		7	Microinvertébrés vivants
		8	Macroinvertébrés vivants
		9	Vertébrés
9	Mode d'alimentation	1	Absorption à travers les téguments
		2	Mangeur de sédiments fins
		3	Broyeur
		4	Racleur, brouteur
		5	Filtreur
		6	Perceur (aligivore ou prédateur suceur)
		7	Prédateur (découpeur ou avaleur)
		8	Parasite
10	Respiration	1	Tégument
		2	Branchies
		3	Plastron
		4	Stigmates (respiration aérienne)
		5	Vésicules hydrostatiques
14	Valeur saprobiale	1	Xénosaprobe
		2	Oligosaprobe
		3	Bêta mésosaprobe
		4	Alpha mésosaprobe
		5	Polysaprobe
20	Microhabitats (préférendum)	1	Dalles, blocs, pierres, galets
		2	Graviers
		3	Sable
		4	Limon
		5	Macrophytes, algues filamenteuses
		6	Microphytes vivants
		7	Branches, racines
		8	Litière
		9	Vase

ANNEXE 2

Taxons de macroinvertébrés au sein des deux herbiers à chaque campagne

		<i>L. grandiflora</i>	<i>L. peplodes</i>
1	Taxon le plus abondant (%)	Chironominae (85,8)	Chironominae (38,2)
	Taxons qui constituent 80% des effectifs (%)	Chironominae (85,8)	Chironominae (38,2) Asellus (18,0) Radix (16,9) Gyraulius (7,4)
	Taxons qui constituent 20% des effectifs (%)	Tanytarsini (6,9) Asellus (4,0) Physa (0,9) Gammarus (0,6) Helochaeres (0,5) Piscicola (0,5)	Sciomyzidae (0,2) Valvata (0,2) Dolichopodidae (0,1) Baetidae (0,1) Ischnura (0,1) Corixinae (0,1) Chalcolestes (3,8) Tanytarsini (3,4) Ceratopogoninae (3,1) Physa (2,8) Coenagrionidae (1,5) Batracobdella (1,3) Helochaeres (0,9) Arctocoris (0,4) Dolichopodidae (0,4)
2	Taxon le plus abondant (%)	Asellus (33,0)	Asellus (43,5)
	Taxons qui constituent 80% des effectifs (%)	Asellus (33,0) Helobdella (24,5) Physa (6,8) Valvata (6,4) Gammarus (5,0) Chironominae (4,5)	Asellus (43,5) Hippeutis (29,4) Chironominae (6,2) Radix (3,4)
	Taxons qui constituent 20% des effectifs (%)	Ceratopogoninae (3,2) Coenagrionidae (3,1) Lithoglyphus (3,1) Ferrissia (3,1) Hippeutis (1,4) Glossiphonia (1,2) Batracobdella (1,0) Helochaeres (0,7) Radix (0,6) Potamophilus (0,4)	Cloëon (0,4) Bithynia (0,3) Dugesia (0,3) Hydrochara (0,2) Hydrobius (0,2) Ilyocoris (0,2) Piscicola (0,1) Hydrometra (0,1) Tanytarsini (0,1) Hydrophilus (0,1) Boreobdella (2,5) Batracobdella (3,1) Lithoglyphus (2,3) Helobdella (1,6) Sialis (1,1) Helochaeres (1,0) Ceratopogoninae (1,0) Gammarus (0,7) Laccobius (0,7) Hyphydrus (0,6)
3	Taxon le plus abondant (%)	Asellus (29,7)	Asellus (61,3)
	Taxons qui constituent 80% des effectifs (%)	Asellus (29,7) Valvata (14,5) Helobdella (9,6) Dugesia (8,3) Lithoglyphus (7,9) Physa (7,6) Coenagrionidae (5,3)	Asellus (61,3) Chironominae (6,7) Hippeutis (5,6) Coenagrionidae (5,3) Planorbis (4,8)
	Taxons qui constituent 20% des effectifs (%)	Gammarus (3,8) Hippeutis (2,5) Glossiphonia (2,0) Boreobdella (1,1) Cloëon (1,0) Ilyocoris (0,9) Batracobdella (0,9) Baetidae (0,7) Ferrissia (0,7) Halipilus (0,7) Haementeria (0,4) Peltodytes (0,4)	Chironominae (0,3) Helochaeres (0,3) Radix (0,3) Erythromma (0,3) Micronecta (0,3) Viviparus (0,1) Bithynia (0,1) Lymnaea (0,1) Macropoda (0,1) Pediini (0,1) Acentria (0,1) Dugesia (2,5) Boreobdella (1,9) Gyraulius (1,4) Bithynia (1,3) Stratiomyidae (1,2) Halipilus (1,0) Physa (0,9) Hemiclepsis (0,8) Caenis (0,8) Hydrobius (0,7) Helochaeres (0,6) Lithoglyphus (0,5) Ilyocoris (0,4) Radix (0,4) Berosus (0,3)